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 nycthémérales de l'occupation de l'espace chez le chevaine (Leuciscus cephalus L.) et le gardon (Rutilus rutilus L.) en Meuse

Dos Santos Mendes, Sofia

Award date:
2000

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: 02. May. 2026

FACULTES UNIVERSITAIRES NOTRE-DAME DE LA PAIX
NAMUR

Faculté des Sciences

VARIATIONS NYCTHÉMÉRALES DE L'OCCUPATION DE L'ESPACE CHEZ LE CHEVAINE (*Leuciscus cephalus* L.) ET LE GARDON (*Rutilus rutilus* L.) EN MEUSE

Mémoire présenté pour l'obtention du grade de licencié en Sciences biologiques

Sofia DOS SANTOS MENDES

Septembre 2000

Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix
FACULTE DES SCIENCES
Secrétariat du Département de Biologie
Rue de Bruxelles 61 - 5000 NAMUR
Téléphone: + 32(0)81.72.44.18 - Téléfax: + 32(0)81.72.44.20
E-mail: joelle.jonet@fundp.ac.be - http://www.fundp.ac.be/fundp.html

Variations nycthémérales de l'occupation de l'espace chez le chevaine (*Leuciscus cephalus* L.) et le gardon (*Rutilus rutilus* L.) en Meuse

DOS SANTOS MENDES Sofia

Résumé

Les variations nycthémérales de l'occupation de l'espace chez le chevaine (*Leuciscus cephalus* L.) et le gardon (*Rutilus rutilus* L.) en Meuse ont été étudiées en utilisant les techniques de la pêche à l'électricité le long de trois types de berges (semi-naturelles à pente raide et faible, et artificielles de type perré) et de la pêche au filet maillant dans le chenal. La période d'échantillonnage se déroule au printemps et en été des années 1999 et 2000.

Le gardon, espèce dominante de l'écosystème mosan (42%), présente de véritables migrations journalières, avec des effectifs fort différents de jour et de nuit ($p=0.015$). Cette espèce reste en zone pélagique le jour, lorsque la pression de prédation est accrue le long des berges, et la nuit, elle migre vers le littoral pour se nourrir. Le chevaine (représentant 7% de la population) ne présente pas une telle différence nycthémérale, et se retrouve surtout le long de berges semi-naturelles. Une analyse de la variance à trois critères de classification montre que pour ces deux espèces, les différents types d'habitats ne sont pas utilisés de la même manière ($p=0.044$ pour le gardon, et $p=0.030$ pour le chevaine). Les gardons montrent une préférence nette pour des habitats semi-naturels tant de jour que de nuit, alors que les chevaines montrent une préférence pour les habitats semi-naturels à pente raide le jour, et un choix partagé entre les trois types d'habitat la nuit. Les juvéniles des deux espèces sont majoritairement associés aux berges qui sont des habitats peu profonds, moins rapides et offrant de nombreux refuges.

Mémoire de licence en Sciences biologiques
Septembre 2000
Promoteur: P. Kestemont

Remerciements

Au terme de ce mémoire, je tiens à remercier toutes celles et ceux qui ont participé de loin ou de près à la réalisation de ce manuscrit,

Je remercie tout d'abord le Pr J-C. Micha de m'avoir accueillie au sein de l'unité d'Ecologie,

Je remercie également le Dr P. Kestemont de m'avoir proposé ce sujet et de m'avoir suivie jusqu'au bout avec confiance. Merci tout particulièrement à Delphine Goffaux de m'avoir aidée, conseillée et soutenue durant cette longue année; bonne chance pour la suite,

Je me dois également de remercier ces personnes sans qui nous n'aurions pas pu réaliser nos campagnes de pêche : André, Jean-Marc, Mathieu ainsi que tous les volontaires qui nous ont accompagnés sur le terrain de jour et de nuit... Merci de m'avoir supportée lors des moments difficiles !

Je pense également à la sympathie et l'aide du personnel de l'URBO, et particulièrement à Patricia, Muriel, Claude, Christelle, Gersande, François, Michael, Gisèle, Laurent, Marc, Yannick, Yves et les autres... Il y a aussi Charlotte, Geoffroy, Cédric F., Cédric C. et Iñigo avec qui j'ai passé de bons moments dans la préparation de nos mémoires,

J'exprime ma gratitude au Pr E. Depiereux d'avoir consacré du temps pour les traitements statistiques indispensables à l'étude. Merci aussi à Katalin de m'avoir aidée lorsque j'en avais besoin,

Je suis reconnaissante vis-à-vis des lecteurs de ce travail qui en assurent l'évaluation et leur souhaite une agréable lecture,

Enfin, je tiens à remercier mes proches pour leurs encouragements et leur aide tout aussi indispensable : Merci à mes parents de m'avoir poussée jusque là, à Mathieu de m'avoir encouragée ces derniers mois, à Josiane pour ses lectures répétées et à tous les autres pour leur soutien...

Table des matières

INTRODUCTION **1**

I. SYNTHÈSE BIBLIOGRAPHIQUE **3**

1. Rythmes biologiques 3
   1.1. Présentation générale 3
   1.2. Rythmes circadiens 5
      1.2.1. Signification écologique des rythmes circadiens 5
      1.2.2. Propriétés des rythmes circadiens 6
         1.2.2.1. Nature endogène ou exogène ? 6
         1.2.2.2. Compensation thermique 7
         1.2.2.3. Phénomène d'entraînement 7
         1.2.2.4. Courbe de réponse en fonction de la phase 8
         1.2.2.5. Rôle de la lumière et de la température 8
         1.2.2.6. Phénomène de "photopériodisme" 8
      1.2.3. Exemples de rythmes circadiens 8
      1.2.4. Rythmes circadiens chez les poissons 9

2. Rythmes journaliers chez les poissons 11
   2.1. Introduction 11
   2.2. Variabilité et flexibilité des rythmes 11
      2.2.1. Latitude 11
      2.2.2. Saison 12
      2.2.3. Développement ontogénétique 14
      2.2.4. Espèces 16
   2.3. Facteurs influant ces rythmes 17
      2.3.1. Facteurs abiotiques 18
         2.3.1.1. Température 18
         2.3.1.2. Oxygène dissous 20
         2.3.1.3. Régime hydrologique 21
         2.3.1.4. Lumière 22
         2.3.1.5. Autres facteurs 23
      2.3.2. Facteurs biotiques 24
         2.3.2.1. Statut social 24
         2.3.2.2. Pression de prédation 24
         2.3.2.3. Recherche de nourriture 26
      2.3.3. Interactions entre ces facteurs 27
      2.3.4. Caractéristiques de l'habitat 29
   2.4. Coûts énergétiques des rythmes journaliers 30
   2.5. Exemples de rythmes nycthéméraux 31

3. Occupation de l'espace chez le chevaine et le gardon 33
   3.1. Présentation des espèces 33
      3.1.1. Chevaine 33
      3.1.2. Gardon 34

3.2. Caractéristiques de l'occupation spatio-temporelle du milieu 35
3.2.1. Chevaine 35
3.2.2. Gardon 37
3.2.3. Cohabitation chevaine - gardon 38

4. Conclusion et objectifs 39

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES 40

1. Milieu étudié : La Meuse 40

2. Données sur les espèces cibles 40

3. Techniques de capture et récolte des données 41
3.1. Pêche à l'électricité 41
3.2. Pêche au filet maillant 42
3.3. Physico-chimie 43
3.4. Déroulement des campagnes de pêche 44

4. Traitements statistiques 44
4.1. Encodage des données 44
4.2. Position dans la population 45
4.3. ACP (analyse en composantes principales) pour l'étude des facteurs environnementaux 45
4.4. Captures au filet 46
4.5. Captures à l'électricité 46
4.6. Données de la saison 1999 48

III. RÉSULTATS ET INTERPRÉTATION 49

1. Résultats de la saison 1999 49

2. Position des espèces dans la population 51

3. Effet des facteurs environnementaux 52

4. Résultats des pêches au filet maillant 55

5. Résultats des pêches à l'électricité 56

IV. DISCUSSION GÉNÉRALE 62

V. CONCLUSION ET PERSPECTIVES 70

BIBLIOGRAPHIE

ANNEXES

Introduction

Ce travail s'inscrit dans le cadre d'une thèse de doctorat dont le but est d'établir, pour une grande rivière, la composition globale de l'ichtyofaune. Il vise à étudier la structure de population de quelques espèces ichtyologiques mosanes dans le temps (jour, nuit) et dans l'espace (relation avec l'habitat), cela afin d'apporter des éléments nouveaux sur la biologie des espèces évoluant dans les grands fleuves. Dans ce contexte, quatre espèces sont prises en considération, à savoir le barbeau (*Barbus barbus* L.), la brème commune (*Abramis brama* L.), le hotu (*Chondrostoma nasus* L.) et la perche (*Perca fluviatilis* L.). L'objectif principal de ce mémoire est de contribuer à cette étude en focalisant les recherches sur deux autres espèces, le gardon (*Rutilus rutilus* L.) et le chevaine (*Leuciscus cephalus* L.). Ce choix a été motivé par les données récoltées lors des deux premières années d'échantillonnage. Présentes en majorité dans la communauté ichtyologique mosane, elles sont représentatives de ce milieu fortement "anthropisé". En effet, les espèces trouvées il y a plusieurs décennies dans la Meuse étaient typiquement rhéophiles caractérisant la zone à barbeau de Huet (1949). Actuellement, ces espèces ont laissé la place à des espèces caractéristiques des zones lentiques telle que la brème. Le but du mémoire est d'étudier les variations spatio-temporelles des populations de gardon et de chevaine dans ce milieu pendant le jour et la nuit afin de tirer des informations sur leur biologie.

L'échantillonnage a été réalisé sur différents types d'habitats retrouvé en Meuse. L'habitat d'un poisson est caractérisé par plusieurs variables telles que la profondeur d'eau, la vitesse du courant, le substrat ou encore la présence d'abris. La combinaison de ces variables donne une gamme de sites qui seront adaptés ou non à la présence d'un poisson. La mosaïque d'habitat en Meuse s'est fortement restreinte depuis quelques années avec une forte perte de cette diversité suite à sa canalisation. L'étude de la relation entre les espèces mosanes et leurs habitats actuels est par conséquent intéressante.

Peu d'études ont été menées sur les populations ichtyologiques de grands fleuves, la contrainte majeure étant d'ordre méthodologique. La difficulté principale est que l'on ne peut effectuer un échantillonnage absolu, à moins de sacrifier les organismes du milieu, car il y a un manque de méthodes adaptées et représentatives des plus grandes profondeurs. Le peu d'études réalisées à ce jour est essentiellement basé sur une technique : la radio-télémétrie. Celle-ci permet un suivi individuel et donc une étude précise des rythmes d'activité d'un poisson. La

plupart des études faites sur les rythmes d'activité journaliers ont été réalisées en petites rivières et en lacs qui présentent l'avantage de pouvoir être échantillonnés de manière représentative.

Dans le cadre de ce mémoire, nous avons voulu déterminer quelle place occupent les deux espèces choisies en fonction du nycthémère. Pour cela, deux méthodes complémentaires ont été utilisées, à savoir la pêche à l'électricité le long des berges et la pêche au filet maillant dans la colonne d'eau. L'utilisation de ces deux méthodes au cours des deux périodes du cycle de 24 heures permet d'avoir une vision plus complète des communautés ichtyologiques mosanes. Cette façon d'échantillonner au cours du jour et de la nuit a surtout été utilisée aux États-Unis, ce qui constitue un aspect nouveau à l'étude des communautés ichtyologiques européennes.

Avant d'analyser les résultats obtenus, nous allons effectuer une présentation théorique du sujet abordé. Un premier chapitre sera consacré aux rythmes biologiques et leur signification. Un second chapitre traitera des rythmes journaliers chez les poissons et enfin, nous verrons ensemble dans un troisième chapitre quelles sont les connaissances acquises sur l'utilisation de l'espace au cours du nycthémère pour nos deux espèces cibles, le gardon et le chevaine.

I. Synthèse bibliographique

1. Rythmes biologiques

1.1. Présentation générale

L'importance des rythmes biologiques dans le règne animal est telle que ces manifestations physiologiques ont suscité ces dernières décennies énormément d'intérêt au sein de la communauté scientifique. Pour cause, une caractéristique fondamentale des systèmes biologiques est leur nature cyclique (Helfman *et al.*, 1997). Les rythmes biologiques se retrouvent des eucaryotes aux vertébrés supérieurs, de la simple division cellulaire aux complexes activités locomotrices (Brady, 1979). De nombreuses expériences ont été menées dans les années soixante sur de petits animaux dont les rythmes sont facilement observables (Palmer, 1976). Un exemple est donné à la figure I.1 où des crabes côtiers maintiennent leur rythme d'activité en fonction des marées, bien qu'ils soient placés dans un environnement invariable. Il a ainsi été démontré que ces rythmes existent à différents niveaux : activité, métabolisme, recherche de nourriture, division cellulaire, croissance ou encore reproduction.

La plupart des auteurs distinguent deux types de rythmes (Palmer, 1976; Müller, 1978a; Brady, 1979; Boujard & Leatherland, 1992; Helfman *et al.*, 1997): les rythmes EXOGÈNES, analogues à des oscillations forcées, qui sont sous l'influence directe de facteurs externes et périodiques, et les rythmes ENDOGÈNES, qui sont générés par l'organisme lui-même (Boujard & Leatherland, 1992). Ces rythmes révèlent leur origine lorsque l'organisme est soumis à un environnement exempt de toutes variations : en effet, en conditions environnementales constantes, les rythmes sous contrôle exogène deviennent immédiatement apériodiques, alors que les rythmes d'origine endogène expriment leur périodicité propre qui, par ailleurs, est généralement proche de 24 heures (Boujard, 1999).

La plupart de ces rythmes maintenus sous conditions constantes présupposent qu'il existe un mécanisme sous-jacent, appelé HORLOGE INTERNE ou HORLOGE BIOLOGIQUE. La classification de ces horloges proposée par Brady (1979) est la suivante :

1) La gamme des processus rythmiques à haute fréquence tels que les battements du cœur, les mouvements respiratoires ou encore la génération des potentiels d'action au niveau des neurones

2) Les rythmes en relation avec les cycles environnementaux, et plus particulièrement les rythmes circadiens, marémoteurs, lunaires - mensuels et annuels
3) Le phénomène de photopériodisme qui est la capacité d'un organisme à ajuster ses fonctions vitales au milieu externe en mesurant la longueur du jour
4) Les phénomènes intervenant lors des diapauses ou dormance chez certains animaux

Dans ce travail, nous considérerons les "vraies" horloges biologiques qui se caractérisent par leur capacité à mesurer le temps qui s'écoule, et ce en relation avec des signaux environnementaux, comme par exemple le lever ou le coucher du soleil. Il s'agit des classes deux et trois de la classification donnée ci-dessus.

Ces rythmes reflètent une certaine ADAPTABILITÉ car ils permettent aux organismes d'ajuster leurs processus vitaux à la chronologie du monde extérieur (Brady, 1979). La perception des variations physiques du milieu extérieur entraîne chez les organismes des événements physiologiques qui leur permettent d'affronter cette variabilité environnementale. Les cycles physiologiques et comportementaux existent à de nombreuses échelles temporelles (Helfman *et al.*, 1997), et sont souvent classés par rapport à la longueur de leur période, celle-ci étant corrélée aux cycles géophysiques. Nous retrouvons de cette manière des rythmes journaliers, marémoteurs, mensuels, saisonniers ou encore annuels (Palmer, 1976).

Les rythmes biologiques peuvent être compris comme des phénomènes physiques simples tels que les oscillations d'un pendule. Ils sont alors une succession d'événements se répétant dans le temps selon un certain ordre, et à des intervalles constants. Nous pouvons de cette manière leur attribuer une période, une fréquence, une amplitude et une phase au même titre qu'une oscillation physique (figure I.2) (Palmer, 1976 ; Brady, 1979). Les rythmes observés dans la nature sont la preuve visible de l'existence des horloges biologiques, et sont de bons indicateurs des réponses caractéristiques du système circadien endogène (Schwassmann, 1971 ; Brady, 1979). Le tableau I.1. reprend les différents rythmes cités précédemment, avec pour chacun un exemple concret.

Dans la suite de ce travail, nous allons parler essentiellement des rythmes circadiens et nycthéméraux. Cependant, la plupart des généralités présentées ci-après peuvent s'appliquer aux autres rythmes évoqués plus haut, avec pour correction l'échelle de temps appropriée.

Tableau I.1.: Exemples de rythmes biologiques

ORGANISMES	ACTIVITÉS	AUTEURS
Rythmes circadiens		
Oiseaux (fauvettes)	Migrations	Palmer, 1976
Cellules de tout organisme	Divisions mitotiques	Brady, 1979
Rythmes nycthéméraux		
Méné pâle (*Notropis volucellus* L.)	Migrations littorales	Hanych *et al.*, 1983
Barbeau (*Barbus barbus* L.)	Utilisation de l'espace	Baras, 1995
Chabot (*Cottus gobio* L.) et truite (*Salmo trutta* L.)	*Utilisation de l'espace*	Roussel & Bardonnet, 1996
Black bass (*Micropterus dolomieu* L.)	Patrons d'activité	Bevelhimer, 1995
Truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss* L.) et ombles chevaliers (*Salvelinus alpinus* L.)	Activité alimentaire et phénomène de dualisme concurrent (voir 2.3.2.1.)	Alanärä & Brännäs, 1997
Ombre (*Thymallus thymallus* L.)	Déplacements post-natals	Bardonnet & Gaudin, 1990
Gardon (*Rutilus rutilus* L.)	Migrations littorales	Bohl, 1980
Gardon (*R. rutilus*)	Changement d'habitat dû à l'introduction d'un prédateur	Brabrand & Faafeng, 1993
Perche (*Perca fluviatilis* L.)	Degré d'activité mesuré par les prises aux filets	Craig, 1977
Corégones (*Coregonus* spp., L.)	Migrations verticales des larves	Ventling-Schwank & Meng, 1995
Vandoise (*Leuciscus leuciscus* L.)	Migrations journalières	Clough & Ladle, 1997
Ombles chevaliers (*Salvelinus alpinus* L.)	Patrons d'activité	Bourke *et al.*, 1996
Rythmes marémoteurs		
Crabes côtiers (*Carcinus maenas*)	Enfouissement dans le sable	Palmer, 1976
Rythmes saisonniers		
Puffins (*Puffinus*)	Migrations vers le Pacifique	Palmer, 1976
Barbeaux (*B. barbus*)	Migrations de reproduction	Lucas & Batley, 1996
Rythmes annuels		
Mammifères	Hibernation	Palmer, 1976

1.2. Rythmes circadiens

Étymologiquement, circadien signifie "autour du jour". Par conséquent, les rythmes circadiens sont des rythmes qui se déroulent durant un cycle complet de 24 heures. Ils sont à différencier des rythmes nycthéméraux qui reflètent des différences d'activité entre les deux périodes du nycthémère, le jour et la nuit. Les derniers sont généralement l'expression visible des premiers.

1.2.1. Signification écologique des rythmes circadiens

L'organisation circadienne des systèmes vivants est certainement une caractéristique phylogénétiquement ancienne et héritée. Son avantage sélectif consiste en des changements périodiques dans l'état physiologique des organismes, régulant leurs activités afin qu'elles puissent se dérouler à des moments spécifiquement avantageux du cycle journalier (Schwassmann, 1971). Bien que la plupart des organismes dans la nature soit exposé directement aux fluctuations environnementales du cycle de 24 heures, et plus particulièrement aux changements jour - nuit de l'intensité lumineuse, ces facteurs externes ne sont pas la cause directe des variations comportementales, mais agissent principalement comme synchroniseur, imposant leur propre phase au système endogène qui est lui-même périodique et comparable à une oscillation auto-maintenue (Schwassmann, 1971).

Beaucoup de fonctions circadiennes montrent clairement une utilité écologique. La valeur adaptative peut être une restriction de certaines activités à une période du temps la plus favorable du cycle journalier de l'environnement, qui lui-même est déterminé par des facteurs abiotiques comme la température ou l'humidité, et des facteurs biotiques comme la disponibilité en nourriture. Dans la nature (insectes, reptiles, etc.), nous retrouvons de cette manière des patrons d'activité périodique qui sont synchronisés avec les périodes de disponibilité en nourriture (Schwassmann, 1971). Par exemple, Hanych *et al.* (1983) constatent pour le méné pâle un choix d'habitat au niveau du rivage pendant la nuit. L'expérience était réalisée sur trois types d'habitat présentant des caractéristiques différentes. Les poissons choisissaient des zones présentant des disponibilités en nourriture favorables. Mais nous confirmerons plus tard le rôle non négligeable de ce facteur trophique dans le déterminisme des rythmes nycthéméraux chez les poissons. Finalement, l'importance des rythmes circadiens chez les poissons dans le contrôle photopériodique révèle une adaptation fonctionnelle pleine de sens au point de vue écologique et évolutif (Schwassmann, 1971).

1.2.2. Propriétés des rythmes circadiens

Les rythmes circadiens présentent une série de propriétés qui permettent à l'organisme de s'adapter au mieux aux fluctuations de l'environnement extérieur (Brady, 1979). Ces propriétés regroupent la nature des rythmes, compensation thermique, l'entraînement, les variations de réponse en fonction de la phase, ainsi que les réponses à la lumière et à la température.

1.2.2.1. Nature endogène ou exogène ?

La nature des rythmes biologiques a été largement débattue dans le monde scientifique. En effet, certains prônent une explication purement physiologique de ces rythmes et donc revendiquent la présence d'un oscillateur interne contrôlant la rythmicité des activités de l'organisme. D'autres, par contre, sont convaincus du rôle prépondérant des variations de l'environnement sur la rythmicité des organismes. Brady (1979) cite ces différents arguments en faveur des deux théories :

Contrôle endogène :

1) Les rythmes biologiques, et notamment les rythmes circadiens, sont maintenus sous conditions constantes de l'environnement
2) Les Q_{10}[1] sont compris dans une gamme allant de 0.8 à 1.2
3) Les rythmes restent constants à différentes longitudes, les organismes conservant le rythme acquis au jour 1 (expérience faite à Paris et New-York : Brady, 1979)
4) Il est possible d'initier un rythme apériodique
5) Les rythmes existent, mêmes aux latitudes élevées

Contrôle exogène :

1) Durant les expériences faites en laboratoire, il existe des facteurs non contrôlés (la pression barométrique, le champ magnétique ou encore les radiations gamma) pouvant influencer les rythmes biologiques
2) Le Q_{10} des organismes poïkilothermes est naturellement de 2.0, ce qui pose un problème (voir ci-dessus) : en supposant que la base des rythmes biologiques soit exogène, le Q_{10} des organismes serait de 1.0 (les rythmes étant directement proportionnels à la température)
3) Il n'existe pas de preuves biochimiques des horloges biologiques

[1] Le Q_{10} multiplie le taux métabolique pour chaque augmentation de 10°C du milieu extérieur

Les arguments en faveur du contrôle exogène sont faibles en comparaison du contrôle endogène. En effet, en supposant que les organismes vivants soient capables de percevoir les facteurs incontrôlables expérimentalement, il est peu probable que leurs rythmes en soient affectés, d'autant plus que ces facteurs sont relativement constants pendant la période de 24 heures. En outre, il ne faut pas oublier que ces rythmes réalisent une remise à zéro en relation avec un synchroniseur (Brady, 1979). Actuellement, la majorité des scientifiques accepte la thèse d'un contrôle endogène des rythmes circadiens.

1.2.2.2. Compensation thermique

L'horloge interne des organismes vivants serait peu utile si sa rythmicité était étroitement liée à la température de l'environnement extérieur. En effet, le contrôle endogène des activités rythmiques perdrait tout son sens si ces mêmes activités étaient influencées fortement par la température extérieure. Il existe pour cela un phénomène de compensation aux variations externes de température. Il prend toute son importance chez les animaux poïkilothermes tels que les poissons, qui voient leur métabolisme s'ajuster aux températures du milieu externe. En effet, ces animaux ont un Q_{10} (métabolique) naturellement proche de 2.0. Si le Q_{10} (physiologique) était lui-même de 2.0, les activités rythmiques seraient également dépendantes de la température. La compensation thermique permet au Q_{10} d'approcher 1.0 pour les activités physiologiques, ce qui signifie que les variations de température du milieu extérieur n'influencent pas fortement les rythmes d'activité qui en découlent, tout en restant dans une gamme de plus ou moins 10°C par rapport à la température optimale (Brady, 1979).

1.2.2.3. Phénomène d'entraînement

La rythmicité de l'horloge interne possède une période qui n'est pas exactement de 24 heures. Il faut donc qu'un mécanisme particulier permette l'ajustement de la fréquence de l'horloge au cycle précis de 24 heures. Ceci est accompli grâce à l'intervention d'un synchroniseur appelé "zeitgeber" dans la littérature, comme par exemple l'alternance jour-nuit. Ce phénomène de remise à zéro est appelé "changement de phase", où l'environnement entraîne le rythme biologique à suivre sa propre fréquence (Brady, 1979). Aux figures I.3 et I.4, nous pouvons voir que le synchroniseur imposé est l'alternance luminosité/obscurité, et qu'il entraîne dans ses variations les cycles d'activité d'un organisme.

1.2.2.4. Courbe de réponse en fonction de la phase

La capacité de remise à zéro de l'horloge interne n'est pas un phénomène constant au cours du cycle de 24 heures. L'entraînement est différent selon la phase de l'oscillation. Cette réponse différente suit un gradient : soit il n'y a aucun effet visible (l'horloge ne peut répondre au synchroniseur), soit il y a un faible décalage dans la synchronisation de l'horloge avec la périodicité de l'environnement (Brady, 1979). Ces variations de réponse au synchroniseur peuvent être synthétisées sur une courbe graphique (figure I.5) et ne sont visibles qu'en conditions expérimentales car, dans la nature, les rythmes en jeu sont extrêmement stables.

1.2.2.5. Rôle de la lumière et de la température

La lumière joue un rôle prépondérant dans la rythmicité des activités. En effet, elle a le pouvoir de modifier la phase et la période des rythmes biologiques. La température, quant à elle, a peu d'effet sur la période des cycles endogènes, mais influence fortement l'amplitude des activités (figure I.6 a et b) (Palmer, 1976).

1.2.2.6. Phénomène de « photopériodisme »

Le photopériodisme ou encore le RÉGLAGE SAISONNIER reflète l'habilité qu'a un organisme à mesurer la longueur du jour et d'y adapter ses fonctions reproductives et de développement. Nous pouvons ainsi définir une longueur de jour critique : elle constitue un seuil de réponse à la photopériode, et au-delà de ce seuil, les organismes y réagissent plus fréquemment (Brady, 1979). Les rythmes circadiens sont impliqués dans le timing des réponses photopériodiques. En effet, ils sont un mécanisme sous-jacent de cette possibilité de se référer à la longueur du jour, afin d'ajuster les fonctions physiologiques, et entre autres reproductives, aux cycles annuels de l'environnement, cela en référence à une horloge biologique (Schwassmann, 1971).

1.2.3. Exemples de rythmes circadiens

Les rythmes circadiens existent à différents niveaux. Nous trouvons de cette manière des rythmes dans les activités de base des eucaryotes les plus simples, comme les divisions cellulaires, dans les sécrétions tissulaires et chez les organismes supérieurs. A noter que chez ces derniers, une distinction peut être faite entre des rythmes métaboliques, comportementaux et liés au développement (Brady, 1979). Palmer (1976) explique de cette façon les migrations d'oiseaux en rapport avec un rythme circadien précis. Certaines espèces de fringillidés (*Carpodacus*, espèces de moineaux et fauvettes) entament au printemps et en automne des migrations

importantes. Celles-ci se déroulent essentiellement la nuit, avec des périodes de repos et nourrissage pendant la journée. Des expériences menées en laboratoire démontrent que ces oiseaux, lorsqu'ils étaient enfermés dans une cage, montraient une forte agitation nocturne, révélant un mécanisme rythmique interne.

1.2.4. Rythmes circadiens chez les poissons

Rappelons que les rythmes circadiens se caractérisent principalement par le fait qu'ils se maintiennent sous conditions constantes de l'environnement. Nous parlerons ici de la particularité des rythmes circadiens chez les poissons, dont la manifestation la plus évidente est l'apparition de rythmes journaliers dans les paramètres mesurés (recherche de nourriture par exemple). La signification fonctionnelle des rythmes circadiens dans l'environnement aquatique n'est pas universellement reconnue ; cela résulte certainement des connaissances limitées concernant l'histoire naturelle et le comportement des organismes aquatiques (Schwassmann, 1971). Cependant, durant les dernières décennies, plusieurs articles ont été consacrés à l'étude des rythmes circadiens et journaliers. La cause majeure de cet intérêt croissant pour le phénomène est que ces rythmes circadiens sont directement impliqués dans l'organisation spatiale et temporelle des organismes, et ce dans la prédiction et le réponse à des événements répétitifs (Boujard & Leatherland, 1992). Leur caractère périodique reflète une adaptation à l'environnement (Schwassmann, 1971). Des études relativement récentes ont permis le suivi à long terme de l'activité des poissons en rivière grâce à la technique de la radio-télémétrie (Bourke *et al.*, 1996; Baras, 1997; Allouche *et al.*, 1999).

Certaines espèces de poissons se montrent plus actives à une période du nycthémère. Nous pouvons alors différencier les espèces diurnes, dont le sens principal développé est la vision, des espèces nocturnes qui utilisent principalement les sens tactile, chimique et électrique (Schwassmann, 1971). Manteifel *et al.*(1978) distinguent de la même manière quatre groupes de poissons présentant des rythmicités journalières différentes (en période de reproduction): les espèces diurnes et crépusculaires pour lesquelles les mécanismes visuels dominent, et les espèces nocturnes ou actives toute la journée qui sont généralement des espèces benthiques, pour lesquelles la ligne latérale[2] est bien développée. Le problème n'est pas si simple car certaines espèces ont des patrons rythmiques différents selon les conditions environnementales. Ce phénomène est connu sous le nom de dualisme (Eriksson, 1978). Ce concept sera développé plus

[2] La ligne latérale permet au poisson de s'orienter dans son environnement grâce au sens tactile (rhéotropisme)

précisément dans la suite de ce travail. Le tableau I.2. reprend pour différentes espèces les périodes des rythmes d'activité alimentaires.

Le modèle utilisé pour décrire les rythmes circadiens chez les poissons est celui des poissons électriques, les gymnotes ou anguilles électriques, qui peuvent lancer une décharge de 500 volts. Ces poissons ont la particularité d'émettre des signaux électriques continus dont la décharge se fait à faible voltage. La forme et la fréquence de ces signaux sont spécifiques. Un patron journalier peut être observé dans la fréquence de ces signaux en fonction du moment du nycthémère. Une augmentation soudaine de cette fréquence survient lorsque le poisson est dérangé, actif ou à la recherche de nourriture. Cette fréquence est faible (10 à 15 Hertz) durant la journée lorsque le poisson se réfugie dans la végétation, les crevasses, le sable ou encore les fonds boueux ; elle est forte (60 à 100 Hertz, atteignant parfois 200 Hertz) pendant la nuit lorsque le poisson est actif et nage librement. Les rythmes se maintiennent lorsque l'on élimine artificiellement l'alternance jour-nuit, leur période n'équivaut alors plus exactement 24 heures (Schwassmann, 1978).

Les populations ichtyologiques présentent des patrons journaliers à deux niveaux principaux : les rythmes d'activité et les rythmes dans la recherche de nourriture. Ces rythmes sont caractéristiques des poissons et reflètent des relations interindividuelles (Manteifel *et al.*, 1978). L'existence d'un contrôle endogène des rythmes à périodicité circadienne a d'abord été montrée pour l'activité locomotrice, la croissance de l'os et des otolithes, et pour la vision. Beaucoup d'autres variables montrent des variations nycthémérales pour lesquelles la démonstration du caractère endogène de leur contrôle a rarement été faite. L'absence de démonstration ne permet cependant pas de conclure à l'absence d'horloge interne (Boujard, 1999).

2. Rythmes journaliers chez les poissons

2.1. Introduction

Les rythmes nycthéméraux ont été observés chez différentes espèces pour une large gamme de paramètres (cfr. Synthèse de Boujard & Leatherland, 1992). Dans la plupart des cas, ils diffèrent selon l'âge, le stade ontogénétique ou encore le stade de reproduction (Copp, 1990 ; Poizat, 1990 ; Ventling-Schwank & Meng, 1995), la durée de la photopériode ou la saison (Craig, 1977 ; Müller, 1978b ; Baras, 1995), ainsi que la température (Baras, 1995 ; Bevelhimer, 1996 ; Goffaux, 1997). Les rythmes circadiens sont directement impliqués dans l'organisation spatiale et temporelle des organismes, aussi bien en terme de répartition des organismes dans le milieu que du point de vue du partage des ressources environnementales avec les autres organismes (compétition inter et intraspécifique), ainsi que dans la prédiction et la réponse à des événements répétitifs (Boujard & Leatherland, 1992). Il faut considérer les aspects temporels de la structure des communautés ichtyologiques comme un PARTAGE des niches écologiques[3] du milieu, et ce à différentes périodes du nycthémère. Ces niches présentent en effet des variations de facteurs biotiques et abiotiques en fonction des saisons et du nycthémère. Les différentes parties de l'écosystème sont donc structurées en fonction du temps et de l'espace (Müller, 1978a).

2.2. Variabilité et flexibilité des rythmes

Les rythmes d'activité des poissons ne sont pas identiques pour toutes les espèces, et peuvent également différer selon les individus au sein d'une même espèce. La plasticité de ces rythmes trouve diverses causes. J'en expose quelques-unes ci-après.

2.2.1. Latitude

Certains poissons des eaux douces européennes présentent une large distribution géographique. Parmi ces espèces, nous retrouvons la truite (*Salmo trutta* L.), la lotte (*Lota lota* L.), le chabot (*Cottus poecilopus* L.) ou encore le vairon (*Phoxinus phoxinus* L.). Ces espèces, de par leur présence des hautes latitudes aux régions tempérées, sont soumises à de fortes variations

[3] La niche écologique d'une espèce regroupe les conditions biotiques et abiotiques favorables au développement de l'espèce, ainsi que la fonction exercée par cette même espèce

dans les changements journaliers et saisonniers des cycles jour – nuit. Elles sont par conséquent extrêmement flexibles au niveau de leur réaction vis-à-vis des conditions photopériodiques à différentes latitudes (Müller, 1978b). En effet, les conditions de luminosité sont extrêmes lors des solstices, et il y a de grandes différences entre les saisons, notamment au niveau de la photopériode et de l'intensité lumineuse (Müller, 1978b). Müller (1978b) observe également des phénomènes d'arythmie et de désynchronisation aux hautes latitudes, ce qui n'a pas été constaté en région tempérée. En effet, aux plus basses latitudes, le principal synchroniseur est l'intensité lumineuse. Celle-ci, lorsqu'elle augmente ou diminue, agit comme un signal de début d'activité diurne ou nocturne, respectivement. En conditions extrêmes d'intensité lumineuse, ce synchroniseur voit son importance diminuer fortement. En fait, il est une "force" dépendante de la période de l'année et de la durée des périodes de transitions pendant lesquelles les variations d'intensité lumineuse sont à leur maximum (figure I.7). Un gradient latitudinal dans la longueur des photopériodes de transition peut interagir avec une pression de prédation et une diversité piscicole décroissante et une plus grande instabilité climatique pour créer des profils temporels relativement non-structurés aux hautes latitudes (Helfman *et al.*, 1997).

2.2.2. Saison

Les mouvements de poissons sont largement déterminés par des patrons temporels de leur environnement dont l'alternance jour – nuit et le cycle annuel des changements saisonniers. Aux hautes latitudes, les changements saisonniers sont marqués par de fortes modifications de la températures journalière et de la photopériode. Dans les régions tropicales et subtropicales, les variations de ces deux facteurs sont minimes, mais le régime hydrologique peut jouer un rôle important (Wootton, 1990). En régions tempérées, les changements saisonniers des activités locomotrices et de recherche de nourriture ont été relativement bien documentés pour plusieurs espèces (Müller, 1978a; Boujard, 1999). Par exemple, Baras (1995) compare le comportement du barbeau dans l'Ourthe avec les espèces vivant aux latitudes extrêmes : le barbeau présente des changements progressifs de mouvement d'un habitat à l'autre durant les transitions thermiques de l'automne et du printemps, ce qui contraste avec les changements radicaux des espèces de hautes latitudes. Certaines espèces présentent un changement de phase latitudinal ou saisonnier dans leurs activités rythmiques (Müller, 1978a). La lotte, par exemple, est active durant la nuit en été, et durant le jour en hiver, alors que la truite (*S. trutta*) est active le jour en été, et la nuit en hiver (Müller, 1978b). Ce dernier phénomène reflète la notion de dualisme chez certaines espèces (Eriksson, 1978). Il existe à trois niveaux :

1. selon les conditions expérimentales, les réponses peuvent être différentes

2. au sein d'une même espèce, les individus peuvent présenter des réponses différentes
3. selon le moment de l'expérience (saison différente par exemple), un individu peut montrer des variations

De plus, malgré l'abondante littérature sur les rythmes d'activité des poissons, il n'est pas prudent d'établir une corrélation entre l'activité et le comportement alimentaire (Boujard & Leatherland, 1992). Par exemple, une même population de poissons-chats (*Ictalurus nebulosus* L.) présente des patrons d'activités DIURNE et NOCTURNE, alors que l'activité alimentaire de ces deux "groupes" aurait lieu principalement à l'AUBE et au CRÉPUSCULE (Eriksson, 1978). Il existe en réalité trois catégories de profils alimentaires : diurne, nocturne et crépusculaire[4].

Helfman (1986) dénonce une pression de prédation accrue en région tropicale, résultant en de très nets rythmes de mouvements journaliers. En comparaison, dans les systèmes d'eaux douces tempérées, la plus faible pression de prédation peut être la conséquence de la faible fréquence de patrons de migrations journalières bien définies des aires de recherche de nourriture aux aires de repos. Les interactions proie – prédateur aux périodes crépusculaires ont une forte influence sur le comportement et particulièrement sur la physiologie visuelle des poissons diurnes et nocturnes. Les prédateurs sont relativement rares dans les communautés des régions tempérées, ce qui peut expliquer un plus faible degré de précision dans les activités crépusculaires des poissons en régions tempérées. De plus, d'autres facteurs tels que la transparence de l'eau, la diversité spécifique ou encore la longueur des périodes crépusculaires peuvent influencer les différences comportementales entre les deux types de régions. La figure I.8 donne une comparaison des activités crépusculaires tant au niveau des régions tropicales qu'au niveau des régions tempérées. Cette figure nous montre bien que la distinction entre les espèces diurnes et nocturnes est plus fine en régions tropicales (pas de recouvrement des périodes d'activités), tandis qu'en régions tempérées, cette division est plus floue, résultant d'un environnement fortement variable (Helfman *et al.*, 1997). En effet, en réponse à une plus grande imprédictibilité de l'environnement abiotique, les espèces des régions tempérées montrent une plus grande FLEXIBILITÉ de leur cycle journalier, ce qui ne se voit pas chez les espèces des récifs coralliens (Wootton, 1990). Helfman (1986) suggère que cette plasticité comportementale a pour but l'adaptation des mouvements journaliers en fonction des conditions présentes.

[4] Dans ce contexte, les activités crépusculaires comprennent les activités de l'aube et du crépuscule (traduction de l'anglais «twilight»)

Un exemple concret des variations saisonnières de l'activité journalière est donné par une étude menée dans le lac Constance sur la perche (Imbrock *et al.*, 1996). En été, la distribution des perches est hétérogène avec de plus fortes densités dans les zones peu profondes. Durant le jour, elles se trouvent entre 3 et 15 mètres de profondeur dans la zone sublittorale, et les différentes classes de taille sont distribuées différemment dans l'espace, les adultes se retrouvant plus en profondeur. Elles migrent au crépuscule pour rester toute la nuit sur le fond des zones littorales. En hiver, les perches de tout âge se trouvent entre 35 et 70 mètres de profondeur où elles effectuent de véritables migrations verticales : elles passent le jour contre le fond du lac, et montent jusque 20 mètres sous la surface de l'eau la nuit. Pendant cette saison, la répartition des individus est plus homogène (Imbrock *et al.*, 1996). La figure I.9 reprend schématiquement la distribution des individus lors des deux saisons.

2.2.3. Développement ontogénétique

Le choix d'un habitat par un poisson est guidé non seulement par des facteurs environnementaux biotiques et abiotiques agissant de manière hiérarchique, mais également par des facteurs internes, qui évoluent au cours de l'ontogenèse du poisson (Copp & Kovac, 1996 *in* Tans, 2000). Suite à des modifications morphologiques et physiologiques qui ont lieu durant l'ontogenèse, un habitat propice à la croissance et la survie d'un stade de développement donné peut ne plus correspondre aux besoins du stade suivant (Braum, 1978 *in* Tans, 2000; Blaxter, 1986 *in* Tans, 2000; Wootton, 1990). Par conséquent, tout au long de l'ontogenèse vont avoir lieu des changements d'habitat (Copp, 1990; Tans, 2000), qui seront effectués de manière à favoriser l'alimentation afin de maximiser la croissance, tout en limitant les contraintes du milieu et le risque de prédation (Urho, 1996a *in* Tans, 2000). Le choix de l'habitat se fait donc par un compromis entre ces deux pôles (Tans, 2000).

La niche écologique des poissons évolue au cours de l'ontogenèse. En effet, les capacités de nage et la pression de prédation sont différentes suivant la taille ; les adultes peuvent exploiter des habitats plus ouverts, plus profonds que les jeunes (Poizat, 1990). De même, le régime alimentaire diffère selon l'âge des individus, or nous verrons que ce facteur trophique influence fortement la répartition des poissons dans l'écosystème aquatique (chapitre 2.3.2.3.). Par exemple, le chevaine passe de berges encaissées à l'état juvénile à des lits de macrophytes lorsqu'il est adulte dans le Rhône, révélant des changements dans les besoins trophiques (Carrel & Rivier, 1996). La capacité de nage influence fortement le choix de l'habitat par les jeunes poissons, comme cité ci-dessus. En milieu lotique, les alevins sont contraints d'occuper les sites

de faible vitesse de courant (rives et annexes), et lorsque leur taille augmente, et avec la taille la capacité de nage, les espèces rhéophiles migreront vers des lits de graviers peu profonds, alors que les espèces limnophiles auront tendance à rester dans les annexes lentiques (figure I.10) (Tans, 2000). Dans les zones aux eaux calmes, le courant n'intervenant pas, ce sont essentiellement la pression de prédation et la disponibilité en nourriture qui déterminent l'habitat des alevins, et, généralement, les eaux littorales offrant un couvert végétal sont préférées (Garner, 1996b).

Dès la naissance, des rythmes journaliers peuvent être observés chez les poissons. Bardonnet & Gaudin (1990) décrivent ce genre de phénomène chez les ombres (*Thymallus thymallus* L.). Ceux-ci naissent principalement de jour, avec un maximum aux premières heures de la journée. Les larves restent sur le site de l'éclosion pendant toute la journée et entament une migration vers l'aval pendant la nuit, et plus particulièrement pendant les trois premières heures de la nuit. Pendant la journée, elles restent près du substrat (fond de graviers) afin d'éviter une dérive accidentelle, et la migration de nuit permet de réduire les risques de prédation.

Copp (1990) constate que le microhabitat utilisé par les gardons 0^{+}[5] au cours de leur ontogenèse précoce était caractérisé par deux transitions : premièrement, d'une relative immobilité à un choix actif de microhabitat typique au stade L3[6] ; ensuite, un changement lors de la transition au stade juvénile, avec une utilisation intensive d'eaux très peu profondes (<0.2 m). Lightfoot & Jones (1979 *in* Copp, 1990) décrivent le rôle fonctionnel des macrophytes littoraux du chenal principal en ce fait qu'ils réduisent la vitesse du courant, fournissant aux jeunes poissons des refuges d'eaux lentiques adaptés à leurs capacités de nage. Dans l'étude de Copp (1990), les juvéniles, au lieu de migrer vers des eaux plus profondes, exploitent la relative sécurité des eaux lentiques peu profondes lorsque les structures de protection comme la végétation et les branches deviennent rares. Ce comportement est éventuellement dû à la pression de prédation. Tans (2000) a également étudié la répartition des alevins de gardon et perche au cours de leur développement ontogénétique. Très tôt, il observe un choix actif de l'habitat chez ces larves, généralement poussé par la recherche de nourriture et la pression de prédation. Les différenciations morphologiques jouent également un rôle important dans cette sélection. Une étude menée sur trois lacs a montré que les saumons de fontaine (*Salvelinus*

[5] un poisson d'âge 0^{+} est un poisson qui a moins de un an, mais qui a généralement un été de croissance
[6] le stade L3 des larves de gardon correspond à une formation mésenchymateuse dans les nageoires anale et dorsale, ainsi qu'à un redressement de la colonne vertébrale (notocorde)

alpinus L.) présentent une activité journalière différente selon le stade ontogénétique. Les captures par filets montrent que les juvéniles (1^+) sont actifs pendant tout le cycle de 24 heures et que les jeunes de l'année étaient actifs principalement durant le jour, suggérant cette modification ontogénétique dans la rythmicité journalière de cette espèce (figure I.11) (Bourke *et al.*, 1996).

Ventling-Schwank & Meng (1995) distinguent quatre patrons comportementaux chez les larves de corégones qui migrent verticalement en lac. Ces patrons peuvent être interprétés en accord avec les changements liés au développement des poissons. Les larves choisissent des profondeurs différentes selon leur âge, mais une chose reste commune aux quatre patrons : le comportement se modifie toujours lors des périodes de transition, à savoir à l'aube ou au crépuscule. La cause principale des changements à ces moments précis du nycthémère relève de l'acuité visuelle des poissons.

2.2.4. Espèces

Chez les poissons, les réponses à profil nycthéméral ne sont pas homogènes entre les espèces et selon les conditions expérimentales (Boujard, 1999). Le tableau I.3. reprend certaines espèces avec leur comportement soit diurne, nocturne ou crépusculaires, voire dualiste. Cependant, l'utilisation de l'espace par ces différentes espèces est déterminée par leur capacité de nage, leur comportement alimentaire et leurs besoins trophiques au cours du cycle de vie (Carrel & Rivier, 1996).

La plupart des animaux peuvent donc être classés comme étant DIURNE, NOCTURNE ou CRÉPUSCULAIRE. Les adaptations acquises pour une activité à une certaine intensité lumineuse tendent à être moins efficaces à une autre intensité lumineuse, et surtout en ce qui concerne les adaptations visuelles (Fraser & Metcalfe, 1997). Dès lors, le problème se pose de savoir comment s'adaptent les espèces qui modifient la période de leurs activités au cours d'un laps de temps défini. Fraser & Metcalfe (1997) ont étudié ce phénomène chez les juvéniles de saumon atlantique (*S. salar*) sauvages qui sont diurnes durant la majorité de l'année, et deviennent nocturnes en hiver. Ce changement est dépendant de la température : en effet, lorsque celle-ci chute sous 10°C, les juvéniles se réfugient dans des crevasses le jour (Rimmer *et al.*, 1983 *in* Fraser & Metcalfe, 1997; Cunjak, 1988 *in* Fraser & Metcalfe, 1997), et se nourrissent la nuit. L'explication donnée par les auteurs est d'ordre énergétique : lorsque la température chute, les juvéniles présentent une certaine torpeur qui les rend plus vulnérables à la prédation diurne

(oiseaux et animaux à sang chaud) (Fraser *et al.*, 1993 *in* Fraser & Metcalfe, 1997). En effet, dans les petits cours d'eau des forêts de feuillus, l'hiver les poissons sont plus visibles des oiseaux piscivores suite à la dénudation des arbres. Une étude ultérieure confirme cette hypothèse. L'expérience présente une gamme de refuges offrant différents degrés d'abris soit contre le courant, soit contre les prédateurs. Après cette expérience, il semblerait que la fonction principale du comportement nocturne des jeunes saumons durant l'hiver serait la recherche d'un refuge pour se cacher des prédateurs diurnes. Les jeunes poissons ont montré une nette préférence pour des habitats leur permettant de se cacher (noirs et opaques) mais qui offraient peu d'abris contre le courant (figure I.12) (Valdimarsson & Metcalfe, 1998).

En conclusion, nous constatons que les salmonidés sont considérés comme des espèces à caractère diurne (Linner *et al.*, 1990 *in* Bourke *et al.*, 1996 ; Hoar, 1942 *in* Alanärä & Brännäs, 1997), ceci lors des saisons de printemps, été et automne, alors qu'en hiver, ils sont principalement actifs durant la nuit (Alanärä & Brännäs, 1997; Fraser & Metcalfe, 1997). Les cyprinidés planctonivores, quant à eux, s'orientent visuellement dans leur recherche de nourriture (Ivlev, 1961 *in* Bohl, 1980), ce qui les rend dépendants de la période du jour, de la profondeur et de la transparence de l'eau. Selon Bohl (1980), ce sont des espèces typiquement diurnes dans la réalisation de leurs rythmes d'activité. Les espèces diurnes possèdent généralement des homologues nocturnes (Helfman, 1986). Nous retrouvons de cette manière des proies et des prédateurs nocturnes comme par exemple les chevaines, les perches (*Perca fluviatilis* L.) et les sandres (*Stizostedion lucioperca* L.) qui induisent la migration nocturne des gardons et des goujons à nageoires blanches (*Gobio albipinnatus* L.) des berges à gravier aux berges sablonneuses, ceci pour éviter le risque de prédation (Copp & Jurajda, 1993). Typiquement, 1/2 à 2/3 des espèces sont diurnes, 1/4 à 1/3 sont nocturnes et environ 1/10 sont crépusculaires (Helfman, 1986; Wootton, 1990).

2.3. Facteurs influant ces rythmes

Selon la règle de sommation hétérogène (Tinbergen, 1951 *in* Baras, 1995), les variables environnementales peuvent agir de manière synergique ou opposée, impliquant un tamponnage des forces relatives des stimuli inhibiteurs et déclencheurs. L'effet de l'un ou l'autre des facteurs influençant les rythmes journaliers pourra être plus ou moins important selon la période de l'année ou les conditions en cours, ainsi que par l'interaction éventuelle avec d'autres facteurs.

2.3.1. Facteurs abiotiques

L'importance des différents facteurs abiotiques sur la distribution des poissons varie avec la nature de l'environnement aquatique. Néanmoins, les facteurs dominants sont la température, l'oxygène dissous, la salinité et les mouvements de l'eau. Les autres facteurs tels que le pH, les concentrations en substances toxiques ou encore la pression hydrique ont une importance moindre car fonction du milieu (Wootton, 1992).

2.3.1.1. Température

Pour les poissons, organismes poïkilothermes, la température de l'eau influence la température interne et donc le taux métabolique. Les poissons sont adaptés à une gamme de température entre 0 et 30°C; cependant, il existe des variations spécifiques (figure I.13), en fonction du stade de développement ou encore dépendantes de la saison et de l'oxygène dissous (Bouchard *et al.*, 1998). La température conditionne fortement l'activité des organismes. Les poissons préfèrent généralement une gamme restreinte de températures (Reynolds, 1977 *in* Bevelhimer, 1995) comprenant un optimum pour les processus physiologiques. Il existe comme cela des températures optimales de nourrissage, des températures déclenchant les périodes de reproduction, et bien d'autres activités (Poizat, 1990). Les variations de température peuvent entraîner des changements saisonniers d'habitat. Cependant, à l'échelle du nycthémère, la température est un facteur d'influence secondaire par rapport à des facteurs majeurs tels que l'alternance jour - nuit (Boujard & Leatherland, 1992). Goffaux (1997), dans son étude sur la truite commune, constate que la température intervient dans l'utilisation du temps et de l'espace de cette espèce, mais l'influence de ce facteur présente une variabilité saisonnière, journalière et individuelle. Par exemple, elle joue un rôle prépondérant lors des périodes de migration, et en agissant souvent de manière complémentaire avec le niveau de l'eau et d'autres facteurs environnementaux. Dans cette même étude, l'étude de l'utilisation d'un refuge thermique (offrant des avantages physiologiques, alimentaires et protecteurs) confirme l'importance de ce facteur dans la sélection de l'habitat par la truite : les individus utilisent des eaux de température supérieure en hiver et inférieure en été par rapport à celles du cours d'eau principal, et ce principalement la nuit. Les barbeaux présentent également un comportement de thermorégulation à travers lequel ils recherchent des endroits présentant des températures qui leur sont favorables pour leur développement, cela résultant en des mouvements journaliers de l'utilisation de l'espace (Baras, 1995).

Selon Baras (1995), le temps accordé aux activités journalières chez le barbeau est dépendant de la température de l'eau dans laquelle le poisson se trouve. Cette température interfère notamment avec les durées respectives des activités crépusculaires et aurorales. L'auteur considère cette répartition du temps consacré aux diverses activités du cycle circadien comme un accomplissement d'une homéostasie thermale par rapport à un environnement variable. En effet, les individus ont un comportement de thermorégulation à travers lequel ils recherchent des endroits présentant des températures qui leur sont favorables pour leur développement. Les observations démontrent également l'importance de la température en hiver : pendant l'étude de Baras en 1995, les barbeaux n'ont pas présenté d'activité lorsque l'eau était sous 4°C. En effet, à de si basses températures, le taux métabolique et l'étendue des activités (Fry, 1971) sont proches du minimum et le coût du métabolisme de maintien excède probablement l'énergie acquise dans des aires de nourrissage qui requièrent également de l'énergie (zone de plus fort courant par exemple) (Baras, 1995). En hiver, les chutes de températures peuvent également induire des modifications de patrons journaliers comme chez les juvéniles de saumon atlantique (Fraser & Metcalfe, 1997). Ces poissons, lorsque la température descend en dessous de 10°C, sont pris de torpeur et préfèrent trouver refuge le jour afin d'éviter la prédation diurne.

Pour Bevelhimer (1996), les effets de la température, facteur secondaire dans le choix de l'habitat, se reflètent souvent à travers d'autres réponses comportementales. Un exemple est donné par Garner *et al.* (1998) qui constatent que les mouvements des vairons du chenal principal aux eaux peu profondes sont dictés par les différences de température entre ces deux milieux. En effet, ces poissons utilisent préférentiellement les eaux peu profondes plus chaudes (>1°C par rapport au cours d'eau), mais doivent retourner vers le chenal principal pour se nourrir (figure I.14). La température, bien qu'elle ne soit pas un facteur déterminant dans le choix d'habitat de toutes les espèces, peut se révéler être un atout. Par exemple, les larves de corégones d'environ 13 mm restent en surface jour et nuit où les températures sont maximales, ce qui peut être bénéfique pour leur croissance (Ventling-Schwank & Meng, 1995). Cependant, nous retrouvons dans la littérature des expériences qui affluent dans le sens d'une importance plus grande du facteur température. Par exemple, Alanärä et Brännäs (1997) considèrent que les changements de patron d'activités journalières chez les poissons sont probablement dus à un facteur tel que la température. Le seuil de température auquel le changement de patron survient varie spécifiquement, et donc certaines espèces diurnes deviennent nocturnes à de plus hautes températures que d'autres ou à de plus basses températures.

2.3.1.2. Oxygène dissous

Les besoins en oxygène d'une espèce varient en fonction de l'activité métabolique. Or le niveau de métabolisme d'une part, et la solubilité de l'oxygène dans l'eau d'autre part, dépendent de la température. Les effets de ces deux facteurs mésologiques (O_2 et T°) interfèrent donc souvent. La teneur en oxygène dépend aussi de nombreux autres facteurs comme la vitesse du courant, la diffusion air-eau, l'activité photosynthétique, ainsi que la respiration de la biocénose. Elle varie dans l'espace et dans le temps (Poizat, 1990). La teneur en oxygène est donc également un facteur pouvant provoquer des changements saisonniers d'habitats, et reste comme la température un facteur secondaire dans le déterminisme du choix de l'habitat à l'échelle nycthémérale.

La quantité d'oxygène utilisé par les poissons varie spécifiquement (tableau I.4.), et n'est pas constante pour un individu. Les besoins en oxygène dissous varient en fonction de l'âge, et donc de la taille (Wootton, 1992), des activités métaboliques ainsi que des modifications de conditions environnementales dues à des changements d'habitat (Nikolsky, 1976). En général, une saturation en oxygène permet un rendement efficace, car sous elle, il peut y avoir une limitation des processus métaboliques et physiologiques (Wootton, 1992). Il faut cependant savoir que la tolérance aux faibles teneurs en oxygène varient spécifiquement (Varley, 1967 *in* Wootton, 1992). Wunder (1936 *in* Nikolsky, 1976) classe les poissons en quatre groupes de tolérance aux concentrations en oxygène, des plus sensibles comme la truite, le vairon, la loche (*Barbatula barbatula* L.) ou le chabot, aux plus tolérants comme la carpe (*Cyprinus carpio* L.) ou la tanche (*Tinca tinca* L.). Welcomme (1985 *in* Wootton, 1992) et Goulding *et al.* (1988 *in* Wootton, 1992) soupçonnent l'oxygène de devenir un facteur significatif de la distribution des communautés ichtyologiques en conditions d'hypoxie.

Un exemple de l'effet de l'oxygène sur la répartition de plusieurs poissons est donné par Bohl (1980), qui après son expérience en lac sur le gardon, la brème (*Abramis brama* L.), le rotengle (*Scardinius erythrophtalamus* L.) et l'ablette (*Alburnus alburnus* L.), a constaté qu'en été, lorsque l'hypolimnion[7] (souvent sous quatre mètres de profondeur) devient anoxique, les migrations verticales sont inhibées.

[7] L'hypolimnion est la couche la plus profonde d'un lac, se situant sous l'épilimnion et le métalimnion

2.3.1.3. ***Régime hydrologique***

Les poissons se fatiguent très vite, ils ne peuvent donc pas lutter longtemps contre un fort courant. Même les espèces rhéophiles passent beaucoup de temps dans les zones à faible courant (bords du chenal, contre-courant, abris, bras morts) (Hynes, 1972). Nous comprendrons aisément que les espèces à capacité de nage réduite se retrouvent principalement dans des zones de la rivière où le courant est faible et adapté à leur vitesse de nage. La figure I.10 montre clairement le choix de l'habitat par les jeunes stades de développement, et ce en fonction de leurs capacités natatoires. Les intensités du débit d'un cours d'eau peuvent également affecter le comportement d'un poisson, et notamment, les eaux calmes des annexes d'un fleuve servent de refuge pour beaucoup d'espèces comme le chevaine dans le Rhône (Allouche *et al.*, 1999).

Le régime hydrologique joue un rôle important dans les régions où les plaines inondables sont intactes. En Belgique, le fonctionnement des écosystèmes de plaine alluviale a été peu étudié, probablement en raison de la forte artificialisation des cours d'eaux qui a marginalisé ce type de milieu (Tans, 2000). En effet, les fluctuations du niveau d'eau dans un fleuve canalisé sont contrôlées par les barrages et les pratiques hydroélectriques, et par conséquent leurs effets sont minimisés (Carrel & Rivier, 1996). Les annexes fluviales sont souvent des écosystèmes d'une grande valeur biologique (Amoros & Bravard, 1985 *in* Tans, 2000) dans lesquels la productivité est importante (Shagerl *et al.*, 1996 *in* Tans, 2000). Elles jouent plusieurs rôles extrêmement importants pour la faune et la flore du milieu. Entre autres : zone de refuge par la régulation du régime hydrologique lors des épisodes de crues (Allouche *et al.*,1999; Tans, 2000), création de zones lentiques en dérivation du fleuve favorisant une diversification des habitats (Allouche *et al.*, 1999), zone de reproduction pour différentes espèces, zone de nutrition et site de nurserie pour les juvéniles (Tans, 2000). Par exemple, les gardons préfèrent des hydrosystèmes où les sections de rivières et les vitesses de courant varient. Les eaux calmes sont importantes pour l'écosystème en servant de site de reproduction, de nurserie, ainsi que d'habitats nocturnes et hivernaux (Baade & Fredrich, 1998). Un exemple de l'influence des niveaux d'eau sur la répartition des poissons est celui des bars "Palmetto" (croisement d'une femelle *Morone saxatilis* et d'un mâle *M. chrysops*). L'expérience a été menée dans un lac dont le niveau d'eau diminue du mois de mai au mois d'octobre. Les données récoltées sont les positions dans la colonne d'eau des individus marqués par radio-émetteurs. Le résultat est frappant : durant la période de transition (chute du niveau d'eau), les poissons préfèrent des eaux profondes par rapport aux périodes de conditions stables où leur préférence va vers des eaux calmes et chaudes (figure I.15) (Jones & Rogers, 1998).

2.3.1.4. Lumière

La lumière, qui est classée comme facteur déterminant ou directeur par Fry (1971), peut intervenir sous différentes formes sur le comportement des poissons (spectre lumineux, intensité lumineuse, photopériode ou encore variations journalières et saisonnières de la lumière), et ce directement ou indirectement (Kestemont & Baras, 2000).

Intensité lumineuse

L'intensité lumineuse joue un rôle majeur dans la biologie environnementale des poissons en régions tempérées (Copp & Jurajda, 1993). Helfman *et al.* (1997) affirment également que les patrons d'activité chez les poissons représentent généralement des réponses directes aux variations d'intensité lumineuse, bien que d'autres facteurs comme la pression de prédation aient une grande influence. Ventling-Schwank & Meng (1995) décrivent les migrations verticales des larves de corégones en fonction de l'intensité lumineuse. Durant la journée, ces larves au cours de leur très jeune stade de développement resteront proches de la surface de l'eau où l'intensité lumineuse est suffisante pour leur permettre de se nourrir. Ensuite, lorsque les larves atteignent une taille approximative de 16 mm, elles effectuent de vraies migrations verticales à l'aube et au crépuscule, se retrouvant dans la colonne d'eau la nuit, et en surface la journée. A la taille de 28 mm, le patron se renverse par rapport au précédent, et les larves nagent en bancs (figure I.16). Nous pouvons donc constater que les rythmes d'activité sont extrêmement versatiles au cours du développement ontogénétique, et que la vision et donc l'intensité lumineuse jouent dans ce cas-ci un rôle majeur dans les déplacements journaliers. Il existe une intensité lumineuse optimale pour les diverses activités des poissons, et les niveaux de lumière tombant sous ou dépassant cette valeur sont susceptibles d'inhiber les activités (Craig, 1977). Dans son expérience sur la perche, Craig (1977) observe que les individus sont toujours actifs à de très faibles intensités lumineuses, et que les changements visuels de l'intensité lumineuse causent des changements réciproques dans les activités. Une expérience menée en lacs sur une population de gardons suggère que leur position verticale dans la colonne d'eau est dépendante de la transparence de l'eau à partir d'une intensité lumineuse proche de 10^{-3} lux (Bohl, 1980). De plus, l'auteur démontre une corrélation entre les vitesses de déplacement entre deux habitats et la vitesse de changement dans les intensités lumineuses, le temps passé dans la zone pélagique[8] étant corrélé avec la durée de la période d'obscurité. L'intensité lumineuse joue un rôle important surtout pour les espèces se

[8] La zone pélagique correspond à la zone des eaux libres, par opposition aux eaux littorales (berges)

nourrissant de jour. En effet, elles nécessitent des conditions d'illumination favorables pour assurer la perception de leurs proies (Kestemont & Baras, 2000). Le bar (*Dicentrarchus labrax*), par exemple, ne se nourrit qu'à de faibles intensités lumineuses (de l'ordre de 20 à 30 $\mu W\ cm^{-2}$) dans l'expérience de Begout-Anras (1995).

Alternance jour - nuit

La périodicité de 24 heures de la rotation de la terre crée un patron prévisible de lumière - obscurité ayant un effet profond sur la biologie de presque tous les animaux et plantes. Ces organismes sont soit soumis à des signaux externes par le lever ou le coucher du soleil, ou par les longueurs des différentes périodes (jour, nuit, aube et crépuscule), soit contrôlés par une horloge interne ayant une période approximative de 24 heures remise à zéro par des signaux lumineux externes (Helfman *et al.*, 1997). Ce facteur abiotique est incontestablement l'un des facteurs les plus importants affectant les rythmes nycthéméraux des diverses activités chez les espèces halieutiques. En fait, beaucoup d'auteurs le considèrent comme un synchroniseur de l'activité de plusieurs de ces espèces (Müller, 1978a,b; Bohl, 1980; Wootton, 1990; Boujard & Leatherland, 1992; Eriksson & Van Veen, 1980 *in* Boujard, 1999). Les juvéniles de perche (*P. fluviatilis*) qui ont un accès illimité à des nourrisseurs à la demande sont crépusculaires sous une photopériode 18L:6D[9], mais ne montrent pas de moment précis d'activité alimentaire sous 12L:12D. Sous une luminosité continue par contre, les poissons demandent de la nourriture continuellement, mais à un plus faible degré que sous le régime 18L:6D. Nous constatons grâce à cette expérience l'importance de cette alternance luminosité – obscurité qui constitue la photopériode (Jourdan *et al.*, 1998 *in* Kestemont & Baras, 2000).

2.3.1.5. Autres facteurs

Les poissons sont distribués dans toutes les eaux du globe, et sont donc soumis à une grande variabilité des facteurs abiotiques tels que les pressions et températures extrêmes, des salinités différentes, et bien d'autres facteurs. Ces contrastes engendrent des différences morpho-physiologiques, et la variété des conditions détermine elle-même la diversité et la répartition des poissons dans le monde (Nikolsky, 1976). Cependant, il semble que les adultes de poissons aient une grande tolérance vis-à-vis de la conductivité, de la dureté et du pH de l'eau (Hynes, 1972). La salinité joue également un rôle important dans les mouvements de poissons, et notamment dans les migrations diadromes de certaines espèces.

[9] "L:D" correspond au rapport d'heures de lumière (L = light) /heures d' obscurité (D = dark)

2.3.2. Facteurs biotiques

2.3.2.1. *Statut social*

Le rang social joue un rôle important dans le contrôle des activités journalières chez les poissons. Alanärä et Brännäs (1997) observent que, dans une même population de truites arc-en-ciel et ombles chevaliers, des individus à caractère diurne cohabitent avec des individus à caractère nocturne. Ces derniers, plus petits et d'un rang social inférieur, adoptent une autre stratégie que celle observée pour les plus grands individus : afin d'assurer une croissance suffisante, ils se nourrissent la nuit lorsque les sujets dominants sont moins agressifs (figure I.17). Les interactions sociales semblent donc avoir causé le dualisme constaté dans cette expérience. Les auteurs qualifient ce comportement de dualisme concurrent, où l'on retrouve à la fois diurnalisme et nocturnalisme lors d'une même période du temps. En effet, les changements de périodicité dans les rythmes journaliers ont généralement une base saisonnière et peuvent être induits par des changements de facteurs environnementaux tels que la température et le photopériodisme (Eriksson, 1978 ; Müller, 1978a). Les truites de rivière (*Salmo trutta fario* L.) exercent une dominance agressive sur les tacons de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) pour le choix d'un habitat aux eaux profondes avec des vitesses de courant modérées. Ces deux espèces exploitent les mêmes habitats, et les tacons dominés sont contraints de se maintenir dans des zones de radiers à fort écoulement (Heggenes *et al.*, 1995 *in* Vassen, 1998).

Les barbeaux nécessitent la présence d'un groupe de 10 individus au minimum pour pouvoir choisir un endroit favorable à long-terme. La recherche d'individus spécifiques, qui est un comportement social plutôt que grégaire, est donc un facteur probable impliqué dans la sélection d'une aire de résidence par les barbeaux (Baras, 1997). L'auteur insiste cependant sur le fait que d'autres facteurs sociaux (hiérarchie, ...) ont peu ou pas d'importance dans ce type de choix, en comparaison avec des facteurs spatiaux, de l'habitat ou de comportement grégaire.

2.3.2.2. *Pression de prédation*

La pression de prédation joue un rôle prépondérant dans le déterminisme des mouvements nycthéméraux. La littérature regorge d'exemple de ces rythmes d'activité locomotrice de poissons proies (généralement des planctonivores) face au danger des prédateurs qui sont aussi bien des poissons que des oiseaux piscivores. Dans les environnements aquatiques, les prédateurs peuvent influencer la taille des populations de proies (Brabrand & Faafeng, 1993), le

comportement alimentaire et l'utilisation de l'habitat (Hanych *et al.*, 1983 ; Brabrand & Faafeng, 1993; Eklöv & Persson, 1995) (figures I.18 et I.19). Lammens *et al.* (1992 *in* Brabrand & Faafeng, 1993) constatent des différences d'utilisation de l'espace par des individus de la même espèce, mais avec une pression de prédation et des patrons de compétition différents, indiquant clairement que les relations inter-spécifiques sont d'une importance décisive dans le comportement des poissons et leur utilisation de l'habitat.

Hanych *et al.* (1983) supportent l'hypothèse selon laquelle les poissons d'eau douce ont un comportement suffisamment flexible pour modifier leurs habitudes migratoires et leur distribution selon les conditions et que la pression de prédation peut jouer un rôle important par modification du comportement des proies. Les auteurs ont en effet constaté que le méné pâle effectue des mouvements nocturnes en été vers le rivage du lac Itasca, au Minnesota. Cette espèce se dirige vers le rivage au soleil couchant, se tient près du bord toute la nuit et retourne au large au soleil levant. Ce comportement a pour fonction d'atténuer une pression de prédation crépusculaire et nocturne. De plus, les auteurs constatent que les ménés pâles qu'ils ont étudiés présentent des mouvements nycthéméraux opposés à la même espèce trouvée dans d'autres lacs contenant relativement peu de prédateurs par rapport au lac Itasca.

Les résultats de l'introduction d'un prédateur sur l'abondance des poissons planctonivores semblent être fortement influencés par les espèces proies et leur taille (Brabrand & Faafeng, 1993). L'expérience de ces auteurs était basée sur l'analyse de la répartition des gardons dans un lac avant et après l'introduction d'un de leur prédateur, le sandre. Initialement, les juvéniles de gardon dominaient complètement l'épilimnion et le métalimnion supérieur lorsque le zooplancton était bien développé. De plus, une ségrégation dans l'utilisation de l'habitat survenait entre les différents groupes de taille, les plus gros gardons se retrouvant rarement en zone pélagique. Suite à l'introduction du prédateur, de grands changements dans l'utilisation de l'espace ont été observés au niveau du comportement pélagique des gardons. En effet, le groupe de taille dominant en zone pélagique devient celui des adultes qui cohabitent avec les prédateurs, et ce avec des densités fortement réduites. D'un autre côté, les juvéniles effectuent des migrations horizontales vers le littoral lorsque la pression de prédation augmente dans la colonne d'eau. Leur conclusion est que les sandres ont une préférence pour les proies de petite taille, et ces juvéniles développent une réponse anti-prédation (figures I.20 et I.21).

2.3.2.3. Recherche de nourriture

D'un point de vue adaptatif, l'avantage "d'être préparé à manger au bon moment de la journée" est évident (Boujard, 1999). La plupart des espèces halieutiques ont exprimé un rythme d'activité alimentaire en s'alimentant de façon intermittente. Ces espèces présentent un patron prandial, ressemblant à un rythme circadien (Boujard & Leatherland, 1992). Ces rythmes d'apparence circadienne sont à caractère fortement diurne pour certaines de ces espèces, et nocturne pour d'autres. Quelques espèces comme le bar (*Dicentrarchus labrax* L.) ou la carpe ont cependant démontré leur capacité à inverser leur rythme alimentaire (Boujard, 1999). Le tableau I.5. donne un aperçu des périodes de recherche de nourriture pour différentes espèces, sous différentes conditions. Le temps passé à rechercher de la nourriture fait partie intégrante de l'activité d'un animal (Boujard & Leatherland, 1992). Ces rythmes sont synchronisés par des oscillations journalières de facteurs environnementaux, la lumière, et surtout l'alternance jour – nuit, étant souvent considérée comme le facteur principal (Manteifel *et al.*, 1978; Müller, 1978a).

Boujard (1999) propose différentes causes à ces rythmes d'activité alimentaire : soit ces rythmes sont des caractéristiques de la population étudiée, ou bien ils sont le reflet de réactions comportementales (compétition, prédation, ...), ou encore une adaptation temporaire au rythme de la disponibilité en proies (dérive exogène, migration verticale du plancton, ...). Pour en connaître la cause exacte, l'auteur ajoute la nécessité de mener une expérience où la disponibilité en nourriture puisse être constante. Les expériences utilisant des nourrisseurs à la demande permettent d'étudier l'influence de différents facteurs tout en gardant constante la disponibilité en nourriture. Le bar, lorsqu'il est en présence de nourrisseurs à la demande dans un environnement naturel (avec ses fluctuations), présente des variations journalières et saisonnières dans ses rythmes d'activité alimentaire (Begout-Anras, 1995). De plus, durant cette expérience, l'auteur a constaté que les facteurs ayant le plus d'importance dans la détermination de ces rythmes étaient la photopériode et la température, bien que d'autres facteurs comme la force du vent et les chutes de pluies avaient un rôle relativement important. Les rythmes alimentaires persistent donc même en conditions constantes d'accès à une source d'aliment, et ne sont donc pas nécessairement contrôlés par les fluctuations naturelles des ressources alimentaires. Cependant, bien que l'activité alimentaire soit en premier lieu sous la dépendance d'un rythme endogène, d'autres facteurs externes tels que les disponibilités en nourriture, les compétitions intra ou inter-spécifiques et la lumière, peuvent également la modifier (Boujard, 1999). L'existence de deux oscillateurs distincts permet d'optimiser l'utilisation d'une ressource trophique cyclique, sans pour autant modifier toute l'organisation nycthémérale de l'organisme.

Un de ces oscillateurs serait entraîné par l'activité alimentaire et l'autre par l'alternance jour-nuit (Meijer *et al.*, 1990 *in* Boujard, 1999). Boujard & Leatherland (1992) constatent que le moment du nourrissage peut agir comme un synchroniseur et peut surpasser l'effet de l'alternance jour – nuit.

2.3.3. Interactions entre ces facteurs

Une corrélation entre les activités de nourrissage et les moments de pics de disponibilité en nourriture ou la pression de prédation peut être facilement mise en évidence. Les poissons de l'expérience de Bohl (1980), par exemple, effectuent des migrations nocturnes dans la colonne d'eau. Ce phénomène peut être considéré comme une recherche de nourriture favorable. En effet, le zooplancton, dans le lac étudié, était en concentration plus forte près de la surface pendant la nuit. Cela implique une bonne adaptation de l'œil à l'obscurité, leur permettant de distinguer facilement leurs proies. (figure I.22). Les bars "Palmetto" effectuent des migrations crépusculaires vers des herbiers où se trouve en grande quantité des aloses américaines (*Dorosoma cepedianum* L.), leur proie principale. A l'aube, les individus retournent vers les eaux du large (Jones & Rogers, 1998). Il peut néanmoins être démontré que ces facteurs physiques et biologiques de l'environnement auxquels les rythmes circadiens sont adaptés ne sont pas la seule cause de leur synchronisation. La lumière et, à moindre importance, les cycles de température sont également des synchroniseurs effectifs (Manteifel *et al.*, 1978). Nous voyons donc que chaque facteur a une importance relative qu'il ne faut pas oublier, et que les interactions entre ces différents facteurs sont à considérer avec attention.

Le succès dans la recherche de nourriture est amélioré dans les habitats où la nourriture est abondante et la température favorise une consommation maximale de l'aliment. En outre, les habitats présentant un avantage pour les prédateurs, comme la présence de couverts végétaux ou autres jouant le rôle de guet-apens ou une intensité lumineuse favorable, peuvent également améliorer les succès dans la recherche de nourriture. Les bénéfices énergétiques sont également optimisés dans les habitats où la température et d'autres caractéristiques minimisent les coûts du métabolisme et maximisent les taux de conversion alimentaires. L'importance de ces différentes pressions sélectives dépend fortement de plusieurs facteurs tels que la taille, l'âge, l'espèce ou encore la saison, aussi bien que la gamme d'habitats disponibles (Bevelhimer, 1996). Par exemple, le black bass en période de stratification estivale qui choisit son habitat en fonction de températures favorables se retrouvera probablement loin de ses proies, petites espèces de *Lepomis*, typiquement concentrées dans des aires côtières peu profondes avec des températures

excédant les 30°C en été. Afin de maximiser ses gains énergétiques, le black bass doit effectuer des mouvements vers le littoral pour se nourrir, et retourner vers les eaux plus fraîches pour réduire les pertes métaboliques (Bevelhimer, 1995). Cet auteur constate cependant que les bars de son expérience ne retournent pas vers les eaux plus fraîches après s'être nourris. Ceci peut être expliqué de deux façons différentes : soit les eaux chaudes sont préférées pour une assimilation optimale de la nourriture, soit les bénéfices bioénergétiques ne sont pas un facteur primaire dans le sélection de l'habitat par les bars, d'autres variables comme les structures de couvertures jouant un rôle plus important (Bevelhimer, 1995). Une autre expérience met en évidence l'importance relative de ces deux facteurs, la température et la disponibilité en nourriture. Un banc de 16 gardons a le choix entre deux compartiments d'expérimentation ayant une différence de température de 1.5°C ou 3°C avec la même disponibilité en nourriture (ratio 1:1) ou avec plus de nourriture dans le compartiment plus froid (ratio 4:1). Cette expérience tente de déterminer quel facteur a le plus d'importance dans le choix de l'habitat par cette espèce. En général, les gardons préfèrent les eaux chaudes (environ 23°C) en dehors de la période de nourrissage, alors que la nourriture prend le dessus pendant cette même période, avec cependant un retour immédiat des individus dans les eaux chaudes après s'être nourris. Le taux de nourrissage étant 8 fois plus important dans les eaux froides, il semble surprenant que les poissons choisissent les eaux plus chaudes. Une explication peut être que dans la nature, les gardons ne doivent pas développer une adaptation à ces deux facteurs séparément, la nourriture se retrouvant dans des endroits thermiques favorables (Krause *et al.*, 1998). Un dernier exemple d'interaction entre facteur biotique et abiotique est celui donné par Garner *et al.* (1998) pour les vairons. Ceux-ci entreprennent des migrations entre le chenal principal et les eaux peu profondes comme un compromis entre une disponibilité en nourriture assurant leurs besoins énergétiques dans le chenal principal, et un milieu favorable au niveau thermique assurant une croissance suffisante.

Le concept "triotrophe" exerce une influence forte sur les rythmes journaliers et exprime clairement l'interaction de différents facteurs biotiques. Il reflète les relations existant entre les individus, leur nourriture et leurs prédateurs. Pendant la période de 24 heures, ce système d'interrelations change radicalement en fonction de la disponibilité en nourriture. La lumière joue un rôle important dans ce type de phénomène. Elle permet notamment la perception de la nourriture, une augmentation de sa quantité et l'apparition des prédateurs. L'activité des poissons ne dépend donc pas de l'heure du jour, mais des conditions expérimentales, de la spécificité biologique de l'espèce et du degré d'intensité lumineuse (Manteifel *et al.*, 1978). La température de l'eau et la concentration en oxygène dissous sont des exemples de facteurs abiotiques qui

influencent les rythmes alimentaires, mais le principal synchroniseur environnemental semble plutôt être l'alternance jour/nuit (Boujard & Leatherland, 1992). La présence et le type de couvert végétal, ainsi que le régime thermique déterminent la ségrégation spatiale des espèces et des différentes classes de taille (Carrel & Rivier, 1996).

2.3.4. Caractéristiques de l'habitat

"L'habitat (...) se définit par rapport à une espèce comme l'ensemble des éléments du biotope dont cette dernière se sert pour la satisfaction de ses besoins et, par extension, l'ensemble des biotopes où cette espèce se trouve." (Blondel, 1979 *in* Dupont, 1998). Une autre définition donnée par Odum (1989 *in* Watkins *et al.*, 1997) est la suivante: "le microhabitat d'une espèce est considéré comme son adresse, présentant des parties de la niche écologique dans laquelle a évolué l'espèce et caractérisé par des variables physiques, chimiques et biologiques".

La mosaïque d'habitat retrouvée dans un écosystème aquatique a une importance sans conteste dans l'utilisation de l'espace par les organismes du milieu, dont les poissons. L'habitat est choisi en fonction des avantages qu'il confère aux organismes qui l'utilisent. En effet, meilleures sont les conditions de disponibilité en nourriture et d'abris ou comme site de reproduction (Helfman, 1986), au plus la place sera convoitée par différents individus en quête d'un environnement propice à leur développement. L'habitat regroupe l'effet des différents facteurs biotiques et abiotiques; il procure la nourriture, les refuges vis-à-vis des prédateurs, les conditions de régime hydrologiques ; bref, il est l'adéquation de ces diverses caractéristiques qui font de lui un endroit favorable ou non pour une espèce donnée, et ce à un moment donné du jour, de la saison ou encore de l'année. Cependant, les différentes combinaisons de facteurs optimaux et sub-optimaux de l'habitat qui sont en présence rendent le mécanisme de sélection de l'habitat plus complexe (Bevelhimer, 1995). Dans l'expérience de Bohl (1980), l'habitat choisi par le gardon, le rotengle, la brème et l'ablette pendant la journée était préférentiellement la végétation du littoral par rapport aux eaux plus profondes. Elle offrait effectivement de nombreux avantages tels que de plus hautes concentrations en oxygène, ainsi qu'un camouflage et un abri physique contre tout type d'agressions. Une expérience impliquant un tronçon de rivière dont une moitié est dépourvue de débris ligneux indique que l'abondance en poissons et invertébrés aquatiques est plus forte dans la portion munie de débris ligneux. Le rôle joué par ces débris serait un avantage tant en offrant un endroit de camouflage qu'un lieu de nourriture abondante et de protection contre les forts courants du cours d'eau (Angermeier & Karr, 1984).

Le substrat joue également un rôle important dans le choix de l'habitat par les différents poissons, tant par la granulométrie que par la végétation présente (Poizat, 1990). Cependant, ce facteur trouve toute son importance en période de reproduction, lorsque les différentes espèces (lithophiles, phytophiles ou encore psammophiles) recherchent des substrats particuliers adaptés à leur ponte, et donc favorable à la survie de leur descendance. La sélection des habitats affecte le succès reproductif au cours de la vie d'un poisson aussi bien directement via le succès reproductif annuel qu'indirectement via la survie et la croissance de l'individu (Bevelhimer, 1996).

2.4. Coûts énergétiques des rythmes journaliers

L'utilisation de l'habitat au cours du nycthémère peut être vue comme un processus de maximisation de la forme, où les bénéfices (prise d'énergie, refuge contre les prédateurs et les forts débits, évitement de compétition) suffisent à soutenir les dépenses (perte d'énergie, risque de prédation, interactions agonistes) (Hill & Grossman, 1993 *in* Garner *et al.*, 1998). Par exemple, Baras (1995) émet l'hypothèse que l'utilisation d'eaux peu profondes plus chaudes par le barbeau résulte en un avantage énergétique. De même, Garner *et al.* (1998) constatent que les vairons, en utilisant des eaux peu profondes augmentent la courbe de croissance somatique, si une nourriture suffisante est disponible. Dans le cas contraire, ils migrent vers le chenal principal pour se nourrir afin de subsister à leurs besoins énergétiques.

En modifiant leur habitat vers des endroits plus riches en nourriture, la condition des individus migrants peut être augmentée. Cela présuppose que les taux de mortalité et les retards de maturité, considérés comme des causes de changements environnementaux, ne dépassent pas les avantages reproductifs. La « décision » d'un organisme à migrer ou non est dépendante d'un compromis entre les bénéfices et les coûts de la migration par rapport à rester résident, les avantages de la migration étant habituellement de bonnes conditions alimentaires ou encore l'évitement de conditions environnementales défavorables (Jonsson & Jonsson, 1993). Par exemple, le bar (*M. dolomieu*) effectue des migrations vers le littoral pour se nourrir et retourne dans les eaux fraîches du large afin de diminuer les pertes énergétiques (Bevelhimer, 1995).

La compétition interspécifique entre les juvéniles de la truite commune et de saumon atlantique induit chez ces derniers une diminution de croissance ainsi qu'une réduction des niches utilisées (Heggenes *et al.*, 1995 *in* Vassen, 1998). L'hypothèse émise est une dominance

agressive des truites vis-à-vis des saumons, obligeant ceux-ci à occuper des habitats moins favorables à leur développement : radiers à écoulement rapide au lieu d'eaux profondes à vitesse de courant modérée, ce qui les expose à des dépenses énergétiques plus fortes (Heggenes *et al.*, 1995 *in* Vassen, 1998). Ce comportement serait une réponse évolutive à la compétition avec la truite (Vassen, 1998).

2.5. Exemples de rythmes nycthéméraux

Comme expliqué précédemment, les rythmes journaliers existent à différents niveaux chez les poissons. Il en existe plusieurs exemples tant au point de vue des rythmes d'activité qu'au point de vue de la sélection d'un habitat pour le repos, la recherche de nourriture ou encore pour la reproduction. Ci-dessous sont détaillés quelques-uns de ces nombreux exemples.

Clough & Ladle (1997), grâce à la radio-télémétrie, ont enregistré chez la vandoise (*Leuciscus leuciscus* L.) des mouvements journaliers entre des habitats de jour et de nuit clairement définis et différents. Les facteurs qui influencent certainement ces mouvements sont des variations dans la pression de prédation, la température, l'oxygène ou encore la disponibilité en nourriture entre les différents habitats. En réalité, chacun de ces endroits ne peut rencontrer les différents besoins du poisson sur un cycle complet de 24 heures. Une étude similaire a été réalisée sur la truite commune et le chabot. Leurs habitats de jour et de nuit ont été étudié au moyen d'observations réalisées en plongée en apnée. Pour les chabots, aucun changement d'habitat n'a pu être mis en évidence à l'échelle du microhabitat, au contraire des truites d'un an (figure I.23) (Roussel & Bardonnet, 1996).

Un autre exemple est donné par Bourke *et al.* (1996) pour les adultes de saumon de fontaine. Ceux-ci sont plus actifs du crépuscule à l'aube que durant la journée. Lors des heures claires, les individus ont une forte attraction pour un site, restant dans la même zone côtière de jour en jour. Ils quittent leur position littorale au crépuscule, et sont très actifs pendant la nuit, pour retourner à leur point de départ au lever du soleil. Les distances parcourues par ces poissons ont été enregistrées par radio-télémétrie de jour et de nuit. Les résultats prouvent que les saumons de fontaine sont plus actifs la nuit en effectuant de plus longues distances en lac (figure I.24).

La pression de prédation influence fortement les rythmes journaliers chez les espèces proies. Par exemple, les gardons effectuent des migrations journalières entre les eaux libres d'un bassin d'expérimentation et une partie colonisée par des macrophytes. En l'absence de prédateurs, 13% des individus se trouvent en eaux libres le jour contre 90% la nuit. Après introduction d'un prédateur, l'occupation des eaux libres passe à 90-92% pendant la journée, montrant par là que la présence du prédateur réduit l'utilisation des macrophytes par les gardons (figure I.25) (Jacobsen & Perrow, 1998). L'effet est cependant différent selon l'espèce : les juvéniles de perches utilisent préférentiellement les eaux libres, mais après introduction du prédateur, ils se réfugient dans les macrophytes. A l'inverse des gardons, les perches ne montrent pas de différence nette entre leurs habitats de jour et de nuit (figure I.26) (Jacobsen & Berg, 1998). Le même phénomène a pu être observé dans un lac où l'introduction d'un prédateur influençait les migrations journalières des proies, les obligeant de quitter des habitats structurés littoraux pour les eaux libres la nuit (Bohl, 1980).

Une expérience menée sur la morue (*Gadus morhua* L.) a été menée dans un fjord du Nord de la Norvège. Six poissons ont été suivis par radio-télémétrie afin de déterminer leurs rythmes d'activité et leur comportement dans la recherche de nourriture. A cette fin, des lignes d'appâts ont été disposées dans le fjord durant les deux périodes du jour. L'expérience révèle que ces poissons sont actifs durant tout le cycle de 24 heures, laissant supposer que la détection des proies (par des récepteurs gustatifs à l'odeur des proies ou par une stimulation olfactive) est relativement indépendante des niveaux lumineux. Néanmoins, la détection visuelle et l'habilité de capture active à distance sont influencés par l'intensité lumineuse, résultant en un rythme journalier, avec une plus forte activité de jour. En effet, la vitesse de nage de la morue a été enregistrée plus rapide à partir de l'aube, et plus faible la nuit (Løkkeborg & Fernö, 1999). Les auteurs concluent en supposant que les rythmes du comportement alimentaire sont corrélés avec les variations journalières de la probabilité de rencontrer des proies et du risque de prédation. Ces différences de comportement alimentaire entre le jour et la nuit trouvent peut-être une explication dans la bioénergétique. L'énergie dépensée par les plus grandes vitesses de nage durant le jour seraient compensée par la plus grande probabilité de rencontrer des proies visuellement. La nuit, la morue ne pouvant compter que sur la détection chimique des proies, nage plus lentement afin d'assurer les gains acquis par les proies moins fréquemment repérées (Løkkeborg & Fernö, 1999).

3. Occupation de l'espace chez le chevaine et le gardon

3.1. Présentation des espèces

3.1.1. Chevaine (figure I.27a)

Biologie

Le chevaine se retrouve dans les eaux fraîches, claires et bien oxygénées correspondant aux zones à ombre et à barbeau de Huet (1949) (Spillmann, 1961 ; Le Louarn *et al.*, 1997 ; Allouche *et al.*, 1999). Il préfère généralement les eaux courantes aux eaux stagnantes (Spillmann, 1961) faisant de lui une espèce typiquement rhéophile. Tous les stades de développement se retrouvent d'ailleurs dans le chenal principal aux eaux plus rapides (Mann *et al.*, 1998). Il possède cependant une large amplitude écologique et typologique (Allouche *et al.*, 1999) avec un fort degré d'euryécie (Carrel & Rivier, 1996), représentant une espèce ubiquiste et opportuniste qui a pu s'acclimater aux modifications environnementales. Le régime alimentaire du chevaine se compose principalement d'insectes d'origine terrestre et de quelques mollusques aux stades jeunes. Ensuite, vers l'âge de 4 ans, son spectre alimentaire s'élargit avec des alevins de poissons, algues et végétaux vasculaires (Mann, 1976). Il s'agit donc d'une espèce omnivore à tendance vorace (Spillmann, 1961), capable de s'adapter aux ressources en nourriture disponibles dans le milieu (Le Louarn *et al.*, 1997). La reproduction a lieu en mai-juin lorsque la température dépasse 15°C. Espèce lithophile, le chevaine dépose ses œufs en plein courant sur le gravier ou entre les cailloux (Spillmann, 1961). Le chevaine peut mesurer jusqu'à 60 centimètres, et exceptionnellement plus. Le plus gros individu capturé pesait 9 kg, c'était en 1941 dans le Rhône. Il est caractérisé par une grande longévité comprise entre 10 et 15 ans.

Distribution géographique

Le chevaine est largement répandu sur le continent euro-asiatique (Spillmann, 1961 ; Le Louarn *et al.*, 1997 ; Allouche *et al.*, 1999), et est autochtone dans toute la France, ainsi qu'en Belgique (Spillmann, 1961; Philippart & Vranken, 1983). Cette espèce opportuniste semble à même de coloniser un grand nombre de milieux, et occupe actuellement une place importante dans les milieux aquatiques (Le Louarn *et al.*, 1997).

3.1.2. **Gardon** (figure I.27b)

Biologie

Le gardon fréquente de préférence les eaux faiblement courantes à stagnantes, riches en végétaux immergés (Spillmann, 1961). Il s'accommode toute fois relativement bien aux eaux plus rapides de la zone à barbeau de Huet (1949), faisant de lui une espèce eurytope, indifférente à tendance limnophile (Mann *et al.*, 1998). Les juvéniles sont omnivores (plancton et petits invertébrés), alors que les adultes sont préférentiellement herbivores, se nourrissant essentiellement de diatomées et d'algues filamenteuses (Lefèvre, 1940 *in* Spillmann, 1961). Il existe cependant une différence de régime alimentaire entre le jour et la nuit, avec plus de zooplancton et moins de zoobenthos, plantes et détritus consommés le jour (Horppila, 1999). La reproduction est printanière (à partir d'avril),unique sur l'année (Rinchard & Kestemont, 1996) et a lieu lorsque les températures atteignent 15°C (Spillmann, 1961). La température n'est pas le facteur principal intervenant dans le déclenchement de la reproduction, la photopériode étant le synchroniseur principal (Worthington *et al.*, 1982 *in* Rinchard & Kestemont, 1996). L'âge de première maturité arrive entre 2 et 4 ans selon les conditions environnementales (Rinchard & Kestemont, 1996). La femelle pond ses œufs (environ 1 mm de diamètre) sur les racines des arbres et sur les végétaux immergés, mais à défaut peut utiliser les rochers ou les alluvions graveleuses des rives. Il s'agit donc d'une espèce phyto-lithophile (Dupont, 1998). La fraie a lieu brusquement, tous les individus pondant en même temps (Léger, 1941 *in* Spillmann, 1961). La taille moyenne des gardons est comprise entre 15 et 20 centimètres, atteignant exceptionnellement 30 centimètres et plus pour un poids de 1 kg.

Distribution géographique

Le gardon est autochtone au nord des Alpes et des Pyrénées (Spillmann, 1961). Il est fréquent dans les rivières et lacs européens, occupant une large gamme d'habitats.

3.2. Caractéristiques de l'occupation spatio-temporelle du milieu

3.2.1. Chevaine

Le Louarn *et al.* (1997) ont étudié la répartition du chevaine sur quatre rivières du sud-ouest de la France (la Colmont, la Boutonne, la Flume et le Canut de Renac), dont les 2 dernières présentant des caractéristiques proches de celles de la Meuse. Ils décrivent de cette manière des différences nettes de répartition en fonction de l'âge, de l'état de maturité et de l'époque de l'année. Par exemple, le chevaine passe de berges encaissées à l'état juvénile à des lits de macrophytes lorsqu'il est adulte dans le Rhône (Carrel & Rivier, 1996). En période automnale, le chevaine montre une préférence pour les zones profondes et près des berges, présentant différents types d'abris (sous-berges, racines, végétation aquatique et rivulaire). Les milieux de type rapide (plus de 50 cm/sec, mais profonds de 50 cm) sont également colonisés mais uniquement par des individus de taille supérieure à 150 mm (figure I.28). En période de reproduction (mai - juin), une ségrégation spatiale entre les géniteurs et les individus immatures peut être observée, 24% des premiers étant localisés dans les zones profondes contre 94% des seconds. Les géniteurs se retrouvent en amont, dans les sites de reproduction aux eaux plus rapides (Le Louarn *et al.*, 1997). L'étude de ces auteurs apporte deux éléments d'information sur l'utilisation de l'habitat par le chevaine. En premier lieu, cette espèce semblerait posséder à la fois un habitat de repos caractérisé par une bonne profondeur d'eau et une certaine quantité d'abris, et un habitat d'alimentation assez proche physiquement du milieu radier. En second lieu, le chevaine et plus particulièrement la femelle semblerait montrer une très grande fidélité à son site de reproduction. Pour s'abriter, le chevaine utilise de préférence les caches des berges dans les zones plus calmes du lit principal. Durant l'été, de nombreuses espèces, et particulièrement le chevaine, apprécient l'ombrage que procure le surplomb de la végétation rivulaire (Dupont, 1998). La figure I.29 donne une idée de l'évolution de la distribution spatiale des chevaines au cours de la saison sur la Flume (profondeur de 20 cm et vitesse de 51 cm/sec). En hiver, la population composée uniquement d'individus âgés de 1 à 3 ans a une densité minimale; ses effectifs augmentent très fortement (plus de 5 fois) en passant par un maximum en fin de printemps tandis qu'apparaît une majorité de géniteurs (3 à 8 ans); puis elle diminue de moitié en automne mais en rajeunissant fortement (abondance d'alevins). De telles observations impliquent inévitablement des déplacements (Le Louarn *et al.*, 1997).

Allouche *et al.* (1999) ont étudié l'utilisation de l'habitat dans le temps et dans l'espace du chevaine sur un tronçon du Rhône supérieur. Le domaine vital du chevaine est plus étendu en été, avec une mobilité accrue dans le chenal principal, avec de temps en temps des retours sporadiques vers des eaux plus calmes. En hiver, le chevaine est associé aux blocs de pierre le jour, et il trouve refuge sous des tas de graviers la nuit. Ses mouvements sont occasionnels vers le chenal principal la nuit, mais le retour vers les eaux calmes se fait toujours avant le lever du soleil. Durant cette étude, le chevaine est resté actif, les températures ne descendant jamais sous 6°C. Un acquis de cette étude est la confirmation de l'importance de structures végétales, indispensable à la sélection d'une aire de résidence. Le chevaine présente une stratégie d'alimentation particulière qui alterne périodes de haute activité avec périodes de repos (Allouche *et al.*, 1999). La gamme thermique dans laquelle se situe préférentiellement le chevaine se trouve entre 8 et 25°C, et au-delà de 30°C, le chevaine ne trouve dans un état de stress thermique (Horoszewicz, 1973 *in* Bouchard *et al.*, 1998 ; Elliott, 1981 *in* Bouchard *et al.*, 1998). Cependant, le chevaine est adapté aux changements saisonniers de température, et peut supporter des températures hors de cette gamme, mais à court-terme. Les habitats les plus favorables sont sans doute les fosses possédant un fort degré d'inertie thermique offrant une sorte de refuge thermique, en plus d'un abris réduisant les coûts énergétiques dus à la nage (Bouchard *et al.*, 1998).

Une étude détaillée des mouvements effectués par les juvéniles de chevaine a été entreprise par Baras & Nindaba (1999). En début de période estivale, les larves effectuent des mouvements au sein d'une zone d'eau calme, des eaux ouvertes aux refuges de la ripisylve. Plus tard dans la saison, les juvéniles présentent une dynamique journalière fonction de la température et de la lumière, se regroupant avant midi dans une baie et la quittant en fin de journée. En automne – hiver, les juvéniles de toutes tailles occupent les refuges côtiers possédant des macrophytes submergés ou des débris végétaux. En conclusion, les jeunes de l'année passent d'une utilisation exclusive des eaux peu profondes à une dynamique journalière alternant les mouvements du large au littoral. Ces migrations reflètent un compromis entre l'utilisation des ressources alimentaires (au large) et la fuite des prédateurs (au niveau des berges). L'habitat des poissons d'âge 0^+ a été décrit par plusieurs auteurs: ils vivent généralement en bancs dans des eaux lentiques (<5cm/s), peu profondes (<1m), littorales (<6m de la berge) et riches en végétation immergée (Mann, 1976; Garner, 1996a; Garner, 1996b; Watkins *et al.*, 1997; Jurajda, 1999). L'habitat des individus 1^+ diffère légèrement: plus solitaires, ils préfèrent les eaux plus profondes (>40cm) possédant des aires plus rapides du chenal, mais proches de la berge et riches en

végétation aquatique (Mann, 1976; Watkins *et al.*, 1997; Jurajda, 1999). L'utilisation de l'habitat est relativement similaire le jour et la nuit, avec des captures plus faibles la nuit (Garner, 1996a).

3.2.2. Gardon

Le gardon est un poisson qui présente peu d'intérêt économique et commercial, et la plupart des études menées sur cette espèce ont été menées sur des populations entières. Les sujets d'études ont porté principalement sur leur rôle de "brouteurs" et pour leur relation proie - prédateurs. La littérature est rare sur les études au niveau individuel, les domaines vitaux et les rythmes d'activité.

Les gardons ont tendance à être plus actifs le jour, avec des maxima d'activité à l'aube et au crépuscule (Baade & Fredrich, 1998). Ces auteurs définissent trois catégories de patrons d'activité chez les gardons : ceux résidant essentiellement dans les bras morts de la rivière, ceux résidant dans les eaux calmes et les eaux du chenal principal, et ceux qui restent principalement dans les eaux plus rapides de la rivière. Les bras morts sont utilisés préférentiellement durant les mois les plus froids, et pendant la nuit, alors que le chenal principal est occupé la journée, avec une plus forte présence au niveau des berges. Les gardons sont plus actifs au printemps (avril – mai). En période de reproduction, les mouvements sont plus grands, et une forte activité est constatée en aval de la rivière. Les bras morts sont importants car ils offrent des eaux calmes richement structurées où la nourriture et les refuges sont abondants, ce qui permet aux poissons une utilisation intensive de petites zones. Cette diversité contraste avec la pauvreté du chenal principal, où les habitats recherchés (riches en structures végétales) sont rares et dispersés (Baade & Fredrich, 1998). En général, le degré de structuration des habitats influence fortement les mouvements des gardons et l'extension de leur domaine vital (Baade & Fredrich, 1998). Ceci sous-entend que dans un écosystème perturbé comme la Meuse (canalisation sur sa majeure partie), les gardons tendent à se disperser afin de trouver un endroit qui leur soit favorable. L'importance des bras morts est mise en évidence lors des mois les plus froids, où leur occupation est plus forte suite à une chute des habitats favorables dans le chenal principal (réduction du nombre de macrophytes) (Baade & Fredrich, 1998). L'activité journalière des gardons semble être liée directement aux cycles de lumière (figure I.30) (Bohl, 1980; Baade & Fredrich, 1998).

Les adultes, essentiellement planctonivores se trouvent dans la colonne d'eau le jour, lorsque la pression de prédation est minime (Bohl, 1980). Le nombre d'études portant sur les plus

jeunes stades de développement est important et caractérise l'habitat des gardons 0^+ comme des eaux peu profondes (<1m), à faible courant (<0.1m/s), proches de la berge (<6m), riches en macrophytes émergés (dont *Nuphar lutea*) qui leur offrent une protection contre les prédateurs (Garner, 1996a; Garner, 1996b; Jurajda, 1999). Ce type d'habitat est largement utilisé par d'autres espèces du même âge supposant qu'il offre de bons taux de croissance, une bonne protection contre les prédateurs et une grande disponibilité en nourriture (Garner, 1996b). Les habitats de jour et de nuit sont fort similaires avec cependant une faible augmentation de la profondeur et de la distance à la berge pendant la nuit. Les captures sont également plus faibles de nuit (Garner, 1996a).

3.2.3. Cohabitation chevaine - gardon

Un suivi de l'évolution des proportions relatives de chevaines et de gardons de 1979 à 1992 a été réalisé sur la Flume, rivière du sud-ouest de la France (figure I.31). Durant les premières années, le gardon représentait environ 95% de la population de cyprinidés. Suite à un curage et à la rectification de méandres de la rivière en 1983 et 1984, la population de gardons est restée stable tandis que les effectifs de chevaines ont augmenté pour atteindre 30 à 35% des cyprinidés (Le Louarn *et al.*, 1997). Cela présuppose que cette espèce peut s'adapter relativement rapidement aux modifications de son environnement et fait d'elle une espèce à large valence écologique.

Le chevaine étant une espèce piscivore, et le gardon une espèce planctonivore proie, les relations interspécifiques entre ces deux espèces sont intéressantes à étudier. Des études menées sur une grande rivière montrent des migrations nocturnes des espèces proies (dont le gardon) d'un habitat à roche vers un habitat peu profond et sablonneux. L'étude montre que le nombre de chevaines augmente dans le premier type d'habitat la nuit. La réponse des gardons serait alors probablement une recherche de refuge contre la prédation des chevaines (Copp & Jurajda, 1993; Copp & Jurajda, 1999). Dans ce travail, nous n'avons pas étudié cette relation chevaine – gardon en axant les études sur la répartition spécifique durant le jour et la nuit.

4. Conclusion et objectifs

Les rythmes circadiens sont des phénomènes constants et importants dans le règne animal. Ils sont à la base des patrons d'activité journaliers chez la plupart des organismes, tant aux niveaux cellulaire et tissulaire qu'aux niveaux physiologique et comportemental. Chez les poissons, ces rythmes sont extrêmement diversifiés et présentent une grande plasticité qui leur permet de coloniser et de s'adapter à une large gamme d'habitats dans les eaux du globe terrestre. De nombreux facteurs abiotiques et biotiques influencent et modulent ces rythmes, résultant en une combinaison unique de rythmes d'activité offrant un maximum de bénéfices énergétiques dans un milieu donné avec ses conditions environnementales particulières. De par ces caractéristiques, nous voyons que ce domaine d'étude est vaste et complexe, nécessitant continuellement de nouvelles recherches afin de compléter les informations sur la biologie des espèces halieutiques. C'est dans ce cadre que nous avons décidé d'étudier la répartition de deux espèces, le gardon et le chevaine, dans un milieu choisi, la Meuse.

Les objectifs principaux du mémoire sont de déterminer le plus précisément possible les éventuelles différences nycthémérales qu'il existe dans la répartition spatio-temporelle des deux espèces précitées dans un milieu fortement modifié par l'action anthropique. Les données recueillies sur les études antérieures portant sur le sujet sont peu nombreuses et apportent une information réduite sur ce que nous recherchons. Nous savons que le chevaine est une espèce rhéophile qui aime s'abriter dans des caches où la végétation et les débris sont abondants. Nous nous attendons donc à le retrouver principalement au niveau des berges qui lui offrent abri et nourriture. Le gardon est quant à lui une espèce à tendance limnophile, planctonivore, vivant en bancs dans la colonne d'eau et cherchant refuge au niveau des berges lorsque la pression de prédation est présente. La discussion nous permettra de confirmer ou réfuter certains points et d'apporter des éléments nouveaux aux connaissances sur la biologie de ces deux espèces.

II. Matériel et Méthodes

1. Milieu étudié : La Meuse

La Meuse (871 km) prend sa source à l'est de la France, sur le plateau de Langres. Elle traverse la Belgique et les Pays-Bas où elle rencontre le Bas-Rhin, formant le delta qui s'ouvre sur la mer du Nord. Elle possède une superficie de bassin versant de 36011 km^2 au total, dont 40% (13489 km^2) en Belgique. La partie belge de la Meuse, qui fait 182 km, présente les caractéristiques suivantes : pente naturelle moyenne de 0.023% mais modifiée suite à la construction de 15 barrages sur son cours, et une température moyenne de 16°C, dont 3-4°C en janvier et 25-26°C en août (Micha & Pilette, 1988). Les récoltes effectuées dans le cadre de ce mémoire ont été réalisées dans le bief de Heer-Agimont, à la frontière franco – belge, distant de la source de 490 km environ. Il est, pour la Meuse belge, un des biefs les moins perturbés.

Durant le siècle dernier, ce fleuve a été fortement modifié par l'action anthropique. Le développement des industries et l'évolution du paysage agricole sur son bassin versant, ainsi que sa canalisation et la construction de barrages en vue de contrôler les crues, ont eu un impact défavorable sur l'écosystème fluvial. En effet, une régression de la plaine inondable et du chenal principal a fortement interféré avec cet écosystème riverain, sa qualité d'eau et sa biocénose. La faune ichtyologique a compté près de 47 espèces de poissons, et actuellement, 7 espèces anadromes ont disparu, alors que d'autres voient leurs effectifs décroître. Il s'agit par exemple des espèces rhéophiles qui laissent la place aux espèces limnophiles (Micha & Borlée, 1989).

2. Données sur les espèces cibles

Les récoltes s'étalent sur 2 années, de 1999 à 2000. Ce travail traitera essentiellement des données concernant le gardon et le chevaine pour les mois de mai et juin de l'année 2000. L'échantillonnage de la saison 2000 comporte une particularité. Afin de réduire au maximum les biais causés par la méthode de capture, les pêches ont été réalisées le mardi (électricité de jour et filets de nuit) et le jeudi (filets de jour et électricité de nuit) de la même semaine, tous les 15 jours. En 1999, une semaine était réservée aux pêches de jour et une autre aux pêches de nuit, engendrant une éventuelle variabilité hebdomadaire qui a été réduite en 2000. Une comparaison des données obtenues en 1999 et 2000 dévoilera peut-être une interprétation plus précise des rythmes nycthéméraux grâce à cette méthode.

3. Techniques de capture et récolte des données

3.1. Pêche à l'électricité

Les poissons, dans certaines conditions, réagissent au courant électrique en nageant vers le pôle positif (anode). La pêche à l'électricité est basée sur cette observation En pratique, elle se déroule de la manière suivante: le courant est produit par un groupe électrogène de type Deka et est conduit par de longs câbles caoutchoutés vers la cathode, électrode négative. Celle-ci consiste en un bon conducteur, treillis métallique, qui est submergé dans le cours d'eau. La pêche s'effectue sur un bateau Zodiac de type Marshall qu'une personne dirige au moteur en remontant le courant du fleuve, tout en restant à une distance approximative de 2 mètres de la berge. Une seconde personne, se trouvant sur la proue du bateau, plonge l'anode vers l'amont et la ramène vers les épuisettes de deux personnes supplémentaires. Dans un rayon d'environ 2 mètres, les poissons sont paralysés sous l'effet du champ électrique créé par les deux électrodes (phénomène d'électrotactisme). Le courant généré est un courant de type redressé utilisé en fonction de la conductivité de l'eau à environ 300 volts pour une intensité de 2 à 6 ampères. Une fois les poissons récoltés, une détermination jusqu'à l'espèce est effectuée, la taille et le poids sont déterminés au millimètre et au gramme près, respectivement.

Parmi les techniques existantes (abondance par point d'échantillonnage, pêche en continu,...), nous avons choisi celle des habitats qui offre l'avantage de ne pas échantillonner tout le bief, mais une série de tronçons homogènes, appelés HABITATS, répartis dans tout le bief et représentatifs des habitats présents. Ils sont au nombre de 12, et d'une longueur arbitraire de 50 mètres. Ils peuvent être regroupés dans 3 catégories distinctes : Habitats semi-naturels à berge encaissée (4), Habitats semi-naturels à pente faible (4) et Habitats artificiels de type perré (4). Le tableau II.1 reprend leurs caractéristiques principales et la figure II.1 situe les habitats dans le bief de Heer-Agimont.

Les avantages de cette technique sont les suivants :

1) Elle offre un échantillonnage de tous les types d'habitats, permettant d'approcher la richesse spécifique du bief
2) Les variables du milieu et le peuplement de poissons sont pris dans CHAQUE habitat, permettant l'étude des preferendums d'habitat pour quelques espèces cibles

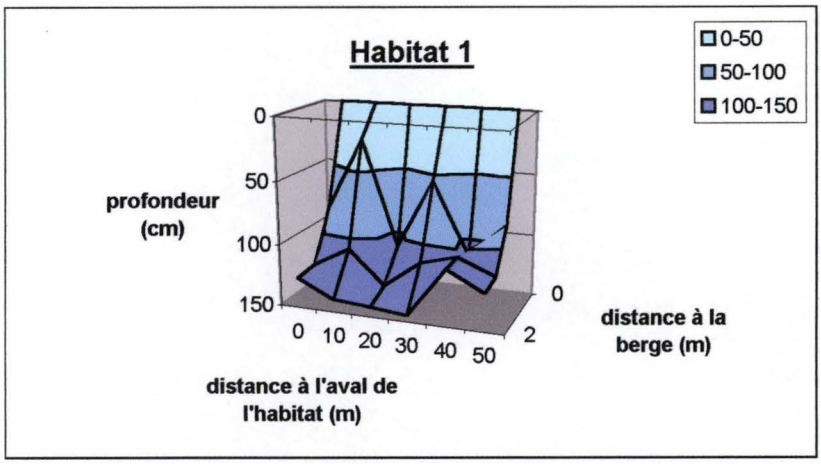
Tableau II.1: Caractéristiques des 12 habitats échantillonnés

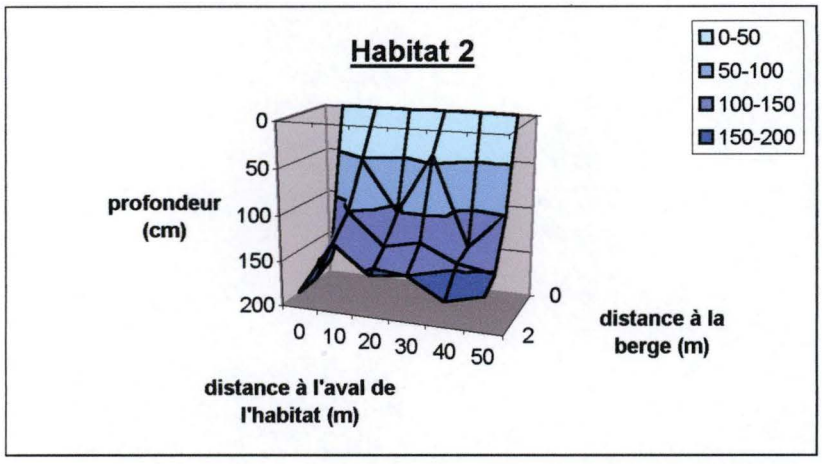
	Rive	Situation dans le bief	Végétation	Substrat
Pente raide				
Habitat 1	Droite	Amont	+++	Terre – Gravier
Habitat 2	Droite	Amont	+++	Terre – Gravier
Habitat 3	Droite	Amont	+++	Terre – Gravier
Habitat 4	Droite	Amont	+++	Terre – Gravier
Pente faible				
Habitat 5	Gauche	Amont	++	Gravier – Pierres
Habitat 10	Gauche	Aval	+++	Terre (vase)
Habitat 11	Droite	Aval	+++	Vase – Gravier
Habitat 12	Droite	Aval	+++	Vase – Gravier
Perré				
Habitat 6	Gauche	Aval	+	P. bétonné
Habitat 7	Gauche	Aval	-	P. bétonné
Habitat 8	Gauche	Aval	-	P. disloqué - Roche
Habitat 9	Gauche	Aval	-	P. bétonné

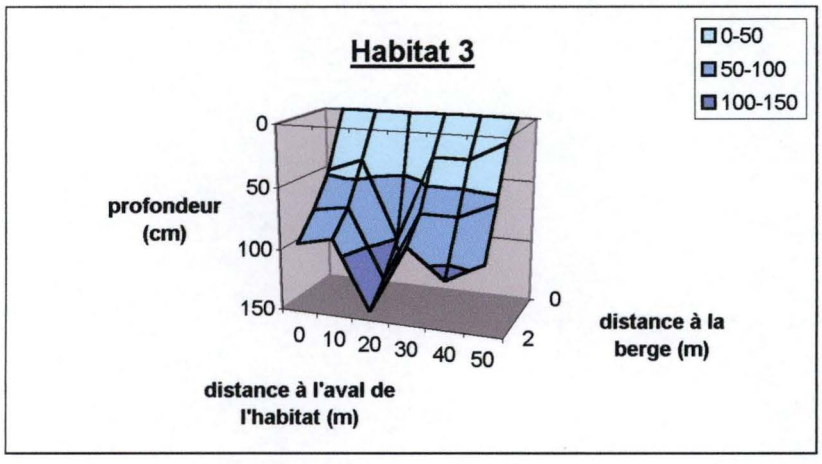
Les figures II.2 a, b et c présentent un schéma des profils littoraux de chaque habitat. Des mesures de profondeurs ont été relevées tous les 10 mètres le long de l'habitat, et à 0, 0.1, 1 et 2 mètres de la berge. Nous avons groupé nos habitats sur base de ces profils. En effet, nous avons constaté que dans la catégorie des habitats semi-naturels à pente raide, la mesure de profondeur prise à 10 cm de la berge est déjà conséquente, ce qui n'est pas le cas des habitats semi-naturels à pente faible qui présentent un profil relativement plat, entrecoupé de trous plus profonds. Dans la catégorie des habitats artificiels de type perré, le profil reste constant, et plat. La figure II.3a,b reprend les photographies des habitats échantillonnés.

3.2. Pêche au filet maillant

Les filets fixes utilisés dans notre étude sont des filets horizontaux de fond. Ils ont une longueur de 25 à 50 mètres et font 2 mètres de hauteur, avec des mailles allant de 10 mm à 60 mm (tableau II.2.). Ils sont coulés dans l'eau, avec un angle arbitraire de 45° par rapport à la berge, comme un rideau que le poisson ne peut voir. Les poissons qui sont dans la colonne d'eau nagent de telle façon qu'ils sont pris par les opercules, et parfois par l'avant de leur nageoire dorsale. Les filets sont constitués de fins fils de pêche en nylon (monofilaments) pratiquement invisibles dans l'eau. De même que pour la pêche à l'électricité, les poissons sont déterminés jusqu'à l'espèce, mesurés et pesés au millimètre et au gramme près, respectivement. Durant cette saison de pêche (2000), une maille supplémentaire a été utilisée (10 mm) au détriment du filet de







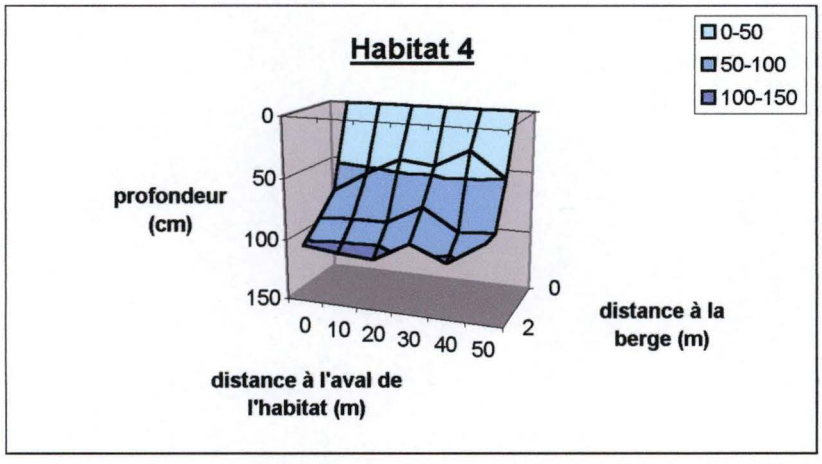
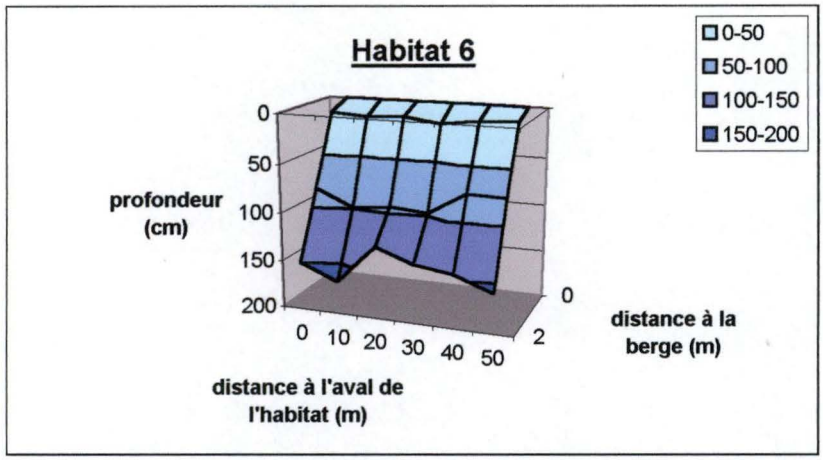
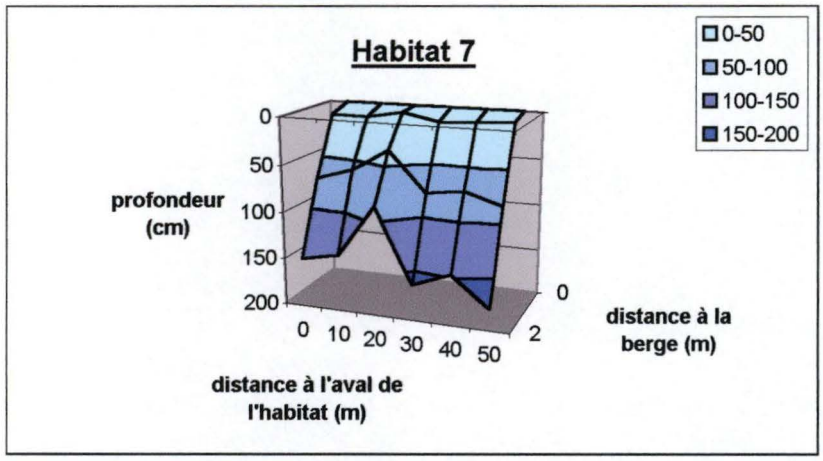
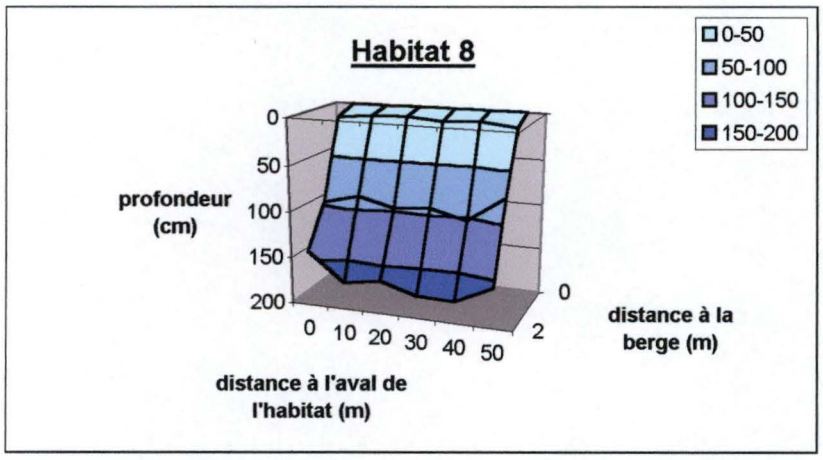


Fig. II.2a: Profils topographiques des habitats semi-naturels à pente raide







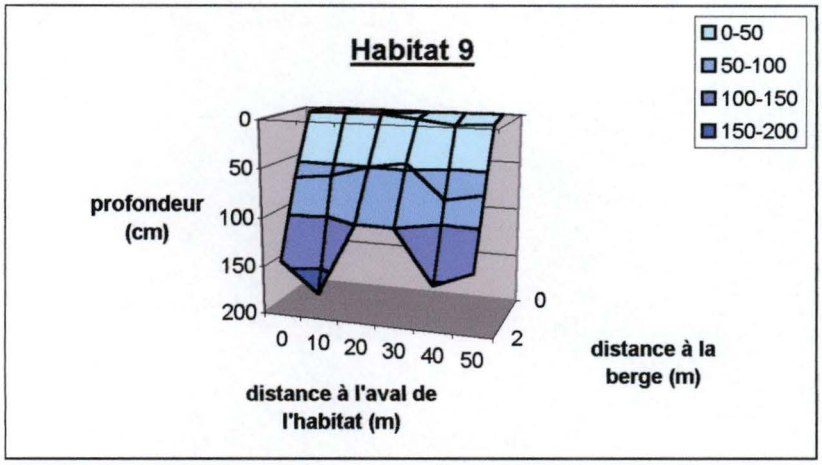
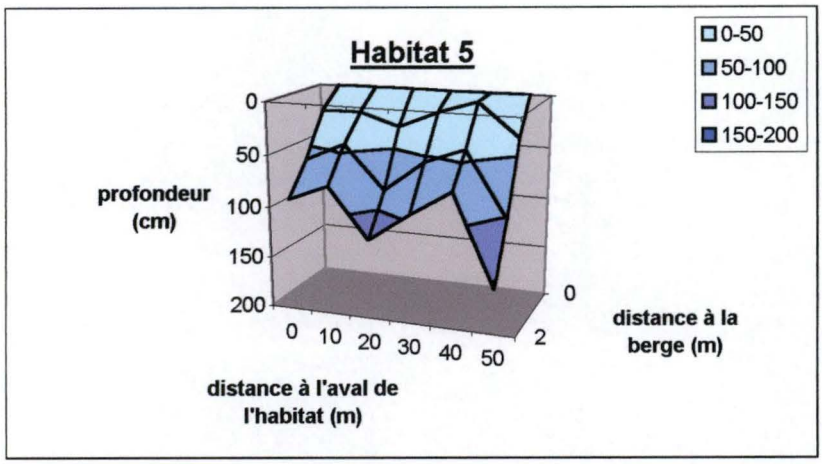
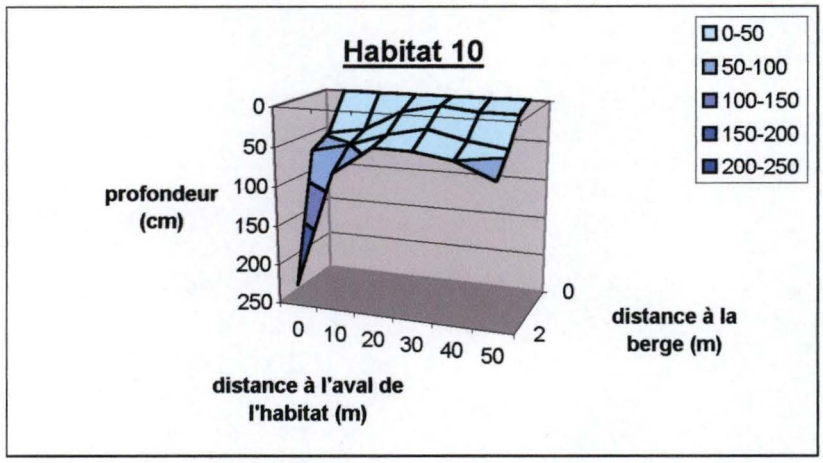
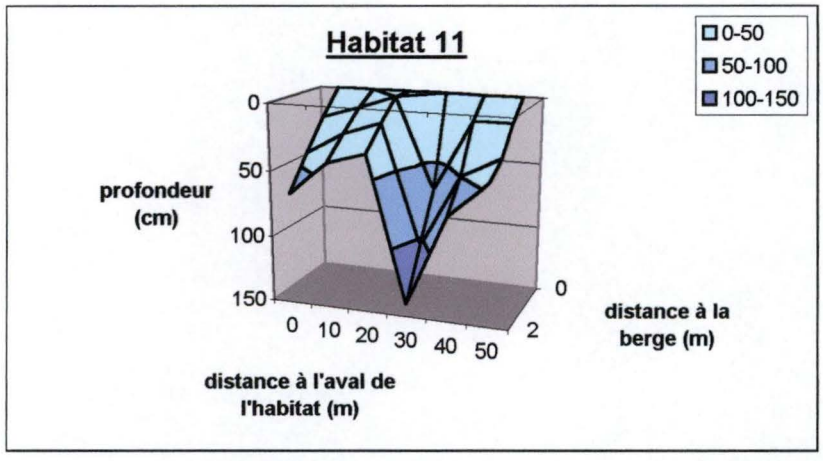


Fig. II.2b: Profils topographiques des habitats artificiels de type perré







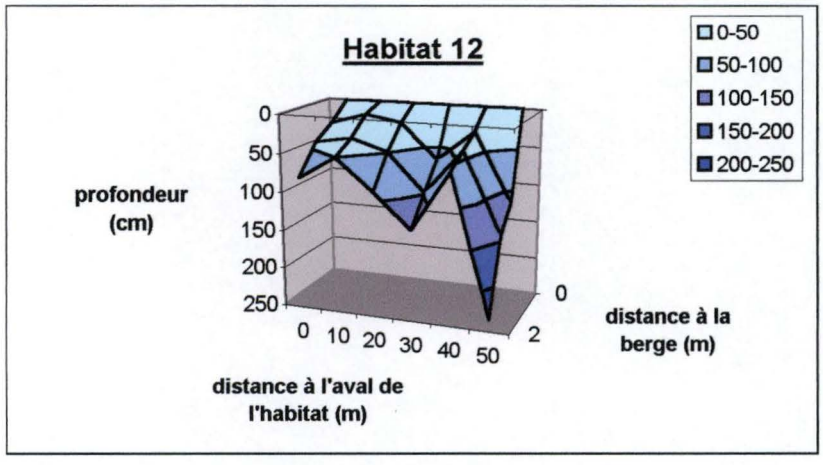


Fig. II.2c: Profils topographiques des habitats semi-naturels à pente faible

Habitat 1

Habitat 2

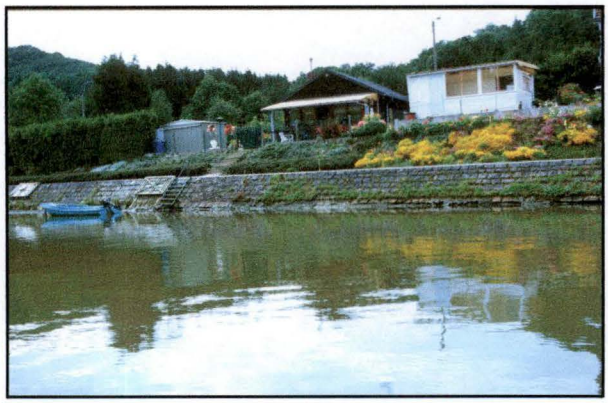
Habitat 3

Habitat 4

Habitat 5

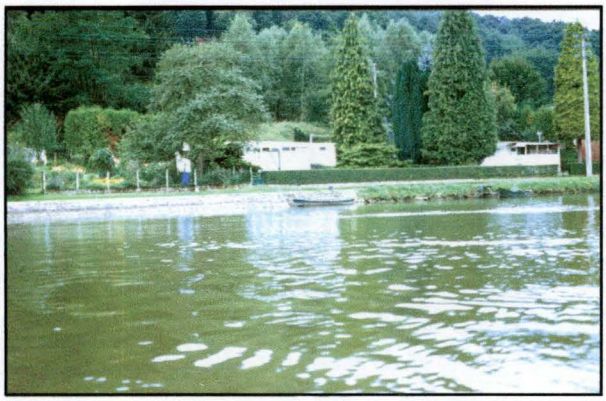
Habitat 6

Fig.II.3a: Photographies des habitats 1 à 6



Habitat 7

Habitat 8



Habitat 9

Habitat 10

Habitat 11

Habitat 12

Fig.II.3b: Photographies des habitats 7 à 12

maille 70 mm utilisé lors de la saison 1999. Ce choix a été motivé par le peu de poissons pris au filet de 70 mm de maille par rapport aux prises plus conséquentes dans les filets de petites mailles. De plus, le filet de 60 mm de maille offrait un échantillonnage similaire au filet de 70, donnant des résultats redondants.

Tableau II.2 : Caractéristiques de la batterie de filets maillant horizontaux de fond

Taille d'entre - nœuds (mm)	Longueur totale (m)	Hauteur (m)	Superficie échantillonnée (m^2)
60	50	2	100
50	50	2	100
40	45	2	90
30	35	2	70
20	25	2	50
15	25	2	50
10	25	2	50
TOTAL			**510**

3.3. Physico-chimie

Cinq paramètres physico-chimiques ont été mesurés pour chaque habitat, lors de chaque pêche, et une fois dans la colonne d'eau lors de chaque pêche au filet. Ces paramètres sont les suivants :

1) CONCENTRATION EN OXYGÈNE DISSOUS : mesure en mg/l et % de saturation au moyen d'un oxymètre "WTW Oxy 320"
2) TEMPÉRATURE : mesure en °C à l'aide d'une sonde incorporée à l'oxymètre
3) PH : mesure au moyen d'un pH-mètre "WTW 330"
4) CONDUCTIVITÉ : mesure au moyen d'un conductivimètre "WTW LF 318"
5) VITESSE DU COURANT : mesures prises à 10 et 100 cm par rapport à la surface et environ 2 mètres de la berge, ceci au moyen d'un courantomètre "Flo-Mate"

En plus de ces mesures, des observations de terrain ont été ajoutées aux informations, pouvant servir d'explication à certains phénomènes. Ces observations portent généralement sur la présence – absence de nuages, le pourcentage d'ensoleillement ou encore la présence de débris dans l'eau pouvant provenir de forts débits antérieurs.

3.4. Déroulement des campagnes de pêche

Les campagnes de pêche ont eu lieu toutes les deux semaines, le mardi et le jeudi à partir du 2 mai 2000, ceci pour réduire les biais engendrés par le temps écoulé entre une pêche de jour et une pêche de nuit. Le mardi, la pêche à l'électricité avait lieu de jour, de 14 à 18h30, et la pêche au filet avait lieu de nuit, à partir de la tombée de la nuit pendant 4h00. Le jeudi, le programme était inversé avec la pêche au filet de jour et la pêche à l'électricité de nuit. Pour la pêche à l'électricité, les habitats étaient pêchés, ensuite la physico-chimie était prise au milieu de la zone échantillonnée, et chaque poisson était mesuré au millimètre près. Pour la pêche au filet, ceux-ci étaient démaillés les uns à la suite des autres, et de nouveau chaque poisson était mesuré au millimètre près. Dans chaque cas, une personne notait les données sur un support adapté au terrain. Un grand bac situé dans le bateau permettait de conserver les poissons au cours de la pêche. De nuit, les pêches se déroulaient à l'aide d'un phare halogène monté sur pied, d'une puissance de 300 Watt et dégageant une lumière incandescente. Celui-ci était allumé au dernier moment afin de perturber le moins possible la zone d'échantillonnage. L'annexe 1 reprend un résumé des campagnes de pêche de la saison 2000. Les figures II.4a,b,c,d illustrent en photographies les techniques de pêche utilisées.

4. Traitements statistiques

4.1. Encodage des données

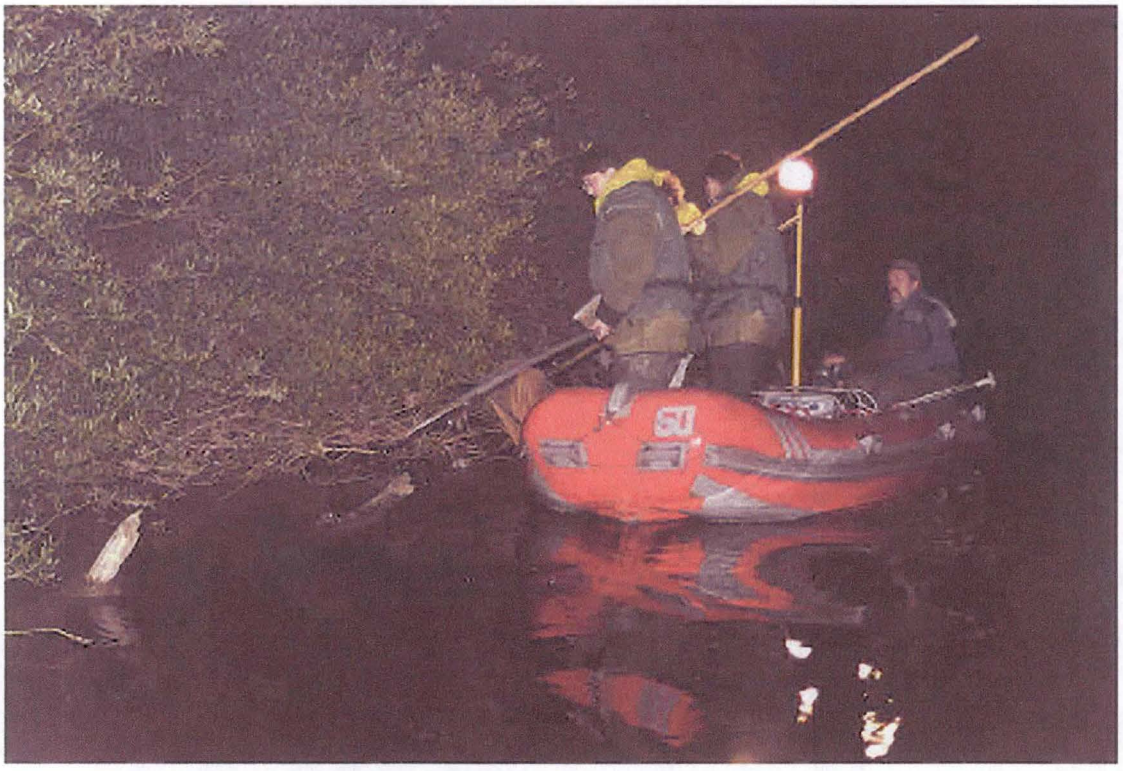
Les données récoltées sur le terrain sont encodées sur ordinateur grâce au tableur Excel. Une première colonne reprend les différents habitats d'une pêche à l'électricité ou les différentes mailles d'une pêche au filet. Trois colonnes sont réservées à l'espèce, la taille et le poids du poisson. Cette année, les poids ont été déterminés sur base d'une relation poids - longueur spécifique à chaque espèce, établie sur des échantillonnages réalisés auparavant. Une colonne reprend les éventuelles remarques afférentes à l'état sanitaire des poissons. Enfin, la physico-chimie est notée pour chaque pêche avec les observations météorologiques de terrain. Sous cette forme, les résultats sont facilement accessibles et permettent une analyse rapide.

a)

b)

Fig. II.4: Méthodes de capture utilisées: (a) pêche à l'électricité, (b) pêche au filet maillant de fond.

c)



d)

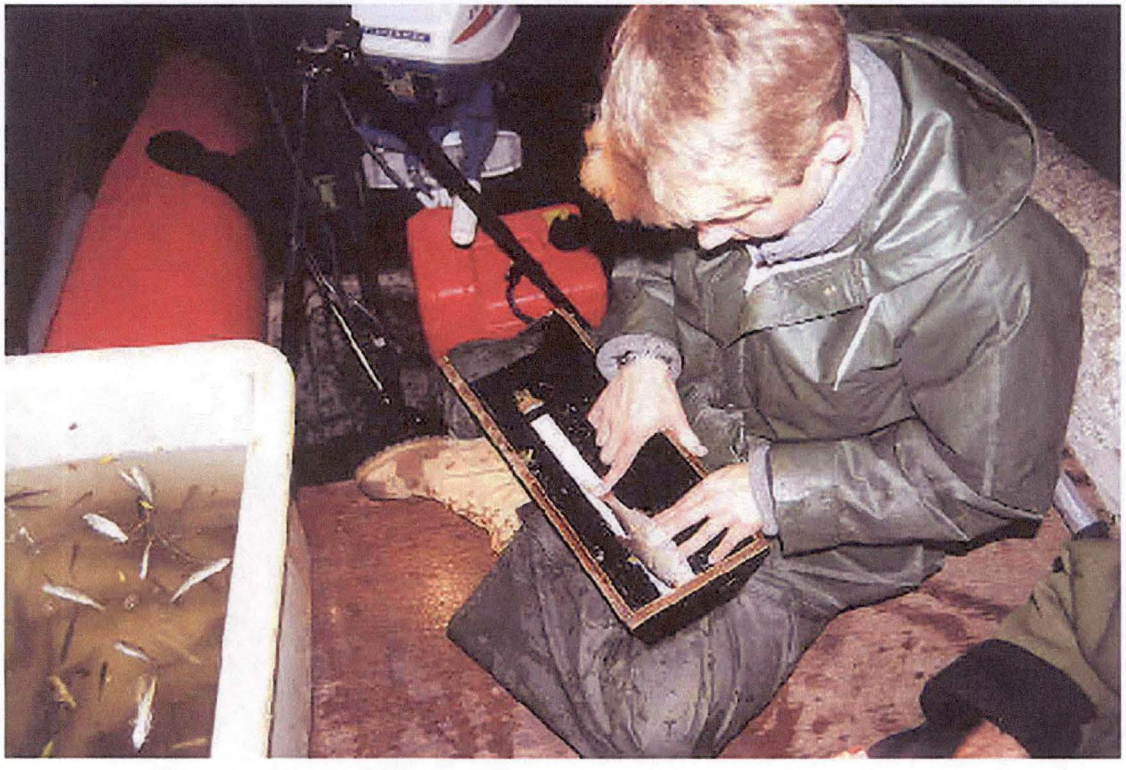


Fig.II.4: (c) pêche à l'électricité de nuit, (d) biométrie de nuit (mesure des poissons)

4.2. Position dans la population

Avant de commencer tout traitement des résultats, les deux espèces étudiées ont été replacées dans la population globale mosane. Pour cela, des graphiques de type secteurs reprennent les pourcentages de présence du gardon et du chevaine parmi toutes les espèces récoltées. Pour chaque semaine de pêche, un graphe général a été fait sur les données complètes ramenées à des effectifs par 100 m^2. Ensuite les données ont été divisées une première fois en méthodes de pêche, et une seconde fois en période par méthode. Un tableau reprenant le pourcentage de toutes les espèces récoltées durant les campagnes de pêche a également été dressé.

4.3. ACP (analyse en composantes principales) pour l'étude des facteurs environnementaux

L'ACP (analyse en composantes principales) est ici utilisée pour évaluer la contribution de 10 facteurs environnementaux dans le profil de distribution des poissons. Cette analyse a été menée selon la méthode décrite par Depiereux *et al.* (1983) grâce au programme "Microsoft STATISTICA™ 6.0". Nous avons tenté de définir le rôle joué par les facteurs suivants : température de l'eau (T°EAU), pH (PH), conductivité (CONDUCT), oxygène dissous (O2), vitesse du courant à la surface et à 1 mètre de profondeur (V0_01 et V1_00), débit du fleuve (DEBIT), localisation (LOCALISA) (berges ou colonne d'eau) ou encore la date (DATE) et la période du nycthémère (PERIODE). Ces facteurs sont à mettre en relation avec le nombre total de poissons capturés lors d'une pêche (NB_TOT), le nombre et la fréquence des gardons (NB_RR, FREQ_RR) et des chevaines (NB_LC et FREQ_LC). Des facteurs supplémentaires ont été ajoutés dans l'analyse, à savoir: température moyenne de l'air, durée d'ensoleillement et précipitations. Ces données proviennent de l'IRM (Institut Royal de Météorologie) et sont prises en compte pour information. La première étape consiste à approcher globalement l'importance relative des différents facteurs dans la répartition des poissons. Ensuite, à partir des premiers résultats, nous avons analysé plus en détails l'effet de certains facteurs qui nous paraissaient intéressants. Les données ont été transformées en logarithme, et les valeurs manquantes sont soumises au programme sous la forme "-9999".

4.4. Captures au filet

Les données de pêche au filet maillant s'étendent sur une période de 5 semaines. Seules les données sur le gardon sont analysées vu le faible nombre de chevaines capturés au filet de jour et de nuit (annexe 2a). Un diagramme fréquence – taille en 2 dimensions présente les effectifs de gardons par classes de taille de 50 mm le jour et la nuit. Un test T de Student (test d'égalité des espérances sur des observations pairées) est réalisé sur ces résultats afin de déceler une éventuelle différence de population entre les périodes nycthémérales. Des diagrammes fréquence-taille plus détaillés sont faits pour le jour et la nuit de chaque semaine de pêche, et ce pour des classes de taille de 10 mm. Chaque maille est représentée par une couleur spécifique.

4.5. Captures à l'électricité

Étant donné la grande variabilité du nombre de poissons récoltés (de 0 à 100 poissons par habitat), une transformation logarithmique des données a été réalisée. Les données de pêche à l'électricité ne concernent que 4 semaines de la saison 2000 (voir annexe 1).

Pour chaque espèce, chaque pêche et chaque période, les données (effectifs par habitat) ont été réduites en leur calculant un Z-score. Il est obtenu par la formule suivante: $\mathbf{(X_i - Xbar)/S}$, où X_i représente la valeur pour laquelle le Z-score est calculé, Xbar la moyenne des X_i sur 12 habitats et S l'écart-type sur ces mêmes 12 habitats. Les résultats sont mis en graphique de type histogramme, ce qui donne un aperçu des affinités des espèces pour les 12 habitats échantillonnés (valeur positive pour une préférence d'habitat, et inversément). De même, ce traitement a été réalisé sur les 3 catégories d'habitats. Une couleur représente à chaque fois un type d'habitat (elle est conservée pour toutes les analyses). Afin de globaliser encore plus les résultats obtenus, un pourcentage de présence dans ces 3 catégories a été mis sous forme de graphique de type secteur, de nouveau pour chaque espèce, de jour et de nuit.

Un test de χ^2 (Khi carré) a été appliqué pour mettre en évidence une utilisation non homogène des 12 habitats. Pour cela, nous avons calculé le pourcentage de présence du chevaine ou du gardon dans chaque habitat, et avons comparé ces valeurs à une distribution théorique homogène. Pour chaque habitat, nous avons appliqué la formule suivante: $\mathbf{((O - T)^2)/T}$, où O est le pourcentage observé et T le pourcentage théorique. Le χ^2 observé est la somme des valeurs obtenues pour chaque habitat.

Pour connaître l'effet de la date, de la période et de l'habitat sur la répartition des poissons, une analyse de la variance à trois critères de classification (ANOVA 3) a été réalisée pour chaque espèce. Le modèle utilisé est un modèle CROISÉ FIXE et est décrit par la formule suivante (Dagnelie, 1970) :

$$X_{ijkl} - m_{...} = a_i + b_j + c_k + (ab)_{ij} + (ac)_{ik} + (bc)_{jk} + (abc)_{ijk} + D_{ijkl}$$

Où les constantes a_i, b_j et c_k sont les effets principaux des 3 facteurs, $(ab)_{ij}$, $(ac)_{ik}$ et $(bc)_{jk}$ les interactions 2 à 2, et $(abc)_{ijk}$ l'interaction triple. Les variables D_{ijkl} sont normales, indépendantes, de moyenne nulle et de même écart – type. Ces 3 critères fixes sont la DATE (**a** : 4 niveaux), la PÉRIODE (**b** : 2 niveaux) et le type d'HABITAT (**c** : 3 niveaux). Nous avons utilisé des PSEUDO-RÉPLICATS (**D** : 4 habitats par catégories) étant donné l'impossibilité d'échantillonner deux sites identiques tant au niveau de leur situation physique que par leurs conditions environnementales. En outre, nous avons dû éliminer pour chaque date un habitat (pseudo-réplicat), car les 18 mai, 15 et 29 juin, certains de ces sites n'avaient pu être pêchés, et constituaient des valeurs manquantes pour l'analyse. L'avantage de ce traitement statistique est de détecter le rôle de ces facteurs dans une éventuelle différence de population (moyenne différente) ou de leur interaction (masquant alors l'effet d'un de ces facteurs). L'analyse se fait sur un nombre appelé ici "LOG-FRÉQUENCE" et est calculé comme ceci : **log (effectifs de l'espèce) / log (effectifs totaux)**, et ce pour chacun des pseudo-réplicats. L'analyse se fait grâce au programme "Microsoft STATISTICA^{TM} 6.0".

Pour compléter l'étude, les résultats sont décomposés en différentes classes de taille choisies sur base d'observations de terrain : poissons <100 mm, entre 100 et 200 mm et >200 mm. Pour chacune de ces classes, une moyenne des pourcentages par habitat est faite aux 2 périodes nycthémérales. Nous avons choisi de présenter les données sous forme de pourcentages afin de ne pas donner le même poids aux pêches ayant des rendements différents (plus ou moins de poissons récoltés pour une campagne de pêche). Les résultats sont présentés sous forme de graphique de type histogramme avec les écart – type sur chaque moyenne.

Pour chaque espèce, des diagrammes fréquence – taille plus détaillés ont été réalisés pour le jour et la nuit de chaque semaine de pêche avec des classes de 10 mm, comme cela a été effectué pour les données de pêche au filet.

4.6. Données de la saison 1999

Les données récoltées lors de la saison 1999 peuvent être divisées en 2 groupes:

1. Les données "habitats" qui concernent 3 semaines de pêche (une en juin, une en juillet et une en août). Elles regroupent des échantillonnages sur une batterie de 7 filets (mailles de 15, 20, 30, 40, 50, 60 et 70 mm) et sur 12 habitats différents de la saison 2000.
2. Les données "barrage" qui concernent 4 campagnes de pêche réalisées dans des eaux à plus fort débit car situées dans une zone proche d'un barrage à aiguilles (200 mètres).

Un premier traitement reprend la proportion du chevaine et du gardon dans la population échantillonnée en 1999. Les résultats sont présentés dans un graphique de type secteur comme cela a été fait pour les résultats de la saison 2000. Le premier groupe sera soumis aux analyses suivantes: comparaison générale des effectifs nycthéméraux pour les captures au filet (comme cela a été fait pour les données filet de la saison 2000), et comparaison des effectifs nycthéméraux pour les captures à l'électricité. Le second groupe sera soumis simplement aux comparaisons nycthémérales pour les deux techniques de pêche. Les résultats obtenus seront comparés aux résultats obtenus pour la saison 2000. Nous devons préciser que lors de la saison 1999, les individus de l'année (0+) n'ont pas été mesurés (<70 mm), mais comptés et groupés en "lots", ceux-ci étant pesés. Les résultats de l'année 1999 seront présentés avant ceux de la saison 2000, car ils présentent une information plus générale qui sera appuyée par les résultats de la saison 2000.

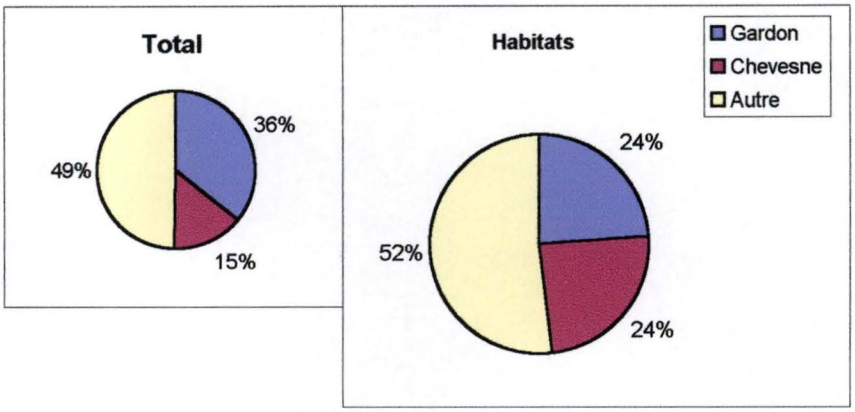
III. Résultats et Interprétation

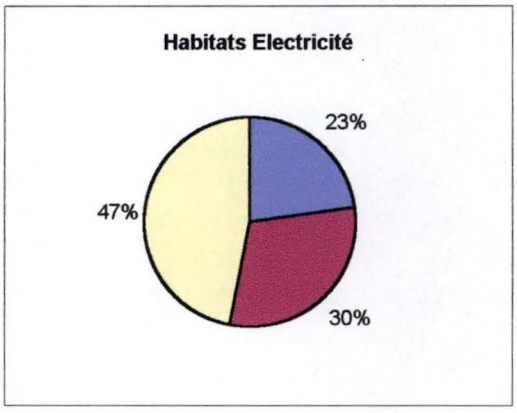
1. Résultats de la saison 1999

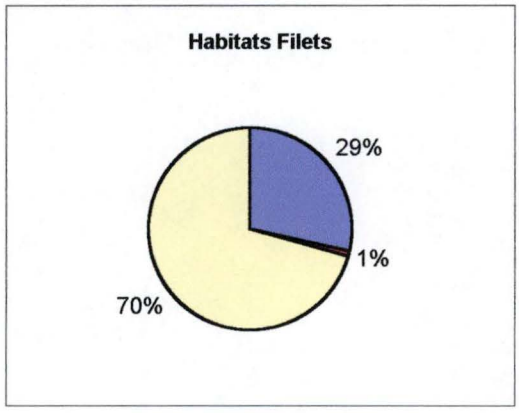
Description des résultats

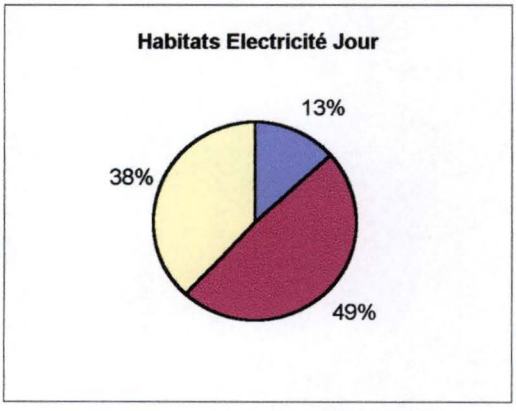
Globalement, les gardons représentent 35% de la population et les chevaines 15%. Les données "barrage" sont relativement différentes des données "habitats". Les résultats pour les pêches d'habitat sont donnés à la figure III.1a. La proportion de chevaines et de gardons est équivalente (24%), cependant les chevaines sont généralement mieux capturés par la technique de la pêche à l'électricité (de 20 à 50% des effectifs totaux) alors que les gardons sont préférentiellement pris aux filets maillant (de 10 à 40% des effectifs totaux). Nous constatons également une variation nycthémérale de ces valeurs : à l'électricité, les chevaines représentent une plus grande partie de la population échantillonnée de jour (49% contre 19% la nuit), alors que les gardons prennent de l'importance la nuit (29% contre 13% le jour) ; au filet, les chevaines sont rarement capturés tant de jour que de nuit (voir annexe 2b), alors que les gardons voient leur proportion diminuer la nuit (de 41% le jour à 9% la nuit). Les résultats des pêches barrage (figure III.1b) diffèrent déjà par la proportion des 2 espèces, la population échantillonnée comprenant 43% de gardons et 9% de chevaines. Les pêches à l'électricité sont dominées par les gardons qui présentent un pourcentage constant de 43-44% au cours du nycthémère. Les chevaines présentent également un pourcentage relativement stable entre 8 et 12%. Les résultats des pêches au filet nous montrent que les deux espèces ne représentent que 20% de la population capturée par cette technique. Les gardons occupent 24% de la population diurne et 9% de la nocturne, et le chevaine 1 et 6%, respectivement.

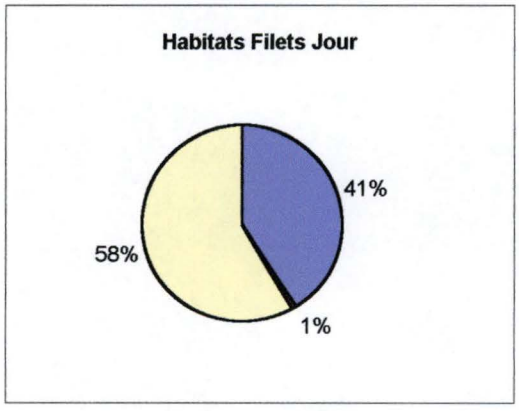
Nous allons détailler ici les pêches réalisées dans la zone des habitats. Les pêches au filet ne portent que sur les gardons, les chevaines étant capturés trop rarement par cette technique (annexe 2b). Les gardons sont plus nombreux le jour, bien que la différence ne soit pas significative ($p=0.074$) (figure III.2). Les diagrammes fréquence-taille de la figure III.3 nous confirment la tendance des gardons à être plus présents de jour dans la colonne d'eau. Si nous regardons plus en détail les graphiques, nous constatons que, de jour, le maximum des individus se trouve entre 150 et 200 mm (pic supplémentaire de 100 à 150 mm en août), et de nuit, nous retrouvons généralement des plus grandes classes de taille allant de 200 à 300 mm, toutefois moins nombreuses que les petites classes de taille le jour. Celles-ci sont presque absentes dans

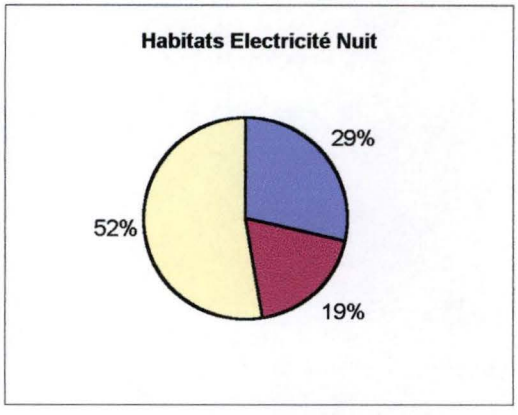












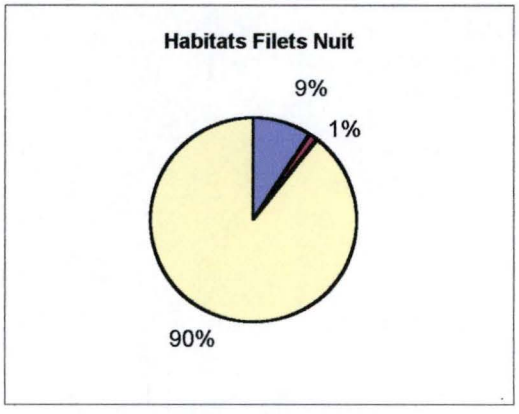
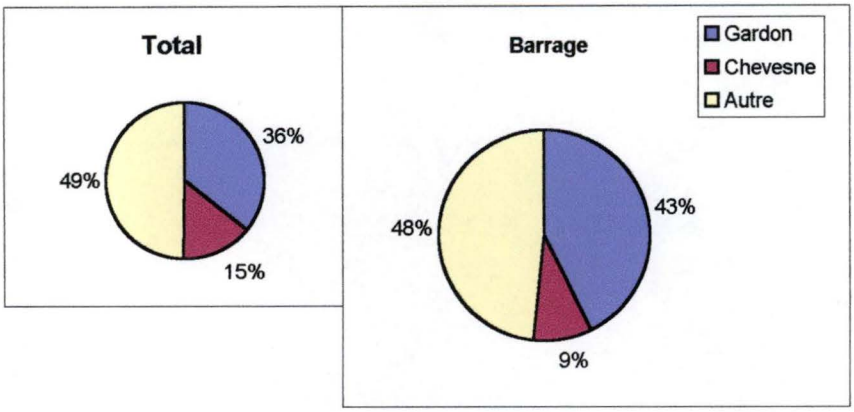
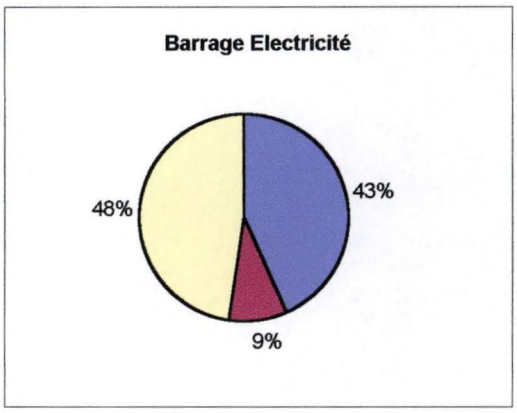
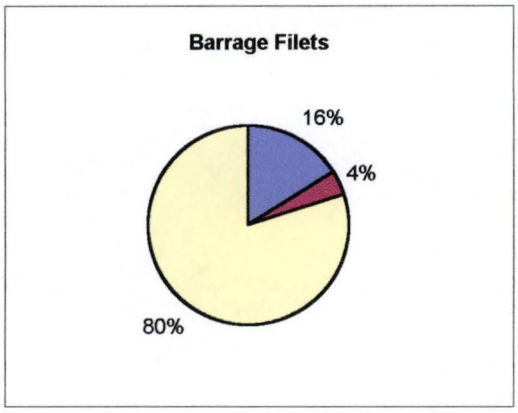
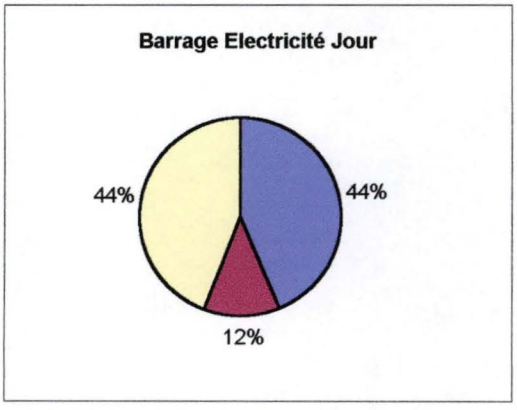


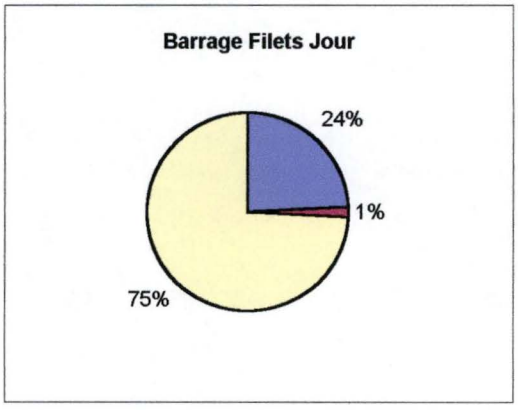
Fig. III.1a: Composition de la population échantillonnée dans la zone des habitats lors de la saison 1999.

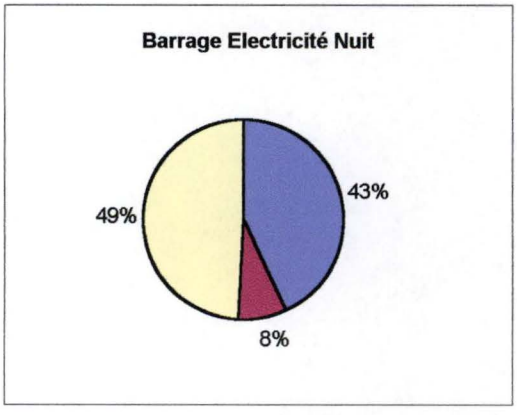












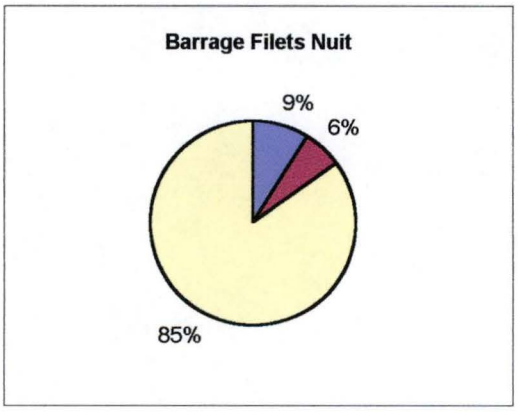
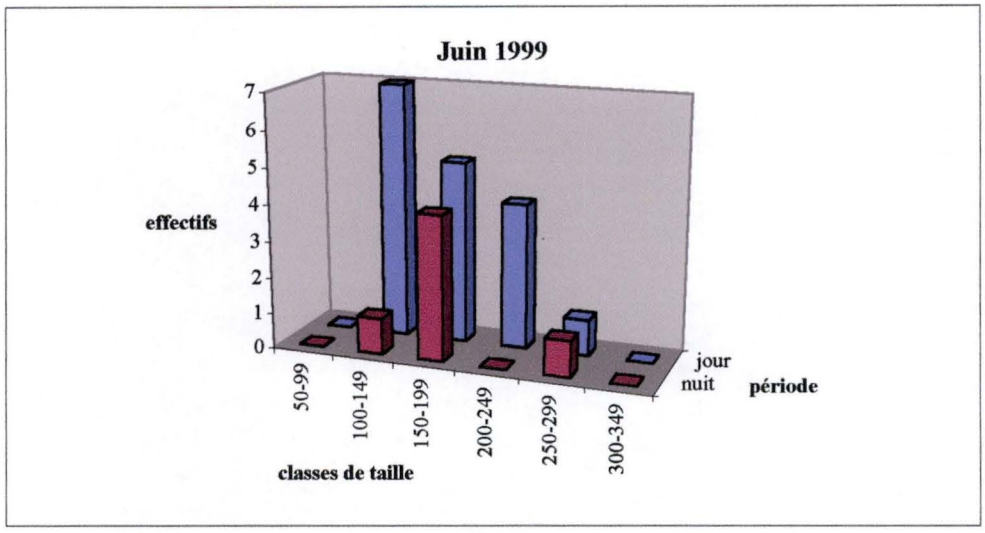
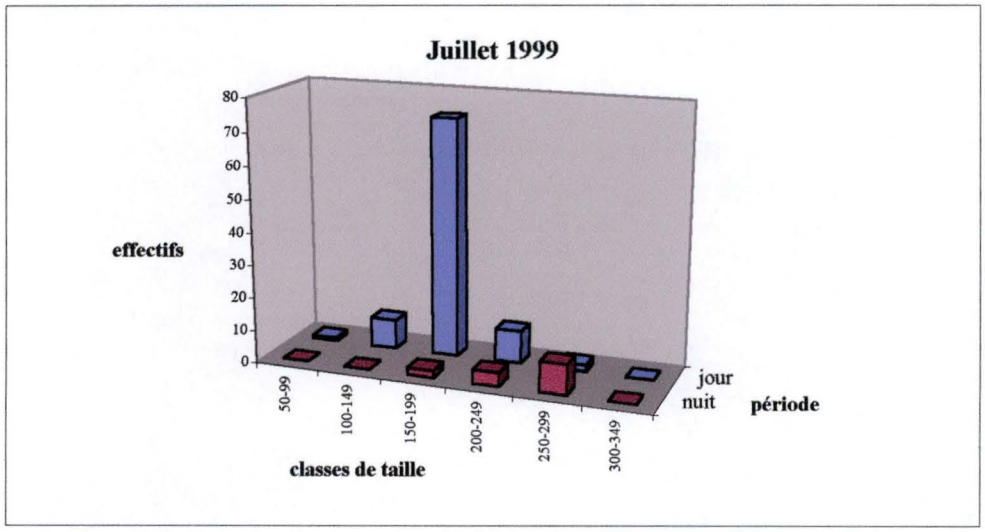


Fig. III.1b: Composition de la population échantillonnée dans la zone de barrage lors de la saison 1999.

Njour = 17
Nnuit = 6



Njour = 95
Nnuit = 15



Njour = 63
Nnuit = 16

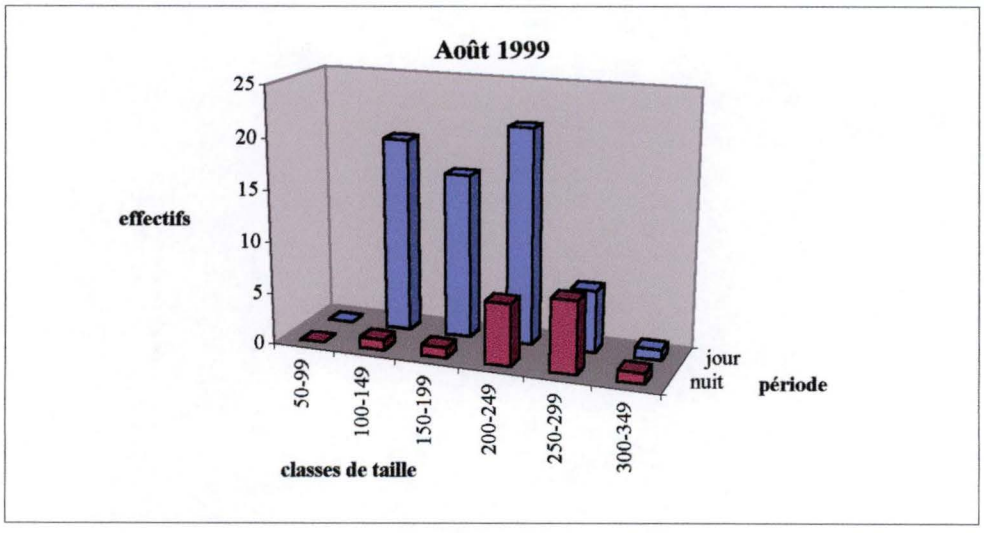


Fig.III.2: Effectifs nycthéméraux des prises de gardons au filet lors de la saison 1999

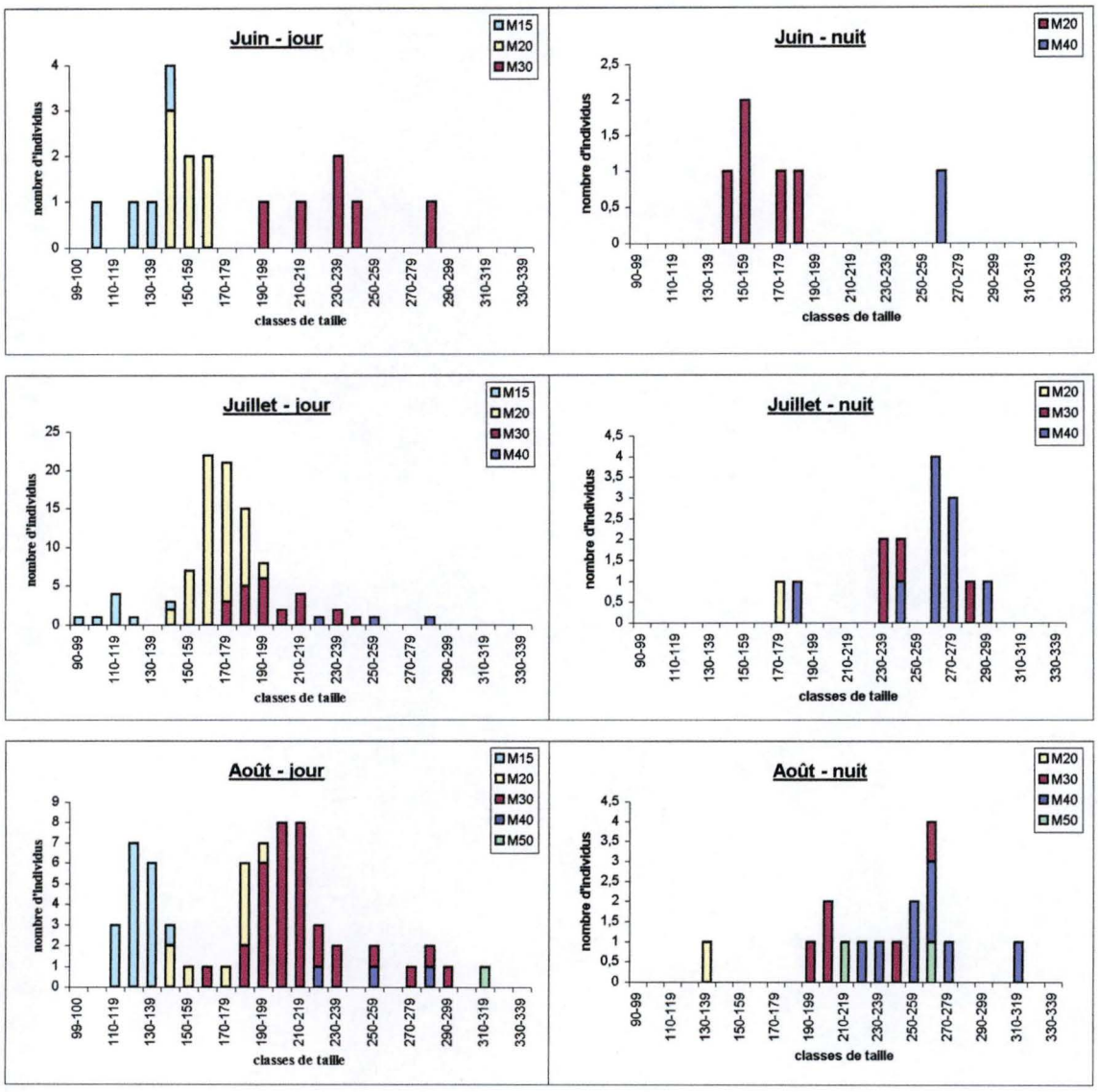


Fig.III.3: Diagrammes fréquence - taille des gardons pris au filet de jour et de nuit lors de la saison 1999.

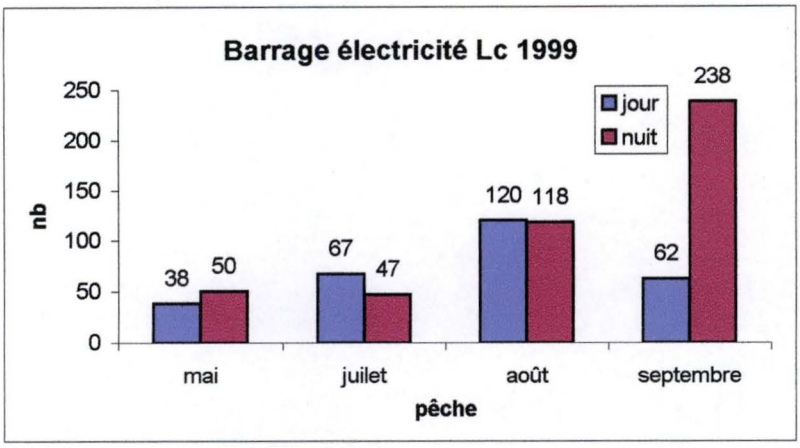
les filets de nuit, alors que nous retrouvons des grands individus de jour. Le recouvrement des classes de taille par les différentes mailles n'a lieu que pour un nombre minimum d'individus supérieur à 20. En ce qui concerne les pêches à l'électricité, les graphiques de la figure III.4 nous donnent les effectifs de gardons et chevaines de jour et de nuit. Les valeurs de ces 2 périodes ne sont pas significativement différentes, mais nous pouvons observer un nombre toujours plus élevé de gardons la nuit (en moyenne 43 individus le jour et 237 la nuit), alors que les chevaines se répartissent sans préférence lors de ces 2 périodes (en moyenne 205 individus le jour et 145 la nuit).

Les données des pêches au filet de la zone barrage sont peu nombreuses et ne peuvent être traitées statistiquement. Elles sont détaillées dans l'annexe 2c. Nous constatons que le rendement de ces pêches est faible, avec au maximum 42 poissons pour une superficie de 560 m^2 ou encore "7,5" poissons par 100 m^2. Pour les pêches à l'électricité (figure III.5), aucune différence n'a pu être détectée entre les effectifs de jour et de nuit ($p=0.214$ pour les chevaines, et $p=0.172$ pour les gardons). Nous pouvons constater que le nombre de jeunes de l'année (0^+) est important au niveau des berges, tant pour le chevaine que pour le gardon.

Interprétation des résultats

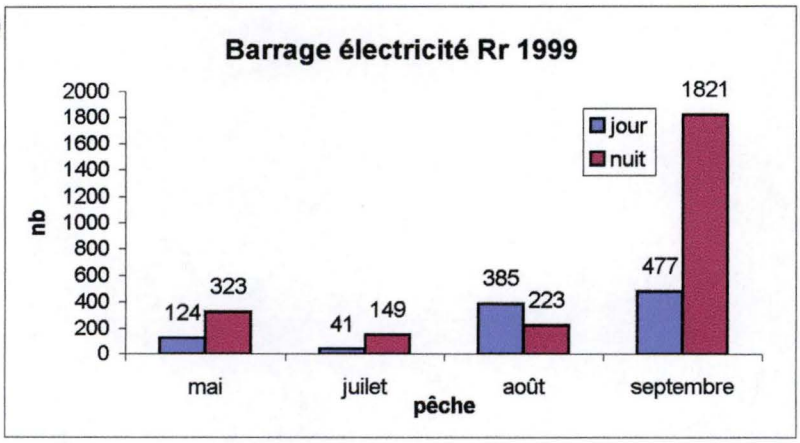
Le gardon et le chevaine sont 2 espèces apparemment importantes de cet écosystème mosan, car elles représentent à elles deux 48% des individus capturés, chacune comptant pour la moitié (24%). C'est suite à ces résultats que nous avons décidé d'étudier ces 2 espèces plus en détail pour la saison 2000. Les résultats de pêche au filet montrent une tendance, non confirmée statistiquement, que les gardons passent le jour en zone pélagique, et migrent vers le littoral la nuit. Les chevaines ne sont pas capturés par cette méthode supposant une sélectivité négative par rapport à cette espèce. Les données de la zone barrage nous apporte une information de la présence d'individus au niveau des berges ou dans la colonne d'eau à courant rapide. Les filets ont été peu fournis (maximum de **42-** 7.5 poissons / 100m^2 - poissons pêchés au filet la journée du 20 août 1999), alors que la pêche à l'électricité a eu un rendement nettement plus efficace (effectifs proches de **800** avec exceptionnellement **1320** - 110 poissons / 100m^2 - poissons pêchés la nuit du 13 septembre 1999). La majorité des individus rencontrés dans cette zone, dont beaucoup de juvéniles, se trouvent dans les zones littorales où les eaux sont moins profondes et moins rapides.

(a)



Date	période	Taille moyenne	nombre de 0+
20/05/99	jour	315	23
26/05/99	nuit	217	42
08/07/99	jour	215	37
14/07/99	nuit	198	25
19/08/99	jour	174	95
11/08/99	nuit	177	103
09/09/99	jour	188	45
13/09/99	nuit	246	222

(b)



Date	période	Taille moyenne	nombre de 0+
20/05/99	jour	129	113
26/05/99	nuit	140	269
08/07/99	jour	151	28
14/07/99	nuit	149	111
19/08/99	jour	170	377
11/08/99	nuit	153	215
09/09/99	jour	161	470
13/09/99	nuit	133	1801

Fig. III.5: Graphique des effectifs de chevaines (a) et de gardons (b) pour les pêches à l'électricité dans la zone barrage, saison 1999. Sous chaque graphe se trouve un tableau reprenant la taille moyenne des individus 1+ et le nombre de 0+.

Dans la zone d'habitat, pour les résultats de pêche à l'électricité, nous n'avons pas pu mettre en évidence une différence significative entre les populations de jour et de nuit. Cependant, le nombre de gardons est toujours plus élevé la nuit, supposant qu'ils effectuent des migrations journalières entre la colonne d'eau et les habitats littoraux. Les chevaines quant à eux sont essentiellement capturés le long des berges, avec un plus faible pourcentage la nuit, certainement dû à l'arrivée d'autres individus durant la nuit. Nous voyons (figure III.5a,b) que le nombre de juvéniles est important le long des berges, ce qui renforce l'idée que ces zones d'eaux peu profondes sont importantes pour les jeunes stades de développement des poissons. Il faut toutefois rester prudent dans l'interprétation de ces données. En effet, contrairement à la saison 2000, l'échantillonnage de jour et de nuit était espacé d'une semaine, introduisant un biais supplémentaire dû à la date. De plus, les pêches habitats et barrage étaient réalisées en alternance, augmentant encore le temps entre deux échantillons indépendants. L'échantillonnage de la saison 2000 ne contient plus ce biais, et dans cette optique, nous avons étudié plus en détail la répartition nycthémérale de nos 2 espèces.

2. Position des espèces dans la population

Description des résultats

Étant donné la forte similitude des résultats lors des 4 semaines de pêche (écart-type inférieur à 0.1), un graphe total de type secteur (somme des 4 semaines de pêche) a été réalisé pour présenter le pourcentage de présence des deux espèces dans la population ichtyologique mosane. La figure III.6 reprend pour ces quatre semaines de pêche de la saison 2000 le pourcentage de gardons et de chevaines dans la population récoltée. La proportion des espèces au cours de la saison reste constante et présente une composition de 42% de gardons et 7% de chevaines. Une deuxième information importante est que les captures de chevaines au filet sont rares à inexistantes (de 0 à 1%), de sorte que le traitement des résultats pour les chevaines n'a été fait que pour les captures à l'électricité. Les gardons quant à eux participent pour 30% dans les prises au filet, dont 32% de jour et 24% de nuit. En pêche à l'électricité, les gardons présentent un pourcentage stable de 47% (de jour et de nuit), et les chevaines représentent 10% des captures à l'électricité, dont 14% de jour et 8% de nuit. Le tableau III.1 reprend pour toutes les espèces pêchées en 2000 leur pourcentage de présence dans la population. Nous voyons que le gardon est l'espèce dominante (41.78%) en Meuse, suivi de l'ablette (16.94%), du goujon (9.21%) et enfin du chevaine (7.35%).

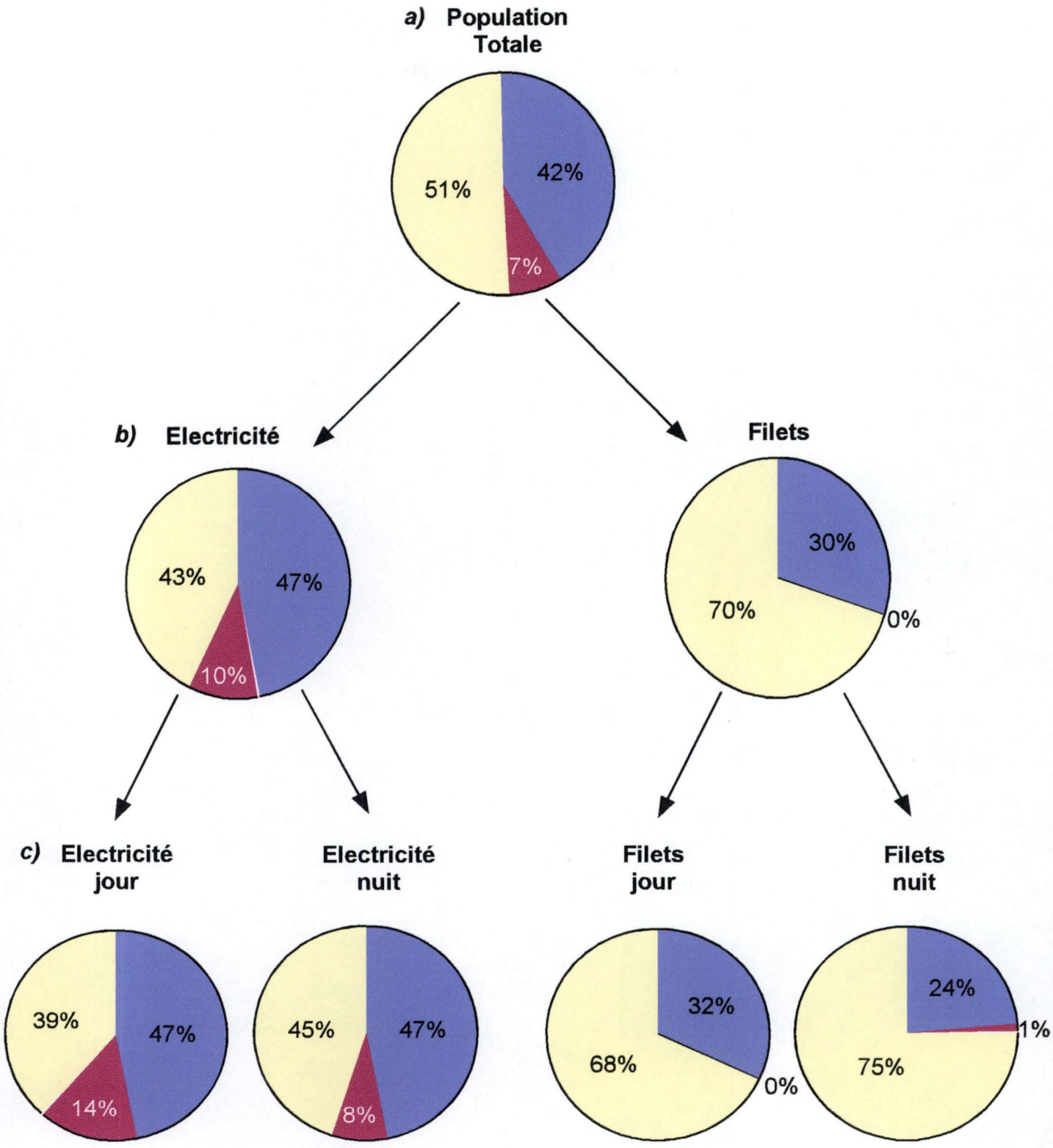


Fig. III.6: Proportion des chevaines, gardons et autres espèces dans la population mosane pour la saison 2000. Le graphe (a) représente l'ensemble des pêches, le (b) les méthodes et le (c) les périodes. Les pourcentages représentent la somme des 4 semaines de pêche.

Interprétation des résultats

Le gardon et le chevaine sont 2 espèces importantes dans la population ichtyologique mosane, car, confondues, elles représentent 49% des individus, soit près de la moitié des effectifs totaux. Ces valeurs confirment l'importance d'étudier la biologie de ces espèces qui se révèlent être des acteurs importants de l'écosystème mosan. Nous voyons également que les gardons dominent les effectifs de la saison 2000, contrairement à 1999. Cette différence peut être liée à une arrivée massive de cette espèce dans le bief échantillonné, mais cela reste peu probable car nous supposons que l'immigration dans un bief doit être compensée par les émigrations d'autres individus. Une introduction artificielle semble également peu réaliste étant donné qu'aucun gardon n'a pu être repeuplé entre 1999 et 2000. Le pourcentage de gardons diminue la nuit au filet, et reste stable le long des berges (pêche à l'électricité). Cette constance trouve son explication dans le fait que le gardon n'est probablement pas la seule espèce migrant vers les berges durant la nuit, et bien que ses effectifs y augmentent la nuit (voir résultats de la pêche à l'électricité), leur proportion reste identique de jour et de nuit.

La technique des filets ne semble pas adaptée au recensement des chevaines. Deux hypothèses peuvent être émises : soit cette méthode n'est pas sélective pour cette espèce, et surtout pour les petites tailles, soit les chevaines se retrouvent rarement dans la colonne d'eau et sont principalement capturés au niveau des berges par la méthode de la pêche à l'électricité. La seconde hypothèse peut être renforcée par le fait que les chevaines se nourrissent majoritairement de végétaux aquatiques, d'insectes et autres invertébrés trouvés plus fréquemment le long des berges d'un cours d'eau. De même, nous verrons que ces deux techniques de captures n'échantillonnent pas la même tranche de population, ce qui se reflète dans les résultats obtenus.

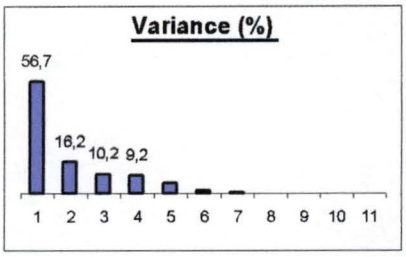
3. Effet des facteurs environnementaux

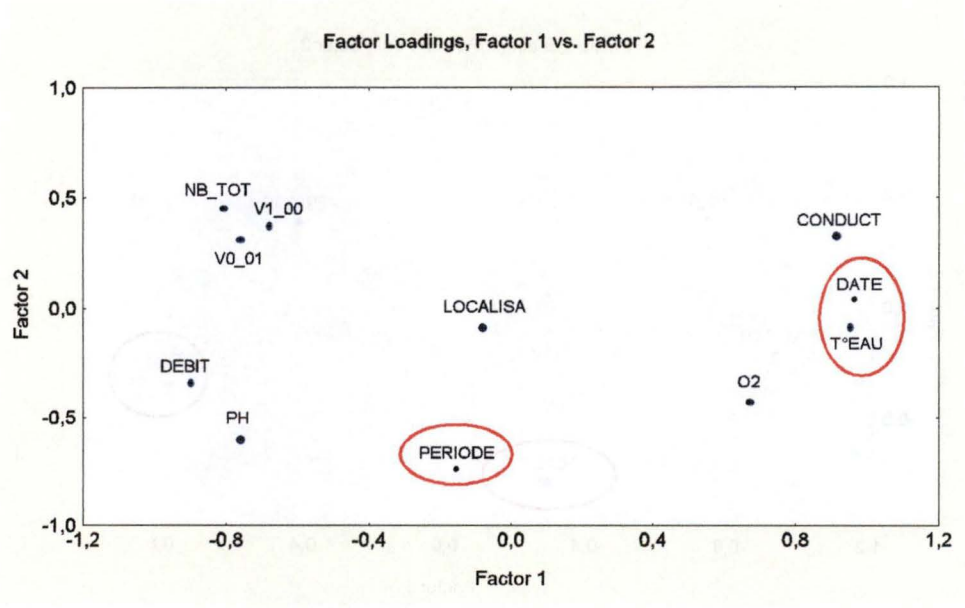
Description des résultats

L'ACP (analyse en composantes principales) a été menée pour déterminer le rôle joué par différents facteurs environnementaux dans la répartition des deux espèces étudiées. Les résultats obtenus pour les deux espèces cibles sont détaillés ci-après. Les facteurs environnementaux "température de l'air, durée d'insolation et précipitations" (données de l'IRM) n'ont montré aucune importance dans la répartition du chevaine et du gardon. Ces résultats ne seront pas présentés.

La première étape de l'étude par ACP était de donner une vision globale de l'importance relative des différents facteurs dans la répartition des poissons dans le milieu. La figure III.7 montre le résultat de cette analyse en situant les facteurs selon deux axes choisis pour expliquer le maximum de variance. Nous constatons que le premier facteur explique à lui seul 56.7% de la variance des données. Si l'on prend les quatre premiers facteurs, la variance est expliquée à 92.3%. L'annexe 3 reprend les valeurs propres et les factor loadings (contribution d'un facteur dans l'explication des axes appelés "Factor"[10]). Nous voyons que la date explique en grande partie l'axe 1 (factor loading de 0.97). A cette date est fortement corrélée la température de l'eau (factor loading de 0.95). Ces deux facteurs jouent donc un rôle important dans la répartition des espèces. L'axe 2 est expliqué par la période (factor loading de –0.74) qui est à la base de l'étude présente, l'axe 3 n'est pas expliqué par un de nos facteurs, et l'axe 4 est expliqué par la localisation (factor loading de –0.87). Vu la grande variance expliquée par l'axe 1 (56.7%), et l'importance du facteur date dans l'analyse, nous avons décomposé l'effet de certains facteurs nous paraissant intéressants, mais nous avons oublié la date qui est susceptible de masquer un l'effet d'un autre facteur. Ces nouveaux facteurs sont la température, la vitesse du courant, la période et la localisation. La figure III.8 donne ces résultats. Ici, trois facteurs expliquent 86.4% de la variance. Le premier compte pour 44.8% et met en relation la température (factor loading de 0.77) avec le nombre total de poissons (factor loading de –0.93). Le second facteur (21.8%) est expliqué par la localisation, et le troisième (19.8%) par la période. L'axe 3 expliquant 10.2% de la variance ne peut être expliqué par un de nos facteurs mesurés. L'annexe 4 reprend le détail des valeurs propres et des factors loadings pour cette analyse. La vitesse du courant ne s'isole pas, mais s'oppose à la température (factor loading de –0.73). Suite à cela, nous avons voulu mettre en évidence l'effet de la température, de la vitesse du courant à la surface, de la localisation et de la période avec le nombre et la fréquence du chevaine et du gardon. La figure III.9 a et b présente les graphiques schématisant l'effet de ces facteurs (détail des factor loadings en annexes 5 et 6). Nous observons, comme sur la première ACP, que la température est négativement corrélée aux effectifs de chevaine et de gardon (factor loading de –0.76). La figure III.10 met en relation ces deux éléments. Nous constatons que plus la température augmente, moins de gardons sont capturés (R^2 de 0.23). Ce n'est pas le cas pour le chevaine qui au contraire suit une tendance légèrement opposée, mais le coefficient de détermination est extrêmement faible (R^2 de 0.03). La relation gardon – température tire à elle seule la relation vers cette corrélation inverse (R^2 de 0.30). Pour ces 2 graphiques (figure III.9), l'axe 2 est expliqué par la

[10] Attention à ne pas confondre les axes (Factor) avec les facteurs environnementaux





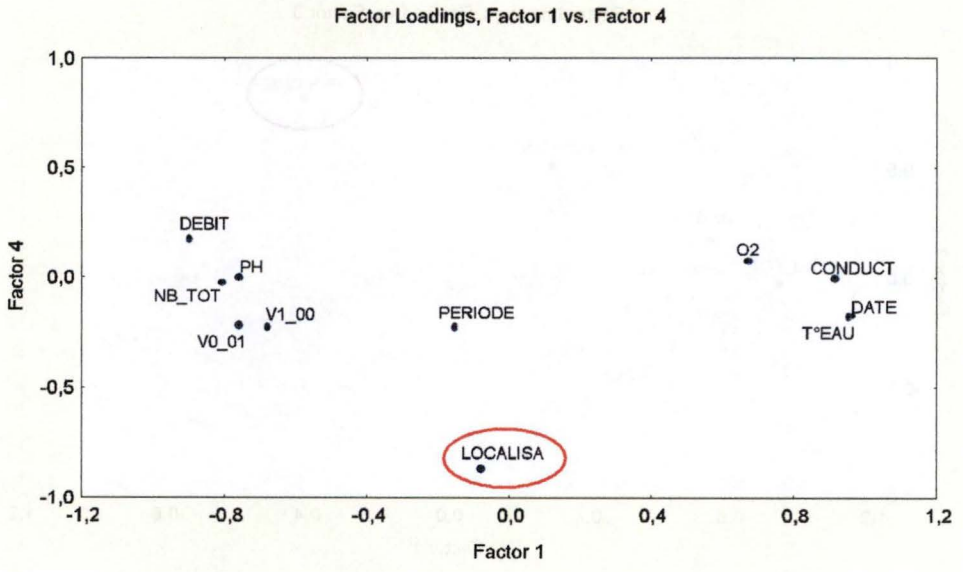
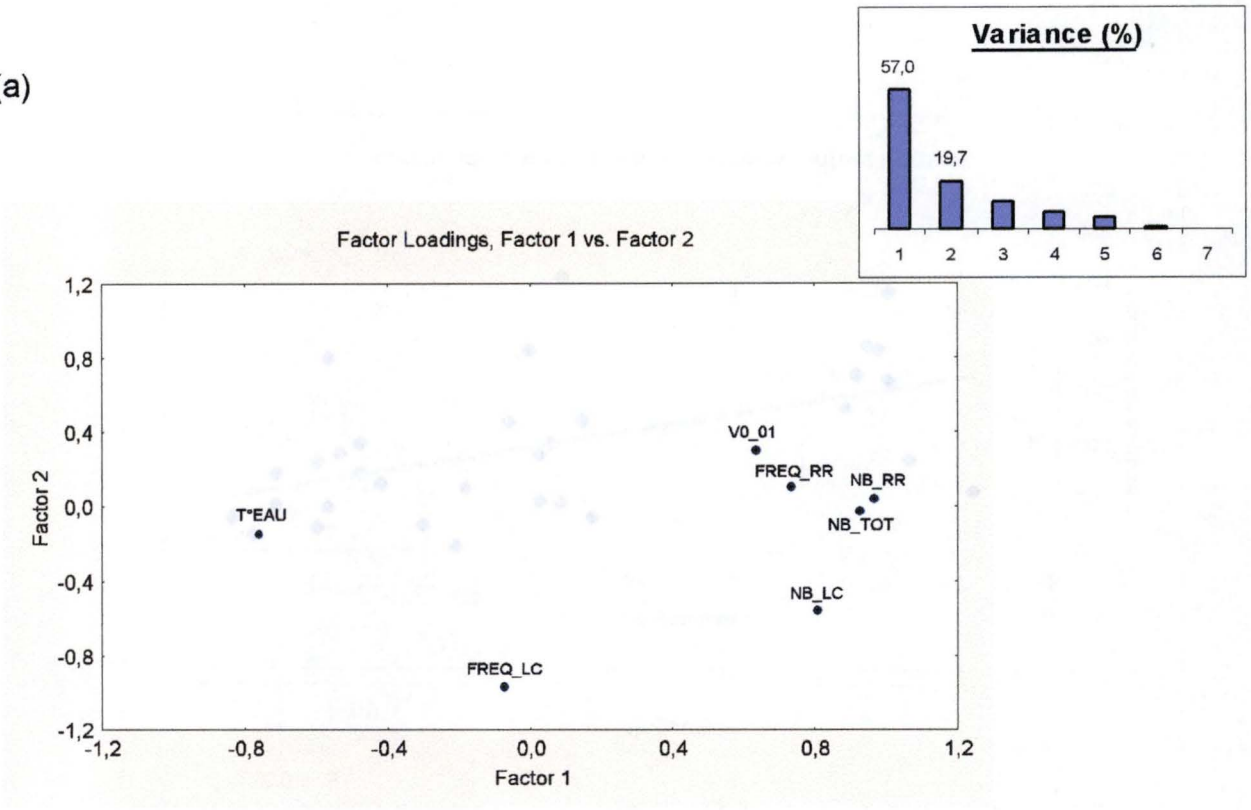


Fig. III.7: Graphe de corrélation des factor loadings selon les facteurs 1, 2 et 4 obtenus par une ACP sur l'ensemble des données (tous les facteurs environnementaux confondus).

(a)



(b)

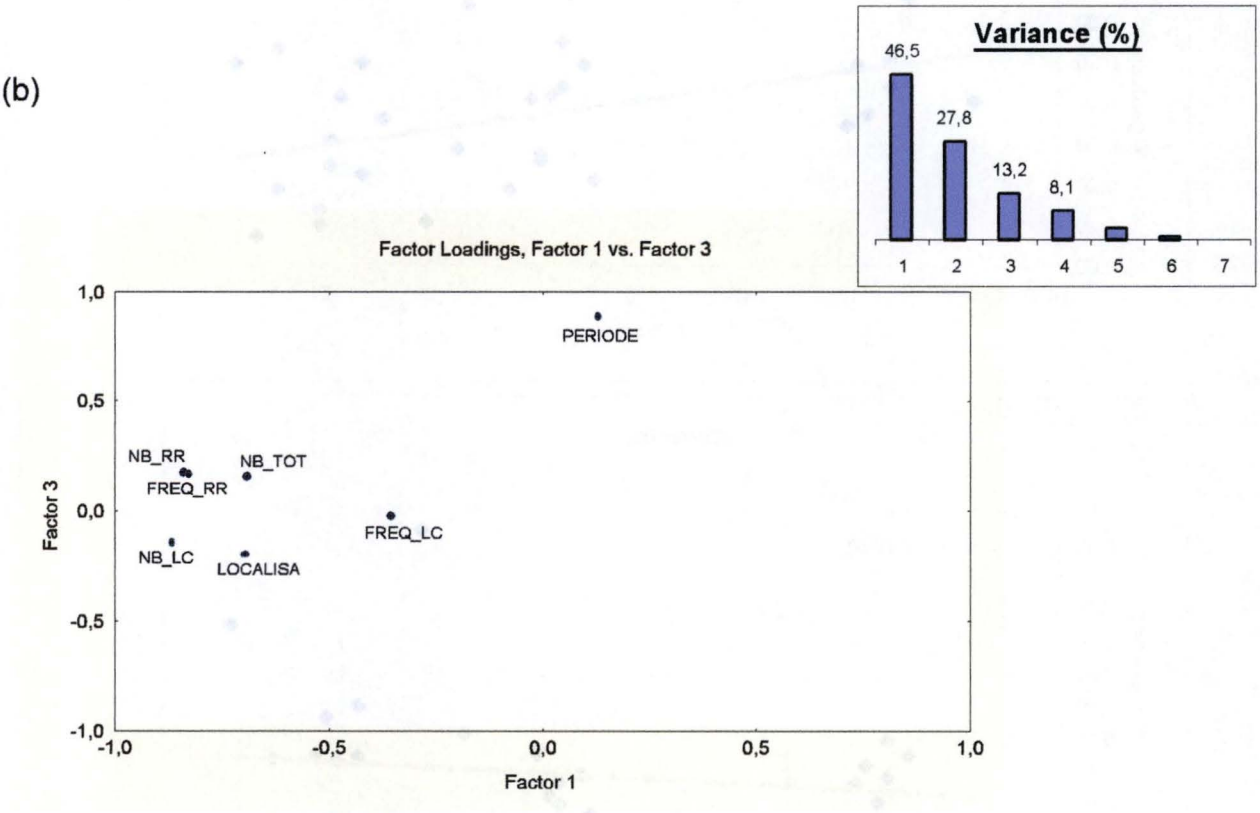


Fig.III.9: Graphes de corrélation des factor loadings selon les facteurs expliquant le plus de variance obtenus par une ACP sur les facteurs (a) température et vitesse du courant à la surface et (b) localisation et période.

fréquence de chevaines (non représenté graphiquement), qui se démarque fortement des nombres totaux de gardons et chevaines.

Interprétation des résultats

Il est compréhensible que la date soit en grande partie impliquée dans la répartition des espèces dans le milieu étant donné qu'elle est porteuse d'un facteur temps, et donc évolutif. La température, elle, présente une corrélation inverse avec le nombre de poissons. Cette relation peut être expliquée de la manière suivante : lors de la première semaine, les températures enregistrées étaient de l'ordre de 15.5°C alors que lors des trois autres semaines, la température a oscillé entre 18.5 et 21.8°C. De plus, cette même semaine (première), le nombre de poissons capturés (et surtout les gardons) était élevé par rapport aux autres semaines (307 poissons en moyenne pour la semaine 1 contre 157 pour les semaines 2, 3 et 4). Cette forte présence peut être mise en relation avec la faible température (ce qui semble peu probable), ou avec un autre facteur non mesuré. Pour cette seconde hypothèse, nous pensons que ce facteur inconnu peut être les activités liées à la période de reproduction (migrations et autres). Effectivement, parmi ces nombreux poissons, la plupart étaient garnis de tubercules (appendices apparaissant pour les parades nuptiales), et généralement regroupés à des endroits stratégiques pour une ponte (long de berges semi-naturelles). Il semble alors que la température plus faible (mais suffisante pour la reproduction) et le nombre élevé de poissons étaient liés à ce phénomène de reproduction, sans toutefois être en relation directe l'un envers l'autre. La mesure de la photopériode aurait été un bon indicateur pour cette supposition car, croissante, elle induit la reproduction de la majorité des cyprins. En ce qui concerne la vitesse du courant, elle est opposée à la température, ce qui semble logique, car les eaux se réchauffent plus vite lorsque l'eau s'écoule lentement.

La localisation (berges – colonne d'eau) et la période (jour – nuit), intervenant pour 9.2% et 16.2% de la variance respectivement, sont également des éléments important de l'analyse et seront largement pris en considération dans cette étude. La fréquence des chevaines s'isole sur ces graphiques, et cela peut-être dû à la rareté des prises de chevaines au filet. L'opposition de leur nombre et fréquence reflèterait cette différence d'échantillonnage due aux deux techniques de pêche différentes.

4. Résultats des pêches au filet maillant

Description des résultats

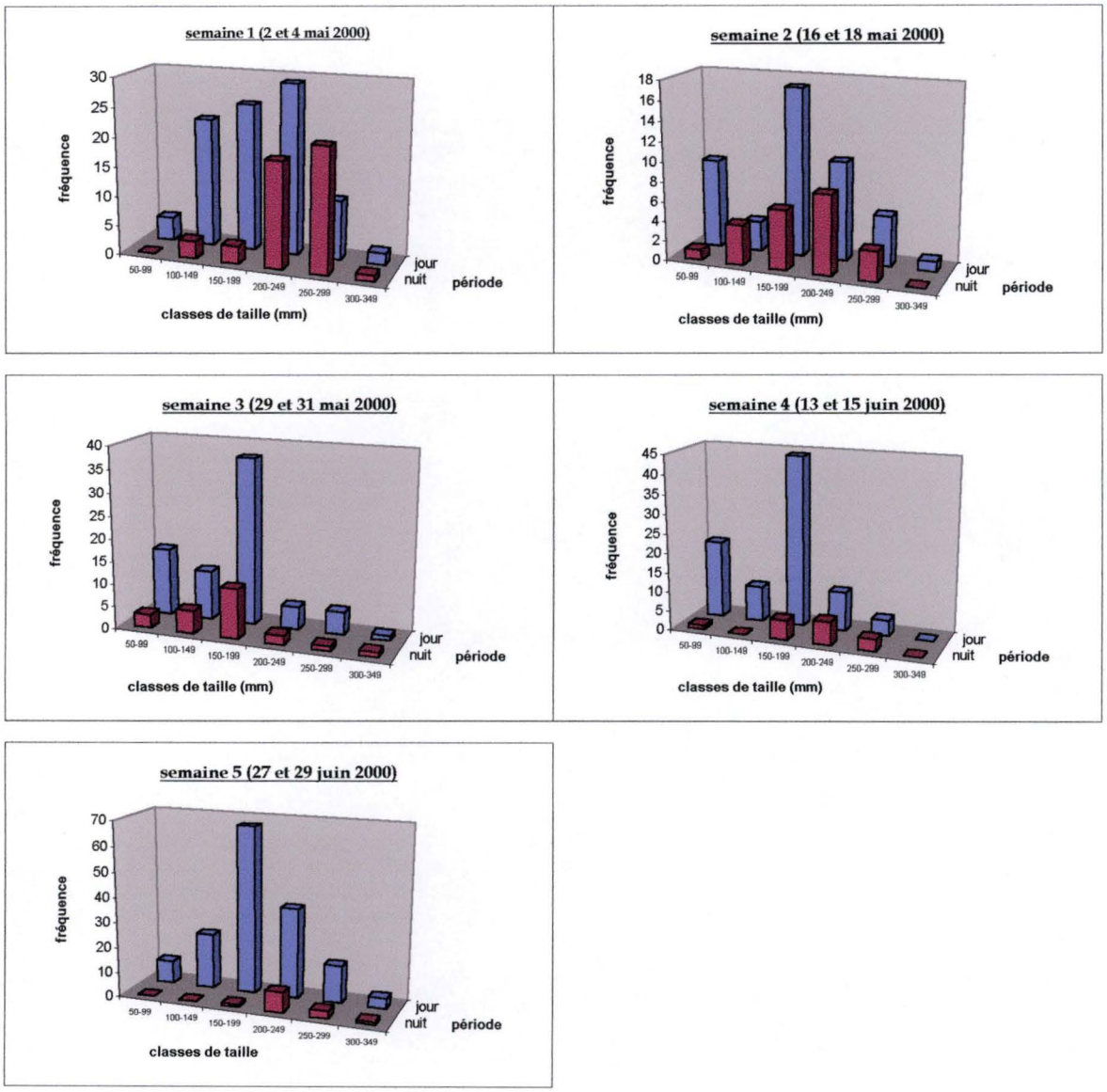
La figure III.11 représente les effectifs de gardons lors du jour et de la nuit. La première information ressortant de ces graphiques est la présence majoritaire des gardons le jour. Cette différence s'observe au cours des 5 semaines d'échantillonnage. Nous avons réalisé un test T de Student qui met en évidence une différence existant entre ces deux groupes (population de jour et population de nuit). Les résultats obtenus sont significativement différents ($p=0.015$), et indiquent que les gardons sont plus abondants dans la colonne d'eau pendant la journée (Tableau de la figure III.11).

Les diagrammes fréquence – taille (figure III. 12) affinent les résultats obtenus lors de l'analyse précédente. Ce sont les plus petites classes de taille (<200 mm) qui disparaissent les premières des filets la nuit. Les classes de taille couvertes par la batterie de filets utilisés s'étendent de 70 à 350 mm, avec le maximum d'individus de 200 à 300 mm la nuit, et de 130 à 280 mm le jour. Nous constatons également que le recouvrement des différentes mailles (prises de poissons de même taille par deux mailles consécutives) n'a lieu qu'à partir de 45 à 50 individus capturés.

Interprétation des résultats

Sans trop d'hésitations, nous pouvons penser que les gardons se trouvent majoritairement dans la colonne d'eau durant le jour, et une partie de la population, notamment les petites classes de taille migre vers des habitats différents la nuit (berges). Espèce omnivore à tendance herbivore – détritivore (Michel & Oberdorff, 1995), le gardon trouve l'essentiel de sa nourriture le long des berges semi-naturelles riches en macrophytes et arbres rivulaires (source de macroinvertébrés terrestres). Or, de jour, cette espèce se trouve dans la zone pélagique. Un élément doit alors pousser les gardons à quitter les berges vers des habitats plus adaptés. Nous en reparlerons, mais il s'agit probablement d'un risque de prédation diurne le long des berges qui oblige les gardons à trouver refuge dans la colonne d'eau. Globalement, les individus capturés de nuit par les filets sont moins nombreux et plus grands, les petites classes de taille disparaissant le plus rapidement.

Nous avons constaté qu'un nombre minimum d'individus était requis pour que les mailles composant la batterie des 7 filets couvrent correctement la population échantillonnée



Effectifs

	jour	nuit
sem1	92	46
sem2	45	23
sem3	74	24
sem4	87	16
sem5	154	15

Test d'égalité des espérances: observations pairées

	j	*n*
Moyenne	90,4	24,8
Variance	1597,3	156,7
Observations	5	5
C.corr. Pearson	-0,232162	
Ho (moy1-moy2)	0	
Degré de liberté	4	
Statistique t	3,291292	
P(T<=t) unilatéral	0,015089	S
T critique (unilaté	2,131846	
P(T<=t) bilatéral	0,030179	
T critique (bilatéra	2,776451	

Fig. III.11: Effectifs nycthéméraux des prises de gardons aux filets maillant durant la saison 2000. Le tableau donne les résultats du test t Student pour comparer les résultats de jour et de nuit.

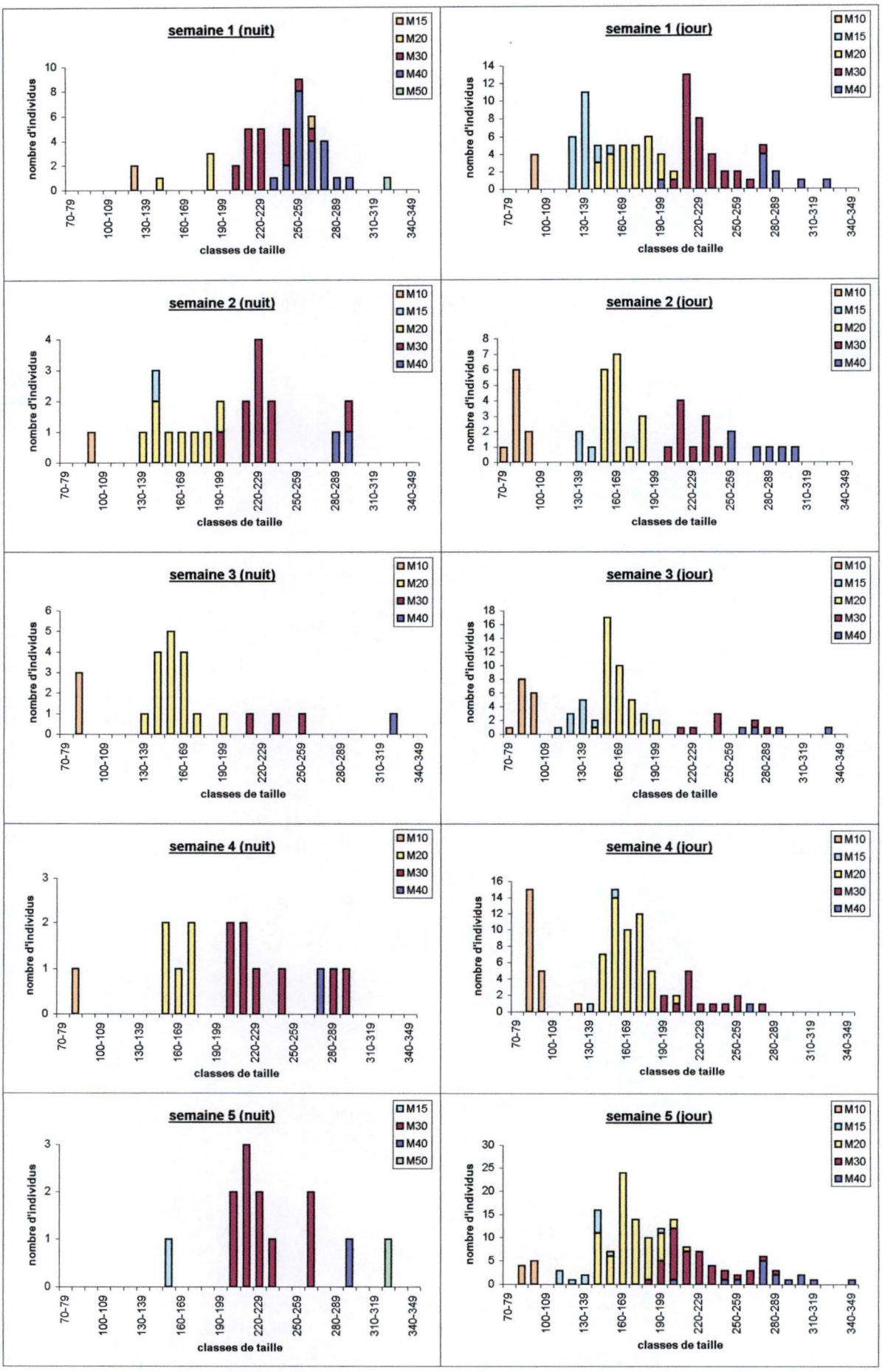


Fig. III.12: Diagrammes fréquence - taille des prises de gardon au filet maillant (saison 2000).

(recouvrement des mailles dans les classes de taille capturées). Ce recouvrement observé, nous échantillonnons en continu des classes de taille s'étendant de 70 à 350 mm et la technique semble alors bien adaptée à la capture de gardons de plus d'un an. Nous constatons que sur la saison de pêche, nous avons capturé 4 individus d'une taille >300 mm (il peut s'agir du même individu capturé à plusieurs reprises). Ces individus sont relativement grands pour cette espèce et prouvent qu'elle se développe bien dans ce milieu, avec des individus de toutes tailles et âges.

5. Résultats des pêches à l'électricité

Description des résultats

Les figures III.13a et b montrent les résultats de la mise en graphique des Z-score. Pour chacune des 2 espèces, nous pouvons estimer une affinité pour certains habitats de jour et de nuit. Le chevaine (figure III.13a), de jour, utilise préférentiellement les habitats semi-naturels à pente raide (**PR**), et principalement l'habitat 4. Les perrés ne sont jamais sélectionnés, mis à part pour la première semaine (2 mai 2000). Les habitats semi-naturels à pente faible (**PF**) sont peu choisis en début de saison, mais leur utilisation augmente de date en date. Mis à part l'habitat 5, nous voyons que nos pseudo-réplicats (4 sites pour un type d'habitat) ont été bien choisis car ils donnent des résultats relativement similaires. Si nous regardons le graphique secteur de la figure III.13c, nous pouvons confirmer que le chevaine utilise principalement les habitats PR (49%) au détriment des habitats PF (31%) et des perrés (20%). Le profil se modifie de nuit (figure III.13a). Les chevaines utilisent relativement plus les perrés (excepté pour la semaine 2 du 18 mai 2000), et utilisent toujours les habitats PR, avec encore une forte affinité pour l'habitat 4. Cette tendance s'observe également sur la figure III.13c où nous voyons que le chevaine utilise de la même façon les habitats à PR (39%) et les perrés (34%) en délaissant les habitats PF (27%). En ce qui concerne les gardons (figure III.13b), de jour, ils utilisent majoritairement les habitats PR, et rarement les perrés et habitats PF. A nouveau, l'habitat 5 est utilisé différemment, étant sélectionnés 3 fois sur 4, alors que les autres habitats PF ne le sont jamais (excepté pour la semaine 3 où l'habitat 12 est faiblement fréquenté). La figure III.13d nous donne le pourcentage d'occupation des types d'habitat par le gardon: 51% de PR, 28% de perré et 21% de PF. De nuit (figure III.13b), les habitats PF prennent de l'importance dans l'occupation de l'espace par le gardon, et particulièrement les habitats 10 et 11. Les habitats PR sont toujours utilisés, alors que les perrés semblent ne pas attirer cette espèce. La figure III.13d nous confirme que les individus utilisent de la même manière les 2 types d'habitats semi-naturels (41%) au détriment des habitats artificiels (18%).

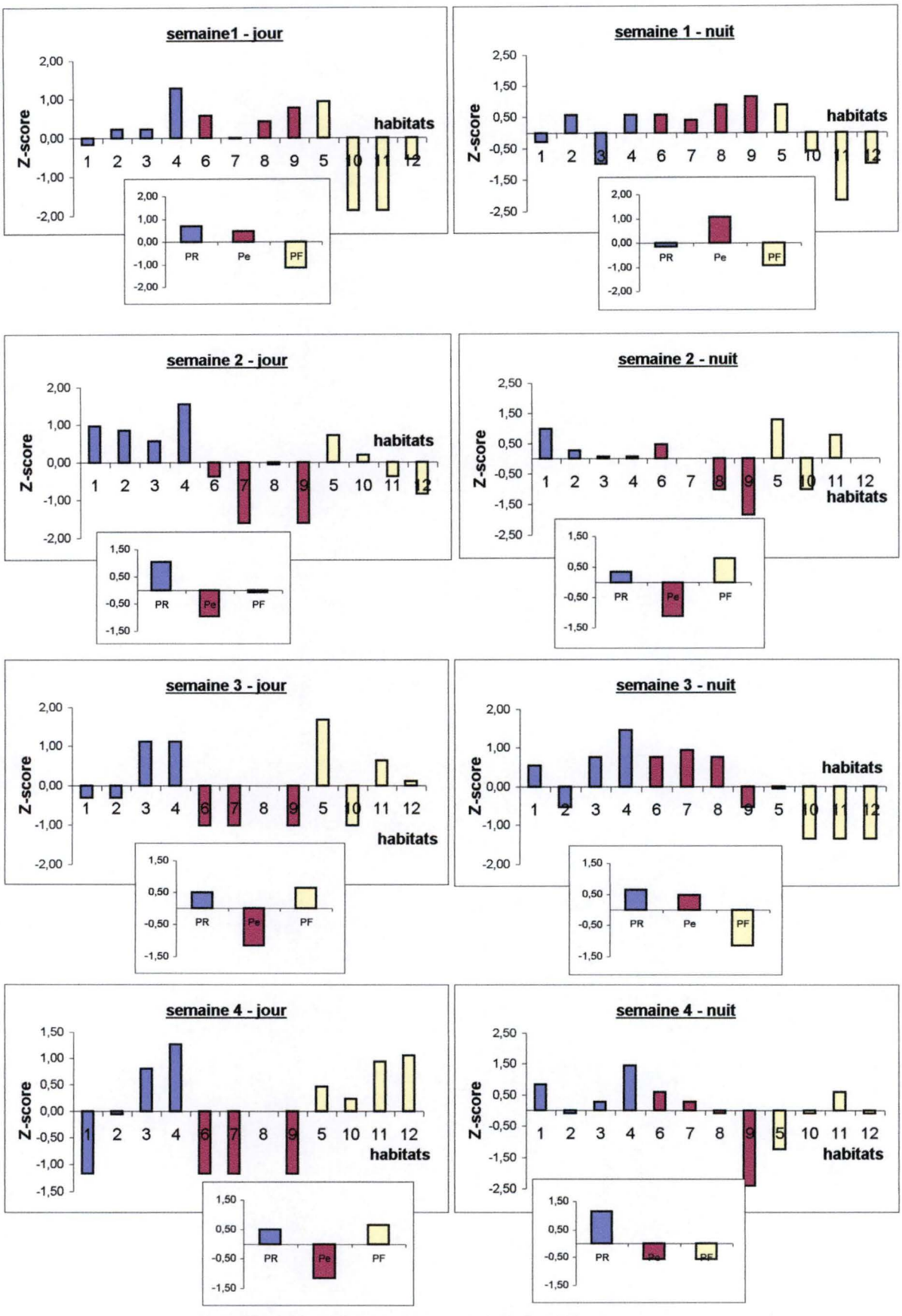


Fig.III.13a: Z-scores calculés sur les effectifs de chevaines capturés par pêche à l'électricité lors de la saison 2000. Une valeur positive indique une préférence d'habitat, alors qu'une valeur négative indique la non-utilisation de ces sites.

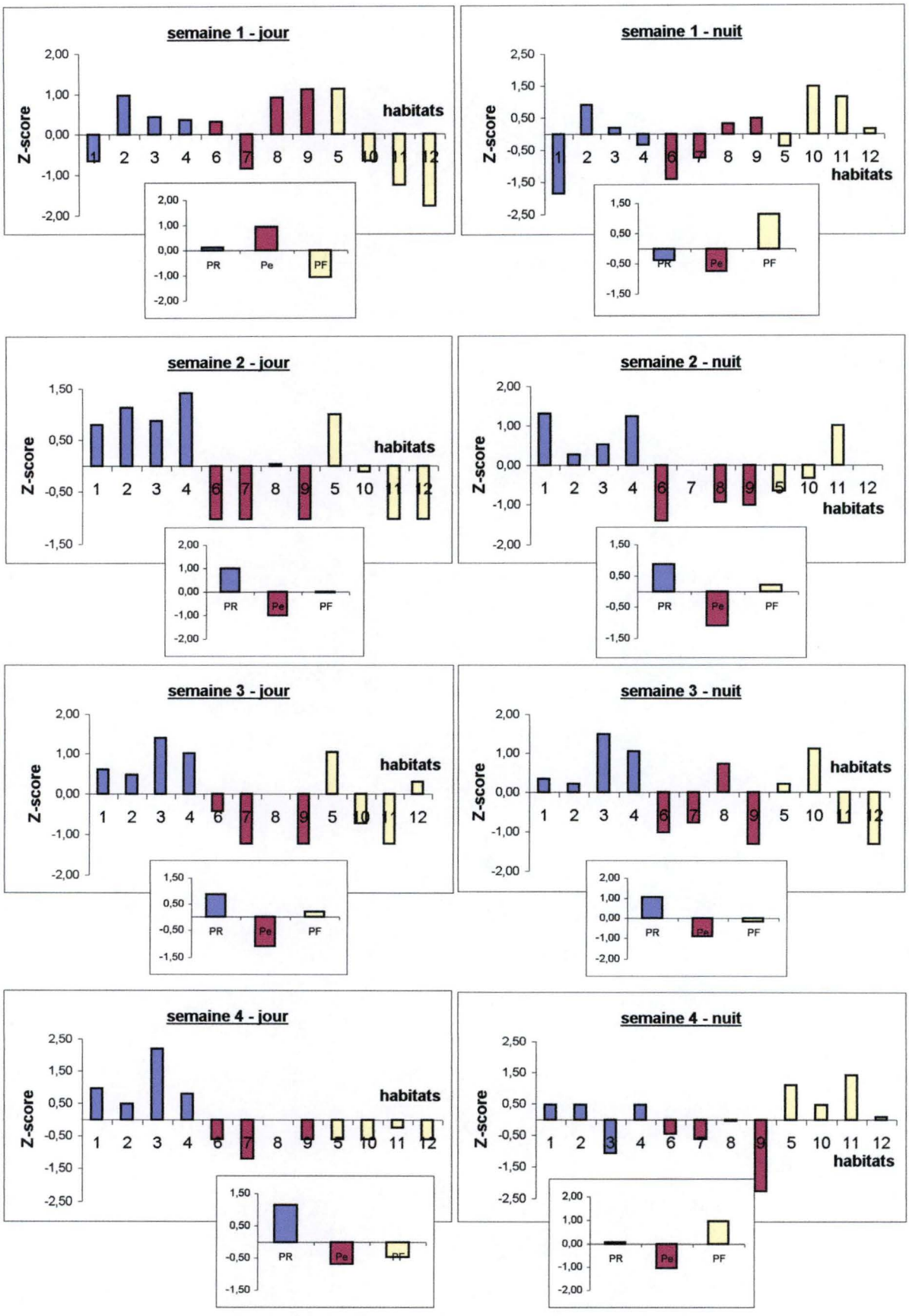
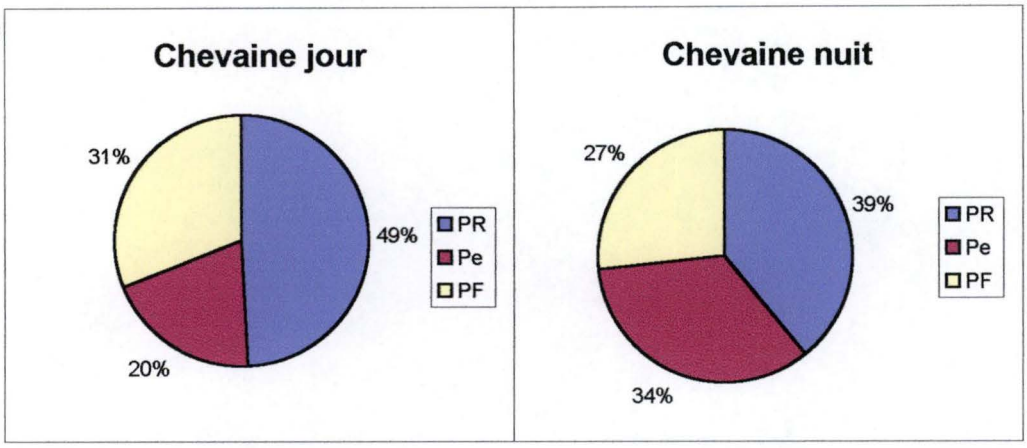


Fig.III.13b: Z-scores calculés sur les effectifs de gardons capturés par pêche à l'électricité lors de la saison 2000. Une valeur positive indique une préférence d'habitat, alors qu'une valeur négative indique la non-utilisation de ces sites.

c)



d)

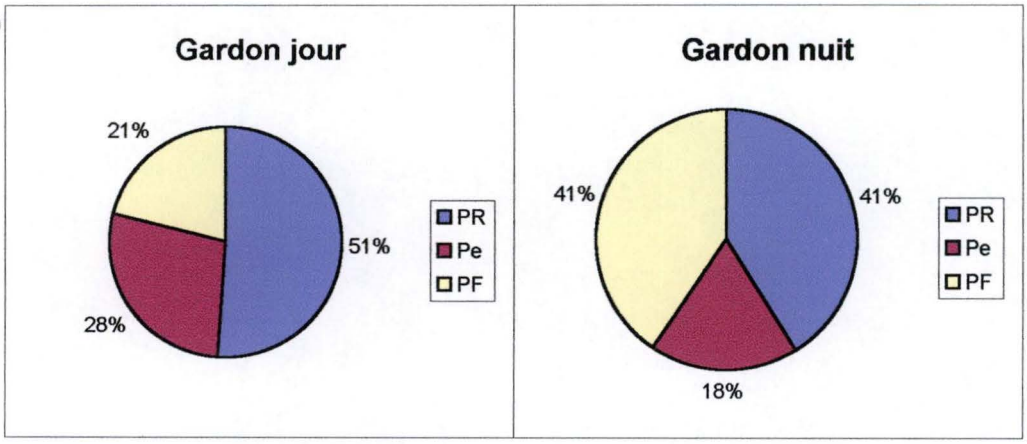
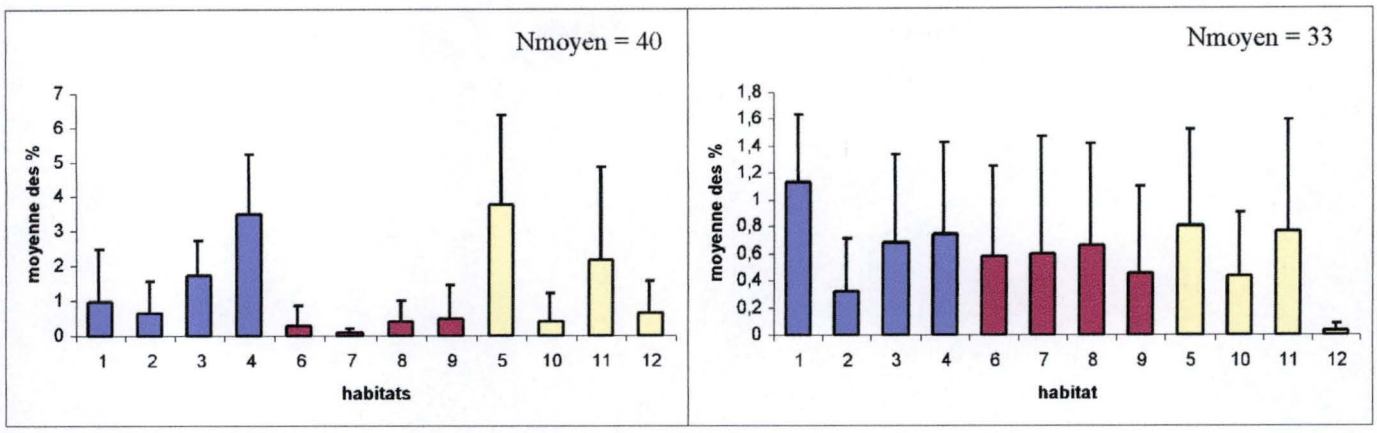


Fig.III.13c,d: Pourcentage d'occupation des 3 types d'habitats au cours du nycthémère par les chevaines (c) et les gardons (d).

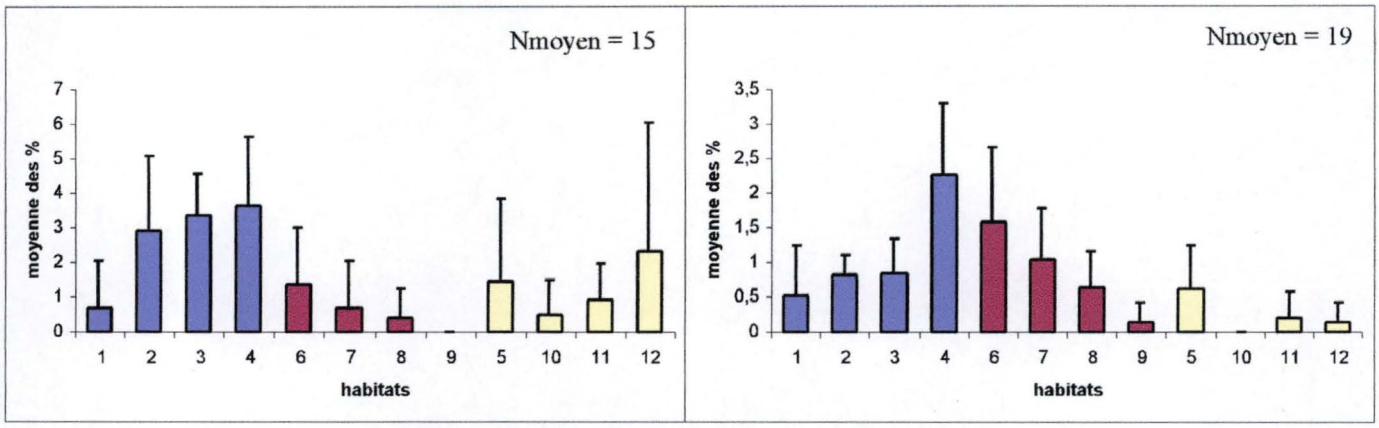
Les résultats du χ^2 révèlent que pour chaque semaine de pêche et chacune des 2 espèces, l'utilisation de l'habitat n'est pas homogène. Chaque valeur de χ^2 révèle une utilisation (hautement) significativement différente des 12 habitats. Les calculs sont détaillés dans les annexes 7 et 8. Les résultats de l'ANOVA 3 sont présentés à la figure III.14. L'analyse portant sur les gardons révèle que les trois facteurs sont significativement impliqués dans les différentes répartitions observées. Au cours de la saison, le gardon utilise l'espace différemment ($p=0.044$), sa répartition est également dépendante de la période nycthémérale ($p=0.001$), et les différents habitats sont sélectionnés de manière hétérogène ($p=0.006$). De plus, nous observons une interaction entre la période et les habitats, ce qui indique que selon la période nycthémérale, le choix de l'habitat est différent. L'analyse sur les chevaines est assez différente. Seul le facteur habitat joue un rôle significatif dans les variations d'utilisation de l'espace ($p=0.030$). De cette analyse ressort également un effet hautement significatif de la triple interaction des facteurs étudiés ($p=0.009$). Nous savons alors que selon la date et la période du nycthémère, l'utilisation des habitats sera différente, sans pouvoir déterminer l'importance de ces deux facteurs.

La décomposition des résultats par classes de taille de chaque espèce est représenté par les figures III.15a,b. Nous constatons pour les deux espèces que les classes les plus abondantes sont celles de <100 mm, suivies de celles de 100-200 mm et enfin des plus grandes (>200 mm). Les chevaines (figure III.15a), de jour, utilisent principalement les habitats PR et PF, toutes classes confondues, comme cela a été démontré par les Z-score. Les perrés ne sont qu'occasionnellement fréquentés. De nuit, le patron se modifie. Les poissons de <100 mm se retrouvent au niveau des 3 types d'habitats avec plus ou moins la même fréquence (excepté pour l'habitat 12). Les poissons de 100-200 mm utilisent les habitats PR et perré de la même façon, et occupent moins fréquemment les habitats PF. Les poissons de grande taille (>200 mm) occupent exclusivement les habitats semi-naturels. Les gardons (figure III.15b), de jour, sélectionnent principalement les habitats PR, et, à moindre importance les habitats PF. Les perrés sont, eux, utilisés différemment suivant les classes de taille. Les petites et moyennes classes de taille (<200 mm) sont retrouvées en faible nombre au niveau de ces habitats, alors que les grandes classes de taille en sont absentes. Il existe une forte variabilité du nombre de gardons aux habitats PR (écart-type important pour les habitats 2 et 3) due au nombre importants de poissons capturés la première semaine (période de reproduction). La nuit, pour toutes les classes de taille, l'utilisation des habitats PF et perré est plus intense, alors que celle des habitats PR reste stable. Cependant, les habitats semi-naturels restent privilégiés par rapport aux habitats artificiels.

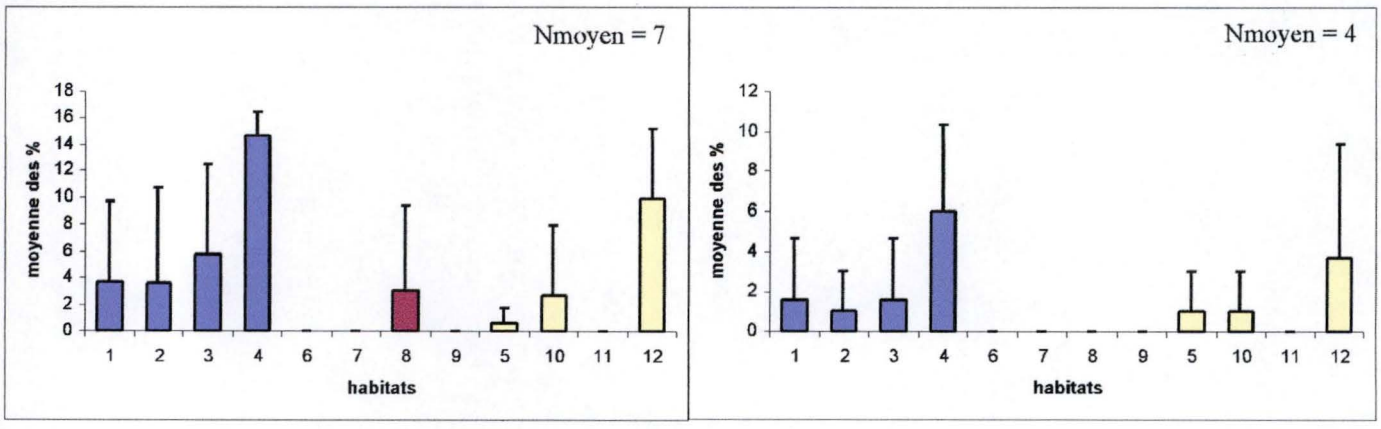
JOUR NUIT



Classes de taille <100 mm



Classes de taille comprises entre 100 et 200 mm



Classes de taille >200 mm

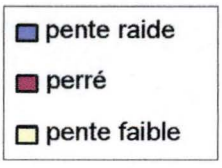


Fig. III.15a : Pourcentage de chevaines par habitat et par classes de taille, de jour et de nuit.

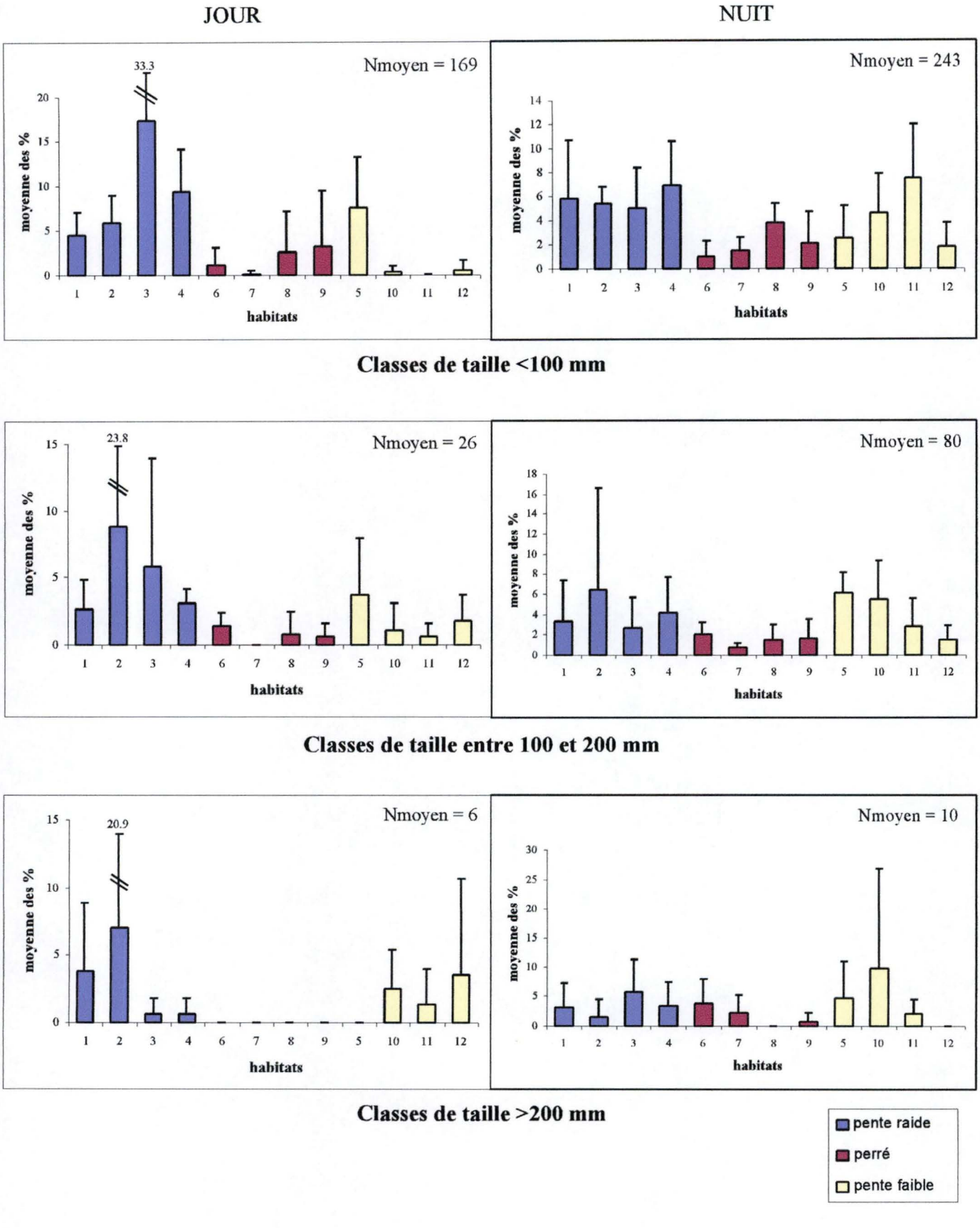


Fig. III.15b : Pourcentage de gardons par habitat et par classes de taille, de jour et de nuit.

Les diagrammes fréquence – taille détaillés pour chaque semaine et chaque période sont présentés aux figures III.16 et III.17. Les chevaines (figure III.16) présentent des effectifs (nombre d'individus) relativement similaires entre le jour et la nuit, mais si nous regardons leurs pourcentages de présence, ils augmentent lors de la journée (différence significative avec p=0.019 – annexe 9). Les classes de taille couvertes par cette technique de captures s'étendent de 40 à 470 mm avec des pics allant de 50 à 160 mm. Lorsque nous regardons les profils d'utilisation de l'habitat par le chevaine au cours des 4 semaines d'échantillonnage, nous distinguons 3 tendances: la première correspond à la semaine 1 où les individus utilisent les 3 types d'habitat; la deuxième correspond à la semaine 2 où des changements ont lieu avec une diminution de la sélection des perrés; la troisième qui regroupe les semaines 3 et 4 où le profil est différent avec une absence des individus au niveau des perrés le jour et une plus forte utilisation de ces habitats la nuit. Les grandes classes de taille (>190 mm) n'utilisent que les habitats semi-naturels (excepté pour la nuit du 16 mai 2000), et les plus grands individus "apparaissent" plus tard dans la saison. Les gardons (figure III.17), hormis le fait qu'ils soient plus nombreux que les chevaines ($p<0.06$), présentent une proportion de population similaire entre le jour et la nuit (annexe 10). Le jour, les berges sont occupées majoritairement par des classes de petite taille (<150 mm). Celles-ci occupent principalement des habitats PR, bien que nous les retrouvions sur les 3 types d'habitats. La nuit, le maximum d'individus comporte des classes de taille allant jusque 230 mm avec toujours une majorité de petites classes de taille. A nouveau, tous les types d'habitat sont exploités par les gardons, sauf les perrés qui sont utilisés faiblement la nuit.

Interprétation des résultats

Lors de chaque campagne de pêche, nous avons constaté une différence significative (voire hautement significative) dans la distribution des poissons dans les 12 habitats de l'étude. Ceci prouve, comme nous nous y attendions, que le chevaine et le gardon sélectionnent activement un endroit - ou habitat - qui leur est favorable. L'ANOVA 3 confirme encore cette observation car nous savons que dans chaque cas, l'habitat est choisi différemment par les 2 espèces. Uniquement pour les gardons, nous avons pu mettre en évidence une différence nycthémérale dans leur occupation de l'espace, et nous avons vérifié cette hypothèse avec les résultats des pêches au filet et à l'électricité. Pour le chevaine, aucune différence jour – nuit n'a pu être mise en évidence, mais nous savons que ce choix évolue avec des différences journalières au cours de la saison. Nous avons, à ce propos, constaté une évolution temporelle du choix de l'habitat par le chevaine, qui utilise de moins en moins les habitats artificiels de type perré.

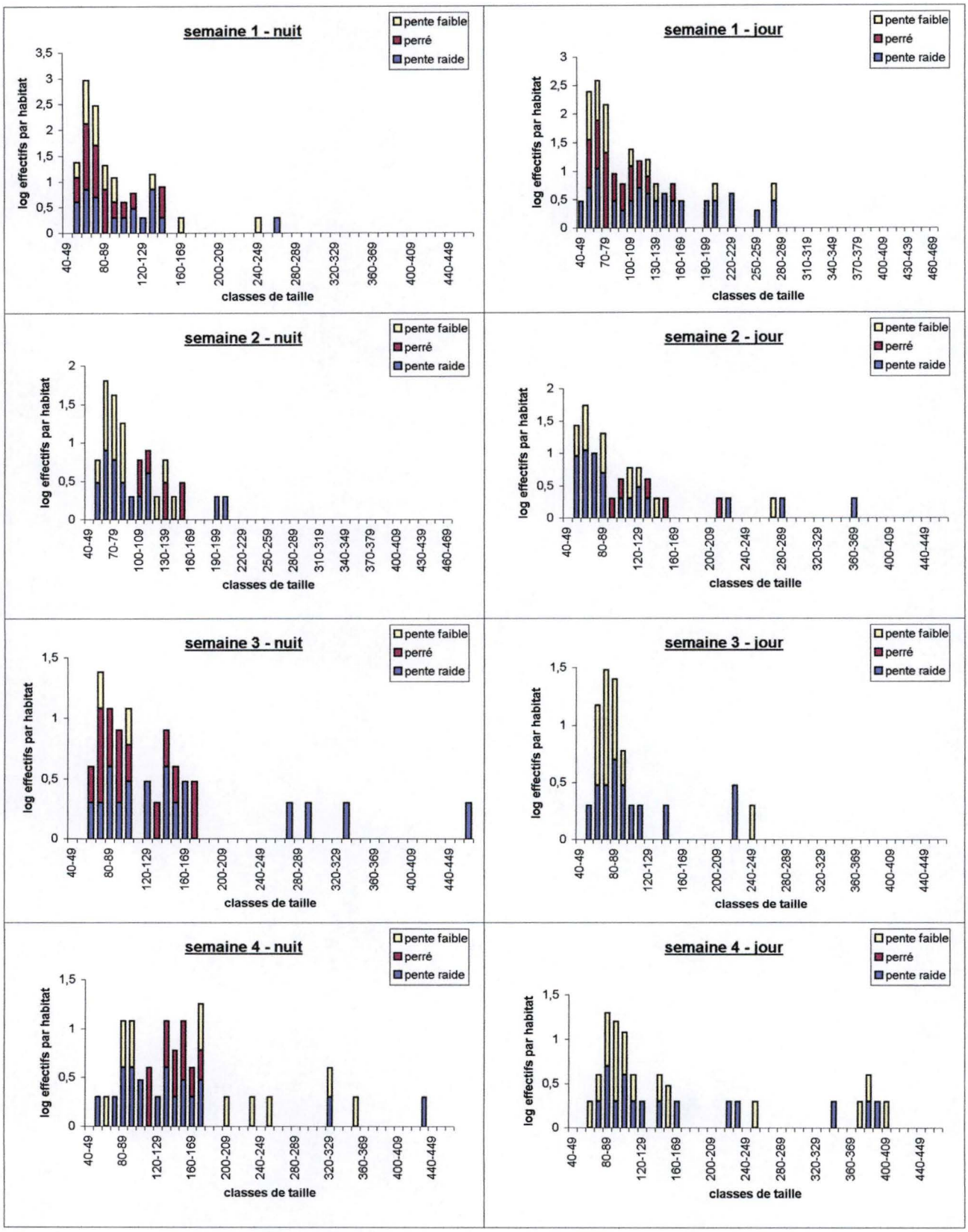


Fig. III.16: Diagrammes fréquence - taille des prises de chevaines à l'électricité lors de la saison 2000.

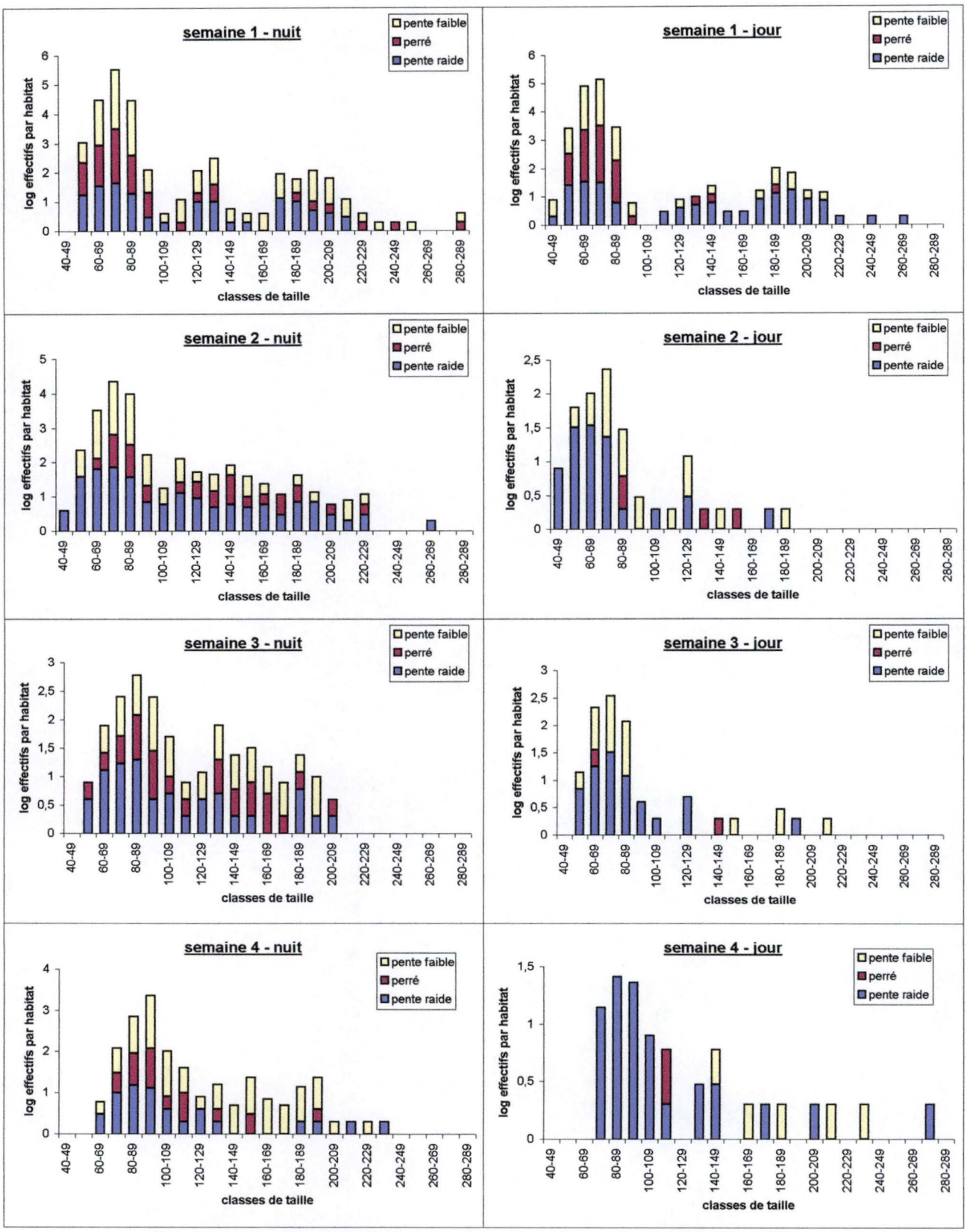


Fig. III.17: Diagrammes fréquence - taille des prises de gardons à l'électricité lors de la saison 2000.

Les chevaines choisissent préférentiellement des habitats semi-naturels de type pente raide. Ce choix est marqué tant la nuit que le jour. Ces habitats se situent en amont du bief et représentent un paysage PROCHE de celui de la Meuse naturelle comme elle l'était quelques décennies auparavant. Ce choix n'est donc pas très surprenant, étant donné que ces habitats offrent des berges riches en végétation rivulaire et débris divers (bois morts, racines de saules, débris ligneux, ...) apportant la sécurité d'un couvert pour l'ichtyofaune mosane. Nous avons constaté que parmi ces habitats à pente raide, le site 4 était plus souvent sélectionné ; celui-ci est fortement ombragé (nombreux arbres – voir figure II.3a), et possède de nombreux abris. Les habitats artificiels de type perrés sont plus fréquentés de nuit, et ce sont essentiellement les petites classes de tailles qui tirent la relation vers elles. Les habitats semi-naturels à pente faible sont moins utilisés par rapport aux habitats à pente raide. Ils sont moins profonds et ne présentent par conséquent que de rares abris pour les poissons de grande taille comme le chevaine. Les gardons présentent également une forte affinité pour les habitats à pente raide, et nous pouvons expliquer cette tendance de la même manière que pour les chevaines. Pour cette espèce, les perrés ne sont que rarement exploités, alors que les habitats à pente faible sont utilisés avec la même importance que les habitats à pente raide la nuit. Ceci est en accord avec les données de pêches au filet, les gardons migrant vers des habitats semi-naturels pour se nourrir. L'utilisation légèrement différente de l'habitat 5 peut être expliquée par le fait qu'il est physiquement différent des 3 autres habitats à pente faible (voir figure II.3a). En effet, il se situe plus en amont dans le bief, en aval d'une écluse ; il ne se compose pas d'une ripisylve (saules, aulnes) comme les trois autres habitats de type semi-naturels à pente faible, mais de végétaux aquatiques immergés (Iris, Joncs,...). Cependant, notre choix de l'associer avec les habitats 10-11-12 a été motivé par les profils topographiques similaires des berges sous-aquatiques.

Dans le cas des deux espèces étudiées, les classes majoritaires sont celles inférieures à 200 mm. Cette distribution asymétrique de la population fausse certainement la relation à l'habitat lorsque l'analyse se fait sur tous les individus, toutes classes confondues. En effet, les petits individus plus nombreux cachent les affinités des individus de grande taille, la moyenne ne tenant pas compte de ces différences morphologiques. C'est effectivement le cas pour les chevaines dont les petites classes utilisent intensivement les 3 types d'habitat la nuit, alors que les individus de grande taille évitent de fréquenter les perrés. Les gardons présentent un profil relativement similaire pour chaque classe de taille, excepté pour les individus d'une taille supérieure à 200 mm qui ne se retrouvent pas au niveau des perrés le jour. Cette espèce, tout

comme la précédente, utilise préférentiellement des habitats semi-naturels assurant les exigences des individus au niveau caractéristiques mésologiques (abris physiques, eaux calmes et peu profondes, ...).

L'utilisation des perrés par le chevaine n'est pas constante au cours des 4 semaines de pêche. Nous avons observé une évolution qui favorisait les habitats semi-naturels au cours de la saison. Remarquons cependant que les perrés, lorsqu'ils étaient occupés, l'étaient par de petites classes de taille. Les grandes tailles privilégient les habitats à berges naturelles, possédant des trous et caches diverses leur offrant un refuge. Nous savons également que le chevaine se reproduit en mai-juin, un peu plus tard que les gardons (avril – mai). Or les individus de grande taille ont été absents des captures lors de cette période. Le chevaine étant une espèce lithophile des courants forts, il se peut que les géniteurs aient migré vers l'amont où les conditions environnementales leur étaient plus favorables. Nous constatons une apparition importante de ces individus lors de la quatrième semaine, et exclusivement le long de berges semi-naturelles. Une différence d'occupation de l'espace entre le jour et la nuit a été observée pour les petites classes de taille plus abondantes. Les semaines 1 et 2 (mai) ne présentent pas cette différence, mais durant les semaines 3 et 4 (juin) une forte utilisation des perrés la nuit contrastait avec leur abandon le jour. Les habitats naturels qui, a priori, offrent plus de sécurité aux juvéniles (1^+), sont essentiellement sélectionnés de jour, ce qui pourrait supposer que c'est durant cette période que les individus sont les plus vulnérables, alors que la nuit ils s'aventurent vers des habitats artificiels n'offrant que de rares encoches et étant relativement abruptes, donc facilement accessibles aux gros poissons piscivores. La pression de prédation de notre milieu serait alors plus forte de jour. Cette hypothèse est en accord avec les résultats obtenus pour les gardons, qui alors fuient les berges de jour lorsque les prédateurs sont présents. La présence au niveau des perrés ne trouve pas ici d'explication, mais il ne faut pas oublier que la période d'étude est relativement courte, et une étude à plus long terme (plusieurs mois, voire plusieurs années) est requise afin de définir l'habitat effectivement occupé par cette espèce. Remarquons également que les effectifs de chevaines sont relativement similaires entre le jour et la nuit, alors que leur abondance relative diminue sensiblement la nuit. Nous pensons que le chevaine reste le long des berges tout au long du nycthémère, et que certaines espèces migrent vers ces zones littorales la nuit. L'afflux de nouveaux individus aurait pour conséquence de modifier la composition de la population de jour. Les gardons sont de ces espèces qui occupent les berges la nuit. Outre leur nombre plus important la nuit, nous voyons une nette différence dans la répartition des classes de taille présentes dans le milieu. En effet, de jour, nous observons que la majorité des individus

présents est composée de stades jeunes. Ceux-ci occupent principalement les berges semi-naturelles qui offrent les mêmes avantages que pour les chevaines. La nuit, arrivent des individus de petites et plus grandes tailles, élargissant la gamme de taille occupant les berges la nuit. Remarquons également que les classes de taille échantillonnées à l'électricité sont plus petites que celles échantillonnées au filet (de 40 à 290 mm contre 70 à 350 mm au filet). Cette différence est due à une efficacité différente des 2 méthodes de capture, ce qui va dans le sens d'une utilisation de 2 méthodes complémentaires pour échantillonner le plus précisément la population en place. En effet, sans une de ces deux méthodes, l'étude détaillée de l'occupation de l'espace n'aurait pas été possible.

IV. Discussion générale

Méthode d'échantillonnage

Les biologistes manquent souvent d'informations pour développer des protocoles d'échantillonnage de l'abondance et de la structure d'âge des communautés de poissons au travers de la gamme d'habitats potentiels (Thurow & Schill, 1996). De plus, l'exactitude des recensements est difficile à évaluer car la population réelle est généralement inconnue (Hillman *et al.*, 1992 *in* Thurow & Schill, 1996). Pour pallier aux difficultés d'échantillonner en grandes rivières (sous-estimation de la biomasse) (Persat & Copp, 1989; Bayley & Dowling, 1993 ; Kubečka, 1993), nous avons combiné les techniques de la pêche à l'électricité et de la pêche au filet maillant. La pêche à l'électricité est une des méthodes les moins sélectives, peu coûteuse et rapide (Persat & Copp, 1989), mais ne peut échantillonner les profondeurs de plus de 2 mètres (Hutagalung *et al.*, 1997). La pêche au filet maillant est, elle, plus adaptée à l'échantillonnage des zones calmes d'une profondeur supérieure à 1.5 mètres (Daget, 1976 *in* Hutagalung *et al.*, 1997). Cette combinaison n'est pas nouvelle, et nous la retrouvons chez Copp & Jurajda (1999), qui l'appliquent pour déterminer l'utilisation des berges par les poissons proies (pêche à l'électricité) et l'abondance de prédateurs (pêche au filet). Dans notre étude, cette méthode d'échantillonnage a apporté des résultats. Nous voyons effectivement que si seule la pêche à l'électricité était utilisée, nous n'aurions pu mettre en évidence la présence des gardons dans la colonne d'eau le jour. De même, si seule la pêche au filet avait eu lieu, nous n'aurions pu étudier la répartition des chevaines. De plus, les deux méthodes offrent des échantillonnages fort différents: sélectivité pour une espèce, classes de taille capturées différentes, ...

Nous savions que certaines espèces sont plus actives de jour, et d'autres de nuit. Sur base de ce constat, nous avons décidé d'échantillonner pendant les deux périodes nycthémérales, supposant que les résultats obtenus seraient complémentaires. La littérature apporte peu d'informations sur les comparaisons jour – nuit de la répartition des poissons (Kubečka, 1993), or cette méthode s'avère apporter des données plus complètes (Thurow & Schill, 1996). Les études réalisées aux Etats-Unis révèlent généralement l'importance d'échantillonner la nuit (Witt & Campbell, 1959; Latta & Meyers, 1961; Paragamian, 1989; Malvestuto & Sonski, 1990; Sanders, 1992; Dumont & Dennis, 1997). Sanders (1992) note en effet que la communauté ichtyologique des berges se divise en deux groupes : une association de jour et l'autre de nuit. Une explication possible est que les espèces qui sont prises plus efficacement la nuit sont des espèces à caractère

diurne (tel que le bar *Micropterus salmoides* sur lequel portent beaucoup d'études) qui s'engourdissent la nuit afin de conserver leur énergie métabolique (Emery, 1973). Il existe cependant des espèces qui sont prises indifféremment selon la période nycthémérale. C'est le cas du sandre, mais de plus gros individus sont capturés de jour (Van Zee & Willis, 1996). En Europe, la plupart des études menées antérieurement présentent un caractère diurne, en partie à cause des difficultés associées à un échantillonnage nocturne intensif (moins bonne visibilité, moins de sécurité et moins pratique, biais engendré par la fatigue, ...) (Dumont & Dennis, 1997; Copp & Jurajda, 1999). Dans notre étude, nous avons constaté des différences nycthémérales de la répartition des espèces, et notamment du gardon qui effectue des migrations de la colonne d'eau le jour vers les berges la nuit.

Population globale

Dans nos écosystèmes aquatiques modifiés par l'homme, les poissons de l'année ont peu de choix quant à leurs habitats de nurserie (Copp & Jurajda, 1993; Copp & Jurajda, 1999). Durant les 10 à 15 dernières années, certaines espèces ont réussi à s'adapter à ces conditions et présentent des populations denses (goujon, ablette, chevaine et gardon) alors que d'autres espèces, originellement plus abondantes ont vu leur densité fortement diminuer (Prignon *et al.*, 1998). Ce sont typiquement les espèces d'une zone à barbeau de Huet (1949), et notamment le barbeau, le hotu, la truite fario et l'ombre. Les gardons, espèce alors présente mais non dominante (Philippart & Vranken, 1983) ont vu leur proportion augmenter suite aux divers travaux d'aménagements entrepris sur le cours d'eau, et aux nombreux repeuplements dont ils ont fait l'objet. Actuellement, cette espèce domine la population ichtyologique mosane et représente 42% de nos captures. Ce pourcentage peut être dû à notre méthode d'échantillonnage. En effet, une étude menée sur l'échelle à poissons de Tailfer (Meuse) révèle que les ablettes sont dominantes, avec 47.3% des effectifs, alors que le gardon représente 26.5% de cette même population. Cependant, les gardons sont dominants dans la biomasse échantillonnée (Prignon *et al.*, 1998). La population ichtyologique mosane est soumise à une série de facteurs environnementaux dont les plus importants étudiés semblent être la température, la vitesse du courant, la date, la période et la localisation dans le milieu. Ces facteurs ont également joué un rôle important dans d'autres études. Les variations de températures ont été mises en relation avec l'abondance d'alevins d'années en années (Carrel & Rivier, 1996), et est étroitement impliquée dans le déclenchement des migrations de reproduction (Ovidio, 1999 ; Poncin, 1996; Prignon *et al.*, 1998). Elle intervient aussi indirectement dans la répartition de certaines espèces comme les vairons (Garner *et al.*, 1998) ou encore les juvéniles de saumon atlantique (Fraser & Metcalfe,

1997), et influence le choix des aliments (Niederholzer & Hofer, 1980 *in* Michel & Oberdorff, 1995). Par exemple, le gardon se nourrit de détritus entre 5 et 15°C, de plantes entre 15 et 20°C, et d'une majorité de proies animales lorsque la température excède 20°C ou descend sous 5°C. Le régime hydrologique a également beaucoup d'importance, et dans des milieux canalisés comme la Meuse, les bras morts sont essentiels (Carrel & Rivier, 1996 ; Baade & Fredrich, 1998 ; Allouche *et al.*, 1999 ; Tans, 2000). La date joue bien évidemment un rôle important et est à la base des rythmes saisonniers évoqués dans la première partie (Müller, 1978a,b ; Imbrock *et al.*, 1996). De même la période nycthémérale et la localisation (microhabitat) sont importantes et largement documentées, mais nous en reparlerons car elles font partie intégrante de cette étude. En plus de ces variables, il aurait été intéressant d'étudier d'autres facteurs tels que la photopériode (Bohl, 1980; Boujard & Leatherland, 1992; Begout-Anras, 1995), l'abondance de prédateurs (Brabrand & Faafeng, 1993; Jacobsen & Perrow, 1998) ou encore l'activité alimentaire (Begout-Anras, 1995; Boujard, 1999). Dans le cadre de ce mémoire, leur mesure n'a pas été possible, le temps imparti nous empêchant de les étudier. Les cyprinidés montrent souvent une grande tolérance écologique aux variations de la qualité de l'eau, et sont généralement des espèces omnivores. Par conséquent, l'utilisation de l'espace par les différentes espèces est déterminé par la capacité de nage, le comportement alimentaire et les besoins trophiques durant un cycle de vie (Carrel & Rivier, 1996).

Résultats des pêches au filet maillant

Les classes de taille échantillonnées par la méthode des filets maillant de fond s'étendent de 70 à 350 mm. Dans l'étude de Didier & Micha (1996) sur les populations de gardon en Meuse, les classes de taille prises au filet allaient de 130 à 310 mm. Cependant, dans leur étude, seuls des filets d'entre maille de 20 et 30 mm ont été utilisés. Si nous regardons alors les données de nos filets de 20 et 30 mm, nous constatons que les classes de taille s'étendent également de 130 à 300 mm. Les classes de taille dominantes durant le jour sont essentiellement celles allant de 130 à 280 mm, plus faibles que celles de la nuit (200 à 300 mm). Brabrand & Faafeng (1993) observent, de jour, une dominance des juvéniles de gardons dans l'épilimnion d'un lac exempt de prédateurs. Les plus gros gardons, quant à eux, se retrouvent rarement en zone pélagique. Après introduction d'un prédateur (sandre), les individus dominant en zone pélagique sont des adultes, mais en densité réduite. Les juvéniles effectuent alors des migrations littorales lorsque la pression est trop forte. Dans notre milieu, les prédateurs sont présents (captures de sandre au filet), et les petites classes de taille (juvéniles) sont absentes des filets, se trouvant principalement

au niveau des berges. Dès lors, nous pouvons poser l'hypothèse que la pression de prédation a un impact sélectif sur les différentes classes de taille.

Les gardons adoptent un profil d'activité journalier. Ils se trouvent majoritairement dans la colonne d'eau le jour, alors que la nuit, les petites et moyennes classes de taille tendent à se retrouver au niveau des berges où la disponibilité en nourriture est suffisante. Des expériences menées en lac démontrent que les gardons se trouvent préférentiellement dans la végétation littorale offrant des avantages alimentaires et protecteurs. Cependant, si un prédateur est présent dans le milieu, ces individus quittent le littoral durant la nuit vers la zone pélagique (Bohl, 1980). Nos résultats sont opposés à ceux de cette étude, supposant qu'il n'y a pas d'influence prédatrice. Or l'expérience de Brabrand & Faafeng (1993) décrite ci-dessus suppose que notre milieu possède des prédateurs. De plus, l'expérience de Jacobsen & Perrow (1998) confirme que c'est en présence d'un prédateur que les gardons (90 à 92%) restent le jour dans la zone pélagique. Nos résultats nous poussent à penser que la pression de prédation littorale est forte durant le jour, obligeant les gardons à se réfugier dans les eaux libres. Nous avons trouvé dans nos récoltes des poissons piscivores, susceptibles d'exercer une pression de prédation sur les individus de petite taille. Il s'agit de percidés tels que la perche et le sandre. Lorsque cette pression diminue avec l'intensité lumineuse, les gardons retournent vers le littoral où la nourriture est plus abondante. Cette espèce, avant aménagement des cours d'eau, utilisait principalement les annexes fluviales aux eaux lentiques et riches en nourriture. Actuellement, elle occupe le chenal au détriment d'espèces rhéophiles initialement plus abondantes (Kreitmann, 1932 *in* Carrel & Rivier, 1996; Léger, 1948 *in* Carrel & Rivier, 1996). Les eaux à plus faible débit, riche en lits de macrophytes (Rask, 1989 *in* Carrel & Rivier, 1996), la capacité de l'espèce à être eurytherme (Alabaster & Lloyd, 1982 *in* Carrel & Rivier, 1996) et sa grande flexibilité dans les besoins pour la reproduction (Mills, 1991 *in* Carrel & Rivier, 1996) ont contribué à l'expansion du gardon dans l'écosystème mosan.

Les chevaines n'ont que rarement été pris par cette technique de capture (9 individus sur la saison 2000). Cette tendance est confirmée par les données de la saison 1999. L'hypothèse émise est que cette technique n'est pas adaptée au recensement des chevaines, ceux-ci se retrouvant majoritairement le long de berges. Dans la littérature, les études menées sur le chevaine ont utilisé la technique de la pêche à l'électricité ou la radio-télémétrie (Allouche *et al.*, 1999; Copp & Jurajda, 1999)

Résultats des pêches à l'électricité

En ce qui concerne les gardons, nous avons vu qu'ils passent la nuit au niveau des berges leur offrant une nourriture abondante. Ce sont majoritairement des berges semi-naturelles qui sont sélectionnées, plus riches en végétaux et invertébrés aquatiques. Les chevaines quant à eux semblent rester le long du littoral tout au long du nycthémère. Cependant, la technique des filets n'étant pas adaptée à la capture des chevaines (rares prises en 1999 et 2000), nous ne pouvons affirmer s'il passe effectivement tout son temps le long de berges, ou s'il se trouve à un moment dans la colonne d'eau. Toutefois, les effectifs restant stables le long des berges, nous pensons que cette espèce n'effectue pas de grandes migrations journalières entre les deux types de milieu. Dans la littérature, nous retrouvons que l'habitat du chevaine est essentiellement constitué de caches et végétation dans les berges naturelles à semi-naturelles (Le Louarn *et al.*, 1997 ; Allouche *et al.*, 1999). Nos résultats vont dans ce sens car la majorité des chevaines de grande taille utilisent exclusivement des habitats semi-naturels riches en abris (couverture végétale et ligneuse, trous dans les berges, racines immergées, ...). De plus, la taille des individus peut jouer un rôle décisif dans le choix de l'habitat par cette espèce. Les juvéniles utilisent en effet des berges caillouteuse, parsemée de petits interstices offrant refuges aux petits poissons. Adulte, le chevaine se voit contraint de quitter ces habitats pour des berges à végétaux aquatiques. Ce changement d'habitat peut également être expliqué par un facteur trophique (Carrel & Rivier, 1996). La conclusion est claire, les habitats semi-naturels sont généralement préférés par ces deux espèces, et une conservation et protection de ce type de berges est requis pour permettre aux populations en place de se reproduire et assurer les succès de cette reproduction. Kubečka (1993) distinguent deux groupes d'individus en relation avec les zones littorales de grands cours d'eau :

1. poissons restant 24 heures sur 24 le long des aires littorales
2. poissons passant le jour dans la zone pélagique, et migrant vers les berges la nuit

Les résultats de cet auteur montrent que le gardon et le chevaine appartiennent au second groupe. Nos résultats sont partiellement en accord avec ces observations. Les gardons appartiendraient effectivement au second groupe, alors que les chevaines seraient du premier groupe. Ces migrations sont observées entre avril et septembre, période qui concorde avec notre saison d'échantillonnage. D'un point de vue évolutif, elles seraient une adaptation permettant la survie des poissons proies : le jour, ils utilisent les eaux plus profondes et sombres, et migrent vers les zones peu profondes plus productives la nuit, lorsque la prédation des poissons chasseurs (visuellement) est moins forte (Kubečka, 1993).

Globalement, nous retrouvons une majorité de juvéniles sur les berges avec les classes de taille principales entre 50 et 150 mm pour les chevaines, et entre 50 et 100 mm pour les gardons. Ces derniers sont surtout plus abondants la nuit, et certains auteurs insistent sur le nombre croissant d'espèces présentes le long des berges durant cette période (Sanders, 1992; Copp & Jurajda, 1993). De même, Copp & Jurajda (1999) observent une augmentation des petites classes de taille le long des berges après la tombée de la nuit, suggérant une migration nocturne des gardons et des goujons juvéniles vers des zones de faible profondeur. Ces zones serviraient d'habitat nocturne pour les espèces de petite taille et les juvéniles (Watkins *et al.*, 1997), mais aussi de refuge pour les espèces de la colonne d'eau qui peuvent se nourrir et se protéger des prédateurs (Copp & Jurajda, 1993). La dominance de certaines classes de taille est une caractéristique fréquente des populations ichtyologiques (Wootton, 1991), et est unanimement reconnue pour les populations de cyprinidés (Carrel & Rivier, 1996). Nous voyons que, dans notre étude, les petites classes de taille (juvéniles de taille inférieure à 100 mm) dominent les effectifs, et il est indispensable de les dissocier de l'étude afin de ne pas faire un amalgame des preferendums d'habitat. En effet, la distribution des juvéniles est souvent différente de celle des adultes (Kubečka, 1993). C'est par exemple le cas pour les chevaines dont les petites classes de taille se retrouvent au niveau des perrés la nuit, alors que les grands individus évitent ce type d'habitat, de jour et de nuit. De même, la plupart des grands poissons restent le long des berges la première année de leur vie, et à partir de la deuxième année, ils disparaissent des zones littorales le jour (Kubečka, 1993), ce qui a été observé pour les gardons de notre étude.

D'après Watkins *et al.* (1997), le recouvrement des microhabitats utilisés par les poissons est moindre dans les grands écosystèmes aquatiques en comparaison des petites rivières. La relation poisson – habitat que nous avons caractérisée dans notre étude semble être assez régulière et est supportée par des tests statistiques. Les gardons utilisent des habitats différents entre le jour et la nuit (effet significatif de la date - $p=0.044$ -, la période - $p=0.001$ - et l'habitat - $p=0.006$ -), alors que le chevaine ne montre pas de différence nycthémérale nette, même si l'utilisation de l'habitat est hétérogène (effet habitat significatif - $p=0.030$ -). Cette différence d'habitat a été étudiée pour le chevaine et le gardon le long de deux types de berges: berge encaissée et caillouteuse, et berge peu profonde et sablonneuse (Copp & Jurajda, 1993). Généralement, la taille des poissons est plus grande le long des berges à pente raide, avec des effectifs relativement similaires entre le jour et la nuit pour le chevaine, avec cependant une augmentation significative ($p=0.05$) durant la nuit d'individus potentiellement piscivores (chevaines d'une taille supérieure à 80 mm). Le nombre de gardons diminue la nuit au niveau des

berges à pente raide ($p=0.05$), alors qu'il augmente au niveau des berges à pente faible (par analogie avec notre étude), suggérant des migrations crépusculaires pour éviter la pression de prédation le long des berges encaissées. Ces résultats sont également visibles dans notre étude, le gardon choisissant les habitats à pente faible préférentiellement la nuit. Les grands chevaines se trouvent majoritairement le long de berges à pente raide, alors que les juvéniles utilisent également les berges moins profondes.

Il existe des différences significatives ($p<0.01$) du nombre de poissons entre les rivières à berge naturelle et rivières à berges artificielles (Wolter & Vilcinskas, 1998). De grandes modifications sont survenues dans les communautés ichtyennes à cause des aménagements riverins et notamment, une augmentation de la dominance du gardon et de la perche, une diminution du nombre total d'espèces et une augmentation des perches en relation avec les berges artificielles (Wolter & Vilcinskas, 1998). Cette augmentation d'espèces euryèces peut être due aux aménagements du cours d'eau (diminution de la vitesse du courant, diminution de l'hétérogénéité de l'habitat, largeur et profondeur contrôlées, pas d'accès aux bras morts, obstacles sur routes de migration), d'autant plus que lorsque les berges artificielles augmentent, la richesse spécifique du milieu diminue (Wolter & Vilcinskas, 1998).

La nécessité d'échantillonner plusieurs réplicats est indispensable d'un point de vue statistique, et également pour pallier aux méthodes de faible efficience (Bayley & Dowling). Effectivement, nous avons constaté que, l'une ou l'autre des méthodes, utilisée seule n'est pas représentative de la population réelle. Ces réplicats permettent aussi de donner du poids aux données récoltées le long des berges, et qui permettent l'établissement d'une relation poisson – habitat.

Comparaison 1999 – 2000

Globalement, les résultats obtenus sont similaires entre les 2 années d'échantillonnage, mis à part le pourcentage global de chevaines qui était plus élevé en 1999 (24% contre 7% en 2000). D'un autre côté, la proportion de gardons a augmenté en 2000, passant de 24% en 1999 à 42% en 2000. Ce changement est, comme nous l'avons dit précédemment, certainement dû à des mouvements de poissons ou à un recrutement différent au cours des 2 saisons. Ces valeurs supportent tout de même le fait que les gardons et les chevaines constituent un chaînon important de l'écosystème mosan.

Nos résultats nous permettent de confirmer que les gardons passent le jour dans la colonne d'eau, et la nuit au niveau des berges. Cependant, aucune relation à l'habitat n'a été étudiée pour cette saison car les habitats choisis en 1999 ne présentaient pas les mêmes caractéristiques, et dès lors, une comparaison était difficile. Dans la zone de courant rapide (Barrage), nous constatons que les poissons se situent majoritairement le long des berges, mais nous devons prêter attention à la méthodologie employée. En effet, lors de ce type de pêche, les filets étaient déposés dans la colonne d'eau 15 minutes les uns à la suite des autres, et comportaient logiquement moins de poissons que nos filets, déposés eux 2 heures dans la colonne d'eau.

V. Conclusion et Perspectives

Le chevaine et le gardon sont des espèces importantes de l'écosystème mosan. L'étude menée lors de cette année 2000 avait pour but de déterminer la répartition spatio-temporelle des deux espèces au long du nycthémère. Leur distribution résulte de l'action combinée de différents facteurs abiotiques et biotiques qui constituent leur environnement. Nous avons pu déterminer l'influence de la température, la localisation ou autrement dit la relation à l'habitat, et de la période nycthémérale sur l'abondance des poissons en Meuse. Les gardons effectuent des migrations journalières : le jour, probablement suite à une pression de prédation accrue le long des berges (zone de stabulation principale des prédateurs tels que le brochet ou la perche), ils occupent la zone pélagique, et la nuit, retournent le long des berges, vraisemblablement pour se nourrir. Cette espèce montre une affinité particulière pour les habitats semi-naturels, ce qui contraste avec son caractère euryèce. Les chevaines n'ont pas effectué de migrations journalières durant la période d'échantillonnage, restant dans la zone littorale. Par contre, la sélection de l'habitat par cette espèce est variable selon la période nycthémérale et le stade de développement. Les habitats semi-naturels sont occupés par tous les individus, alors que les habitats artificiels de type perré ne sont utilisés que par les petits poissons, et essentiellement la nuit.

Les données à long-terme sur le recrutement des poissons d'eau douce sont relativement rares, et encore moins d'informations sont disponibles sur l'effet collectif des facteurs environnementaux dans la régulation des populations de poissons en grandes rivières (Copp & Jurajda, 1999). Une étude saisonnière, comprenant au minimum 6 mois d'échantillonnage, dont des récoltes menées sur un cycle complet de 24 heures, apporterait une information précise sur la répartition spatio-temporelle des espèces dans un milieu choisi. L'étude détaillée de certains facteurs, tels que la température, la photopériode, la disponibilité en nourriture ou encore la présence de prédateurs dans le milieu serait intéressante car nous savons qu'ils jouent chacun un rôle important dans la répartition des poissons. L'étude de la distribution des classes de taille chez les différentes espèces peut également apporter une bonne information sur la biologie des espèces. Nous avons vu que les juvéniles se répartissent différemment des adultes, et utilisent principalement des habitats peu profonds et lentiques. Ces habitats sont cruciaux pour le recrutement des poissons de rivière (Mann, 1996), et leur réhabilitation dans les rivières canalisées aux débits contrôlés devrait faire partie intégrante des programmes d'aménagements des écosystèmes fluviaux (Copp & Jurajda, 1999).

Bibliographie

Alanärä, A. & Brännäs, E. (1997). Diurnal and nocturnal feeding activity in Arctic char (*Salvelinus alpinus*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54(12), 2894-2900

Allouche, S., Thévenet, A. & Gaudin, Ph. (1999). Habitat use by chub (*Leuciscus cephalus* L. 1766) in a large river, the French Upper Rhône, as determined by radiotelemetry. *Arch. Hydrobiol.* 145(2), 219-236

Angermeier, P. L. & Karr, J. R. (1984). Relationships between woody debris and fish habitat in a small warmwater stream. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 113, 716-726

Aranda, A., Sánchez-Vázquez, F. J. & Madrid, J. A. (1999). Influence of water temperature on demand-feeding rhythms in sea bass. *J. Fish Biol.* 55(5), 1029-1039

Baade, U. & Fredrich, F. (1998). Movement and pattern of activity of the roach in the River Spree, Germany. *J. Fish Biol.* 52, 1165-1174

Baras, E. & Nindaba, J. (1999). Diel dynamics of habitat use by riverine young-of-the-year *Barbus barbus* and *Chondrostoma nasus* (Cyprinidae). *Arch. Hydrobiol.* 146(4), 431-448

Baras, E. (1995). Seasonal activities of *Barbus barbus*: effect of temperature on time-budgeting. *J. Fish Biol.* 46, 806-818

Baras, E. (1997). Environmental determinants of residence area selection by *Barbus barbus* in the River Ourthe. *Aquat. Living Resour.* 10, 195-206

Bardonnet, A. & Gaudin, P. (1990). Diel pattern of first downstream post-emergence displacement in grayling, *Thymallus thymallus* (L., 1758). *J. Fish Biol.* 37, 623-627

Bayley, P. B. & Dowling, D. C. (1993). The effect of habitat biasing fish abundance and species richness estimates when using various sampling methods in streams. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 40(1), 5-14

Begout-Anras, M. L. (1995). Demand-feeding behaviour of sea bass kept in ponds : diel and seasonal patterns, and influences of environmental factors. *Aquacult. Internat.* 3, 186-195

Bevelhimer, M. S. (1995). Smallmouth bass habitat use and movement patterns with respect to reservoir thermal structure. *Proc. Annu. Conf. SEAFWA* 49, 240-249

Bevelhimer, M. S. (1996). Relative importance of temperature, food, and physical structure to habitat choice by smallmouth bass in laboratory experiments. *Trans. Am. Fish. Soc.* 125, 274-283

Bohl, E. (1980). Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. *Oecologia* 44, 368-375

Bouchard, P., Chappaz, R., Cavalli, L. & Brun, G. (1998). Influence of environmental variables on the growth of *Leuciscus cephalus* (Linnaeus 1766), in the River Durance, South-east France. *Annls Limnol.* 34(2), 193-200

Boujard, T. (1999). Les rythmes circadiens d'alimentation chez les téléostéens. *Cybium* 23(1) suppl., 89-112

Boujard, T. & Leatherland, J. F. (1992). Circadian rhythms and feeding time in fishes. *Environ. Biol. Fish.* 35, 109-131

Bourke, P., Magnan, P. & Rodriguez, M. A. (1996). Diel locomotor activity of brook charr, as determined by radiotelemetry. *J. Fish Biol.* 49, 1174-1185

Brabrand, A. & Faafeng, B. (1993). Habitat shift in roach (*Rutilus rutilus*) induced by pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) introduction: predation risk versus pelagic behaviour. *Oecologia* 95, 38-46

Brady, J. (1979). Biological Clocks. (Edward Arnold Ltd), British Library Cataloguing in Publication Data, UK, 60 p.

Carrel, G. & Rivier, B. (1996). Distribution of three euryoecious cyprinids in the main channel of the Lower River Rhône. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 113 - *Large Rivers* 10(1-4), 363-374

Clough, S. & Ladle, M. (1997). Diel migration and site fidelity in a stream-dwelling cyprinid, *Leuciscus leuciscus*. *J. Fish Biol.* 50, 1117-1119

Copp, G. H. (1990). 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. & Jurajda, P. (1993). Do small riverine fish move inshore at night? *J. Fish Biol.* 43 (suppl. A), 229-241

Copp, G. H. & Jurajda, P. (1999). Size-structured diel use of river banks by fish. *Aquat. Sci.* 61, 75-91

Craig, J. F. (1977). Seasonal changes in the day and night activity of adult perch, *Perca fluviatilis* L. *J. Fish Biol.* 11, 161-166

Dagnelie, P. (1970). Théorie et methods statistiques. Duculot, J. (éd.), Les presses agronomiques de Gembloux, 451 p.

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

Didier, J. & Micha, J.-Cl. (1996). Dynamique de population du gardon en Meuse et stratégie de gestion. UNECED (ed.), Presses Universitaires, Namur, 103 p.

Dumont, S. C. & Dennis, J. A. (1997). Comparison of day and night electrofishing in Texas reservoirs. *N. Am. J. Fish. Manag.* 17, 939-946

Dupont, E. (1998). Entretenir les cours d'eau et l'habitat des poissons. Publication de la Division de l'Eau, Direction des Cours d'Eau non navigables (DGRNE), 136 p.

Eklöv, P. & Persson, L. (1995). Species-specific antipredator capacities and prey refuges: interactions between piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) and juvenile perch and roach (*Rutilus rutilus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* 37, 169-178

Emery, A. R. (1973). Preliminary comparisons of day and night habits of freshwater fish in Ontario lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* 30, 761-774

Eriksson, L-O. (1978). Nocturnalism versus diurnalism; dualism within fish individuals. In : Thorpe, J. E. (ed.), Rhythmic activity of fishes, Academic Press, London, pp. 69-89

Fraser, N. H. C. & Metcalfe, N. B. (1997). The costs of becoming nocturnal: feeding efficiency in relation to light intensity in juvenile Atlantic Salmon. *Funct. Ecol.* 11, 385-391

Fry, F. E. J. (1971). The effect of environmental factors on the physiology. In: Hoar, W. S. & Randall, D. J. (eds), Fish Physiology (vol. 6), Academic Press, Inc., UK, p. 1-89

Garner, P. (1996a). Diel patterns in the feeding and habitat use of 0-group fishes in a regulated river: the River Great Ouse, England. *Ecol. Freshwat. Fish* 5, 175-182

Garner, P. (1996b). Microhabitat use and diet of 0+ cyprinid fishes in a lentic, regulated reach of the River Great Ouse, England. *J. Fish Biol.* 48, 367-382

Garner, P., Clough, S., Griffiths, S. W., Deans, D. & Ibbotson, A. (1998). Use of shallow marginal habitat by *Phoxinus phoxinus*: a trade-off between temperature and food. *J. Fish Biol.* 52(3), 600-609

Goffaux, D. (1997). Incidence du régime thermique sur l'utilisation du temps et de l'espace par la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans une rivière salmonicole, l'Aisne. Mémoire de licence, Université de Liège, 50 p.

Hanych, D. A., Ross, M. R., Magnien, R. E. & Suggars, A. L. (1983). Nocturnal inshore movement of the mimic shiner (*Notropis volucellus*): a possible predator avoidance behavior. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40, 888-894

Helfman, G. S. (1986). Fish behaviour by day, night and twilight. In: Pitcher, T. J. (ed.), The Behaviour of Teleost Fishes (2nd edn), Croom Helm, London, pp. 366-388

Helfman, G. S., Collette, B. B. & Facey, D. E. (1997). The diversity of fishes. Blackwell Sciences, USA, 528 p.

Horppila, J. (1999). Diel changes in diet composition of an omnivorous cyprinid – a possible source of error in estimating food consumption. *Hydrobiologia* 400, 33-39

Huet, M. (1949). Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Rev. Suisse Hydrobiol.* 11, 332-351

Hutagalung, R. A., Lim, P., Belaud, A. & Lagarrigue, T. (1997). Effets globaux d'une agglomération sur la typologie ichtyenne d'un fleuve : cas de la Garonne à Toulouse (France). *Annls Limnol.* 33(4), 263-279

Hynes, H. B. N. (1972). The ecology of running waters. University Press, Liverpool, 555 p.

Imbrock, F., Appenzeller, A. & Eckmann, R. (1996). Diel and seasonal distribution of perch in Lake Constance : a hydroacoustic study and *in situ* observations. *J. Fish Biol.* 49, 1-13

Jacobsen, L. & Berg, S. (1998). Diel variation in habitat use by planktivores in field enclosure experiments: the effect of submerged macrophytes and predation. *J. Fish Biol.* 53, 1207-1219

Jacobsen, L. & Perrow, M. R. (1998). Predation risk from piscivorous fish influencing the diel use of macrophytes by planktivorous fish in experimental ponds. *Ecol. Freshwat. Fish* 7, 78-86

Jones, M. S. & Rogers, K. B. (1998). Palmetto bass movements and habitat use in a fluctuating Colorado irrigation reservoir. *N. Am. J. Fish. Manag.* 18, 640-648

Jonsson, B. & Jonsson, N. (1993). Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Rev. Fish Biol. Fish.* 3, 348-365

Jurajda, P. (1999). Comparative nursery habitat use by 0+ fish in a modified lowland river. *Regul. Rivers: Res. Mgmt.* 15, 113-124

Kestemont, P. & Baras, E. (2000). Chap. 6: Environmental factors and feed intake. Mechanisms and interactions. In: Houlihan, D., Boujard, T. & Jobling, M. (eds), Feed intake in fish, Blackwell Sci. Publ., London, (in press)

Kestemont, P., Didier, J., Depiereux, E. & Micha, J. C. (2000). Selecting ichtyological metrics to assess river basin ecological quality. *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 121(3-4), 321-348

Krause, J., Staaks, G. & Mehner, T. (1998). Habitat choice in shoals of roach as a function of water temperature and feeding rate. *J. Fish Biol.* 53, 377-386

Kubečka, J. (1993). Night inshore migration and capture of adult fish by shore seining. *Aquacult.Fish. Manag.* 24, 685-689

Latta, W. C. & Meyers, G. F. (1961). Night use of a direct-current electric shocker to collect trout in lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 90, 81-83

Le Louarn, H., Baglinière, J.-L., Marchand, F. & Hamonet, J.M. (1997). Caractéristiques biologiques et écologiques du chevaine (*Leuciscus cephalus*) dans quelques rivières de la façade atlantique française. *Bull. Sci. Tech. – INRA, Dép. Hydrobiol.* N°29

Løkkeborg, S. & Fernö, A. (1999). Diel activity pattern and food search behaviour in cod, *Gadus morhua*. *Environ. Biol. Fish.* 54, 345-353

Lucas, M. C. & Batley, E. (1996). Seasonal movements and behaviour of adult barbel *Barbus barbus*, a riverine cyprinid fish: implications for river management. *J. Appl. Ecol.* 33, 1345-1358

Malvestuto, S. P. & Sonski, B. J. (1990). Catch rate and stock structure: a comparison of daytime versus night-time electric fishing on West Point Reservoir, Georgia, Alabama. In: Cowx, I. G. (ed.), Developments in Electric Fishing, Blackwell Scientific Publication, pp. 210-218

Mann, R. H. K. (1976). Observations on the age, growth, reproduction and food of the chub *Squalius cephalus* (L.) in the River Stour, Dorset. *J. Fish Biol.* 8, 265-288

Mann, R. H. K. (1996). Environmental requirements of European non-salmonid fish in rivers. *Hydrobiologia* 323, 223-235

Mann, R. H. K., Baras, E. & Philippart, J.-C. (1998). Habitat requirements of fish : Cyprinids. In : Cowx, I. G. & Welcomme, R. L. (eds), Rehabilitation of rivers for fish. Fishing News Books, pp. 28-41

Manteifel, B. P., Girsa, I. I. & Pavlov, D. S. (1978). On rhythms of fish behaviour. In : Thorpe, J. E. (ed.), Rhythmic activity of fishes, Academic Press, London, pp. 215-224

Micha, J. C. & Borlée, M. C. (1989). Recent historical changes on the Belgian Meuse. In: Petts, G. E. (ed.), Historical change of large alluvial rivers : Western Europe, John Wiley & sons Ltd, Londres, UK, 269-295

Micha, J. C. & Pilette, S. (1988). L'impact de l'homme sur l'écosystème Meuse, 3-4 novembre 1988, Namur, Presses Universitaires de Namur, 140 p.

Michel, P. & Oberdorff, T. (1995). Feeding habits of fourteen european freshwater fish species. *Cybium* 19(1), 5-46

Müller, K. (1978a). Locomotor activity of fish and environmental oscillations. In : Thorpe, J. E. (ed.), Rhythmic activity of fishes, Academic Press, London, pp. 1-19

Müller, K. (1978b). The flexibility of the circadian system of fish at different latitudes. In : Thorpe, J. E. (ed.), Rhythmic activity of fishes, Academic Press, London, pp. 91-104

Nikolsky, G. V. (1976). The ecology of fishes (2ème édition). Academic Press, London & New-York, 352 p.

Ovidio, M. (1999). Cycle annuel d'activité de la truite commune (*Salmo trutta* L.) adulte: étude par radio-pistage dans un cours d'eau de l'Ardenne belge. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 352, 1-18

Palmer, J. D. (1976). An Introduction to Biological Rhythms. (United Kingdom Edition), Academic Press, Inc., UK, 375 p.

Paragamian, V. L. (1989). A comparison of day and night electrofishing: Size structure and catch per unit effort for Smallmouth Bass. *N. Am. J. Fish. Manag.* 9, 500-503

Persat, H. & Copp, G. H. (1989). Electric fishing and point abundance sampling for the ichtyology of large rivers. In: Developments in electric fishing, (Cowx, ed.), Fishing News Book, 197-209

Philippart, J.-C. & Vranken, M. (1983). Atlas des poissons de Wallonie. Distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation. *Cah. Ethol. Appl.* 3(suppl.1-2), 395 p.

Poizat, G. (1990). Déplacements et répartition des cyprinidés dans le potamon. DEA en Analyse et modélisation des systèmes biologiques, Univ. Lyon I., 32p.

Poncin, P. (1996). La reproduction des poisons de nos rivières. *Cah. Ethol.* 15(suppl.), 1-80

Prignon, C., Micha, J. C. & Gillet, A. (1998). Biological and environmental characteristics of fish passage at the Tailfer dam on the Meuse river, Belgium. In: Jungwirth, M., Schmutz, S. & Weiss, S. (eds). Fish migration and fish bypasses, Fishing News Books, UK, 438 p.

Rinchard, J. & Kestemont, P. (1996). Comparative study of reproductive biology in single- and multiple-spawner cyprinid fish. I. Morphological and histological features. *J. Fish Biol.* 49, 883-894

Roussel, J.-M. & Bardonnet, A. (1996). Changements d'habitat de la truite (*Salmo trutta*) et du chabot (*Cottus gobio*) au cours du nycthémère. Approches multivariées à différentes échelles spatiales. *Cybium* 20(3) suppl., 43-53

Sanders, R. E. (1992). Day versus night electrofishing catches from near-shore waters of the Ohio and Muskingum rivers. *Ohio J. Sci.* 92(3), 51-59

Schwassmann, H. O. (1971). Biological Rhythms. In: Hoar, W. S. & Randall, D. J. (eds), Fish Physiology (vol. 6), Academic Press, Inc., UK, pp. 371-428

Schwassmann, H. O. (1978). Activity rhythms in gymnotoid electric fishes. In : Thorpe, J. E. (ed.), Rhythmic activity of fishes, Academic Press, London, pp. 235-241

Spillmann, C. J. (1961). Faune de France – Poissons d'eau douce. Lechevalier (éd.), Paris, pp. 303

Tans, M. (2000). Utilisation de noues de la Meuse en tant que site de reproduction et de nurserie par les poissons du fleuve. Thèse de doctorat, FUNDP, Belgique, 322 p.

Thurow, R. F. & Schill, D. J. (1996). Comparison of day snorkeling, and electrofishing to estimate bull trout abundance and size structure in a second-order Idaho stream. *N. Am. J. Fish. Manag.* 16, 314-323

Valdimarsson, S. K. & Metcalfe, N. B. (1998). Shelter selection in juvenile Atlantic salmon, or why do salmon seek shelter in winter? *J. Fish Biol.* 52, 42-49

Van Zee, B. E. & Willis, D. W. (1996). Comparison of diel sampling data for sauger collected by electrofishing. *J. Fresh. Ecol.* 11(2), 139-143

Vassen, F. (1998). Etude de la compétition interspécifique entre les juvéniles de la truite commune (*Salmo trutta* L.) et du saumon atlantique (*S. salar* L.) en rivière. Thèse de doctorat, FUNDP, Namur, 240 p.

Ventling-Schwank, A. R. & Meng, H. J. (1995). Vertical migration of Coregonid larvae in the first two months of development. *Aquat. sci.* 57(1), 1-13

Watkins, M. S., Doherty, S. & Copp, G. H. (1997). Microhabitat use by 0+ and older fishes in a small English chalk stream. *J. Fish Biol.* 50(5), 1010-1024

Witt, A. Jr. & Campbell, R. S. (1959). Nocturnal versus diurnal electroseining. *Trans. Am. Fish. Soc.* 88, 33-35

Wolter, C. & Vilcinskas, A. (1998). Fish community structure in lowland waterways: fundamental and applied aspects. *Pol. Arch. Hydrobiol.* 45(2), 137-149

Wootton, R. J. (1990). Use of time and space. In: Ecology of Teleost Fishes, Chapman and Hall (ed.), London, pp. 97-116

Wootton, R. J. (1992). Fish ecology. (Blackie and son, eds), Chapman and Hall, New York, 25-204

Annexes

Annexe 1 : Campagnes de pêche de la saison 2000

Date	Période	Technique
2 mai 2000	Jour	Pêche à l'électricité
	Nuit	Pêche au filet maillant
4 mai 2000	Jour	Pêche au filet maillant
	Nuit	Pêche à l'électricité
16 mai 2000	Jour	Pêche à l'électricité
	Nuit	Pêche au filet maillant
18 mai 2000	Jour	Pêche au filet maillant
	Nuit	Pêche à l'électricité
29 mai 2000	Nuit	Pêche au filet maillant
31 mai 2000	Jour	Pêche au filet maillant
13 juin 2000	Jour	Pêche à l'électricité
	Nuit	Pêche au filet maillant
15 juin 2000	Jour	Pêche au filet maillant
	Nuit	Pêche à l'électricité
27 juin 2000	Jour	Pêche à l'électricité
	Nuit	Pêche au filet maillant
29 juin 2000	Jour	Pêche au filet maillant
	Nuit	Pêche à l'électricité

Annexe 2a : Nombre de chevaines capturés par la méthode des filets maillant de fond durant la saison 2000. Leurs taille et poids sont donnés en mm et en g respectivement.

date	période	nombre	taille	poids
02/05/00	nuit	0	_	_
04/05/00	jour	2	431/452	803/928
16/05/00	nuit	1	425	770
18/05/00	jour	0	_	_
29/05/00	nuit	1	309	293
31/05/00	jour	0	_	_
13/06/00	nuit	1	383	562
15/06/00	jour	1	300	268
27/06/00	nuit	2	322/423	332/759
29/06/00	jour	1	349	424

Annexe 2b : Nombre de chevaines capturés par la méthode des filets maillant de fond durant la saison 1999, zone des habitats. Leurs taille et poids sont donnés en mm et en g respectivement.

date	période	nombre	taille	poids
29/06/99	jour	0	_	_
15/06/99	nuit	2	406	799
			472	1450
23/07/99	jour	3	368	685
			420	980
			418	940
29/07/99	nuit	2	515	1590
			445	1107
27/08/99	jour	0	_	_
02/09/99	nuit	1	448	1056

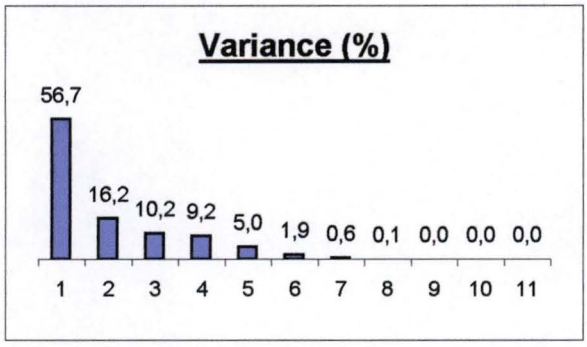
Annexe 2c : Nombre de chevaines et de gardons capturés par la méthode des filets maillant de fond durant la saison 1999 dans la zone barrage. La moyenne des tailles échantillonnées est donnée pour information.

Date	Période	Gardon	Chevaine	Nombre total de poissons
21/05/99	jour	2	1	9
27/05/99	nuit	3	1	15
09/07/99	jour	3	0	5
15/07/99	nuit	3	0	5
20/08/99	jour	3	0	42
12/08/99	nuit	0	0	15
10/09/99	jour	9	0	15
14/09/99	nuit	1	4	33
Taille moyenne		**177**	**440**	
Ecart-type sur les tailles		**40**	**44**	

Annexe 3: Factors loadings et valeurs propres de l'ACP portant sur tous les facteurs environnementaux

Eigenvalues (acplog.sta)
Extraction: Principal components

	Eigenval	% total Variance	Cumul. Eigenval	Cumul. %
1	6,24150539	56,7	6,24150539	56,7409581
2	1,78121976	16,2	8,02272515	72,933865
3	1,12685524	10,2	9,14958039	83,1780035
4	1,01241996	9,2	10,1620004	92,3818214
5	0,5538925	5,0	10,7158929	97,4172077
6	0,20938568	1,9	10,9252785	99,3207139
7	0,0654428	0,6	10,9907213	99,9156485
8	0,00631238	0,1	10,9970337	99,9730338
9	0,00248427	0,0	10,999518	99,995618
10	0,00041452	0,0	10,9999325	99,9993864
11	6,7492E-05	0,0	11	100

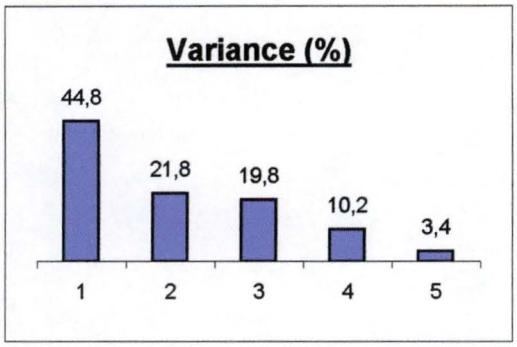


Factor Loadings (Unrotated) (acplog.sta)
Extraction: Principal components
(Marked loadings are > .700000)

	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6
DATE	0,96706227	0,03867491	-0,14314229	-0,17788607	0,00013186	-0,09674135
T°EAU	0,95489303	-0,08808386	-0,17369499	-0,18347174	0,07310947	-0,09364727
PH	-0,75990418	-0,60667181	0,07127794	-0,00648132	0,11722043	-0,14895088
CONDUCT	0,91451297	0,32690014	-0,16719083	-0,00242934	0,14339123	-0,05753756
O2	0,67255009	-0,43183484	0,1117997	0,07417741	0,58436342	0,03461651
DEBIT	-0,89824158	-0,3414009	0,09391972	0,17574973	0,16385053	0,09100488
V0_01	-0,75975434	0,30980521	-0,41595075	-0,22163801	0,2485816	-0,13486731
V1_00	-0,67881221	0,37116106	-0,49688683	-0,23189884	0,18126108	0,22484443
NB_TOT	-0,80858692	0,44900243	0,22621916	-0,02903815	0,09525504	-0,27717851
PERIODE	-0,15367643	-0,74231322	-0,56837236	-0,23103175	-0,20533199	-0,07892693
LOCALISA	-0,07799628	-0,0874245	0,47718799	-0,86807667	0,00592228	0,06691981
Expl.Var	6,24150539	1,78121976	1,12685524	1,01241996	0,5538925	0,20938568
Prp.Totl	0,56740958	0,16192907	0,10244139	0,09203818	0,05035386	0,01903506

Annexe 4: Factor loadings et valeurs propres de l'ACP portant sur les facteurs intéressants

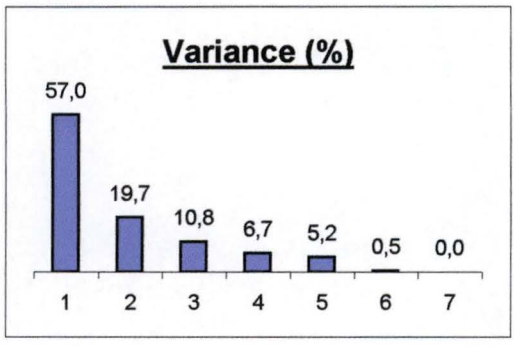
Eigenvalues (acplog.sta) Extraction: Principal components				
	Eigenval	% total Variance	Cumul. Eigenval	Cumul. %
1	2,24218929	44,8	2,24218929	44,8437859
2	1,08968898	21,8	3,33187827	66,6375655
3	0,98790398	19,8	4,31978226	86,3956451
4	0,51226175	10,2	4,83204401	96,6408802
5	0,16795599	3,4	5	100



Factor Loadings (Unrotated) (acplog.sta) Extraction: Principal components (Marked loadings are > .700000)					
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5
T°EAU	0,77259974	-0,36277821	-0,10465995	-0,48703664	0,15271942
V0_01	-0,7310912	0,39149589	0,17898118	-0,51944198	-0,10189404
NB_TOT	-0,92717138	-0,20488145	-0,02295037	0,03550426	0,3107886
PERIODE	0,41249434	0,36561002	0,82070161	0,06136727	0,13733409
LOCALISA	-0,28458083	-0,79319911	0,52042114	-0,01451186	-0,13711371
Expl.Var	2,24218929	1,08968898	0,98790398	0,51226175	0,16795599
Prp.Totl	0,44843786	0,2179378	0,1975808	0,10245235	0,0335912

Annexe 5: Factor loadings et valeurs propres de l'ACP mettant en relation la température et la vitesse avec les effectifs de poissons

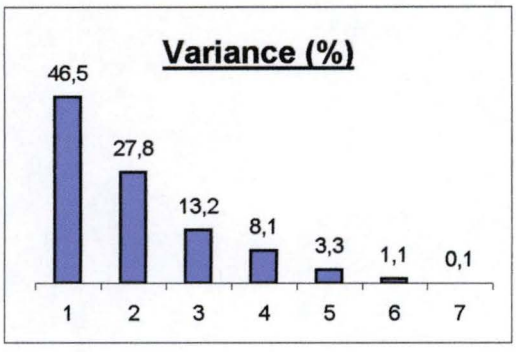
Eigenvalues (acplog.sta) Extraction: Principal components				
	Eigenval	% total Variance	Cumul. Eigenval	Cumul. %
1	3,98762215	57,0	3,98762215	56,9660308
2	1,37625278	19,7	5,36387494	76,6267848
3	0,75765659	10,8	6,12153152	87,4504503
4	0,4719564	6,7	6,59348792	94,1926846
5	0,3658768	5,2	6,95936472	99,419496
6	0,03744961	0,5	6,99681433	99,9544904
7	0,00318567	0,0	7	100



Factor Loadings (Unrotated) (acplog.sta) Extraction: Principal components (Marked loadings are > .700000)						
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6
T°EAU	-0,75932858	-0,14759613	0,14194961	-0,61734163	0,01408521	0,01326592
V0_01	0,63778335	0,29639927	-0,60952968	-0,19790194	0,30757839	-0,009153
NB_RR	0,96741598	0,03510402	0,18266018	-0,13516666	-0,09359937	-0,02046456
NB_LC	0,8088074	-0,55725503	-0,08381961	-0,04520439	-0,07132282	0,14518146
NB_TOT	0,92964893	-0,032252	-0,03632563	-0,16593009	-0,31127551	-0,09059991
FREQ_RR	0,73791736	0,10021987	0,56168504	-0,02265063	0,35935038	-0,00523095
FREQ_LC	-0,07377265	-0,97147617	-0,09370357	0,05763009	0,17663808	-0,08635791
Expl.Var	3,98762215	1,37625278	0,75765659	0,4719564	0,3658768	0,03744961
Prp.Totl	0,56966031	0,19660754	0,10823666	0,06742234	0,05226811	0,00534994

Annexe 6: Factor loadings et valeurs propres de l'ACP mettant en relation la localisation et la période avec les effectifs de poissons

Eigenvalues (acplog.sta) Extraction: Principal components				
	Eigenval	% total Variance	Cumul. Eigenval	Cumul. %
1	3,25189337	46,5	3,25189337	46,4556196
2	1,94330549	27,8	5,19519886	74,2171265
3	0,92735557	13,2	6,12255442	87,4650632
4	0,56524167	8,1	6,68779609	95,5399441
5	0,2295025	3,3	6,91729859	98,8185512
6	0,07865273	1,1	6,99595132	99,9421617
7	0,00404868	0,1	7	100



Factor Loadings (Unrotated) (acplog.sta) Extraction: Principal components (Marked loadings are > ,700000)						
	Factor 1	Factor 2	Factor 3	Factor 4	Factor 5	Factor 6
NB_RR	-0,84208501	-0,50305376	0,17356934	0,05850546	-0,02687094	0,03387873
NB_LC	-0,86625772	0,3781549	-0,14640271	0,19058386	0,03996469	-0,21734868
NB_TOT	-0,69299322	-0,58804045	0,15614284	0,35861657	0,1203481	0,07297704
FREQ_RR	-0,82740215	-0,13994221	0,16011966	-0,45547983	-0,24942103	-0,0073103
FREQ_LC	-0,35543706	0,83720179	-0,02305213	0,32267916	-0,23222243	0,11905954
PERIODE	0,12849007	0,43265078	0,88656745	-0,01763265	0,09573051	-0,02874672
LOCALISA	-0,69620734	0,5420077	-0,19809939	-0,29154092	0,29563012	0,0994177
Expl.Var	3,25189337	1,94330549	0,92735557	0,56524167	0,2295025	0,07865273
Prp.Totl	0,4645562	0,27761507	0,13247937	0,08074881	0,03278607	0,0112361

Annexe 7: Calcul des χ^2 pour le chevaine

JOUR

2 mai 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,19	0,11	0,06
H2	0,08	0,11	0,01
H3	0,09	0,11	0,00
H4	0,24	0,11	0,15
H5	0,12	0,11	0,00
H6	0,20	0,11	0,08
H7	0,16	0,11	0,02
H8	0,06	0,11	0,02
H9	0,06	0,11	0,02
H10	0,00	0,11	0,11
H11	0,00	0,11	0,11
H12	0,50	0,11	1,38
		Khi2 obs	***1,970597587***
			p<0,005 (SS)

16 mai 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,26	0,18	0,03
H2	0,18	0,18	0,00
H3	0,13	0,18	0,02
H4	0,23	0,18	0,01
H5	0,13	0,18	0,01
H6	0,67	0,18	1,32
H7	0,00	0,18	0,18
H8	0,17	0,18	0,00
H9	0,00	0,18	0,18
H10	0,29	0,18	0,06
H11	0,29	0,18	0,06
H12	0,25	0,18	0,03
		Khi2 obs	***1,902256352***
			p<0,005 (SS)

13 juin 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,06	0,15	0,06
H2	0,06	0,15	0,06
H3	0,10	0,15	0,01
H4	0,18	0,15	0,01
H5	0,33	0,15	0,20
H6	0,00	0,15	0,15
H7	0,00	0,15	0,15
H8	_	_	_
H9	0,00	0,15	0,15
H10	0,00	0,15	0,15
H11	0,80	0,15	2,82
H12	0,15	0,15	0,00
		Khi2 obs	***3,757435618***
			p<0,05 (S)

27 juin 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,00	0,23	0,23
H2	0,22	0,23	0,00
H3	0,09	0,23	0,09
H4	0,43	0,23	0,18
H5	0,31	0,23	0,03
H6	0,00	0,23	0,23
H7	0,00	0,23	0,23
H8	_	_	_
H9	0,00	0,23	0,23
H10	0,75	0,23	1,18
H11	0,41	0,23	0,14
H12	0,62	0,23	0,65
		Khi2 obs	***3,184393838***
			p<0,025 (S)

NUIT

4 mai 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,07	0,08	0,00
H2	0,07	0,08	0,00
H3	0,03	0,08	0,03
H4	0,18	0,08	0,12
H5	0,17	0,08	0,11
H6	0,17	0,08	0,11
H7	0,07	0,08	0,00
H8	0,12	0,08	0,02
H9	0,11	0,08	0,01
H10	0,03	0,08	0,04
H11	0,01	0,08	0,06
H12	0,05	0,08	0,01
		Khi2 obs	***0,50263431***
			p<0,0005 (SS)

18 mai 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,06	0,06	0,00
H2	0,05	0,06	0,00
H3	0,04	0,06	0,01
H4	0,03	0,06	0,02
H5	0,20	0,06	0,33
H6	0,21	0,06	0,38
H7	_	_	_
H8	0,03	0,06	0,02
H9	0,00	0,06	0,06
H10	0,02	0,06	0,03
H11	0,06	0,06	0,00
H12	_	_	_
		Khi2 obs	***0,837637841***
			p<0,0005 (SS)

15 juin 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,13	0,09	0,01
H2	0,03	0,09	0,04
H3	0,09	0,09	0,00
H4	0,18	0,09	0,09
H5	0,07	0,09	0,01
H6	0,20	0,09	0,13
H7	0,13	0,09	0,01
H8	0,11	0,09	0,00
H9	0,04	0,09	0,03
H10	0,00	0,09	0,09
H11	0,00	0,09	0,09
H12	0,00	0,09	0,09
		Khi2 obs	***0,604399531***
			p<0,0005 (SS)

29 juin 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,11	0,10	0,00
H2	0,10	0,10	0,00
H3	0,13	0,10	0,01
H4	0,15	0,10	0,02
H5	0,02	0,10	0,05
H6	0,20	0,10	0,11
H7	0,14	0,10	0,02
H8	0,08	0,10	0,00
H9	0,00	0,10	0,10
H10	0,09	0,10	0,00
H11	0,06	0,10	0,02
H12	0,09	0,10	0,00
		Khi2 obs	***0,339932233***
			p<0,0005 (SS)

Annexe 8: Calcul des χ^2 pour le gardon

JOUR

2 mai 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,31	0,50	0,07
H2	0,82	0,50	0,20
H3	0,44	0,50	0,01
H4	0,32	0,50	0,06
H5	0,69	0,50	0,07
H6	0,56	0,50	0,01
H7	0,16	0,50	0,23
H8	0,47	0,50	0,00
H9	0,43	0,50	0,01
H10	0,80	0,50	0,18
H11	0,30	0,50	0,08
H12	0,17	0,50	0,22
		Khi2 obs	*1,151277707*
			p<0,0005 (SS)

16 mai 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,43	0,40	0,00
H2	0,59	0,40	0,09
H3	0,35	0,40	0,01
H4	0,56	0,40	0,07
H5	0,40	0,40	0,00
H6	0,00	0,40	0,40
H7	0,00	0,40	0,40
H8	0,22	0,40	0,08
H9	0,00	0,40	0,40
H10	0,21	0,40	0,09
H11	0,00	0,40	0,40
H12	0,00	0,40	0,40
		Khi2 obs	*2,330413481*
			p<0,005 (SS)

13 juin 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,61	0,46	0,05
H2	0,53	0,46	0,01
H3	0,51	0,46	0,00
H4	0,53	0,46	0,01
H5	0,53	0,46	0,01
H6	0,67	0,46	0,09
H7	0,00	0,46	0,46
H8	–	–	–
H9	0,00	0,46	0,46
H10	1,00	0,46	0,63
H11	0,00	0,46	0,46
H12	0,54	0,46	0,01
		Khi2 obs	*2,203902991*
			p<0,01 (SS)

27 juin 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,73	0,48	0,13
H2	0,67	0,48	0,07
H3	0,70	0,48	0,10
H4	0,39	0,48	0,02
H5	0,08	0,48	0,34
H6	0,33	0,48	0,04
H7	0,00	0,48	0,48
H8	–	–	–
H9	1,00	0,48	0,56
H10	0,25	0,48	0,11
H11	0,12	0,48	0,27
H12	0,08	0,48	0,34
		Khi2 obs	*2,472378996*
			p<0,01 (SS)

NUIT

4 mai 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,15	0,53	0,27
H2	0,62	0,53	0,02
H3	0,53	0,53	0,00
H4	0,63	0,53	0,02
H5	0,49	0,53	0,00
H6	0,29	0,53	0,11
H7	0,20	0,53	0,20
H8	0,53	0,53	0,00
H9	0,46	0,53	0,01
H10	0,74	0,53	0,08
H11	0,89	0,53	0,24
H12	0,69	0,53	0,05
		Khi2 obs	*1,001477678*
			p<0,0005 (SS)

18 mai 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,54	0,52	0,00
H2	0,42	0,52	0,02
H3	0,50	0,52	0,00
H4	0,69	0,52	0,06
H5	0,30	0,52	0,10
H6	0,36	0,52	0,05
H7	–	–	–
H8	0,42	0,52	0,02
H9	0,56	0,52	0,00
H10	0,51	0,52	0,00
H11	0,58	0,52	0,01
H12	–	–	–
		Khi2 obs	*0,255414796*
			p<0,0005 (SS)

15 juin 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,41	0,34	0,01
H2	0,32	0,34	0,00
H3	0,51	0,34	0,08
H4	0,38	0,34	0,01
H5	0,40	0,34	0,01
H6	0,20	0,34	0,06
H7	0,13	0,34	0,14
H8	0,36	0,34	0,00
H9	0,17	0,34	0,09
H10	0,54	0,34	0,11
H11	0,17	0,34	0,09
H12	0,25	0,34	0,02
		Khi2 obs	*0,622664596*
			p<0,0005 (SS)

29 juin 2000

	O	T	((O-T)^2)/T
H1	0,27	0,33	0,01
H2	0,48	0,33	0,07
H3	0,13	0,33	0,12
H4	0,24	0,33	0,02
H5	0,61	0,33	0,23
H6	0,28	0,33	0,01
H7	0,21	0,33	0,04
H8	0,28	0,33	0,01
H9	0,25	0,33	0,02
H10	0,43	0,33	0,03
H11	0,36	0,33	0,00
H12	0,32	0,33	0,00
		Khi2 obs	*0,567969492*
			p<0,0005 (SS)

Annexe 9: Comparaison des effectifs et pourcentages de chevaines entre le jour et la nuit pour les 4 semaines de pêche

Effectifs de chevaines

	jour	nuit
sem1	111	86
sem2	58	52
sem3	35	39
sem4	40	46

Test d'égalité des espérances: observations pairées

	j	*n*
Moyenne	61	55,75
Variance	1208,666667	434,9166667
Observations	4	4
Coefficient de corrélation de Pearson	0,994900625	
Différence hypothétique des moyennes	0	
Degré de liberté	3	
Statistique t	0,740766471	
P(T<=t) unilatéral	0,256273333	
Valeur critique de t (unilatéral)	2,353363016	
P(T<=t) bilatéral	0,512546666	
Valeur critique de t (bilatéral)	3,182449291	

Pourcentages de chevaines

	j	n
sem1	0,11	0,08
sem2	0,18	0,06
sem3	0,15	0,09
sem4	0,23	0,1

Test d'égalité des espérances: observations pairées

	j	*n*	
Moyenne	0,1675	0,0825	
Variance	0,002558333	0,000291667	
Observations	4	4	
Coefficient de corrélation de Pearson	0,318354307		
Différence hypothétique des moyennes	0		
Degré de liberté	3		
Statistique t	3,544745039		
P(T<=t) unilatéral	0,019116927	*Différence Significative*	
Valeur critique de t (unilatéral)	2,353363016		
P(T<=t) bilatéral	0,038233853		
Valeur critique de t (bilatéral)	3,182449291		

Annexe 10: Comparaison des effectifs et pourcentages de gardons entre le jour et la nuit pour les 4 semaines de pêche

Effectifs de gardons

	jour	nuit
sem1	491	584
sem2	126	441
sem3	105	150
sem4	82	156

Test d'égalité des espérances: observations pairées

	j	*n*
Moyenne	201	332,75
Variance	37700,6667	46494,25
Observations	4	4
Coefficient de corrélation de Pearson	0,82260853	
Différence hypothétique des moyennes	0	
Degré de liberté	3	
Statistique t	-2,12927989	
P(T<=t) unilatéral	0,06154754	
Valeur critique de t (unilatéral)	2,35336302	
P(T<=t) bilatéral	0,12309509	
Valeur critique de t (bilatéral)	3,18244929	

Pourcentages de gardons

	jour	nuit
sem1	0,5	0,53
sem2	0,4	0,52
sem3	0,46	0,34
sem4	0,48	0,33

Test d'égalité des espérances: observations pairées

	j	*n*
Moyenne	0,46	0,43
Variance	0,00186667	0,01206667
Observations	4	4
Coefficient de corrélation de Pearson	-0,23879796	
Différence hypothétique des moyennes	0	
Degré de liberté	3	
Statistique t	0,47140452	
P(T<=t) unilatéral	0,3347575	
Valeur critique de t (unilatéral)	2,35336302	
P(T<=t) bilatéral	0,66951501	
Valeur critique de t (bilatéral)	3,18244929	