



HAL
open science

Etude de la répartition en âges et de la croissance de la population de brochets (*Esox lucius*) du lac d'Annecy

Daphney Dagneaux, Denis Losdat

► **To cite this version:**

Daphney Dagneaux, Denis Losdat. Etude de la répartition en âges et de la croissance de la population de brochets (*Esox lucius*) du lac d'Annecy. [Stage] France. AgroParisTech, Paris, FRA. 2008, 22 p. hal-02822163

HAL Id: hal-02822163

<https://hal.inrae.fr/hal-02822163>

Submitted on 6 Jun 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

DAGNEAUX Daphney

LOSDAT Denis

Etude de la répartition en âges et de la croissance de la population de brochets (*Esox lucius*) du lac d'Annecy



Rapport de stage d'INIP « Ingénierie écologique », Mars 2008

Structure d'accueil : **INRA**, Station d'Hydrobiologie Lacustre de Thonon-les-Bains.

Chercheur encadrant : Daniel GERDEAUX

Thésard encadrant : Yamin JANJUA

Sommaire :

I - MATERIEL ET METHODES.....	1
A – Description du site d'étude.....	1
B – Espèce étudiée : le brochet (<i>Esox lucius</i>)	1
C – Matériel d'étude.....	2
D – Techniques employées.....	2
1 - Détermination de l'âge des brochets.....	2
2 - Estimation de la croissance par rétro-mesures sur les écailles.....	6
3 - Décomposition plurimodale des histogrammes de tailles des brochets pêchés par les pêcheurs amateurs volontaires.....	6
II – RESULTATS.....	7
A - Détermination de l'âge des brochets, comparaison de la scalimétrie et de l'otolithométrie.....	7
B - Etude de la croissance des brochets par rétro-mesure des écailles.....	9
1 - Composition de notre échantillon d'étude.....	9
2 - Estimation de la croissance des brochets et ajustement au modèle de Von Bertalanffy.....	9
3 - Différence de croissance selon le sexe.....	11
4 - Etude de la croissance individuelle des brochets entre les 1ère et 2ème années...	12
C – Etude de la composition en âges de la population de brochets du lac d'Annecy à partir des statistiques de pêche.....	13
III - DISCUSSION.....	15
A – Validité des méthodes de datation.....	15
B – Validité des rétro-mesures sur les écailles pour la détermination de la croissance	16
C – Discussion des résultats.....	17
D – Intérêts de l'étude pour la compréhension de la dynamique de la population de brochets du lac d'Annecy	18
E – Perspectives d'études sur les isotopes stables des otolithes.....	19
Remerciements.....	19
Bibliographie.....	20

Notre stage porte sur une étude de la population de brochets dans le lac d'Annecy, et s'inscrit ainsi dans le cadre général de l'écologie des poissons. La gestion des ressources en poissons d'un lac nécessite une étude de la dynamique de leurs populations. Or, la détermination de l'âge des poissons est l'un des éléments les plus importants pour l'étude de l'évolution des communautés piscicoles. Elle constitue la base des calculs menant à la connaissance de la croissance, de la mortalité, du recrutement et autres paramètres fondamentaux de leurs populations. L'âge de beaucoup d'espèces de poissons peut être déterminé à partir de discontinuités se produisant dans leurs structures squelettiques, qui ont presque toutes été utilisées à cette fin. Les otolithes et les écailles sont utilisés le plus largement parce qu'il est facile de les prélever, de les préparer et de les conserver. Nous avons donc étudié ces deux structures osseuses chez le brochet (*Esox lucius*), espèce jusqu'à présent peu étudiée dans le lac d'Annecy. Cette étude sera par la suite approfondie, puisque notre stage constitue la phase préliminaire d'études qui seront menées sur les teneurs en isotopes stables du carbone et de l'oxygène des otolithes de brochets du lac d'Annecy. Le but final de ces études est de reconstruire l'histoire énergétique, environnementale et alimentaire des populations de brochets actuelle et passée du lac d'Annecy. De telles études ont déjà été réalisées dans le lac d'Annecy sur la population de corégone (Dufour & Gerdeaux, 2005 et 2007), espèce parmi les plus représentées dans le lac et également une des plus pêchées.

I - MATERIEL ET METHODES :

A - Description du site d'étude :

Le lac d'Annecy est un lac périalpin (Haute-Savoie (74), France) oligotrophe, calcaire, d'une surface de 28 km² et d'une profondeur maximale de 65 mètres, offrant une grande variété de niches écologiques aux communautés piscicoles. Cependant la ressource piscicole est assez faible, puisqu'elle est estimée entre 90 et 100 tonnes de poisson pour tout le lac, ce qui permet une pêche annuelle maximale de 30 tonnes à répartir entre pêcheurs professionnels et amateurs.

La pression de pêche dans ce lac est relativement forte, environ 20 tonnes de salmonidés étant pêchées en moyenne par an par 4 pêcheurs professionnels et environ 1200 pêcheurs amateurs en bateau. Le brochet est quant à lui relativement peu pêché (environ 2,5 tonnes par an).

B – Espèce étudiée : le brochet (*Esox lucius*) :

Le brochet est un Téléostéen de la famille des Esocidés, qui vit dans des milieux variés, et est notamment présent dans les lacs alpins tels que le lac d'Annecy. C'est un prédateur ichtyophage, qui se nourrit essentiellement de petits poissons fourrages.

La ponte a lieu relativement tôt dans la saison, fin Mars – début Avril. La période d'incubation des œufs est de 120 degrés jours. Ainsi, nous prenons en compte, lors de nos déterminations d'âges des brochets, l'âge des poissons à la fin de leur dernier hiver.

La maturité sexuelle est atteinte en général, sous notre latitude, à 2 ans pour les mâles et à 2 voire 3 ans pour les femelles.

La croissance du brochet est liée à différents facteurs, notamment à la température de l'eau et à l'abondance des ressources nutritives. Ainsi, le seuil thermique de croissance du brochet se situe à environ 14°C (Frost & Kipling, 1967).

Les brochets, vivant traditionnellement dans les zones littorales peu profondes du lac, sont désormais trouvés fréquemment par les pêcheurs au milieu du lac, dans des zones beaucoup plus profondes. Des études sur les teneurs en isotopes stables du carbone et de l'oxygène dans les otolithes de brochet pourront permettre de retracer les conditions de vie de ces poissons, et de déterminer l'éventuelle évolution de leur habitat.

C – Matériel d'étude :

Nos déterminations d'âges des brochets se basent sur un échantillon de 67 poissons pêchés au mois de février 2008 par Bernard Curt, l'un des quatre pêcheurs professionnels du lac d'Annecy. Celui-ci a mesuré la longueur totale, la masse et déterminé le sexe de chaque poisson ; il nous a également fourni un échantillon d'écailles ainsi que la tête de chacun de ces brochets, permettant l'extraction des otolithes.

Nous avons combiné l'étude des écailles et des otolithes de brochet, afin de déterminer le plus exactement possible l'âge de ces poissons.

Pour compléter l'étude sur la croissance des brochets, nous avons eu recours à l'analyse d'écailles de brochets pêchés en 1998, 2000 et 2004. Ces écailles proviennent d'échantillons collectés par une vingtaine de pêcheurs amateurs volontaires du lac d'Annecy lorsqu'ils capturent un brochet. Ces écailles font aujourd'hui partie des archives, récoltées par M. Daniel GERDEAUX, entrant en considération pour le suivi piscicole du lac d'Annecy.

Depuis 1986, dans le cadre du suivi piscicole du lac d'Annecy, chaque pêcheur amateur en bateau doit remplir un carnet de suivi obligatoire de ses captures (nombre, poids total journalier). Nous avons utilisé ces données concernant les captures de brochets entre les années 1996 et 2007 afin d'analyser la dynamique de la population de brochets du lac d'Annecy (Gerdeaux D. et al 1992-2007).

D – Techniques employées :

1 - Détermination de l'âge des brochets :

La croissance des poissons est continue durant toute leur vie ; au stade d'alevin elle est très rapide, mais par la suite elle ne s'effectue pas au même rythme et devient très lente pour les individus âgés. (Frost & Kipling, 1967 ; Casselman, 1996) Il est également possible de repérer des variations annuelles de croissance dues notamment à l'alternance des saisons. Ceci est à relier au fait que le brochet a une croissance dépendante de la température.

➤ **Scalimétrie :**

Les écailles ont une croissance proportionnelle à celle du corps (Frost & Kipling, 1967). Elles sont formées d'une couche interne d'os lamellaire recouverte d'une couche externe d'émail. L'accroissement, tant en épaisseur qu'en diamètre, se fait par ajout de minces couches concentriques de plus en plus larges formant des stries. Lorsque la croissance est rapide, les stries sont largement espacées et au contraire elles sont rapprochées si elle est lente. Il est donc possible de suivre l'alternance des saisons sur les écailles en observant une alternance de zones. En effet, lorsque les stries sont plus fines et resserrées, elles forment des zones sombres qui correspondent à l'hiver (faible croissance) ; des zones claires correspondant à l'été apparaissent où les stries sont plus épaisses et espacées (forte croissance). La détermination de l'âge par scalimétrie consiste alors à compter le nombre d'hivers qu'a vécu le poisson au cours de sa vie, en repérant les anneaux caractéristiques (annuli).

Nous avons réalisé nos études sur des écailles prélevées entre la tête et la nageoire dorsale des brochets, qui sont généralement les plus faciles à lire pour déterminer l'âge et le taux de croissance. Les écailles ont été lavées dans un bain de savon et d'eau de javel dilués dans l'eau, puis frottées à la main afin d'enlever les résidus. Un premier tri est réalisé afin de ne pas choisir d'écailles régénérées au centre (signes de blessures passées), sur lesquelles la lecture de l'âge est impossible. Nous choisissons donc trois écailles de chaque poisson. Celles-ci sont montées dans l'eau entre deux lames de verre, puis observées individuellement à la loupe binoculaire. Nous prenons une photographie de chacune des écailles afin de faire des mesures et de pouvoir revenir sur les images acquises.

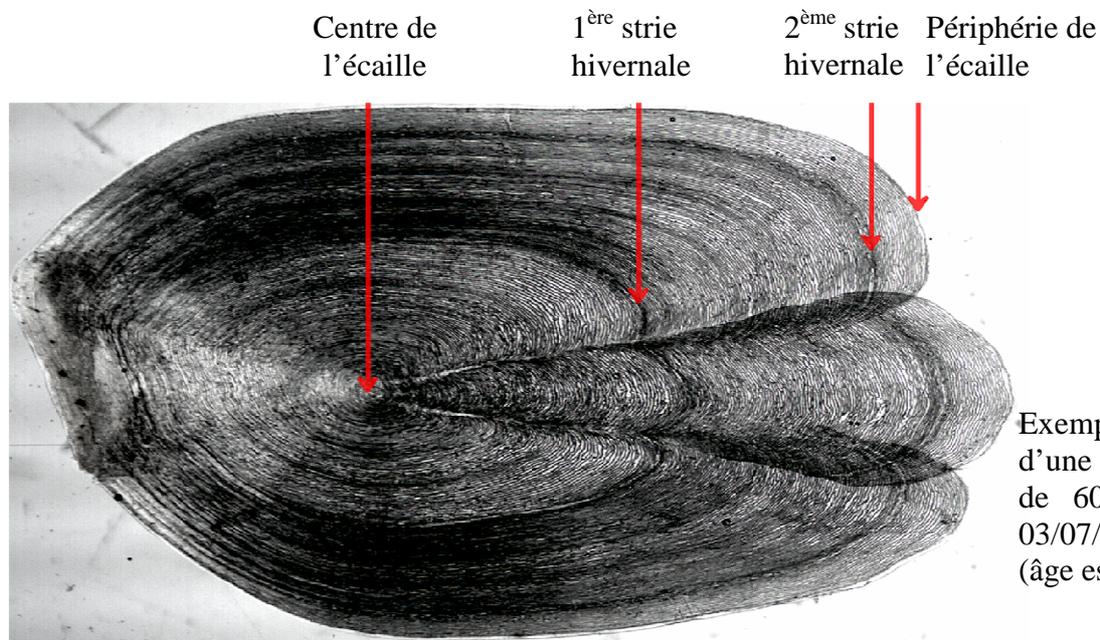


Figure 1 :
Exemple d'interprétation
d'une écaille de brochet
de 600 mm pêché le
03/07/2004
(âge estimé : 2 ans)

➤ **Otolithométrie :**

Nous avons étudié les otolithes de ces poissons, seules structures osseuses qui ne sont jamais remaniées et grossissent tout au long de leur vie. L'otolithe de brochet a une structure classique d'otolithe de Téléostéen ; il est constitué de cristaux d'aragonite au sein d'une trame protéique. C'est une structure osseuse en trois dimensions, dont la croissance se fait par adjonction périodique de couches cristallines, en direction centrifuge et aussi par allongement ventral, en direction antéro-postérieure. Cet allongement est dû principalement à une croissance rapide des cristaux, plus allongés dans les secteurs antérieurs et postérieurs.

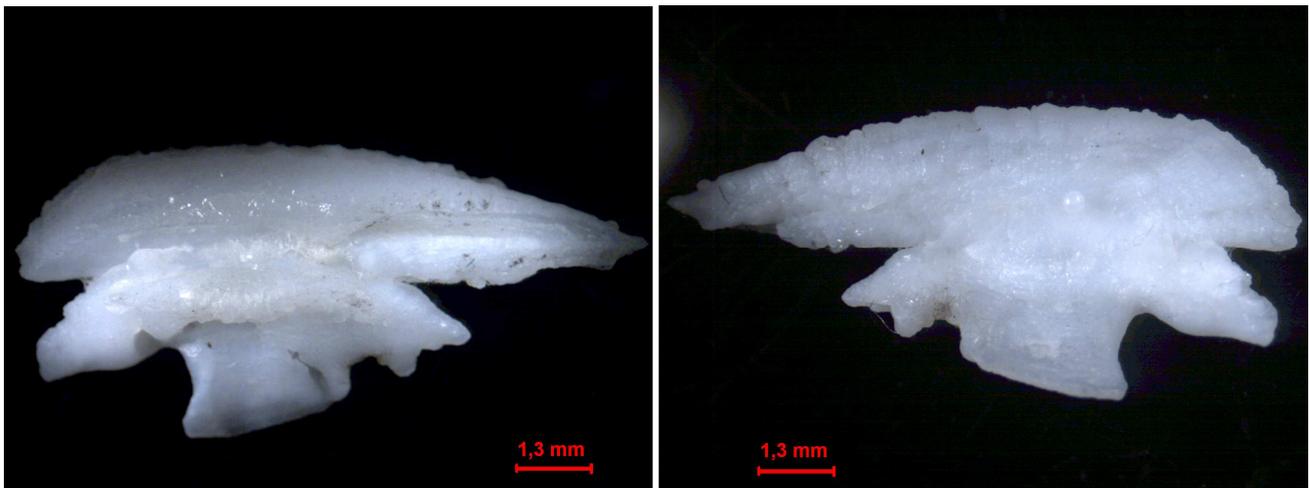


Figure 2 : Vues dorsale (gauche) et ventrale (droite) à la loupe binoculaire avec éclairage par réflexion d'un otolithe droit de brochet de 850 mm, pêché le 20/02/2008 au lac d'Annecy.

Selon la quantité de matière organique dans chaque couche, son aspect varie d'extrêmement opaque à complètement hyalin (transparent). Un cycle annuel de croissance consiste en un dépôt d'une zone opaque (qui correspond à une période de forte croissance) et d'une zone hyaline. Ainsi, observé en lumière réfléchie sur fond noir, l'otolithe de brochet présente des zones alternativement sombres et claires entourant un centre caractéristique appelé « nucleus ». Les otolithes croissent relativement moins vite que le corps durant les phases de croissance rapide, et relativement plus rapidement que le corps pendant les phases de croissance ralentie du poisson, contrairement aux écailles.

Chaque poisson possède trois paires d'otolithes ; les otolithes sagittaux, les plus gros, sont ceux employés pour la détermination de l'âge. Logés dans les saccules de l'oreille interne, ils se situent dans le crâne près de l'encéphale moyen. Plusieurs solutions sont possibles pour les récupérer. Pour le brochet, nous avons choisi de réaliser une coupe frontale, partant de derrière les yeux (figures 3 et 4).



Figure 3 : Coupe de tête de brochet, préliminaire à l'extraction des otolithes.

Œil gauche
encéphale
sacculs de l'oreille interne

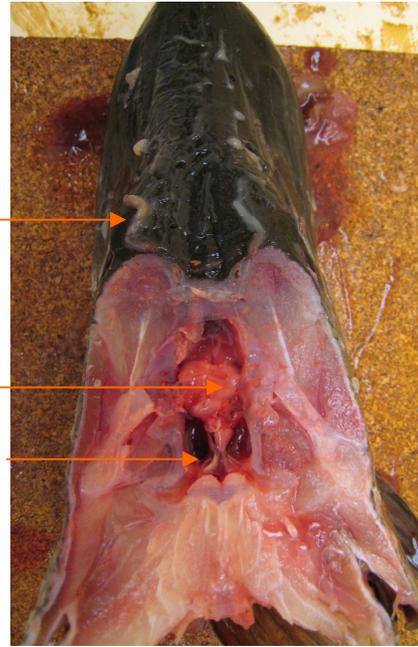


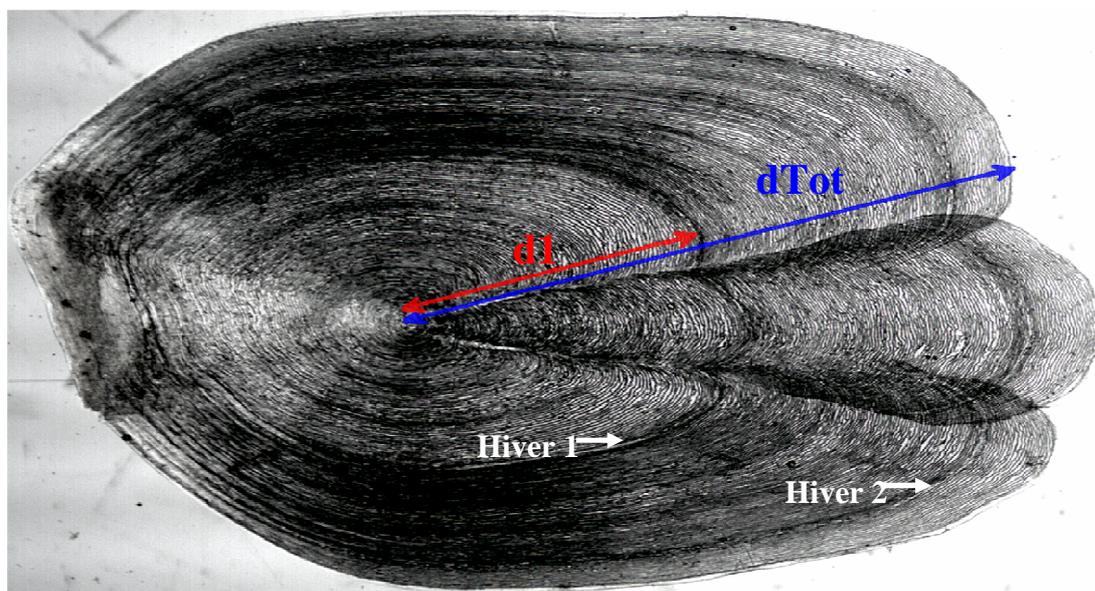
Figure 4 : Vue de dessus de tête de brochet « scalpé ».

Les deux otolithes sagittaux sont prélevés sur chaque poisson, nettoyés puis séchés à l'air libre. L'otolithe gauche de chaque poisson est ensuite inclus dans de la résine. Pour cela, de la résine Epoxy (Fluka - BioChemika) est préparée, en suivant le protocole standard. Une première couche fine de résine est tout d'abord coulée dans chaque compartiment du moule en silicone, et mise à sécher sur une plaque thermostatée à $\sim 60^{\circ}\text{C}$ pendant environ 2 heures, jusqu'à ce qu'elle ait durci suffisamment pour que sa consistance permette le positionnement correct des otolithes. Ceux-ci sont ensuite tous déposés de façon à ce que la gouttière nerveuse se situe vers le dessus du moule. Les otolithes sont ensuite complètement recouverts par de la résine et mis à sécher à $\sim 60^{\circ}\text{C}$ pendant toute une nuit. (Crepeau, 2006).

Les inclusions sont ensuite collées à l'aide de colle à chaud (Crystalbond) sur des lames porte-objet, puis polies manuellement, jusqu'à obtenir une coupe sagittale passant par le nucleus, permettant l'observation des marques de croissance. Ce type de coupe a été privilégié puisque par la suite, des opérations de micromillage (nécessitant une surface de travail importante) seront effectuées sur les otolithes polis, afin de mesurer les teneurs en isotopes stables dans les différentes couches des otolithes. Nous avons également réalisé quelques lames minces d'otolithes ainsi que quelques coupes transversales, afin de vérifier les observations faites sur les coupes sagittales. Les otolithes sont ensuite observés à l'aide d'une loupe binoculaire, éclairés par le dessus (par des fibres optiques) sur fond noir (réflexion), et des photos sont acquises pour chaque otolithe à l'aide d'une caméra, archivées, puis analysées afin de déterminer l'âge des brochets au moment de leur capture.

2 - Estimation de la croissance par rétromesures sur les écailles :

La rétro mesure ou rétrocalcul s'appuie sur le fait que la croissance des écailles est proportionnelle à la croissance du poisson ; elle suit notamment les variations saisonnières de la croissance du brochet (Frost & Kipling 1967 ; Casselman 1996 ; Schneider J, 2005). Il est donc possible de calculer la longueur qu'avait le poisson aux différents stades de sa vie et d'avoir une idée de sa croissance, simplement à partir de la taille de ce poisson à la capture. A partir des photos des écailles, nous avons réalisé des rétro mesures à l'aide d'une macro sous le logiciel Optimate 6.1 (firme Optimas) qui utilise une méthode linéaire de calcul avec ordonnée à l'origine.



$$L_{1.1} = \frac{d1 \times LTot}{dTot}$$

L1 : Longueur estimée du poisson à 1 an (mm)

LTot : Longueur du poisson au moment de la capture (mm)

d1 : distance du centre de l'écaille à la première strie hivernale (mm)

dTot : distance du centre à la périphérie de l'écaille (mm)

Figure 5 : Méthode de calcul des longueurs totales des poissons à chaque stade de vie par rétro mesure sur les écailles de brochets.

Ces rétro mesures ont été réalisées sur des écailles appartenant à des poissons pêchés à des années différentes : les écailles des 67 brochets pêchés en février 2008, et de 25 brochets pour chacune des années 1998, 2000 et 2004. Ceci donne un total de 143 jeux de trois écailles pour les rétro mesures.

3 - Décomposition plurimodale des histogrammes de tailles des brochets pêchés par les pêcheurs amateurs volontaires

A partir d'un histogramme regroupant les tailles des brochets capturés par les pêcheurs amateurs volontaires sur une année, nous avons ajusté une courbe composée de trois lois normales représentant les trois principales classes d'âge présentes dans la pêche :

Classe I (âge : 2 ans ; taille moyenne : 492 mm ; écart-type : 72,0 mm), Classe II (âge : 3 ans ; taille moyenne : 624 mm ; écart-type : 74,0 mm), Classe III (âge : 4 ans ; taille moyenne : 745 mm ; écart-type : 83,0 mm). Ces paramètres ont été estimés sur l'ensemble des données provenant de la scalimétrie et des rétromesures appliquées à l'ensemble des écailles de 1998, 2000, 2004 et 2008 (soit 143 jeux de trois écailles).

Cette décomposition plurimodale repose sur l'utilisation d'une macro Excel. En faisant varier les parts relatives de ces trois classes d'âge dans la pêche, nous arrivons par tâtonnements à déterminer la décomposition plurimodale qui s'ajuste le mieux à l'histogramme initial. Cette macro est initialement prévue pour réaliser des décompositions plurimodales sur les ombles chevalier ; or ceci se fait sur des échantillons de plus de 600 poissons pour que l'ajustement soit optimal. En comparaison, la faible taille de nos échantillons (de 72 à 211 poissons par année) ne nous permet pas d'arriver à un ajustement aussi bon qu'avec les ombles. Cette étude n'a donc pas de réelle validité statistique, elle servira juste d'outil de réflexion sur les variations des cohortes de brochets présentes dans la pêche.

II - RESULTATS :

A - Détermination de l'âge des brochets, comparaison de la scalimétrie et de l'otolithométrie :

Nous avons donc déterminé les âges des brochets prélevés en 2008 par lectures de deux structures osseuses, les écailles et les otolithes, de manière indépendante (figure 6).

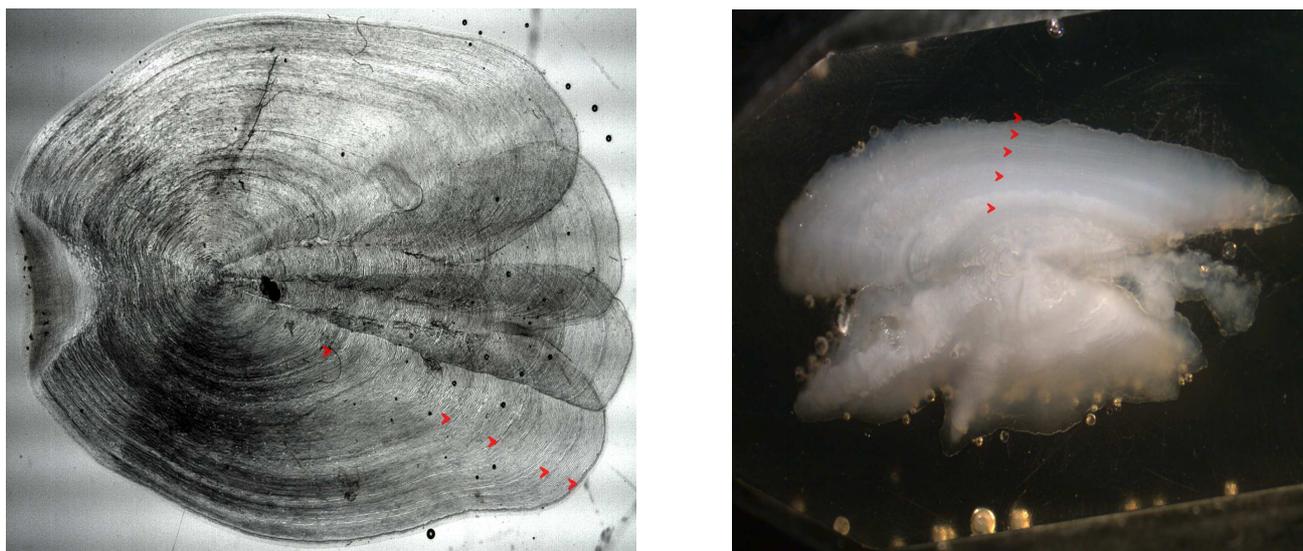


Figure 6 : Exemple de comparaison des lectures d'âges par scalimétrie (gauche) et par otolithométrie (droite), sur un brochet de 850 mm pêché le 20/02/2008 au lac d'Annecy (âge estimé : 5 ans). Les zones marquées par des flèches rouges correspondent aux marques de croissance ralentie, en période hivernale.

En comparant les résultats obtenus par ces deux méthodes (figure 7), on remarque qu'il existe une différence non négligeable entre les âges estimés des poissons selon la méthode utilisée (malgré de nombreuses estimations concordantes).

Comparaison des âges estimés par scalimétrie et otolithométrie

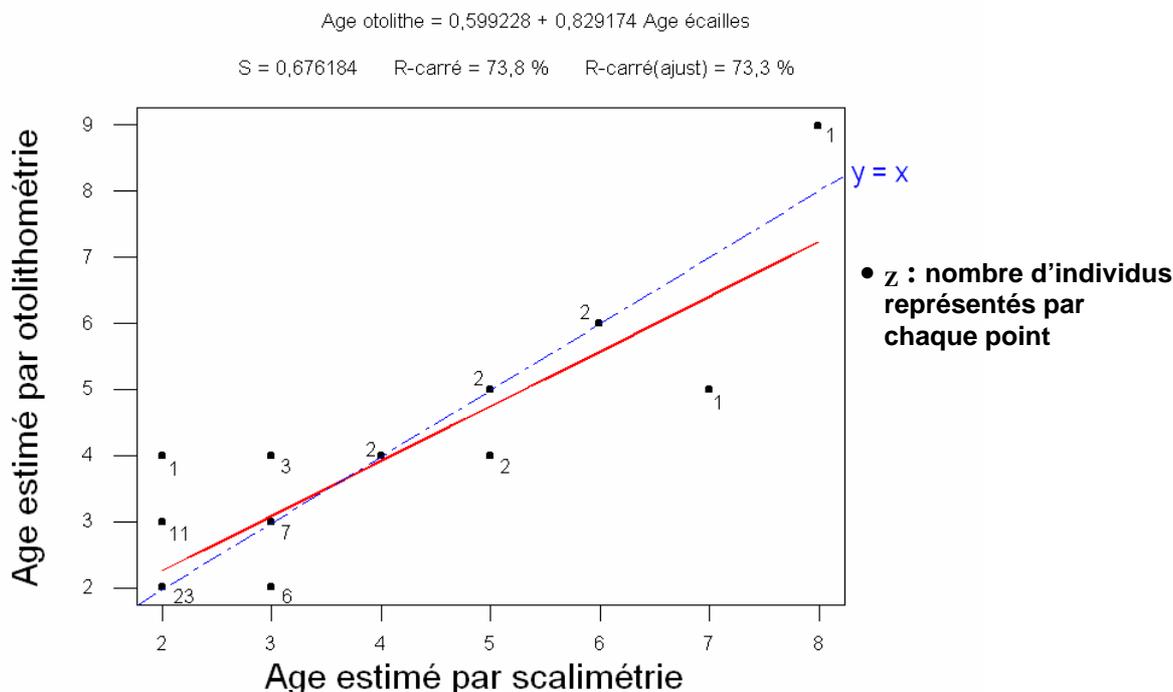


Figure 7 : Comparaison des âges estimés respectivement par scalimétrie et par otolithométrie sur 61 brochets pêchés au lac d'Annecy par un pêcheur professionnel en Février 2008.

En effet, il semblerait que l'âge soit légèrement surestimé pour les poissons jeunes par otolithométrie par rapport à la scalimétrie, et inversement pour les poissons plus vieux (âge supérieur ou égal à 4 ans). Ceci est sûrement lié à des difficultés d'interprétation des marques de croissance, que ce soit sur les otolithes ou sur les écailles. Les difficultés de lecture sont plus importantes sur les structures des poissons de petite taille, peu âgés (de 2 ou 3 ans), ce qui se vérifie dans les résultats observés. Notons cependant que nos études se basent sur un échantillon qui se caractérise par un nombre beaucoup plus grand de brochets de petite taille que de brochets de grande taille. Les résultats sur les âges des grands poissons se fondent ainsi sur très peu de données, et sont donc à relativiser.

Avant de commencer cette étude, sachant que la détermination d'âges sur les écailles de brochets présentait des difficultés, nous pensions que l'otolithométrie serait plus aisée. Or, il s'est avéré que la lecture des otolithes est très délicate sur de telles coupes en éclairage par réflexion, et également sur des lames minces avec éclairage par transmission. Nous avons donc décidé par la suite de retenir la méthode de scalimétrie, technique plus étudiée et déjà utilisée à de nombreuses reprises (Massé, 1981), avec laquelle nous avons estimé les âges de brochets d'un échantillon plus important.

B - Etude de la croissance des brochets par rétromesure des écailles :

1 - Composition de notre échantillon d'étude :

Nous avons réalisé des études sur un échantillon plus important de données, comportant, en plus des 67 brochets pêchés en 2008, 25 brochets pêchés à chacune des années 1998, 2000 et 2004. Nous avons réalisé des déterminations d'âges par scalimétrie sur cet échantillon. Nous obtenons ainsi une répartition en âges des brochets pêchés étudiés (figure 8).

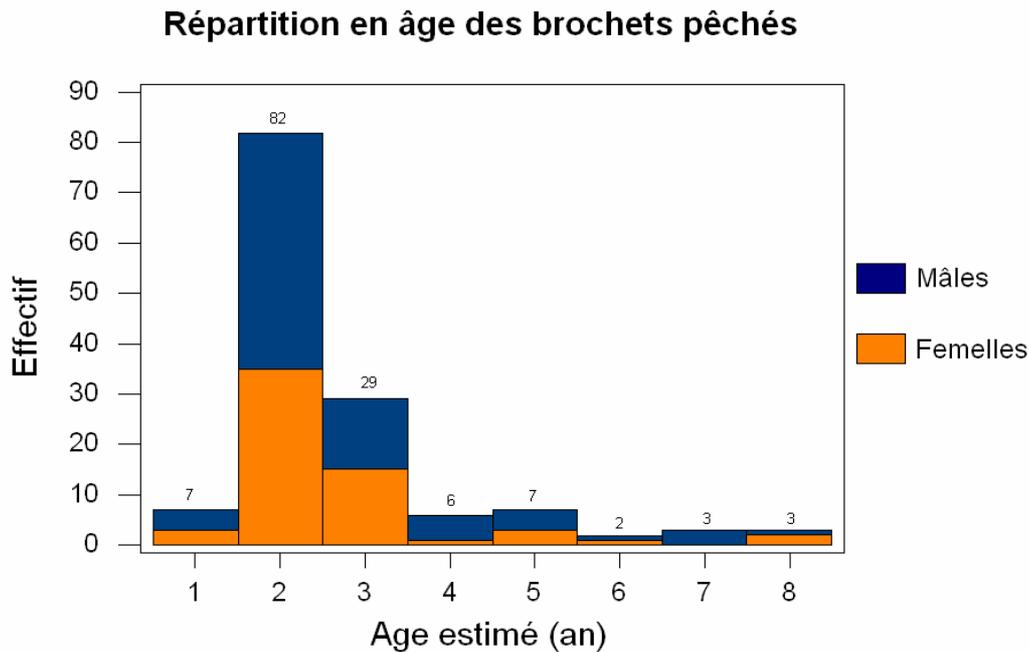


Figure 8 : Répartition en âge de l'échantillon de 139 brochets (60 femelles et 79 mâles) pêchés en 1998, 2000, 2004 et 2008 au lac d'Annecy.

Les classes d'âges 2 et 3 ans sont donc les plus représentées. Notons également que les poissons les plus âgés sont peu représentés dans cet échantillon ; certains résultats concernant ceux-ci seront donc à modérer. La répartition est en revanche relativement équilibrée entre les brochets mâles et femelles (79 mâles, 60 femelles et 4 non déterminés).

2 - Estimation de la croissance des brochets et ajustement au modèle de Von Bertalanffy

Suite aux rétromesures, qui nous ont permis d'estimer la longueur de tous les poissons aux différents âges, nous pouvons observer la longueur moyenne estimée des 143 brochets de notre échantillon aux différents âges de leur vie.

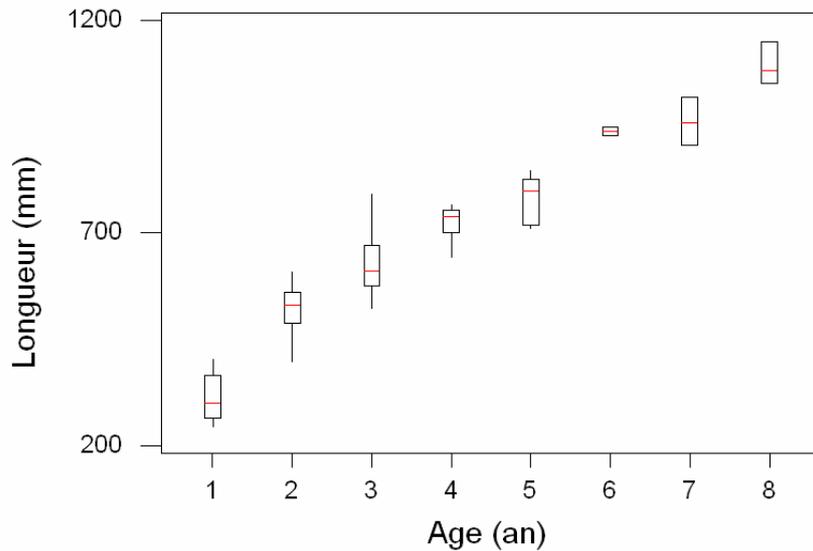


Figure 9 : Boxplot des longueurs de 143 brochets pêchés au lac d'Annecy en 1998, 2000, 2004 et 2008 aux différents stades d'âges de leurs vies, estimées par scalimétrie.

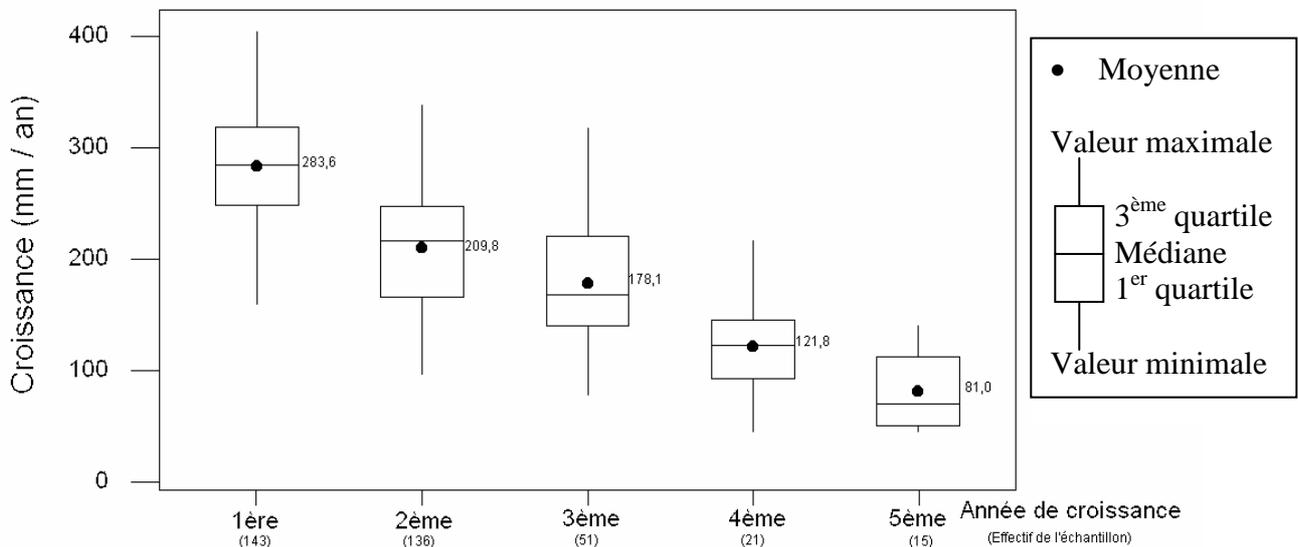


Figure 10 : Comparaison des accroissements en longueur au cours des 5 premières années de 143 brochets pêchés au lac d'Annecy en 1998, 2000, 2004 et 2008, estimés par scalimétrie.

La croissance en longueur du brochet diminue en fonction de l'âge de l'individu (figures 9 et 10). Ce phénomène est très marqué, puisqu'un brochet aura une croissance annuelle moyenne de 283,6 mm la 1^{ère} année contre seulement 81,0 mm la 5^{ème} année. Cette baisse de croissance au fil du temps conduit à l'atteinte d'un pallier pour la taille des brochets (Frost & Kipling 1967 ; Casselman 1996). Notons que du fait du nombre restreint de données concernant les poissons estimés les plus âgés, nous avons réalisé les évaluations de croissances uniquement au cours des 5 premières années (figure 10). Au vu de la figure 9, il semble exister une plus forte variabilité de la longueur des poissons âgés de 2 et 3 ans ; cependant, ceci peut s'expliquer par le nombre plus important de poissons de ces classes d'âges dans notre échantillon.

Nous avons ensuite tenté d'ajuster sur nos données une courbe du modèle de Von Bertalanffy (figure 11). Ici, nous avons considéré les données de longueur totale moyenne au cours des 8 années, afin de pouvoir ajuster la courbe sur un nombre de points conséquent. Ce modèle de Von Bertalanffy estime la croissance des poissons par l'équation suivante :

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)}), \text{ dans laquelle :}$$

- L_t : longueur à l'âge t
- L_{∞} : longueur moyenne que le poisson atteindrait s'il avait grandi jusqu'à un âge très avancé
- K : coefficient de croissance
- t_0 : « âge » que le poisson aurait eu à la taille zéro s'il avait toujours grandi selon un modèle défini par l'équation (t_0 a en général une valeur négative).

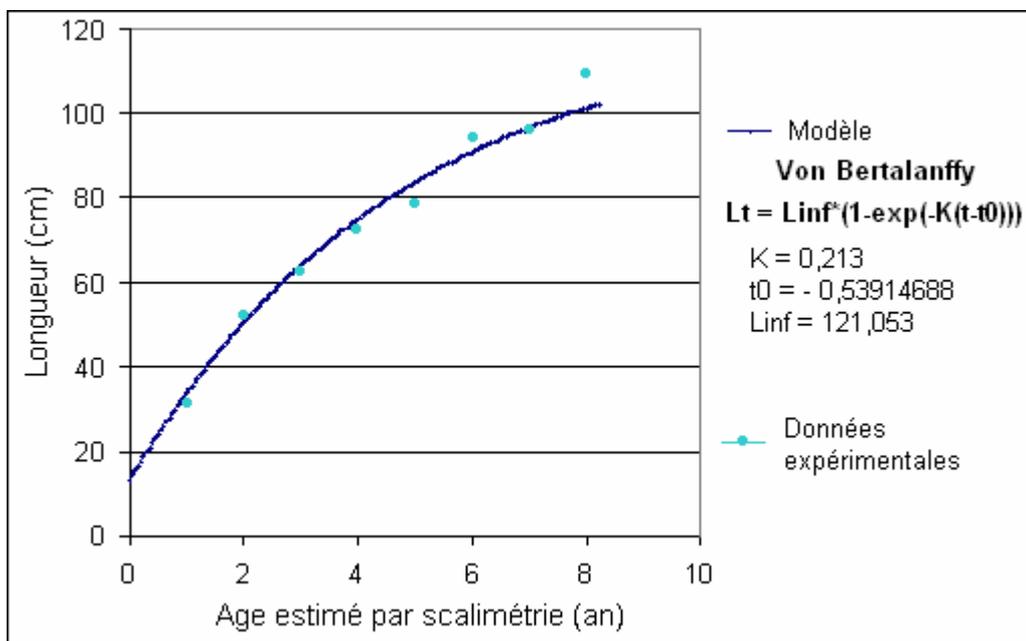


Figure 11 : Relation entre l'âge estimé par scalimétrie et la longueur totale moyenne par classe d'âge de 143 brochets pêchés au lac d'Annecy en 1998, 2000, 2004 et 2008. Ajustement au modèle de Von Bertalanffy.

Nous obtenons ainsi une courbe de modélisation théorique qui s'ajuste bien à nos données.

3 - Différence de croissance selon le sexe :

D'après (Frost & Kipling 1967 ; Casselman 1996 ; Schneider, 2005), la croissance du brochet diffère selon le sexe de l'individu. Nous avons donc étudié les différences de croissance selon leur sexe des poissons ayant un âge inférieur ou égal à 5 ans, dans le but d'écarter le biais causé par le faible nombre d'individus que l'on trouve dans les classes d'âges élevées (figure 12). L'étude porte donc sur 57 femelles et 73 mâles.

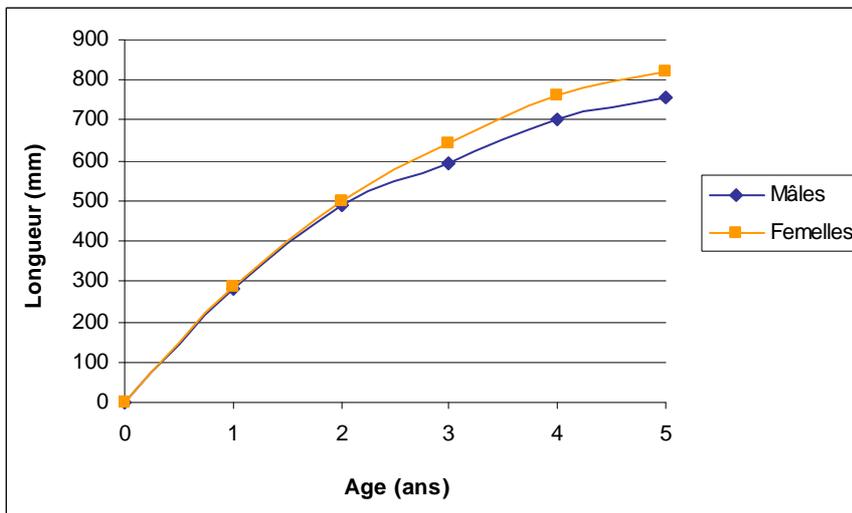


Figure 12 : Comparaison des longueurs totales moyennes de brochets mâles (73) et femelles (57) pêchés au lac d'Annecy en 1998, 2000, 2004 et 2008 aux différents stades de leurs vies (estimées par scalimétrie) inférieures à 6 ans.

La croissance est équivalente entre les mâles et les femelles pour les deux premières années de vie (figure 12). Ensuite, les femelles sont en moyenne plus grandes que les mâles. En effet, la longueur totale moyenne est supérieure de 6,6 cm à l'âge de 5 ans.

4 - Etude de la croissance individuelle des brochets entre les 1^{ère} et 2^{ème} années

A l'aide des rétro-mesures réalisées sur les écailles, nous avons pu estimer les tailles hypothétiques des brochets aux différents stades de leur vie, et notamment à 1 an et 2 ans. Etant donné qu'au cours de ces deux premières années de vie, il ne semble pas y avoir de différence significative de longueur entre les mâles et les femelles (II-B-3), nous avons ici considéré un échantillon regroupant les brochets des deux sexes.

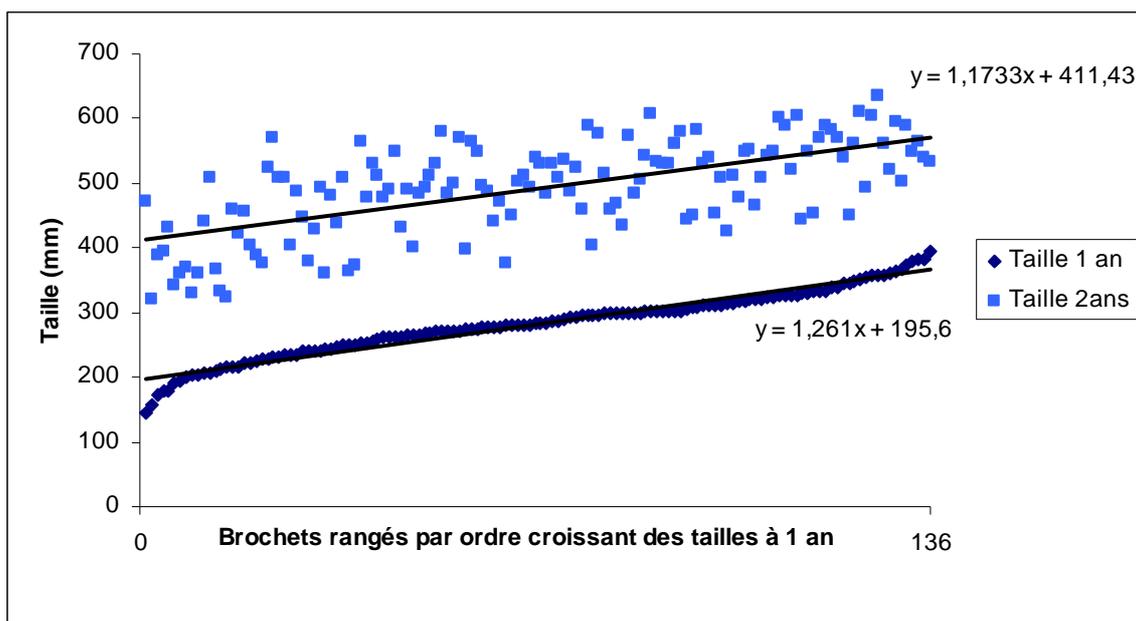


Figure 13 : Evolution de la longueur totale de 136 brochets pêchés au lac d'Annecy en 1998, 2000, 2004 et 2008 entre les 1^{ère} et 2^{ème} années de leur vie, selon leur taille à 1 an.

Malgré les hétérogénéités de croissance de certains individus, une tendance se démarque. En effet, les brochets ayant une taille à 1 an au-dessus de la moyenne de la population semblent avoir une forte probabilité d’avoir une taille à 2 ans également au-dessus de la moyenne.

C – Etude de la composition en âges de la population de brochets du lac d’Annecy à partir des statistiques de pêche :

Le suivi piscicole du lac d’Annecy nous permet d’avoir une bonne estimation du tonnage de brochets pêchés dans le lac d’Annecy. En effet dans la figure 14 sont regroupés les totaux des pêches, entre 1990 et 2006, des pêcheurs amateurs en bateau (environ 1200) et de tous les pêcheurs professionnels du lac. Il ne manque en fait que la prise en compte des captures de brochets réalisées depuis les berges par les amateurs sans bateau, pour lesquels il n’y a pas de données disponibles.

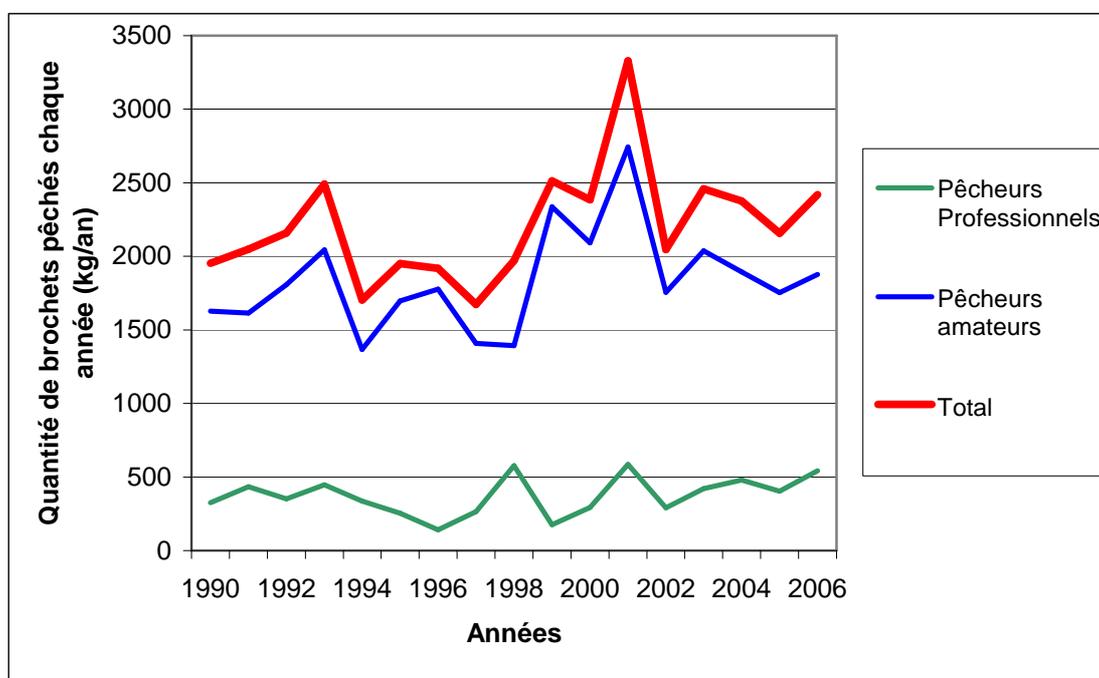
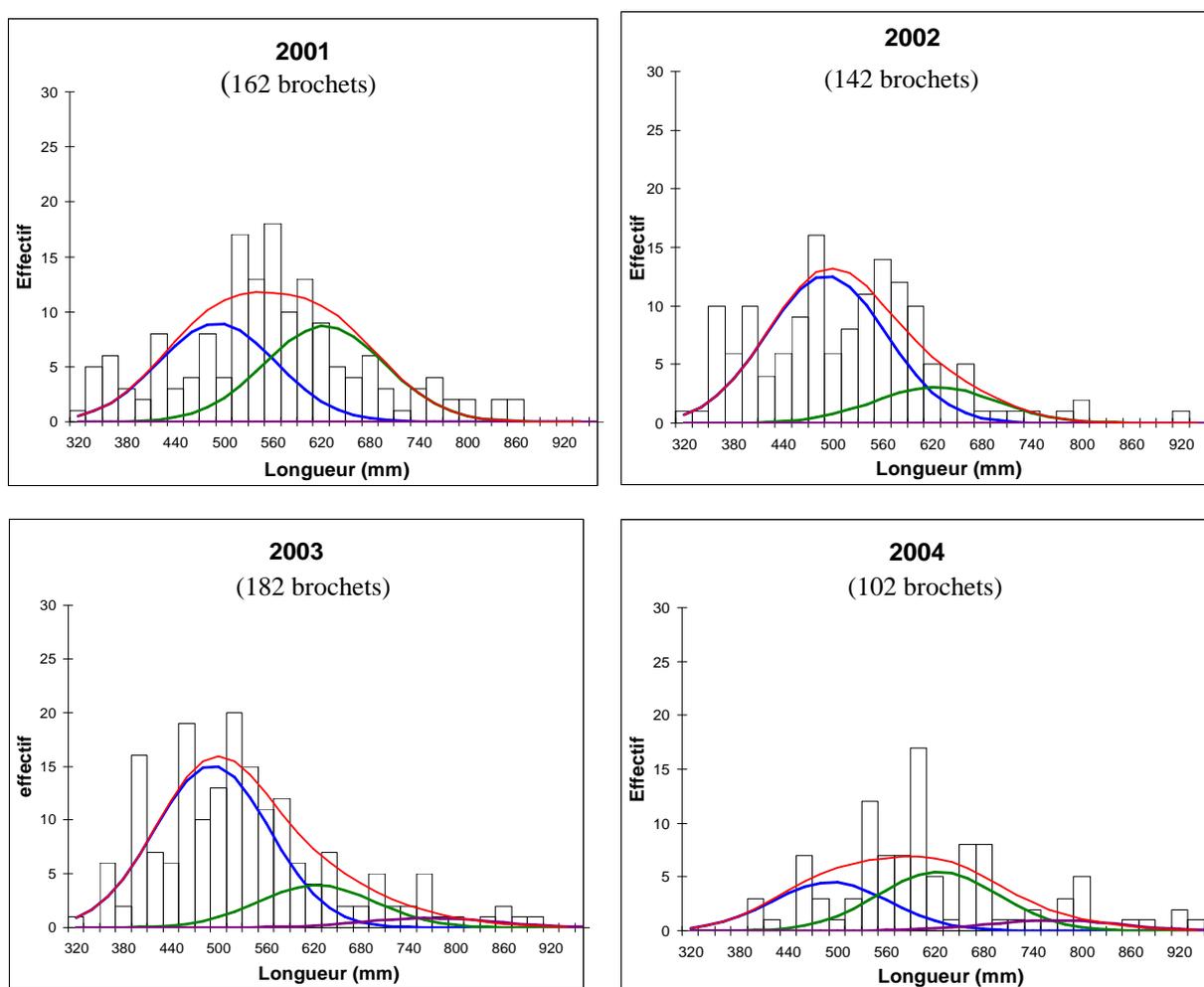


Figure 14 : Evolution des captures de brochets dans le lac d’Annecy des années 1990 à 2006 (sans prise en compte des captures des pêcheurs amateurs pêchant depuis les berges).

La pêche du brochet sur le lac d’Annecy présente des variations de tonnage assez importantes selon les années : de 3329 kg de brochets pêchés en 2001, la pêche passe à seulement 2046 kg en 2002. Le total des pêches varie beaucoup, mais il semble que cela suive une certaine « logique » : généralement les années de forte pêche (ex : 1993 et 2001) sont immédiatement suivies d’années où la pêche totale est faible (ex : 1994 et 2002). Des variations à plus long terme entrent aussi en jeu : par exemple entre 1997 et 2001, où la pêche du brochet a quasiment été multipliée par 2 en l’espace de 5 ans.

Ce graphique permet de souligner que ce sont les pêcheurs amateurs qui capturent la majorité des brochets, les variations de la pêche totale sont donc souvent liées à des fluctuations de la pêche par les amateurs.

Nous disposons d'une bonne estimation de la quantité de brochets pêchés sur le lac d'Annecy (figure 14) ; en revanche il n'y a pas de prise en compte de la taille des poissons pêchés et des classes d'âge présentes dans la pêche. Nous disposons de ce type de renseignements sur les captures d'une vingtaine de pêcheurs amateurs volontaires. A partir des histogrammes de taille des brochets pêchés par ces derniers, nous avons réalisé une décomposition plurimodale visant à expliciter la part de chacune des classes d'âge dans la pêche de chaque année.



- **Classe d'âge I :** brochet âgé de 2 ans (moyenne I : 492 mm ; écart-type I : 72 mm)
- **Classe d'âge II :** brochet âgé de 3 ans (moyenne II : 624 mm ; écart-type II : 74 mm)
- **Classe d'âge III :** brochet âgé de 4 ans (moyenne III : 745 mm ; écart-type III : 83 mm)
- **Décomposition totale :** Somme des décompositions pour les classes d'âge I, II et III.

Figure 15 : Histogrammes des longueurs totales des brochets pêchés chaque année de 2001 à 2004 par une vingtaine de pêcheurs amateurs volontaires du lac d'Annecy, avec décomposition en lois normales donnant une estimation de la part de chaque classe d'âge dans la pêche.

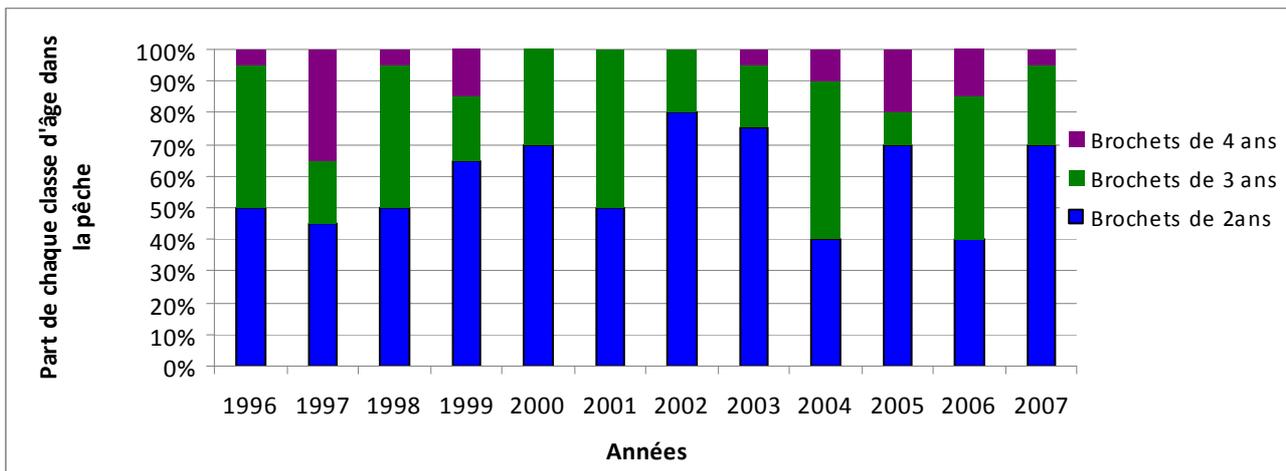


Figure 16 : Diagramme regroupant les parts respectives de chacune des classes d'âge dans la pêche annuelle des brochets par les amateurs volontaires du lac d'Annecy. Données issues des décompositions plurimodales présentées à la figure 15.

La figure 15 apporte des résultats sur quatre années successives, en commençant par l'année 2001 où la pêche a été très forte (figure 14). Cela nous permet de nous questionner sur l'évolution de la part de chaque classe d'âge dans la pêche de l'année, ainsi que sur l'impact d'une pêche « exceptionnelle » comme durant l'année 2001. Les fortes pêches de 2001 se reportent équitablement sur les poissons de 2 et 3 ans. L'année suivante, en 2002, la pêche est nettement plus faible (figure 14) et se reporte presque exclusivement sur les poissons de 2 ans (figure 16). La pêche de l'année 2003 est également en majorité constituée de poissons de 2 ans. En revanche, la pêche de 2004 présente des caractéristiques opposées, puisque la part estimée des poissons de 3 ans et 4 ans atteint 60% pour cette année de pêche. Il sera intéressant de discuter des possibles explications de ces variations interannuelles de la pêche du brochet au lac d'Annecy.

III - DISCUSSION :

A – Validité des méthodes de datation

Nous avons estimé les âges des brochets par deux méthodes, la scalimétrie et l'otolithométrie, en tentant de comparer l'exactitude de ces deux techniques. La limite de cette étude réside dans le fait qu'il nous est impossible de confronter nos estimations à l'âge réel des poissons. En effet, il aurait été intéressant pour nous de disposer d'images de référence pour les brochets du lac d'Annecy. L'utilisation de techniques de marquage de certains poissons aurait pu nous permettre de construire un échantillon de poissons d'âges connus, de nous constituer une référence permettant de réellement comparer nos estimations à la réalité.

La scalimétrie a déjà été validée pour la détermination de l'âge des brochets (Frost & Kipling 1959). Il existe cependant des incertitudes d'interprétations des marques présentes sur les écailles, et ce d'autant plus que nous étions novices dans ce domaine. Il est effectivement parfois difficile de déterminer avec certitude si une marque représente une réelle marque de croissance annuelle (un vrai annulus) ou une simple discontinuité de croissance liée à l'occurrence d'un événement perturbateur au cours de l'année de croissance du brochet (un faux annulus) (Massé, 1981).

Le premier annulus est généralement difficile à identifier sur les écailles de brochets à croissance lente (Mann et Beaumont, 1990, cité dans Casselmann, 1996). Par ailleurs, les marques de croissance des dernières années de vie des poissons les plus âgés sont difficiles à repérer avec précision, puisqu'elles sont très rapprochées à la périphérie de celles-ci.

La lecture des otolithes s'est révélée très délicate, que ce soit en éclairage par réflexion, ou par transmission sur des lames minces. Ceci est notamment lié à leur épaisseur beaucoup plus faible au niveau du pourtour qu'au centre, qui rend difficile de trouver un éclairage permettant de mettre en valeur toutes les marques de croissance. L'interprétation des otolithes aurait peut-être nécessité la réalisation d'un plus grand nombre de coupes transversales de ceux-ci, plus couramment utilisées pour déterminer les âges, et qui semblent permettre une meilleure démarcation des stries d'accroissement.

L'étude aurait bien sûr pu être plus complète, permettant ainsi de tirer des conclusions plus générales. L'échantillon étudié est pourtant déjà de taille correcte au vu de la difficulté de disposer de têtes de brochets en quantité suffisante pour extraire les otolithes. Pour obtenir plus de poissons, il faudrait mettre en place une campagne de pêche plus intensive et donc plus coûteuse en argent et en temps. L'utilisation d'autres tissus durs pour dater les poissons, comme les opercules (Frost & Kipling 1967) ou les rayons de nageoires (Gerdeaux D, 1992), est une solution supplémentaire à prendre en compte pour la poursuite de l'étude, même si ces techniques demandent plus de temps et de matériel que les techniques que nous avons utilisées.

B – Validité des rétro-mesures sur les écailles pour la détermination de la croissance

Pour commencer, il est intéressant de souligner que nous avons employé une méthode de calcul linéaire passant par l'origine. Celle-ci a pour limite une tendance à sous-estimer la taille à 1 an de l'ensemble des poissons. Comme cette tendance est générale, cela ne pose aucun problème pour la comparaison de nos propres valeurs entre elles. En revanche, il est préférable de rester prudent pour les comparaisons avec d'autres jeux de données, provenant d'autres lacs par exemple.

Cette tendance à la sous-estimation de la taille à 1 an n'est pas seulement imputable à la méthode employée pour les rétro-mesures. Cela s'explique aussi par le fait que le jeune brochet n'est complètement recouvert d'écaillés que lorsqu'il atteint la longueur d'environ 70 mm (Franklin & Smith, 1960, cité par Casselman 1996). Ainsi les écaillés « n'enregistrent » pas la croissance durant les stades larvaires du jeune brochet. C'est notamment pour cette raison, mais aussi parce qu'ils ont conclu que la croissance des écaillés n'était pas uniforme sur tout le corps du brochet pendant les périodes de ralentissement de croissance et de faible croissance, que (Frost & Kipling, 1959) ont estimé qu'il fallait rester prudent avec les déterminations de croissances à partir des écaillés.

C – Discussion des résultats

La croissance estimée de notre échantillon de brochets s'ajuste au modèle théorique de Von Bertalanffy. Cependant, l'ajustement semble moins bon pour les poissons les plus âgés. Ceci est sûrement dû au nombre beaucoup plus restreint d'individus de grande taille dans notre échantillon. Ceci est également lié à des incertitudes de lecture accrues pour les écaillés de ces poissons, les marques de croissance étant très rapprochées à la périphérie de celles-ci.

En outre, au vu des valeurs des paramètres du modèle de Von Bertalanffy permettant de modéliser la croissance des brochets de notre échantillon, nous pouvons estimer que les conditions de vie des brochets dans le lac d'Annecy sont plutôt favorables à la croissance en longueur des brochets. En effet, le coefficient de croissance ($K = 0,213$) ainsi que la longueur moyenne qu'atteindraient les brochets s'ils vivaient un temps « infini » ($L_{\infty} = 121$ cm) sont relativement élevés par rapport aux données déjà recensées pour diverses populations de brochets (www.fishbase.org : K recensés entre 0.12-0.23 pour les brochets).

Nos résultats nous ont permis de remarquer que la croissance des mâles et des femelles, en moyenne semblable jusqu'à l'âge de 2 ans dans notre échantillon, diffère par la suite. En effet, les femelles semblent ensuite connaître une croissance accrue par rapport aux mâles, puisqu'elles sont en moyenne plus grandes en taille. L'apparition de cette différence de longueur moyenne entre mâles et femelles a lieu à un âge qui correspond à l'atteinte de la maturité sexuelle moyenne des brochets, qui pourrait expliquer en partie ce phénomène. L'existence d'un métabolisme de base plus fort chez la femelle pourrait également expliquer cette différence de croissance.

Par ailleurs, une étude plus poussée de l'évolution des tailles de chaque brochet entre ses 1^{ère} et 2^{ème} années de vie nous a permis de noter que les brochets les plus grands en taille à 1 an font généralement partie des plus grands en taille à 2 ans. La taille des poissons à deux ans semble être en moyenne corrélée à leur taille à un an. Ceci traduit l'expression de paramètres de croissance

intrinsèques des brochets. Il existe cependant de très fortes variabilités de croissance entre les différents brochets, qui sont liées à l'intervention de nombreux paramètres extrinsèques (soumis à de forts aléas) dans les modalités de croissance de poissons. Parmi ces facteurs extrinsèques, l'impact d'une capture d'un poisson de taille inférieure à 500 mm suivie d'un relâcher a des conséquences importantes sur sa croissance.

D – Intérêts de l'étude pour la compréhension de la dynamique de la population de brochets du lac d'Annecy

Notre étude a pour buts de déterminer l'âge et de mieux comprendre la croissance en longueur des brochets du lac d'Annecy. Ces connaissances fondamentales sont essentielles pour déterminer les différentes cohortes présentes dans la population, ce qui peut nous permettre de comprendre et de discuter des variations interannuelles des pêches du brochet dans le lac d'Annecy.

D'après les données dont nous disposons, nous avons pu voir que les pêches sont généralement composées de trois classes d'âges distinctes (2 ans, 3 ans et 4 ans). A partir de cela, nous avons tenté de modéliser la part respective de chacune de ces classes d'âge dans la pêche annuelle en faisant l'hypothèse de répartitions en lois normales. Comme nous l'avons exposé dans nos méthodes, la technique de décomposition plurimodale n'a pas de réelle validité statistique dans notre cas ; cependant elle peut nous servir d'appui pour mener une réflexion qualitative sur les variations interannuelles des pêches du brochet au lac d'Annecy. A partir de ces données, nous pouvons essayer de discuter de la succession de « pics » repérés sur la figure 14 et de la répartition en âges des poissons pêchés (figure 15). En partant d'une année de forte pêche, comme l'année 2001, on observe l'année suivante une baisse importante de la pêche qui peut s'expliquer par l'existence de faibles effectifs dans les classes de poissons de 3 et 4 ans : ceci est certainement dû aux nombre important de captures de poissons de 2 et 3 ans en 2001. Ceci est confirmé par le fait que l'on capture quasi exclusivement des poissons de 2 ans (80 %) dans la pêche de 2002. Les brochets de 3 et 4 ans doivent donc être en très faible effectif en 2002. Si cette hypothèse sur le stock de brochets est valide, une des conséquences serait la ponte d'un très faible nombre d'œufs en 2002. Un faible nombre d'œufs pondus en 2002 doit théoriquement se traduire par un faible effectif pour les poissons de 2 ans en 2004. Le fait que l'on retrouve dans la pêche de l'année 2004 seulement 40% de poissons de 2 ans tend à confirmer notre raisonnement.

D'après notre étude sur les histogrammes de taille, environ 60 % des brochets pêchés ont 2 ans, et 30 % ont 3 ans. Les brochets sont donc capturés relativement jeunes. Ce constat peut être révélateur d'une pression de pêche importante même si dans la réalité on observe plutôt que les pêcheurs, notamment amateurs, semblent généralement reporter leurs efforts sur la pêche des

salmonidés. La prédominance des jeunes poissons montre aussi le dynamisme de la population, marqué par un bon renouvellement.

Une des difficultés à laquelle nous avons dû faire face est l'absence de données concernant l'effort de pêche, et notamment les variations interannuelles de celui-ci. Sans ces informations, il nous a été impossible de relier les données sur les pêches à la véritable taille du stock de brochets dans le lac d'Annecy. Nous nous sommes donc limités à des aspects plutôt qualitatifs concernant l'évolution des pêches.

Dans notre jeu de données, nous observons que pour la taille à 2 ans des poissons, la médiane de la longueur vaut 502 mm. Or la longueur minimale de capture est de 500 mm au lac d'Annecy. Cela nous amène à nous demander si tous les poissons pêchés sont déjà mûres. Le problème se pose d'autant plus pour les femelles, qui ont une maturité généralement légèrement plus tardive que les mâles (Frost & Kipling 1967).

L'abondance de la ressource en brochets dans le lac d'Annecy dépend également des facteurs climatiques. Ainsi, la décennie 1990, relativement chaude et caractérisée par des hivers plutôt doux, peut avoir eu des conséquences sur l'effectif de la population de brochets dans ce lac.

E – Perspectives d'études sur les isotopes stables des otolithes

Bien que les données tirées du travail effectué sur les otolithes aient ici finalement été peu exploitées par rapport aux données tirées de l'étude des écailles, les otolithes seront le support d'une étude poussée, ultérieurement. En effet, des études de la composition chimique des otolithes seront réalisées, puisque ceux-ci sont notamment composés de carbone et d'oxygène qui possèdent des isotopes stables. La détermination des teneurs en ces isotopes stables au niveau des différentes zones identifiées de l'otolithe pourra renseigner sur les conditions de vie du poisson à différents moments de son existence, et donner des renseignements sur l'écologie du brochet au lac d'Annecy. Il sera ainsi possible de déterminer si un changement d'habitat des brochets a eu lieu dans ce lac.

Ces études isotopiques pourront également permettre de déterminer avec plus de certitudes les significations des marques de croissance observées sur les coupes d'otolithes au cours de notre stage.

REMERCIEMENTS :

Nous tenons à remercier en premier lieu Daniel Gerdeaux, qui nous a permis de réaliser ce stage à l'INRA de Thonon les Bains et nous a suivi tout au long de celui-ci. Nous remercions Yamin Janjua qui nous a assisté au cours de notre étude. Nous remercions également Bernard Curt, pêcheur professionnel du lac d'Annecy, ainsi que sa femme, qui nous ont procuré les échantillons de brochets

pêchés en 2008 sur lesquels se sont appuyées nos études. Merci également à la vingtaine de pêcheurs amateurs volontaires qui ont permis d'obtenir des données sur la population de brochets des années précédentes.

BIBLIOGRAPHIE :

- Casselmann, J. M. (1996).** "Pike : Biology and exploitation". Edited by John F. Craig. Published in 1996 by Chapman & Hall. London. Chapter four. Age, growth and environmental requirements of pike. P 69-101.
- Crepeau. (2006).** Caractérisation de la communauté piscicole du lac d'Annecy : analyses des isotopes stables du carbone et de l'azote des otolithes des otolithes et du muscle dorsal. Master recherche BPE . Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand.
- Dufour & Gerdeaux (2005).** "Summer depth positioning of whitefish (*Coregonus lavaretus*) in Lake Annecy inferred from oxygen thermometry of otoliths". Advances in Limnology. **60**. p195-204. Biology and Management of Coregonid Fishes 2005.
- Dufour & Gerdeaux, et al. (2007).** "Whitefish (*Coregonus lavaretus*) respiration rate governs intra-otolith variation of delta C-13 values in Lake Annecy." Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **64**(12): 1736-1746.
- Frost & Kipling (1959).** "The Determination of the Age and Growth of Pike (*Esox lucius* L.) from Scales and Opercular Bones". Journal du Conseil 1959 24(2):314-341.
- Frost & Kipling (1967).** "A Study of Reproduction Early Life Weight-Length Relationship and Growth of Pike *Esox Lucius* L in Windermere." Journal of Animal Ecology **36**(3): 651-&.
- Gerdeaux D. et al (1992-2007)** - Suivi piscicole du lac d'Annecy. Rapport annuel de 1992 à 2007. ~30 p. chaque année.
- Gerdeaux D, (1992).** « Tissus durs et âge individuel des vertébrés ». Editions INRA. Paris. Etude de l'âge et de la croissance du sandre (*Lucioperca lucioperca*) dans le lac de Créteil par squelettechronologie. P 299-306.
- Massé, (1981).** « Identification des vrais et des faux annuli sur les écailles du grand brochet, *Esox lucius* L., et sa croissance dans le fleuve Saint-Laurent, près de Montréal, Québec ». Thèse de maîtrise ès sciences (biologie). Université du Québec à Montréal.
- Schneider J, (2005).** Etude spatio-temporelle de la reproduction du Brochet (*Esox Lucius*) dans le lac du Bourget. Master professionnel Biodiversité-Ecologie-Environnement. Université Joseph Fourier. Grenoble.