



HAL
open science

**Le sandre (*Sander lucioperca* L.) : biologie,
comportement et dynamique des populations en
Camargue (Bouches du Rhône, France)**

Nicolas Poulet

► **To cite this version:**

Nicolas Poulet. Le sandre (*Sander lucioperca* L.) : biologie, comportement et dynamique des populations en Camargue (Bouches du Rhône, France). Sciences de l'environnement. Doctorat Ecologie des populations piscicoles, Université Paul Sabatier, Toulouse III, 2004. Français. NNT : . tel-02583917

HAL Id: tel-02583917

<https://hal.inrae.fr/tel-02583917v1>

Submitted on 14 May 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.

Université Toulouse III - Paul Sabatier
Cemagref – UR Ressources Ichtyologiques en Plans d’Eau

THESE

En vue de l'obtention du grade de

Docteur de l'Université Toulouse III

Discipline : écologie des populations piscicoles

présentée et soutenue par

Nicolas POULET

le 19 octobre 2004



Le sandre (*Sander lucioperca* (L.)) :
Biologie, comportement et dynamique des populations
en Camargue (Bouches du Rhône, France)

Directeurs de thèse

Dr. Christine ARGILLIER & Pr. Sovan LEK

JURY

M. D. PONT, Directeur de Recherche C.N.R.S.
M. G. D. GROSSMAN, Professeur à l'Université de Georgie, Etats-Unis
M. P. LIM, Professeur à l'ENSA de Toulouse
M. E. GARCÍA-BERTHOU, Professeur à l'Université de Girona
Mme C. ARGILLIER, Chargées de Recherche *Cemagref*
M. S. LEK, Professeur à l'Université Paul Sabatier

Rapporteur
Rapporteur
Examineur*
Examineur

* Président

Remerciements

Il est commun de lire qu'une thèse n'est pas uniquement le fruit de son auteur du fait que de nombreuses personnes contribuent à son exécution (de la thèse, pas de l'auteur. Encore que...). Cette thèse ne faisant pas exception à la règle, je me dois de remercier de nombreuses personnes et dans l'éventualité où j'en aurais oublié certains, je leur prie de bien vouloir m'en excuser...

Que serait un doctorant sans encadrement ? Je remercie Sovan Lek pour avoir accepté d'être mon directeur de thèse et de ne m'avoir jamais bridé dans mes travaux. Je veux rendre hommage à Christine Argillier qui m'a patiemment soutenu, guidé et supporté (ce qui n'était pas une mince affaire) tout au long de ces années.

Je tiens à remercier Gary Grossman et Didier Pont de m'avoir fait l'honneur d'évaluer mes travaux de même qu'Emili García-Berthou et Puy Lim pour leurs remarques constructives en tant que membres du jury.

J'adresse mes plus sincères remerciements aux chercheurs avec qui j'ai collaboré : ce fut un réel plaisir... Jyrki Lappalainen for its unfailing and invaluable help about pikeperch ecology (kiitos !); Alain Crivelli pour m'avoir confié ses données et fait partager ses connaissances sur les poissons en général et sur la Camargue en particulier ; Patrick Berrebi pour m'avoir initié à la génétique et pour nos discussions très enrichissantes ; Ghislaine Cattaneo-Berrebi pour avoir parfait cette formation ; Samir Messad qui a patiemment répondu à mes questions en statistique (même les plus torturées) ; Mario Lepage pour m'avoir appris les rudiments du « tracking » ; Rodolphe Gozlan pour ces commentaires pertinents ; Gilles Segura pour sa capacité à faire des pêches électriques dans les endroits les plus improbables et Patrick Lambert pour ses remarques constructives lors des comités de thèse.

J'ai pris beaucoup de plaisir à travailler avec les nombreux stagiaires qui ont partagé mon terrain et/ou mon bureau. Merci donc à Céline Arzel à qui je décerne la médaille du courage pour sa ténacité lors de nos sorties « tracking » (en particulier celles sur 24h) sous la pluie, le mistral, les moustiques, les arabies... Je remercie également Stéphane Forgeois et Cédric Lanoiselée avec qui j'ai pu partager ma passion pour la pêche et les poissons. Merci aussi à Denis Lafage pour son aide en SIG.

J'ai eu l'honneur de côtoyer la fine fleur de la station biologique de la Tour du Valat et j'en garde un excellent souvenir. Je tiens à remercier entre autre Anthony Acou, Damien Cohez, Marc Pichaud, Philippe Chauvelon, Laurent Desnouhes, Nicolas Leclainche, Gilles Poizat, Olivier Pineau et Anthony Olivier qui m'ont apporté une aide précieuse au cours de la thèse ainsi que tout les stagiaires qui ont fait de mes séjours là-bas des moments d'anthologie. J'adresse une mention spéciale à Pascal Contournet, redoutable pêcheur aux engins et grand amateur de sandre, qui a largement contribué à la réalisation de la thèse.

Un grand merci à Mme Guitard pour les vacances en biologie animale et bien sûr à Mme Galy pour son aide Ô combien précieuse dans la dernière ligne droite.

Je veux aussi remercier ceux avec qui j'ai partagé mon quotidien au sein du GAMET : tous m'ont apporté sinon leurs compétences professionnelles, leur soutien et leur bonne humeur indispensables à la réalisation d'une thèse. Merci donc à Aymeric Guibert (33 expat'), Augustin Luxin (pani p'oblem), Olivier Schlumberger, Madeleine Sagliocco, Nadou Cadic, Camille Dahm, Mélanie Odion, Anne-Gaëlle Mahn, Julien Debortoli, Cédric Brochier, Ismaël Houbardon, Blandine Renou, Martial Derivaz (Magnum en break), Christophe Cochet (Litteul Ronnie), Domenico Caruso (à voile, soltano), Frédéric Clota, Etienne Baras (encyclopédie ichtyologique), Jérôme Lazard (hors normes), Brigitte Bournier, Marc Legendre, Samy Branci (RIGolo), Marie-Claude Lafforgue et Carole Giansily.

Je remercie plus particulièrement Pascal Irz et Etienne Bezault (et Florence bien sûr), mes compagnons de thèse (mais pas seulement) qui m'ont été d'une aide et d'un soutien inestimables et sans lesquels cette thèse ne serait pas ce qu'elle est aujourd'hui. Je leur souhaite bonne chance et bon courage pour leurs œuvres doctorales respectives.

J'ai l'immense chance d'avoir des amis fidèles qui ont toujours répondu présent. Fred, Anne, Yo, Gé, merci à vous.

Un sincère merci à Jean-Noël Tourenq pour m'avoir mis le pied à l'étrier il y six ans...

Enfin, je ne peux finir ces remerciements sans évoquer Patricia dont l'importance pour moi va bien au-delà des mots...

Cette thèse est dédiée à Pierre et Suzanne, mon grand-oncle et ma grand-tante, qui m'ont inoculé le virus de la pêche et la passion des poissons et à mes parents qui m'ont toujours soutenu et encouragé dans mes choix.

Sommaire

| | |
|--|-----------|
| SOMMAIRE..... | 1 |
| INTRODUCTION..... | 7 |
| CONTEXTE ET OBJECTIF | 7 |
| CONCEPTS DE BASE ET DEMARCHE..... | 8 |
| <i>La notion de population.....</i> | 8 |
| <i>L'écologie des populations.....</i> | 11 |
| PLAN DE L'ETUDE | 13 |
| CHAPITRE 1. QUELQUES RAPPELS CONCERNANT LE SANDRE | 15 |
| 1.1. SYSTEMATIQUE | 15 |
| 1.2. DESCRIPTION..... | 16 |
| 1.3. REPARTITION ET COLONISATION | 17 |
| 1.3.1. <i>Dans le monde.....</i> | 17 |
| 1.3.2. <i>En France.....</i> | 18 |
| 1.3.3. <i>En Camargue.....</i> | 19 |
| 1.4. COUTS ET BENEFICES DE L'INTRODUCTION DU SANDRE | 20 |
| CHAPITRE 2. SITE D'ETUDE..... | 21 |
| 2.1. HISTORIQUE DE LA CAMARGUE..... | 23 |
| 2.1.1. <i>Formation et géomorphologie.....</i> | 23 |
| 2.1.2. <i>Les aménagements anthropiques.....</i> | 23 |
| 2.2. FONCTIONNEMENT HYDRAULIQUE DE LA CAMARGUE..... | 25 |
| 2.2.1. <i>Flux hydriques naturels.....</i> | 25 |
| 2.2.2. <i>Flux hydriques artificiels.....</i> | 26 |
| 2.3. LE BASSIN DU FUMEMORTE ET L'ETANG DU VACCARES..... | 27 |
| 2.3.1. <i>Description du bassin du Fumemorte.....</i> | 27 |
| 2.3.2. <i>Paramètres physico-chimiques.....</i> | 32 |
| 2.3.2.1. <i>Le taux de matières en suspension (MES).....</i> | 32 |
| 2.3.2.2. <i>Le taux de salinité.....</i> | 33 |
| 2.3.2.3. <i>Les nutriments (phosphate et nitrate).....</i> | 33 |
| 2.3.2.4. <i>L'oxygène dissous.....</i> | 34 |
| 2.3.2.5. <i>Les pesticides.....</i> | 34 |
| 2.3.3. <i>Peuplements piscicoles.....</i> | 34 |
| 2.3.3.1. <i>Peuplement des stations de pompage.....</i> | 35 |
| 2.3.3.2. <i>Peuplement de l'Aube de Bouic.....</i> | 35 |
| 2.3.3.3. <i>Peuplement du Fumemorte.....</i> | 38 |
| 2.3.3.4. <i>Peuplement du Vaccarès.....</i> | 39 |

| | |
|--|-----------|
| 2.4. CONCLUSIONS | 40 |
| CHAPITRE 3. STRATEGIES D'ECHANTILLONNAGE ET RESULTATS DES CAPTURES..... | 41 |
| 3.1. INTRODUCTION..... | 41 |
| 3.2. MISE EN PLACE..... | 41 |
| 3.3. DESCRIPTION DU MATERIEL UTILISE..... | 42 |
| 3.3.1. <i>Le filet tramail</i> | 42 |
| 3.3.2. <i>Le ganguis</i> | 43 |
| 3.3.3. <i>La Capétchade</i> | 44 |
| 3.3.4. <i>Techniques complémentaires</i> | 45 |
| 3.4. CAPTURABILITE ET MORTALITE DES SANDRES EN FONCTION DES ENGINES..... | 45 |
| 3.5. EVOLUTION TEMPORELLES DES CAPTURES | 47 |
| 3.5.1. <i>L'Aube de Bouic</i> | 47 |
| 3.5.1.1. Evolution annuelle..... | 47 |
| 3.5.1.2. Evolution mensuelle | 48 |
| 3.5.2. <i>Le canal du Fumemorte</i> | 49 |
| 3.5.2.1. Evolution annuelle..... | 49 |
| 3.5.2.2. Evolution mensuelle | 50 |
| 3.5.3. <i>L'étang du Vaccarès</i> | 51 |
| 3.5.3.1. Evolution annuelle..... | 51 |
| 3.5.3.2. Evolution mensuelle | 52 |
| CHAPITRE 4. CARACTERISATION DU DEGRE D'ISOLEMENT DE LA POPULATION DU FUMEMORTE..... | 55 |
| 4.1. INTRODUCTION..... | 55 |
| 4.2. MATERIEL ET METHODE | 56 |
| 4.2.1. <i>Capture des individus</i> | 56 |
| 4.2.2. <i>Principe de l'électrophorèse des protéines</i> | 56 |
| 4.2.3. <i>Principe des analyses morphométriques et méristiques</i> | 57 |
| 4.3. RESULTATS | 59 |
| 4.3.1. <i>Variabilité génétique et structure des populations</i> | 59 |
| 4.3.2. <i>Variabilité phénotypique</i> | 62 |
| 4.3.2.1. Variables méristiques et morphométriques..... | 62 |
| 4.3.2.2. <i>Forme de l'otolithe</i> | 63 |
| 4.4. DISCUSSION..... | 65 |
| 4.4.1. <i>Variabilité génétique du sandre en Camargue</i> | 65 |
| 4.4.2. <i>Variabilité phénotypique des populations</i> | 66 |
| 4.4.3. <i>Causes des variations génétiques et phénotypiques</i> | 67 |
| 4.4.4. <i>Conséquence sur la dynamique des populations</i> | 69 |

| | |
|--|-----------|
| CHAPITRE 5. REPARTITION SPATIO-TEMPORELLE DU SANDRE DANS LE BASSIN DU FUMEMORTE..... | 71 |
| 5.1. INTRODUCTION..... | 71 |
| 5.2. MOUVEMENTS ET HABITAT DES SANDRES ADULTES EN PERIODE DE REPRODUCTION | 72 |
| 5.2.1. <i>Matériel et méthodes</i> | 72 |
| 5.2.1.1. Le principe de la télémétrie | 72 |
| 5.2.1.1.1. Les différents types de signaux | 72 |
| 5.2.1.1.2. La taille de l'émetteur | 73 |
| 5.2.1.1.3. Capture des sandres et fixation de l'émetteur..... | 73 |
| 5.2.1.2. La localisation | 75 |
| 5.2.1.3. Stratégie de pistage..... | 76 |
| 5.2.1.4. Traitement et analyse des données..... | 77 |
| 5.2.1.4.1. Variables d'habitat | 77 |
| 5.2.1.4.2. Habitat disponible..... | 77 |
| 5.2.1.4.3. Habitat utilisé | 78 |
| 5.2.1.4.4. Différences inter-sexe et inter-mois dans l'utilisation de l'habitat | 78 |
| 5.2.2. <i>Résultats</i> | 79 |
| 5.2.2.1. Survie des poissons marqués | 79 |
| 5.2.2.2. Mouvements et habitats | 80 |
| 5.2.2.2.1. Localisation des sandres dans le réseau de drainage..... | 80 |
| 5.2.2.2.2. Caractéristiques de l'habitat disponible..... | 83 |
| 5.2.2.2.3. Préferenda d'habitat | 85 |
| 5.2.2.2.4. Variabilité due au sexe et au mois | 88 |
| 5.2.3. <i>Discussion</i> | 90 |
| 5.3. MOUVEMENTS ANNUELS DES 0+ | 93 |
| 5.3.1. <i>Matériel et méthodes</i> | 93 |
| 5.3.2. <i>Résultats</i> | 94 |
| 5.3.2.1. Mouvements entre le Fumemorte et le Vaccarès | 94 |
| 5.3.2.2. Influence de l'hydraulique et la température sur le mouvement des 0+..... | 96 |
| 5.3.3. <i>Discussion</i> | 96 |
| 5.4. CONCLUSIONS | 98 |
| CHAPITRE 6. TRAITS D'HISTOIRE DE VIE ET REGIME ALIMENTAIRE DU SANDRE EN CAMARGUE..... | 99 |
| 6.1. INTRODUCTION..... | 99 |
| 6.2. MATERIEL ET METHODES | 100 |
| 6.2.1. <i>Agéage et croissance</i> | 100 |
| 6.2.1.1. Les méthodes individuelles..... | 101 |
| 6.2.1.1.1. La scalimétrie | 101 |
| 6.2.1.1.2. L'otolithométrie | 101 |
| 6.2.1.1.3. Validation des lectures d'âge..... | 102 |
| 6.2.1.1.4. Modélisation de la croissance..... | 102 |

| | |
|---|------------|
| 6.2.1.2. Les méthodes statistiques | 102 |
| 6.2.2. <i>Cycle sexuel, maturité sexuelle et fécondité</i> | 103 |
| 6.2.2.1. Le cycle sexuel | 103 |
| 6.2.2.2. Taille et âge de première maturité sexuelle | 103 |
| 6.2.2.3. La fécondité et le diamètre ovocytaire | 104 |
| 6.2.3. <i>Le régime alimentaire</i> | 105 |
| 6.2.4. <i>Description des échantillons utilisés</i> | 105 |
| 6.3. RESULTATS | 106 |
| 6.3.1. <i>Agéage et croissance</i> | 106 |
| 6.3.1.1. Modélisation de la croissance dans le Fumemorte, tous sexes confondus | 107 |
| 6.3.1.2. Comparaison inter-sexe de la croissance dans le Fumemorte | 109 |
| 6.3.1.3. Modélisation de la croissance dans le Bouic | 110 |
| 6.3.1.4. Comparaison de la croissance entre les deux canaux | 111 |
| 6.3.1.5. Croissance au cours de la première année | 112 |
| 6.3.2. <i>Cycle sexuel, Maturité sexuelle, fécondité et diamètre ovocytaire</i> | 115 |
| 6.3.2.1. Le cycle sexuel | 115 |
| 6.3.2.2. Taille de première maturité sexuelle | 116 |
| 6.3.2.3. Fécondité et diamètre ovocytaire | 117 |
| 6.3.3. <i>Régime alimentaire</i> | 119 |
| 6.4. DISCUSSION | 123 |
| 6.4.1. <i>Agéage et croissance</i> | 123 |
| 6.4.2. <i>Rapport gonado-somatique et cycle sexuel</i> | 125 |
| 6.4.3. <i>Maturité sexuelle</i> | 126 |
| 6.4.4. <i>Fécondité et diamètre ovocytaire</i> | 126 |
| 6.4.5. <i>Régime alimentaire</i> | 127 |
| 6.5. CONCLUSION | 129 |
| CHAPITRE 7. INFLUENCE DES FACTEURS BIOTIQUES ET ABIOTIQUES SUR LE | |
| RECRUTEMENT ET LA SURVIE DES 0+ | 131 |
| 7.1. INTRODUCTION | 131 |
| 7.2. MATERIELS ET METHODES | 132 |
| 7.2.1. <i>Les variables biotiques</i> | 132 |
| 7.2.1.1. Le recrutement | 132 |
| 7.2.1.2. Le stock de géniteurs | 133 |
| 7.2.1.3. La survie annuelle | 133 |
| 7.2.1.4. La taille | 133 |
| 7.2.1.5. La densité en proies | 134 |
| 7.2.1.6. La densité en prédateurs | 134 |
| 7.2.2. <i>Les variables abiotiques</i> | 134 |
| 7.2.2.1. La température | 134 |
| 7.2.2.2. La salinité | 135 |
| 7.2.2.3. Le niveau d'eau | 135 |

| | |
|--|------------|
| 7.2.2.4. La pression atmosphérique | 136 |
| 7.2.3. <i>Test statistique</i> | 136 |
| 7.3. RESULTATS | 136 |
| 7.3.1. <i>Evolutions des paramètres démographiques durant la période d'étude</i> | 136 |
| 7.3.1.1. Le recrutement..... | 136 |
| 7.3.1.2. La survie..... | 137 |
| 7.3.1.3. La densité en cormorans..... | 138 |
| 7.3.2. <i>Evolutions des facteurs environnementaux</i> | 138 |
| 7.3.2.1. La température..... | 138 |
| 7.3.2.2. La salinité..... | 139 |
| 7.3.2.3. L'hydraulique..... | 140 |
| 7.3.2.4. La pression atmosphérique..... | 140 |
| 7.3.3. <i>Facteurs influant sur le recrutement et le taux de survie</i> | 141 |
| 7.3.3.1. Le recrutement..... | 141 |
| 7.3.3.2. La survie..... | 144 |
| 7.4. DISCUSSION..... | 146 |
| 7.4.1. <i>Facteurs influant sur le recrutement</i> | 146 |
| 7.4.2. <i>Facteurs influant sur le taux de survie annuel</i> | 149 |
| 7.4.3. <i>Conclusion</i> | 151 |
| SYNTHESE, CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES..... | 153 |
| RAPPEL DES PRINCIPAUX RESULTATS..... | 153 |
| <i>Le degrés d'isolement de la population du Fumemorte</i> | 153 |
| <i>La répartition spatio-temporelle des sandres</i> | 153 |
| <i>Traits d'histoire de vie</i> | 155 |
| <i>Influence des facteurs biotiques et abiotiques sur le recrutement et la survie des 0+</i> | 155 |
| CONCLUSION..... | 156 |
| <i>Le sandre dans le bassin du Fumemorte</i> | 156 |
| <i>Le sandre dans son aire de répartition</i> | 158 |
| BIBLIOGRAPHIE..... | 161 |
| ANNEXES | 183 |
| ANNEXE 1..... | 185 |
| ANNEXE 2..... | 227 |
| ANNEXE 3..... | 251 |
| ANNEXE 4..... | 285 |

Introduction

Contexte et objectif

Notre étude s'inscrit dans le cadre du fonctionnement des populations de grands carnassiers en plans d'eau. En tant qu'ultime maillon de la chaîne trophique, les carnassiers jouent un rôle important dans les écosystèmes aquatiques. En outre, ils sont la cible privilégiée des pêcheurs amateurs et sont de ce fait à l'origine de retombées économiques relativement conséquentes. Cependant, les connaissances concernant leurs populations demeurent sommaires et les actions de gestion les concernant se résument à des alevinages ponctuels et rarement à des plans établis sur le long terme.

Le sandre est apparu en France au début du XX^{ème} siècle et fait aujourd'hui partie des carnassiers les plus recherchés par les pêcheurs amateurs (Courniou, Dehollain & Teillac, 2003) (Figure 1). En effet, le brochet, unique grand carnassier natif, a décliné suite à l'aménagement croissant des hydrosystèmes. La maîtrise des crues, la réduction des annexes fluviales, le marnage des lacs de barrages ont fortement réduit leurs zones de frayères. Le sandre, moins exigeant en terme de reproduction, a largement prospéré, y compris dans les milieux fortement anthropisés, où il représente aujourd'hui une importante ressource halieutique.

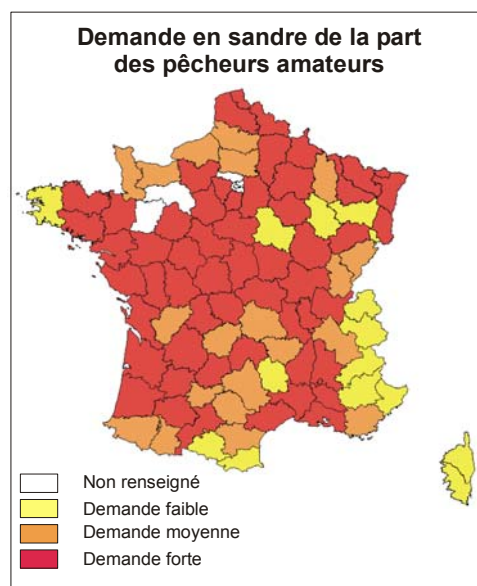


Figure 1. Demande en sandre de la part des pêcheurs amateurs. Enquête menée auprès des fédérations départementales des associations agréées pêche et de pisciculture (Courniou, Dehollain & Teillac, 2003).

En France, le sandre est aussi exploité par la pêche professionnelle en particulier dans les grands fleuves et leurs annexes (Castelnaud, Loste & Champion, 2000), mais dans des proportions moindres en comparaison de pays comme la Finlande ou les Pays-Bas où la demande est plus forte.

La grande majorité des études sur le sandre concerne les populations localisées au nord de son aire de répartition à savoir la mer Baltique (et ses annexes) et les eaux continentales scandinaves (Lappalainen, 2001). Il existe très peu de données écologiques sur le sandre dans les régions plus méridionales et/ou nouvellement colonisées. Or, les mécanismes impliqués dans la régulation des populations introduites sont généralement différents de ceux régulant les populations natives (Williamson, 1996).

Dans ce contexte, l'objectif de ce travail est d'apporter des connaissances nouvelles sur l'écologie du sandre et en particulier d'identifier les mécanismes régulant les populations méridionales. L'étude est conduite en Camargue, laquelle, située au sud de l'aire de distribution de l'espèce, bénéficie d'un climat méditerranéen. Ce site est aussi particulièrement intéressant car il fait l'objet de nombreux enjeux (Cf. Chapitre 2) et son ichtyofaune a été régulièrement suivie au cours de ces vingt dernières années.

Concepts de base et démarche

Le terme "population" est abondamment utilisé en écologie. Pourtant, il est sujet à de nombreuses controverses. C'est pourquoi, nous nous attacherons à "éclaircir" cette notion avant d'introduire le concept d'écologie des populations où nous décrirons les facteurs impliqués dans les variations d'effectifs d'une population dans le temps et l'espace.

La notion de population

La définition d'une population représente un problème fondamental dans la compréhension des dynamiques écologiques et a d'importantes implications dans les études appliquées telles que la conservation et la gestion (Camus & Lima, 2002). En règle générale, on désigne par population un groupe d'individus appartenant à une même espèce et vivant sur un même territoire (Frontier & Pichod-Viale, 1993 ; Mayr, 1974; Ramade, 1993). Si la notion d'espèce est relativement « bien admise » (mais voir Mayr, 1974), il n'en va pas de même de la notion de territoire. La définition d'une population semble essentiellement dépendre des critères choisis pour en délimiter les frontières. La plupart du temps celles-ci sont définies de

façon approximative voire arbitraire (Berryman, 2002) sans que cela réponde à une quelconque réalité biologique (Camus & Lima, 2002). C'est pourquoi Berryman (2002) proposa une définition de la population en se basant sur des critères démographiques ; il définit une population comme étant un groupe d'individus de la même espèce vivant ensemble sur un territoire suffisamment vaste pour permettre une dispersion et/ou un comportement migratoire normal et dans lequel les fluctuations numériques sont en majorité déterminées par les processus de natalité et de mortalité. Camus & Lima (2002) tout en acceptant cette définition souligne l'importance de considérer une échelle spatiale propre à la population en fonction des besoins spatiaux de l'organisme considéré. Il apparaît clairement que l'échelle à laquelle une population sera considérée dépendra de la capacité de dispersion des individus qui la composent (Berryman, 2002).

Cependant, la définition proposée par Berryman (2002) ne permet pas de faire face à tous les cas de figures. En effet, la notion de "comportement migratoire normal" est difficile à définir du fait que les organismes ont des comportements de dispersion différents selon les conditions environnementales auxquelles ils sont confrontés (Baguette & Stevens, 2003). De plus, la définition de Berryman (2002) ne tient pas compte des critères génétiques qui sont souvent utilisés pour définir une population. En effet, Mayr (1974) prend en compte la proximité génétique de sorte que les individus d'une même population partagent le même pool génique.

A la difficulté de définir une population, s'ajoute l'utilisation de différents termes associés, comme par exemple, les populations locales et les métapopulations (Berryman, 2002; Camus & Lima, 2002). Cependant, ces différents termes représentent des entités à la fois naturelles et opérationnelles qui, lorsqu'elles sont bien définies, s'harmonisent parfaitement au concept de population (Baguette & Stevens, 2003). Ainsi Hanski & Simberloff (1997) définit une population locale comme étant un ensemble d'individus vivant sur le même territoire et interagissant les uns avec les autres. Ici, le territoire est un espace continu dans lequel se trouvent toutes les ressources nécessaires au maintien de la population locale et qui se trouve séparé des autres territoires par des espaces non colonisables. Toujours selon Hanski & Simberloff (1997) une métapopulation est un ensemble de populations locale vivant sur un territoire plus vaste et entre lesquelles les migrations sont possibles (entre certaines d'entre elles du moins). Il est clair qu'ici la dynamique d'une population locale sera influencée en grande partie par les phénomènes migratoires. En revanche, la dynamique d'une métapopulation sera plus influencée par les phénomènes de natalité/mortalité puisque les

phénomènes migratoires sont plus importants à l'intérieur de la métapopulation qu'à l'extérieur. On retombe donc sur la définition de Berryman (2002). D'ailleurs Hanski & Simberloff (1997) donne comme synonyme de "métapopulation", "population" lorsque l'on substitue le terme "population locale" au terme de "sous-population". En fait, la principale différence entre la population *sensu* Berryman (2002) et la métapopulation *sensu* Hanski & Simberloff (1997) est l'intégrité du territoire sur lequel les individus évoluent : dans un cas le territoire est continu et colonisable dans son ensemble, dans l'autre il est discontinu et seules certaines zones permettent la survie et la reproduction des individus (Figure 2). Mais la plupart des populations naturelles sont discontinues : le modèle "métapopulation" est donc plus proche de la réalité ce qui explique en partie son succès (Baguette & Stevens, 2003; Begon, Harper & Townsend, 1996).

Considérant l'ensemble des réflexions, nous définirons une population comme étant un ensemble d'individus de la même espèce partageant le même pool génique, vivant sur un territoire suffisamment vaste pour subvenir aux besoins essentiels à la survie et à la reproduction des individus et dans lequel les fluctuations numériques sont en majorité déterminées par les processus de natalité et de mortalité (Figure 2). Notre étude débutera donc par la délimitation de la population de sandre en étudiant le degré d'isolement des groupes d'individus au sein du système étudié.

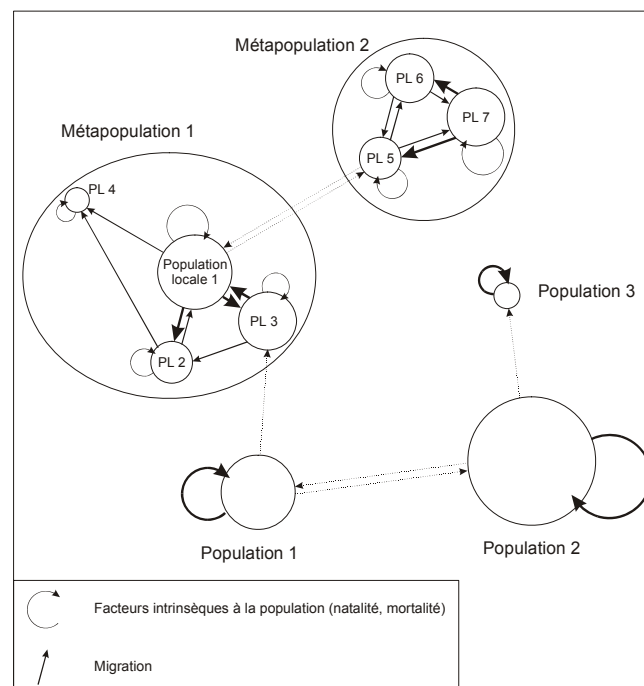


Figure 2. Exemples de métapopulation, de population locale et de population. L'épaisseur des flèches est proportionnelle à l'importance du phénomène.

L'écologie des populations

L'écologie des populations peut être vue comme la science qui étudie l'évolution de la structure des populations dans le temps et l'espace (Campbell & Reece, 2002; Frontier & Pichod-Viale, 1993; Sharov, 1996). Le plus souvent l'écologie des population est étroitement associée à la dynamique des populations (Barbault, 1981; Turchin, 2001; Williams, Nichols & Conroy, 2002) de sorte que les deux termes sont souvent employés pour désigner la même chose. La dynamique d'une population revient à identifier l'ensemble des mécanismes régissant l'évolution de la population dans le temps (Barbault, 1981; Frontier & Pichod-Viale, 1993; Williams, Nichols & Conroy, 2002). Elle permet la mesure objective de la réaction de l'espèce aux conditions du milieu et la prévision (à court terme du moins) de l'évolution des effectifs (Lamotte & Bourlière, 1975). Il s'agit donc d'étudier les flux d'individus "entrants" et "sortants" de la population dans un intervalle de temps défini, en identifiant les facteurs environnementaux responsables de cette dynamique. La taille d'une population au temps $t + 1$ est fonction de sa taille au temps t à laquelle on inclut les individus issus de la reproduction et de l'immigration et on soustrait ceux éliminés par mortalité et émigration (Williams, Nichols & Conroy, 2002). On peut formaliser ce flux d'individus par une équation simple (Begon, Harper & Townsend, 1996) :

$$N_{(t+1)} = N_{(t)} + B_{(t)} + Im_{(t)} - D_{(t)} - Em_{(t)} \quad (\text{Équation 1})$$

où $N_{(t+1)}$ est l'effectif de la population au temps $t + 1$, $N_{(t)}$ l'effectif de la population au temps t , $B_{(t)}$ la natalité, $Im_{(t)}$ l'immigration, $D_{(t)}$ la mortalité et $Em_{(t)}$ l'émigration. Ainsi, tout facteur naturel ou anthropique provoquant un changement dans la taille de la population aura obligatoirement joué sur au moins un des quatre paramètres de l'équation 1 (Williams, Nichols & Conroy, 2002).

Une population n'est pas constituée d'individus semblables : elle présente une structure correspondant à une subdivision selon des caractéristiques telles que le sexe, l'âge, le stade de maturation sexuelle, le comportement, le statut social ou encore la stabilité spatiale (Philippart, 1975). Chacune de ces classes jouera un rôle dans la dynamique de la population qu'il conviendra de définir. L'étude de la structuration de la population passe donc par la caractérisation de processus biologiques fondamentaux que sont les traits d'histoire de vie tels que la croissance, la taille (et/ou l'âge) de première maturité sexuelle ou encore la fécondité. La répartition spatio-temporelle est aussi un élément fondamental de la dynamique de la

population puisqu'elle agit sur la structure et la densité de la population au travers de l'immigration et de l'émigration (Philippart, 1975).

D'autre part, la population ne constitue pas une unité fonctionnelle que l'on peut étudier hors de son contexte environnemental : il est nécessaire de considérer les relations entre la population et l'écosystème dont elle fait partie (Figure 3) (Barbault, 1981). Un écosystème se décompose en une fraction abiotique, le biotope et une fraction biotique, la biocénose. L'action du milieu sur les organismes vivants se fera donc par l'intermédiaire de facteurs biotiques et abiotiques. Les facteurs abiotiques incluent tout ce qui est physique et chimique dans l'environnement d'un organisme. Les facteurs biotiques se présentent sous la forme d'interactions entre organismes vivants avec i) les relations inter-spécifiques (p. ex. la prédation) et ii) les relations intra-spécifiques comme la compétition au sein d'une même population pour une ressource commune (p. ex. nourriture, habitat...) ou encore le cannibalisme. Ces différents facteurs sont susceptibles d'influer sur la densité ainsi que sur la structure de la population en jouant sur les paramètres de l'équation 1 et sur les traits d'histoire de vie évoqués plus haut.

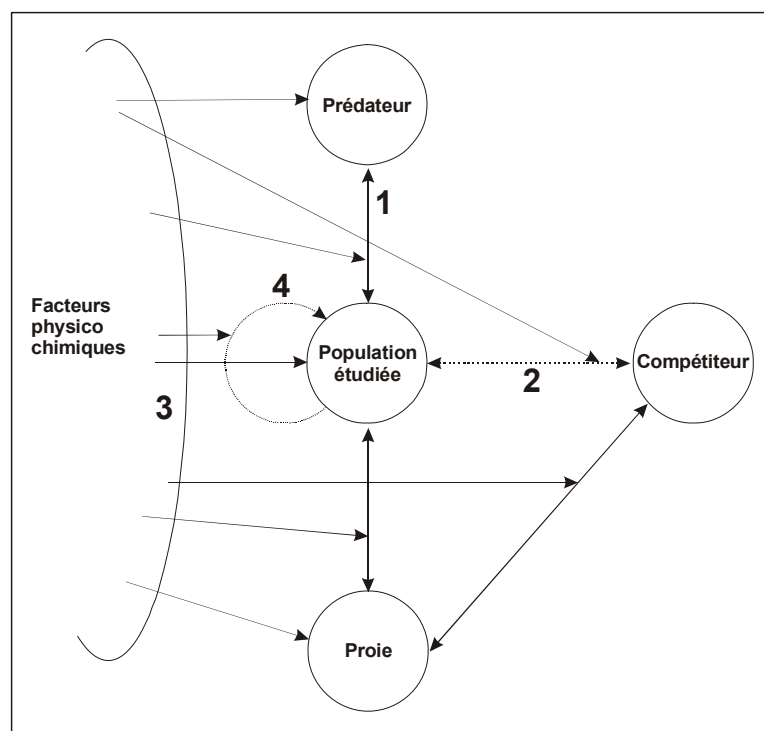


Figure 3. Schéma du système « population - environnement » d'après Barbault (1981). 1 : relations prédateur - proie ; 2 : compétitions interspécifiques ; 3 : action des facteurs physicochimiques du milieu ; 4 : action des facteurs intrinsèques (paramètres démographiques et compétition intra spécifique).

Appréhender la dynamique d'une population requiert l'étude préalable de différents aspects biologiques et comportementaux des individus qui la composent ainsi que de certains facteurs environnementaux afin de définir les différents paramètres responsables de l'évolution de sa densité et de sa structure. L'ensemble de ces processus définit l'écologie d'une population. C'est pourquoi le présent travail sera consacré à la caractérisation des traits d'histoire de vie du sandre en Camargue, à l'étude de la répartition spatio-temporelle des individus de la population étudiée et à l'identification des facteurs biotiques et abiotiques qui régulent ses effectifs.

Plan de l'étude

Les deux premiers chapitres seront dédiés respectivement à quelques rappels concernant le sandre et à la description du site d'étude. Le plan et les modes d'échantillonnage seront décrits au cours du troisième chapitre. Le quatrième chapitre sera consacré à la caractérisation de l'isolement de la population étudiée à l'aide d'outils génétiques et morphométriques. Puis, la répartition spatio-temporelle des sandres dans le système sera abordée dans le cinquième chapitre grâce au suivi télémétrique des adultes et aux captures des 0+¹. Les traits d'histoire de vie (c.-à-d. croissance, maturité et fécondité) et le régime alimentaire seront étudiés dans le sixième chapitre. Le dernier chapitre sera consacré à l'étude de l'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur le recrutement et la survie de première année. Une synthèse des résultats, une conclusion générale et des perspectives concluront ce travail.

¹ Le terme « 0+ » désigne les sandres âgés de moins d'une année.

Chapitre 1. Quelques rappels concernant le sandre

1.1. Systématique

- ✓ Classe : Téléostéen
- ✓ Ordre : Perciformes
- ✓ Famille : Percidae
- ✓ Genre : *Sander*
- ✓ Espèce : *lucioperca*
- ✓ Noms vernaculaires : sandre (Français), zander (Allemand, Anglais), pikeperch (Anglais).

Le mot « sandre » dérive du nom allemand Zander lui-même dérivant du mot « zahn » qui signifie « dent » faisant probablement référence aux 2 paires de canines proéminentes chez cette espèce (Pollet, 1959).

La famille des Percidae est composée de 9 genres et de 159 espèces qui se rencontrent exclusivement en eau douce, voire saumâtre. Le genre *Sander* (anciennement *Stizostedion*) regroupe 5 espèces :

- ✓ Le sandre *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758)
- ✓ Le sandre de la Volga *Sander volgensis* (Gmelin, 1789)
- ✓ Le sandre marin *Sander marinus* (Cuvier, 1828)
- ✓ Le doré jaune *Sander vitreus* (Mitchill, 1818)
- ✓ Le doré bleu *Sander canadensis* (Griffith & Smith, 1834)

Les trois premières espèces sont originaires du continent Européen : *S. lucioperca*, *S. volgensis* dans la Volga et les rivières de l'Oural et *S. marinus* dans les estuaires de la Mer Noire et de la Mer Caspienne. *S. vitreus* et *S. canadensis* sont localisées en Amérique du nord.

1.2. Description

Le corps est élancé, cylindrique et fusiforme et la tête est allongée (Photo 1). On note la présence de dents (dont certaines forment de puissantes canines) sur le prémaxillaire, le vomer et le palatin mais pas sur la langue.



Photo 1. Un sandre mâle dans son milieu naturel (Photo: Denis Porachia).

Les branchiospines sont munies d'épines. L'œil est globuleux et vitreux avec une rétine munie d'un tapis réflecteur, le *tapetum lucidum*, riche en pigments rétinien qui réfléchissent la lumière et augmentent l'acuité visuelle aux faibles intensités lumineuses. Le sandre dispose de deux nageoires dorsales, la première pourvue de rayons épineux séparée de la seconde par un court intervalle. Les écailles sont petites et de type cténoïde. Le dos présente une coloration grise verdâtre avec des bandes verticales foncées alors que les flancs sont plus clairs. Le ventre est blanc sauf chez le mâle en période de reproduction qui exhibe une teinte plus sombre. Ce critère semble être d'ailleurs le seul dimorphisme sexuel fiable.

Le sandre dépasse rarement 1 m pour 10-15 Kg. Les plus vieux individus atteignent 20 ans.

1.3. Répartition et colonisation

1.3.1. Dans le monde

La distribution naturelle du sandre (Figure 4) se situe entre l'Elbe à l'ouest, la zone autour de la mer baltique au nord (du moins les parties issues du lac ancyclus) et le sud-ouest de la Russie (Deelder & Willemsen, 1964; Sonesten, 1991). Sa pêche sportive et commerciale y connaît un grand succès (Cowx, 1997; Lappalainen, 2001). De ce fait, dès le début du XIX^{ème} siècle, il fit l'objet de translocations en Allemagne (où il était déjà présent naturellement) et d'introductions aux Pays-Bas puis il s'est étendu en Europe de l'ouest et dans les pays du Maghreb (Froese & Pauly, 2003; Welcomme, 1988). Outre pour la pêche commerciale et sportive, il a souvent été introduit afin de réguler les populations de poissons phytophages en vue de contrôler l'eutrophisation de certains plans d'eau (Salonen, Helminen & Sarvala, 1996; Van Densen & Grimm, 1994). Aujourd'hui, son aire de répartition s'étend de la péninsule ibérique à la Mer d'Aral et de la Scandinavie aux pays du Maghreb (Deelder & Willemsen, 1964; M'Hetli, 2001; Sonesten, 1991). Il a aussi été introduit aux Açores et dans certains lacs des Etats-Unis.

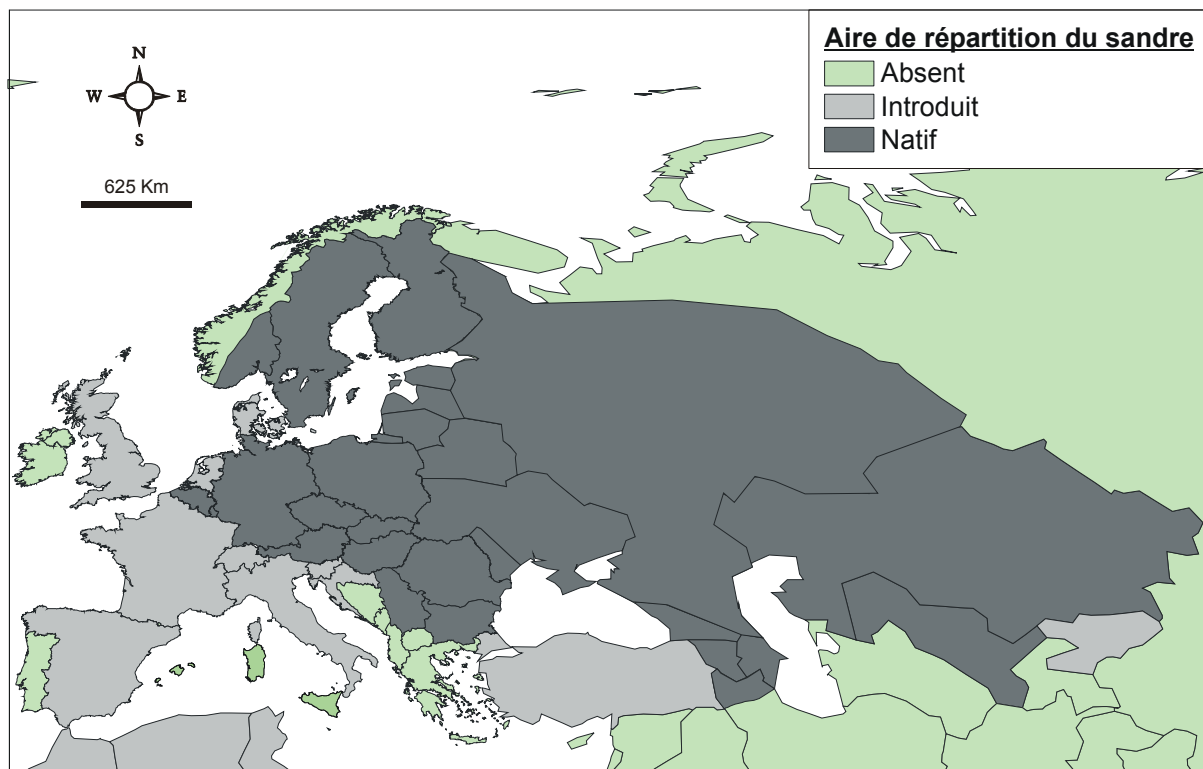


Figure 4. Répartition du sandre dans le monde modifié d'après (Deelder & Willemsen, 1964) et réactualisé d'après Froese & Pauly (2003).

1.3.2. En France

Des tentatives d'introduction ont été effectuées dans la Seine durant la première moitié du XIX^{ème} siècle (Daszkiewicz, 1999), mais la première capture de sandres fut enregistrée en 1912 dans le canal de la Marne au Rhin (Goubier, 1972). Auparavant, il en avait déjà été pris dans le Rhin en 1888 (Armengaud, 1962). En 1912-13 l'espèce est répertoriée dans le canal du Rhône au Rhin. De là, elle arrive dans le Doubs (1915 ?-1920) pour enfin coloniser la Saône à partir de 1920 (Goubier, 1972). Les sandres de la Saône provenaient du lac de Constance et/ou de la pisciculture de Huningue où des fuites ont pu se produire (Goubier, 1972). Cette dynamique de colonisation l'a amené à dévaler dans le Rhône où il y est noté en 1932 (Kreitmann, 1932) pour arriver en 1948 en Camargue (Lévêque, 1957).

En 1950, le sandre s'est retrouvé aussi dans la Moselle et la Meurthe du fait de l'alevinage par les Allemands en 1940-44 de l'étang de Réchicourt-le-Château, réservoir d'alimentation du canal de la Marne au Rhin (Vivier, 1951). A partir de 1950, il s'est produit une explosion démographique de l'espèce dans les eaux françaises grâce aux alevinages (œufs, juvéniles ou géniteurs) provenant de la forte demande de la part des associations de pêche (Chimits, 1953). Aujourd'hui, le sandre est présent dans l'ensemble du réseau hydrographique français (Figure 5).

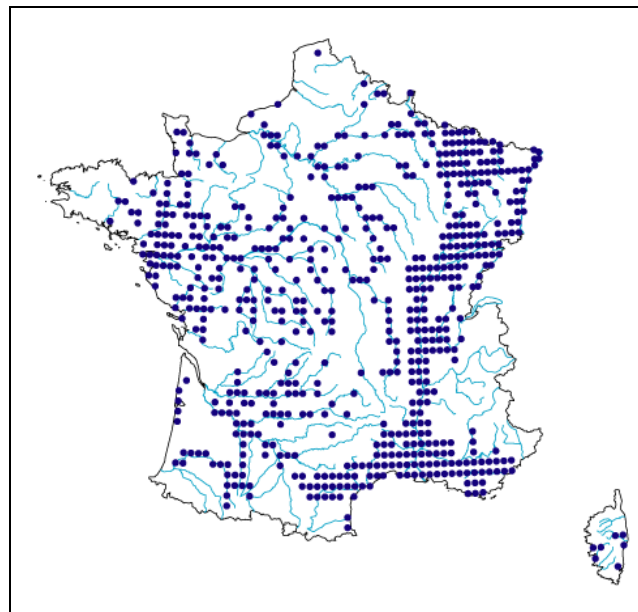


Figure 5. Répartition du sandre en France (Keith & Allardi, 2001)

1.3.3. En Camargue

L'apparition du sandre en Camargue à la fin des années quarante est favorisée par l'adoucissement des eaux saumâtres du Vaccarès suite à l'augmentation des apports en eau douce dus aux exploitations rizicoles (Lévêque, 1957). Les conditions y sont favorables de sorte que la population ne cesse de croître jusqu'en 1958 où 38 tonnes de sandres sont récoltées par les pêcheurs professionnels officiant sur le Vaccarès. A partir de cette date, la population va chuter pour atteindre 1 tonne en 1966 (Figure 6) et ce malgré un soutien de la population par des alevinages de 50000 0+ en 1962, 1963 et 1964 (Kiener, 1968).

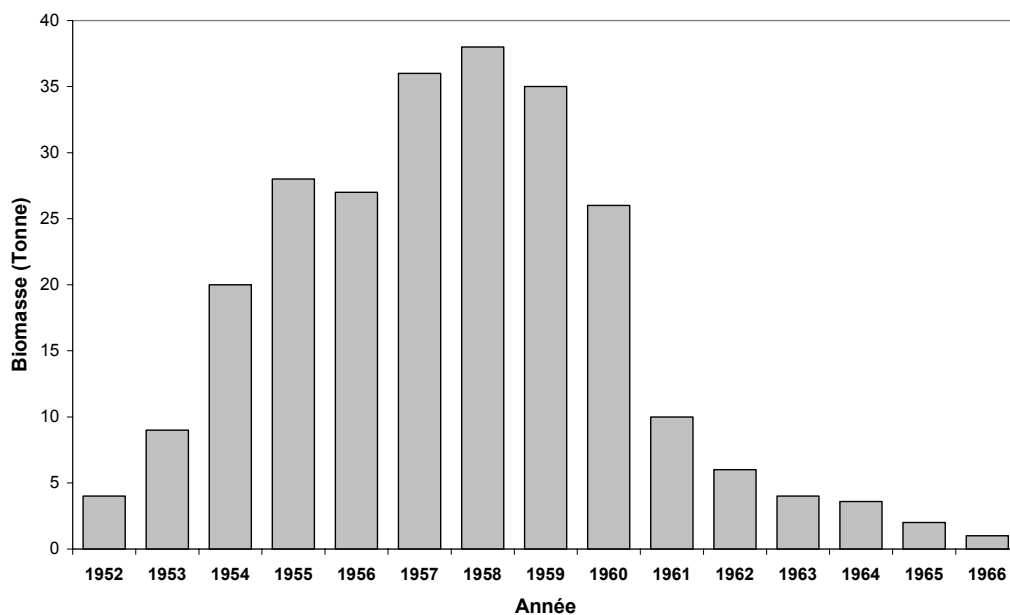


Figure 6. Evolution des captures en sandre par les pêcheurs professionnels du Vaccarès entre 1952 et 1966 (Kiener, 1968).

Néanmoins le sandre reste bien présent dans le Vaccarès (Goubier, 1975) jusqu'en 1981 où l'augmentation de la salinité l'amène à se réfugier dans le canal du Fumemorte, principal canal d'eau douce accessible à partir de l'étang (Cf. 2.3). A l'heure actuelle, le sandre en Camargue est principalement recherché par les pêcheurs amateurs, les pêcheurs professionnels se focalisant principalement sur l'anguille et l'athérine.

1.4. Coûts et bénéfices de l'introduction du sandre

L'introduction du sandre a provoqué un important débat (Cowx, 1997). En effet, bien que son implantation ait tenu ses promesses dans de nombreux pays en terme de pêche commerciale et de loisirs (au Danemark, p. ex. Dahl, 1984), elle a aussi occasionné des troubles dans les communautés piscicoles natives. A ce titre, le sandre est considéré comme une espèce invasive dans certains pays. Ainsi, en Angleterre, il a été rendu responsable du déclin des populations de Cyprinidés (Kell, 1985) et de perches (*Perca fluviatilis* L.) (Linfield & Rickards, 1979). Son introduction dans le lac Egridir en Turquie a provoqué l'extinction de trois espèces (genre *Phoxinellus*) dont deux étaient endémiques (Crivelli, 1995). Ces impacts sont généralement attribués à la prédation exercée par le sandre dont la pression est d'autant plus forte que le milieu n'abritait pas de carnassiers à l'origine (Townsend & Crowl, 1991). Il a aussi été rendu responsable du déclin des populations de brochets (*Esox lucius* L.) en Angleterre et au Pays-Bas (Linfield & Rickards, 1979 ; Welcomme, 1988). Le bilan des différentes introductions du sandre est donc mitigé.

En France, l'arrivée du sandre n'a pas été sans effet sur les communautés piscicoles natives. Son arrivée dans l'étang du Vaccarès en Camargue a provoqué la chute (temporaire) de la population d'athérine (*Atherina boyeri* R.) (Kiener, 1968). Mais, le sandre s'est surtout illustré par son statut de vecteur de la bucéphalose larvaire, une parasitose dû au plathelminthe *Bucephalus polymorphus* dont le cycle passe par un bivalve, la dreissene (*Dreissena polymorpha* espèce introduite) et par un Cyprinidé (brème, gardon, vandoise...). Si le sandre, hôte définitif, n'est pas affecté, il n'en va pas de même pour les Cyprinidés dont les populations ont subi de très fortes mortalités entre les années 1964 et 1970 principalement dans le bassin de la Seine (Lambert, 1997; Tufféry, 1977). Si aujourd'hui de telles mortalités ne sont plus observées chez les adultes (Lambert, 1997), il convient de rester vigilant car la bucéphalose est toujours susceptible de représenter un danger pour les alevins de Cyprinidés (Wallet, 1984). A l'heure actuelle, il semble y avoir plus de points positifs à l'introduction du sandre que de points négatifs. En effet, le brochet étant en nette régression due à l'anthropisation des cours d'eau, le sandre est venu « équilibrer » les eaux françaises en carnassiers (Goubier, 1977). Il est ainsi vite devenu la cible privilégiée des pêcheurs amateurs de carnassiers qui ont trouvé en cette espèce l'opportunité de pêcher des individus de grandes tailles et de qualité culinaire reconnue et estimée (Goubier, 1977).

Chapitre 2. Site d'étude

La Camargue est une zone marécageuse localisée dans le delta du Rhône et dont le paysage est composé de marais, de sansouires², d'étangs, de rizières et de canaux. Malgré une agriculture intensive, on y trouve une biodiversité particulièrement importante : 15 espèces d'amphibiens, 6 de reptiles, 32 de mammifères, 337 d'oiseaux ainsi que plus de 1000 espèces de plantes (source : <http://www.tourduvalat.org>). Son ichtyofaune est aussi particulièrement riche : on y recense 58 espèces de poissons dont 42 dulçaquicoles et saumâtres sur les 83 présentes en France (Keith & Allardi, 2001). Afin de préserver cette richesse biologique de la Camargue, plusieurs mesures de protection ont été mises en place (Figure 7). La plus ancienne fut la création, en 1927, de la Réserve nationale, réserve naturelle autour de l'étang du Vaccarès. Le Parc naturel régional créé en 1970 afin de maintenir l'équilibre entre la nature et les activités humaines couvre toute l'île de la Camargue. L'ensemble du territoire du parc naturel régional est inscrit au titre de la Convention de Ramsar³. D'autres terrains publics ou privés bénéficient en plus d'une protection foncière. La réserve naturelle volontaire de la station biologique de la Tour du Valat a reçu l'agrément du ministère de l'Environnement en 1984. Elle se compose de milieux naturels tels que marais d'eau douce, mares temporaires et sansouires. Elle fut la première réserve française à se doter d'un plan de gestion et fait partie du réseau "Réserves de France" qui regroupe une centaine d'espaces protégés.

² Etendue plate et salée recouverte de salicornes principalement

³ Convention relative aux zones humides d'importance internationale ratifiée en 1971

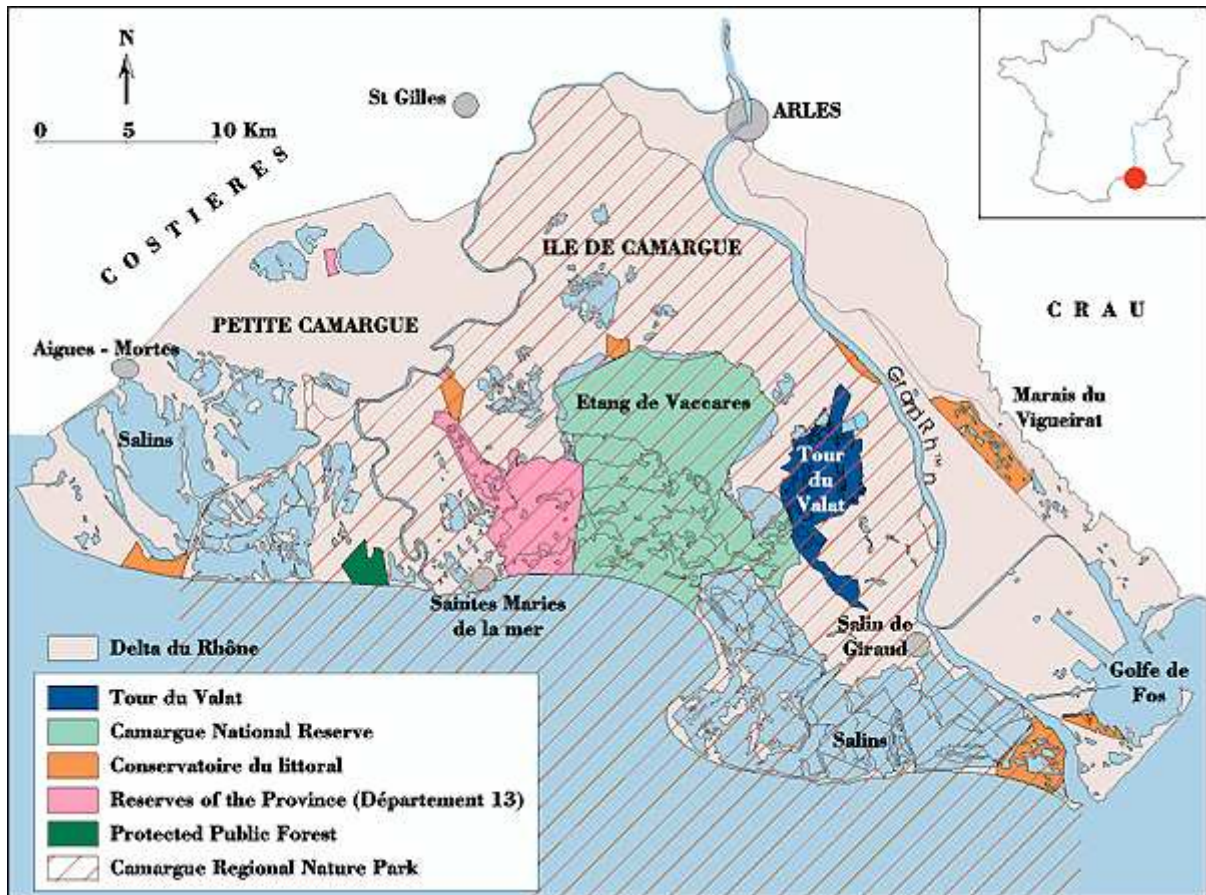


Figure 7. Les espaces protégés de Camargue (source : Tour du Valat).

Dans le cadre de la conservation de la biodiversité des zones humides du bassin méditerranéen en général et de la Camargue en particulier, la station biologique de la Tour du Valat a mis en place depuis plus de 20 ans un suivi des communautés piscicoles de différents canaux et étangs. De telles séries chronologiques sont rares et représentent un atout précieux dans l'étude de la dynamique des populations. De plus, la Camargue fut une des premières terre d'accueil pour le sandre en France (Kiener, 1968) et se situe au sud de l'aire de répartition de l'espèce. Dans le cadre d'une meilleure compréhension des mécanismes régulant les populations de sandre, la Camargue nous est donc apparue comme étant d'un intérêt primordial.

2.1. Historique de la Camargue

Localisée dans le delta du Rhône, la Grande Camargue ou Ile de Camargue s'étend sur 143500 ha. Elle est délimitée par la mer Méditerranée au sud, le Grand Rhône à l'est et son bras, le Petit Rhône, à l'ouest (Figure 8).

2.1.1. Formation et géomorphologie

La formation de la Camargue date de la fin du tertiaire (pliocène) lorsque le retrait de la mer fit place à un golfe à peu près triangulaire s'étendant de Fos à Sète en passant par Beaucaire. A la suite des glaciations du quaternaire, les cours d'eau du nord y déposèrent leurs déjections : à l'ouest, les cours d'eau du massif central formèrent les Costières ; à l'est les déjections de la Durance constituèrent la pleine de la Crau ; au centre, le Rhône déposa une couche épaisse de galets de quartzite, de granit et de sédiments posant ainsi les bases de l'actuelle Camargue. Peu à peu, le Rhône repoussa la mer et ses alluvions formèrent des cordons lagunaires emprisonnant des nappes d'eau peu profondes qui se présentent aujourd'hui sous la forme d'étangs dont le plus grand est l'étang du Vaccarès.

2.1.2. Les aménagements anthropiques

Jusqu'au Moyen-Age, le nord de la Camargue a été submergé par les crues des multiples bras du Rhône alors qu'au sud, les fortes tempêtes envahissaient les terres. Dès le XII^{ème} siècle, l'Homme a érigé des digues en terre le long des deux bras principaux du Rhône et commencé l'assèchement des terres. L'endiguement du Rhône a été achevé en 1869 et les intrusions marines ont été maîtrisées grâce à la mise en place en 1855 de la digue à la mer. C'est ainsi qu'à la fin du XIX^{ème} siècle, des activités agricoles, industrielles et de loisirs vont se mettre en place au détriment de la dynamique naturelle du fleuve et de la mer. Les rizières, qui s'étendent actuellement sur 18000 ha, ont nécessité l'élaboration de systèmes de pompage, d'irrigation et de drainage conditionnant ainsi le fonctionnement hydraulique de la Camargue. Les exploitations salinières qui occupent aujourd'hui 23000 ha extraient 800000 t de chlorure de sodium par an ainsi que divers sels destinés à l'industrie chimique. Enfin, les marais sont aménagés et gérés à des fins cynégétiques.

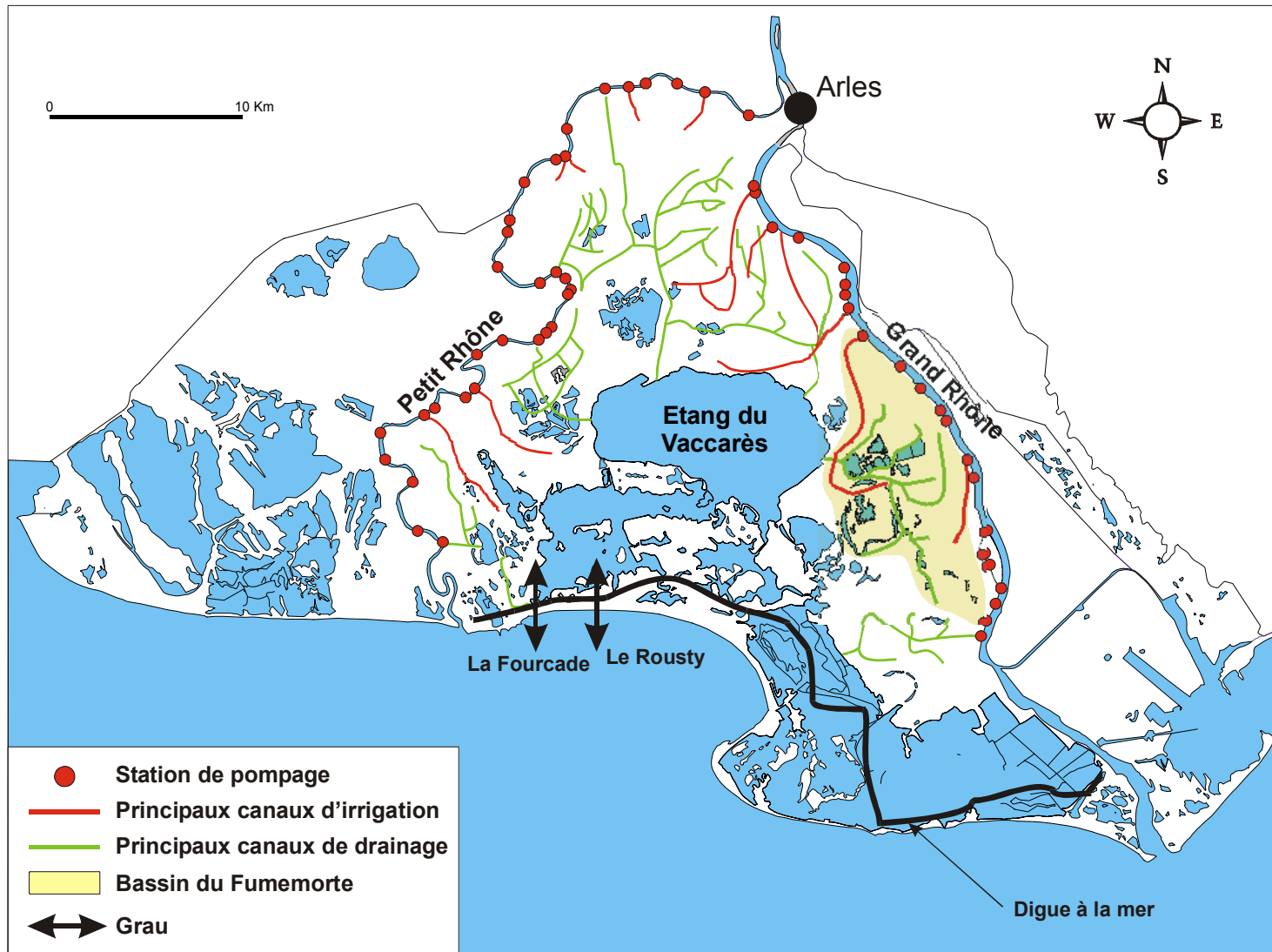


Figure 8. La Camargue et ses aménagements hydrauliques (simplifiés)

2.2. Fonctionnement hydraulique de la Camargue

2.2.1. Flux hydriques naturels

Le climat de la Camargue est de type méditerranéen avec des étés chauds, des hivers plutôt doux et des pluies à saisonnalités marquées (c.-à-d. pluies automnales). La pluviométrie moyenne annuelle est de 590 mm (Figure 9) (Chauvelon *et al.*, 1996).

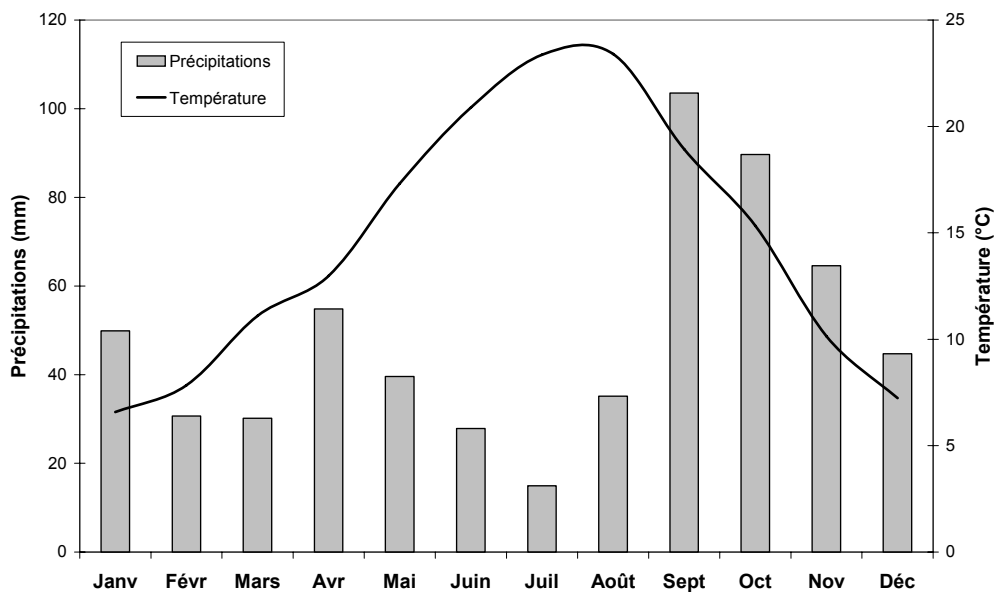


Figure 9. Diagramme ombro-thermique établi sur la période 1989-2003 (Données de la station météorologique de la Tour du Valat récoltées par P. Chauvelon).

Les principaux vents qui soufflent plus de 200 jours par an sont le mistral, vent froid et sec venant du nord et la brise marine, vent doux et humide en provenance du sud-est. L'action conjuguée des vents et des fortes températures fait que l'évapotranspiration, unique sortie d'eau non anthropique, atteint 1300 mm par an (Chauvelon *et al.*, 1996). Des entrées d'eau naturelles par le fleuve peuvent avoir lieu lors d'épisodes climatiques exceptionnels (fortes précipitations) qui entraînent d'importantes crues. C'est ainsi que les digues du Petit Rhône lors de l'hiver 1993-1994, et celles du Grand Rhône en amont de Arles en automne 2003 ont été fortement endommagées. Cependant, la digue le long du Grand Rhône entre Arles et la mer n'a encore jamais cédé. Enfin, malgré une tendance à l'augmentation des pluies

automnales durant ces dix dernières années, les apports naturels en eau par les crues restent anecdotiques en Grande Camargue.

2.2.2. Flux hydriques artificiels

Les connexions avec le Rhône sont de deux types : les prises d'eau gravitaires et les stations de pompage. Les prises d'eau gravitaires sont des ouvertures dans la digue contrôlées par des martellières⁴ dont la capacité d'irrigation dépend du niveau du fleuve. Situées principalement sur le petit Rhône, elles sont peu nombreuses et leur capacité d'irrigation est négligeable par rapport à celle des pompes (Chauvelon *et al.*, 1996). Les stations de pompage sont équipées de pompes de type centrifuge dont la capacité varie de 200 L.s⁻¹ à 1000 L.s⁻¹. L'eau pompée est ensuite conduite vers les rizières ou vers les marais via des canaux d'irrigation. Après un temps de séjour plus ou moins long, l'eau est évacuée par des canaux de drainages. Cependant, le Vaccarès et les étangs inférieurs n'ont pas la capacité suffisante pour drainer la totalité des 400 millions de m³ d'eau pompée sans risquer des inondations en cas de fortes pluies automnales. C'est pourquoi 55% de la surface de la Camargue est poldérisée, c'est-à-dire que l'eau de drainage retourne au Rhône par pompage (Chauvelon, 1998; Chauvelon *et al.*, 1996).

La majeure partie des apports en eau douce étant destinée à la riziculture, le volume d'eau entrant en Camargue varie au cours de l'année. Les canaux d'irrigation et de drainage atteignent leur cote maximale entre avril et octobre, période de l'exploitation des rizières. En dehors de cette période, si la plupart des canaux d'irrigations sont à sec, les canaux de drainages restent alimentés en eau par les précipitations automnales et hivernales via les marais.

Les flux marins se font essentiellement via des ouvertures de la digue à la mer qui se présentent sous la forme de chenaux munis de vannes ou d'écluses régulant les entrées et les sorties d'eau. Actuellement il en existe deux en Camargue : le grau de la Fourcade et le grau du Rousty (Figure 8). L'ouverture des vannes est principalement conditionnée par le régime des vents et le niveau relatif des étangs par rapport à la mer.

⁴ Vanne permettant de réguler les flux d'eau en intensité ou en direction

2.3. Le bassin du Fumemorte et l'étang du Vaccarès

2.3.1. Description du bassin du Fumemorte

Le bassin du Fumemorte est localisé à l'est du Vaccarès. Il s'étend sur 68 km² et constitue, avec le bassin de Roquemaure (de moindre importance avec ses 14 km²), le seul réseau de drainage non poldérisé : tout les autres canaux de drainage en Camargue ne présentent aucune liaison avec le Vaccarès. Il est constitué de multiples canaux dont la largeur varie d'environ 50 cm à une dizaine de mètres et qui se jettent dans le canal principal : le Fumemorte. L'eau de drainage s'écoule gravitairement dans l'étang du Vaccarès (Photos 2, Figure 10 & Figure 11). Le canal du Fumemorte constitue ainsi l'apport principal en eau douce du Vaccarès.

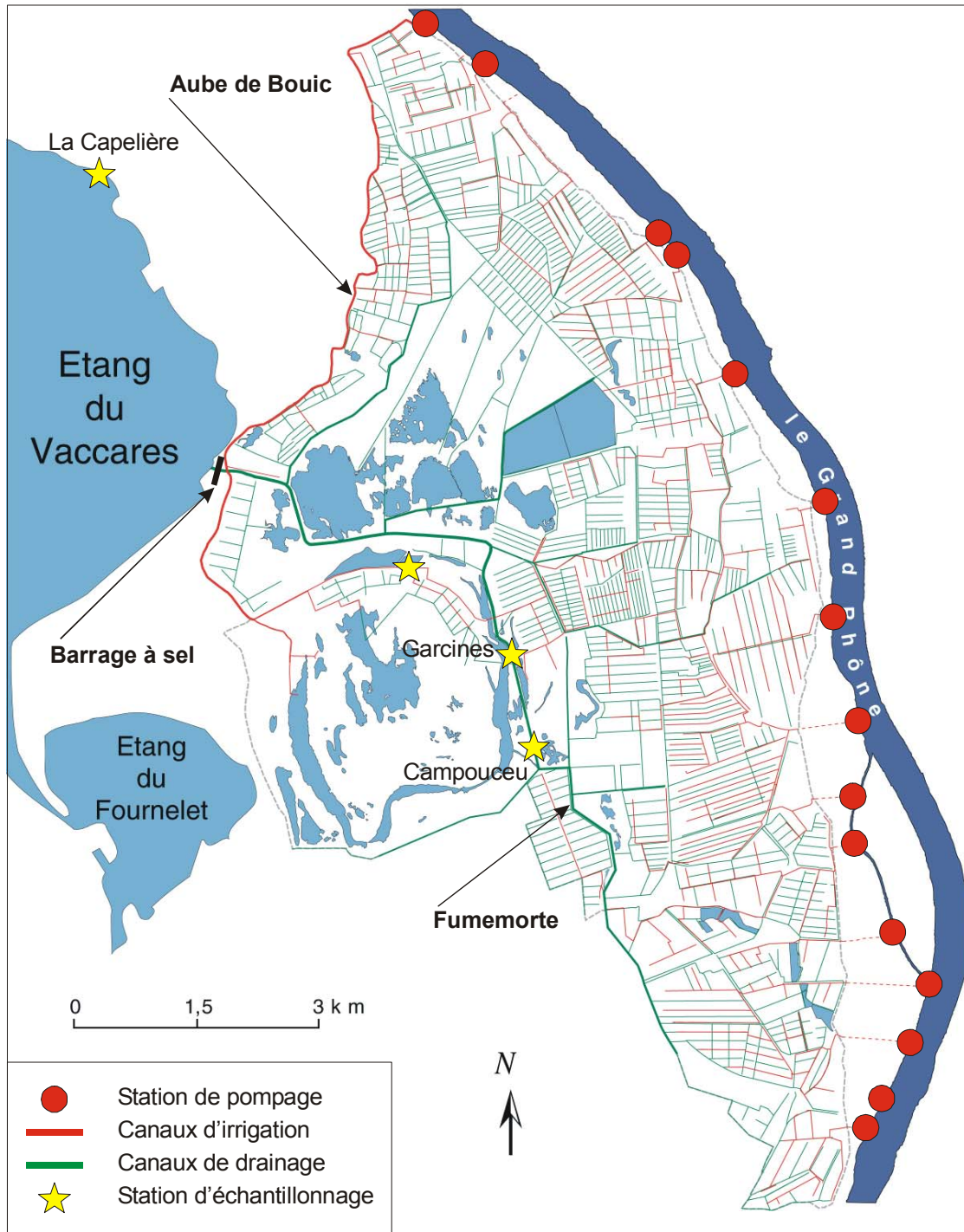


Figure 10. Le bassin du Fumemorte et ses réseaux d'irrigation et de drainage.



Photos 2. Stations d'échantillonnage du A) Bouic ; B) Fumemorte (Garcines) et C) Vaccarès.

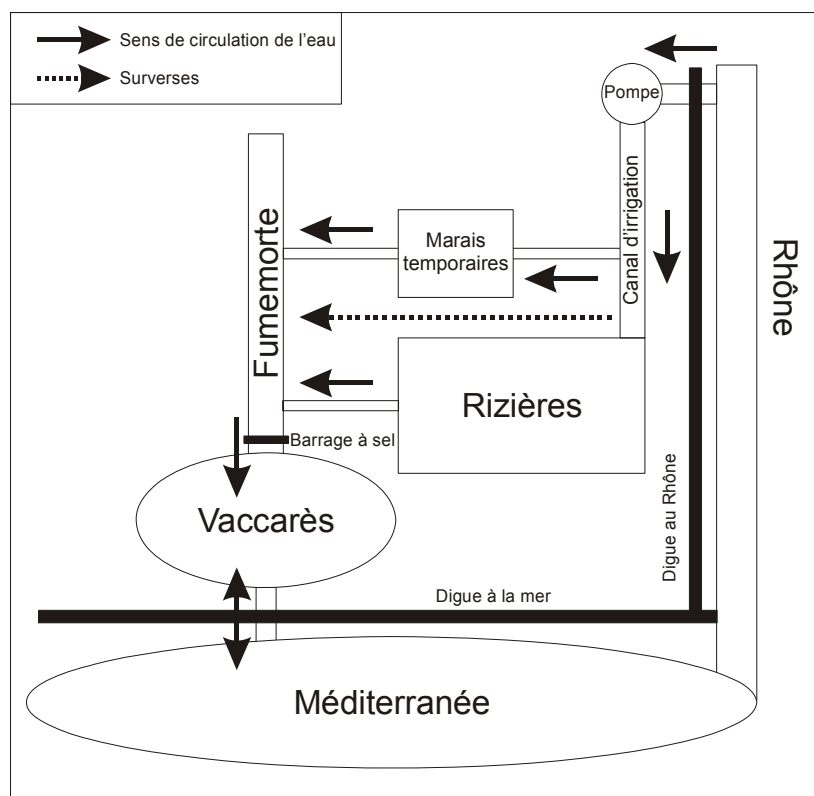


Figure 11. Fonctionnement hydraulique du bassin du Fumemorte modifié d'après Chauvelon et al (1996).

Le bassin du Fumemorte est équipé de 15 stations de pompage dont certaines alimentent les mêmes exploitations agricoles ce qui permet de les regrouper en 10 unités fonctionnelles de pompage (Chauvelon *et al.*, 1996). De par le volume pompé, l'Aube de Bouic est le canal d'irrigation le plus important du bassin du Fumemorte (Tableau 1). Il s'étend sur un linéaire de 10 km pour 2,5 m de large environ et une profondeur en moyenne inférieure à 1 m (Photos 2). Le canal du Fumemorte collecte les eaux de drainages d'un réseau de 400 km de long et les transporte jusqu'au Vaccarès. Comparé au Bouic, le Fumemorte, canal de drainage principal (Photos 2), est de plus grande dimension : 14,6 km de long, 14 m de largeur en moyenne et entre 0,5 et 2,5 m de profondeur. Le fond des canaux d'irrigation et de drainage est composé d'un substrat limono vaseux. Les connexions entre le réseau d'irrigation et celui de drainage sont indirectes : l'eau pompée passe par les rizières et/ou les marais avant de s'écouler dans le canal du Fumemorte. Cependant, en fonction de la gestion des martellières par les propriétaires, l'irrigation peut déborder directement dans le drainage de façon ponctuelle là où les deux types de canaux se côtoient (Figure 11). Au niveau de l'embouchure avec le Vaccarès, le Fumemorte présente un barrage à sel destiné à limiter les

entrées salines dans le réseau de drainage. Composé d'une vanne de fond fixe et d'une vanne de surface mobile, il autorise la migration bidirectionnelle des organismes aquatiques (Rosecchi & Crivelli, 1995) bien que dans certaines conditions (vanne supérieure relevée) le passage du Vaccarès au Fumemorte puissent se révéler difficile pour les mauvais nageurs.

Tableau 1. Caractéristiques hydrauliques des stations de pompage du bassin du Fumemorte établies en 1994 (Chauvelon et al., 1996)

| Station de pompage | Débit maximum (L.s ⁻¹) | Estimation du volume pompé en une année (millions de m ³) |
|---------------------|------------------------------------|---|
| Aube de Bouic | 2420 | 24,5 |
| Sambuc | 1150 | 10,5 |
| Tourtoulen-Giraud | 1040 | 9,5 |
| Cazeau | 530 | 4,0 |
| Petit Paty | 690 | 4,3 |
| Grand Manusclat | 730 | 7,4 |
| Grifeuille-Peaudure | 720 | 4,1 |
| Chartrouse | 560 | 2,8 |
| Louisiane | 330 | 1,5 |
| Amérique | 365 | 1,6 |
| <i>Total</i> | <i>8535</i> | <i>70,1</i> |

Avec ses 6500 ha, l'étang du Vaccarès est la plus grande étendue d'eau permanente de Camargue (Photos 2). Cette lagune oligotrophe présente un fond plat avec une profondeur qui n'excède pas 1 m (Pampoulie, 1999). A la fin des années 1940, l'arrêt des assèchements estivaux et l'augmentation de rejets d'eau douce due à la mise en place d'importantes exploitations rizicoles, contribuèrent à maintenir une salinité basse dans l'étang jusqu'en 1978 (5-10 g.L⁻¹). De 1979 à 1984, la diminution de la riziculture associée à d'importantes entrées marines augmentèrent la salinité de l'étang au-dessus de 30 g.L⁻¹ (Figure 12). Entre 1985 et 1993, la salinité redescendit suite à une reprise de la riziculture et à une politique de gestion favorisant les sorties d'eau marine. Fin 1993 – début 1994, deux crues du Rhône créèrent une brèche dans la digue côté Petit Rhône inondant ainsi la Camargue et faisant chuter la salinité du Vaccarès de 15 à 5 g.L⁻¹. Cet état perdura (avec même des chutes en dessous des 5 g.L⁻¹ suite à de fortes pluies) jusqu'en 1998 où les faibles précipitations et une nouvelle politique de gestion vont amener la salinité du Vaccarès aux alentours de 15 g.L⁻¹.

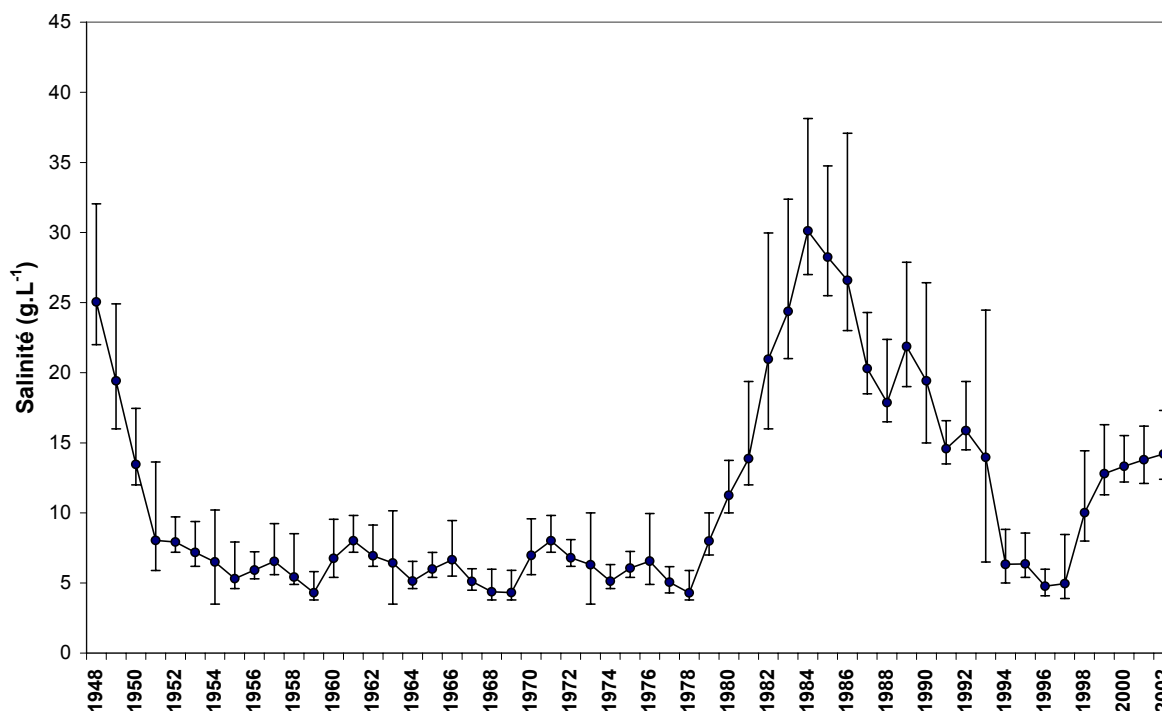


Figure 12. Moyenne annuelle (min/max) de la salinité de l'étang du Vaccarès entre 1948 et 2002 (données récoltées par la Réserve Nationale de Camargue).

2.3.2. Paramètres physico-chimiques

Les données physico-chimiques proviennent d'une part des relevés effectués par la station biologique de la station biologique de la Tour du Valat et d'autre part de l'étude effectuée en 1996 sous l'égide du Parc Naturel Régional de Camargue concernant la présence de micropolluants organiques d'origine anthropique (Gonzalez & Desauziers, 1996).

2.3.2.1. Le taux de matières en suspension (MES)

En avril 1996, le débit du canal est faible ($0,81 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$), l'eau provient uniquement du ruissellement pluvial et du drainage des terres, ce qui explique la salinité élevée et le taux de matière en suspension (MES) élevé ($40 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$). En juin et juillet 1996, le débit étant assuré pour 99 % par les colatures des rizières ($> 2 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$), le taux de MES baisse ($< 12 \text{ mg} \cdot \text{L}^{-1}$).

2.3.2.2. Le taux de salinité

Du fait de sa connexion avec le Vaccarès, le canal du Fumemorte montre une salinité non nulle contrairement aux canaux d'irrigation. Les jours où le barrage à sel est ouvert et que le mistral souffle fort, la salinité peut dépasser 5 g.L^{-1} dans la partie aval du canal. De plus certaines parties du canal peuvent être ponctuellement plus salées que d'autres (observation personnelle), probablement à cause à des remontées de salines, les sols de Camargue étant répartis sur un substratum riche en sel (Tourenq, 1975). Il est donc difficile de mettre en évidence un gradient de salinité croissante de l'amont vers l'aval. De plus, le taux de salinité dans le canal de drainage varie au cours de l'année avec les apports en eau douce en période rizicole qui abaissent la salinité par effet de dilution (Figure 13).

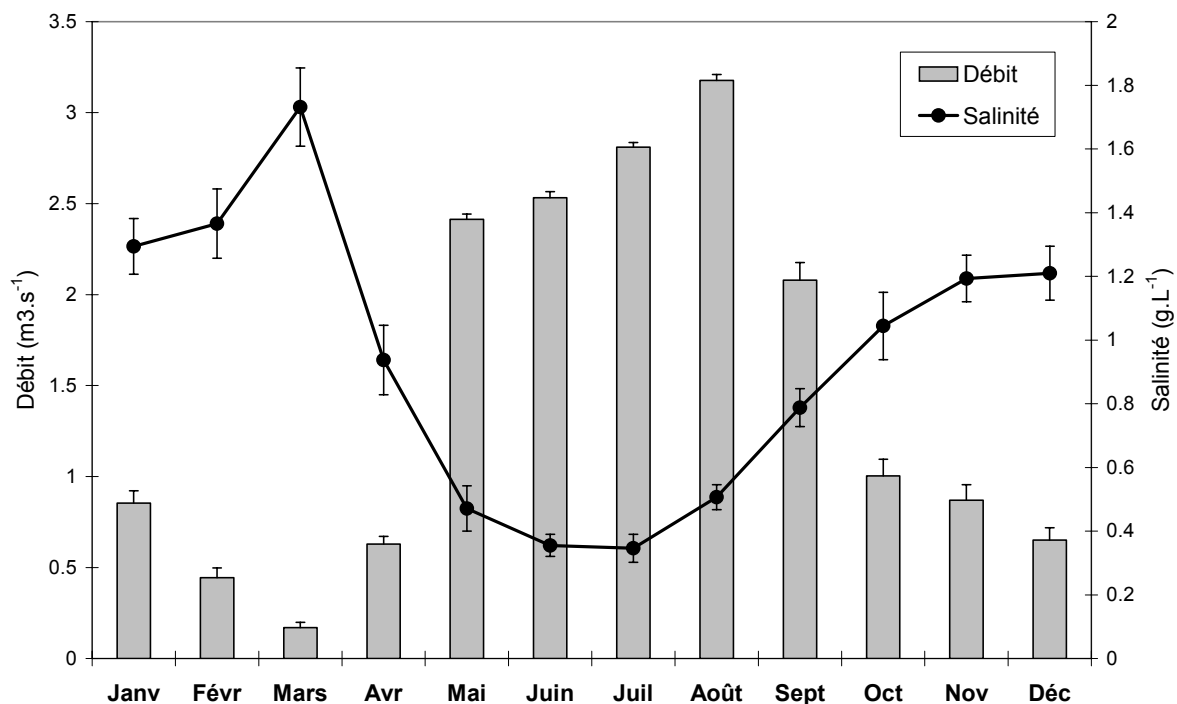


Figure 13. Moyennes mensuelles (± 1 erreur standard) de la salinité (période entre 1989 et 2003) et du débit (période entre 1996 et 2003, données récoltées par P. Chauvelon) du canal du Fumemorte.

2.3.2.3. Les nutriments (phosphate et nitrate)

L'augmentation de la teneur en phosphate entre avril ($0,012 \text{ mg.L}^{-1}$) et juin - juillet 1996 ($> 0,29 \text{ mg.L}^{-1}$) suggère un apport par les engrais, mais les teneurs en nitrate restent très faibles ($< 5 \text{ mg.L}^{-1}$). Les teneurs actuelles en azote et phosphore sont trop basses pour

provoquer une eutrophisation du milieu, mais l'apport continu de ces nutriments par les canaux de drainage pourrait à terme déclencher ce processus dans les étangs (Anonyme, 2001).

2.3.2.4. L'oxygène dissous

La teneur en O₂ passe de 9,6 mg.L⁻¹ en avril à 5,3 mg.L⁻¹ en juillet 1996, période des traitements phytosanitaires. Des mesures réalisées sur 24h par la station biologique Tour du Valat en 1985 montrent que le taux d'O₂ descend rarement en dessous de 5 mg.L⁻¹ en hiver mais tombe fréquemment en dessous de 2 mg.L⁻¹ durant les nuits d'été.

2.3.2.5. Les pesticides

Les trois campagnes ont permis de détecter la présence de micropolluants produits par des activités humaines. On retrouve ainsi des hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP) d'origine atmosphérique, des matières actives de nombreux pesticides employés pour la culture du maïs (c.-à-d. triazines, l'alachlor et le métolachlor) provenant du Rhône (fortement pollué par les pesticides) via les eaux d'irrigation, ainsi que d'autres résidus de pesticides issus des traitements des rizières (lindane et molinate principalement) en concentrations significatives. Le niveau de contamination a été estimé comme étant bas, ce qui écarte tout danger d'intoxication aiguë (c.-à-d. à court terme) des biocénoses mais n'évite pas une intoxication chronique (c.-à-d. à long terme) (Gonzalez & Desauziers, 1996). De plus, il existe des pics de pollution dégradant temporairement la qualité des eaux et entraînant ainsi une mortalité en masse de la faune piscicole (p. ex. très forte pollution à l'endosulfan en mai 2000) (Anonyme, 2001).

Nombre des insecticides et herbicides décelés dans les eaux camarguaises sont interdits et continuent à être utilisés encore aujourd'hui.

2.3.3. Peuplements piscicoles

Cette partie a pour but de faire une synthèse rapide des communautés piscicoles dans les différents compartiments du bassin du Fumemorte. Les données proviennent de la station biologique de la Tour du Valat (Cf. Chapitre 3). Bien que les poissons aient été au moins une fois identifiés jusqu'à l'espèce, l'identification de certaines espèces s'avérant délicates, celles-ci ont été regroupées en fonction de leurs groupes taxonomiques. Par exemple, le complexe

des muges (famille des Mugilidae) regroupe *Liza aurata*, *Liza ramada*, *Liza saliens*, *Chelon labrosus* et *Mugil cephalus*.

2.3.3.1. Peuplement des stations de pompage

Des échantillonnages ont été effectués de fin avril à début octobre 1997 à la sortie de deux pompes d'irrigation en connections avec le Grand Rhône, la pompe de l'Aube de Bouic et celle du Sambuc (Poizat *et al.*, 1999) (Tableau 1 & Tableau 2). La grande majorité des individus capturés étaient de petites tailles et ne montraient aucune blessure après être passés par les pompes. Les espèces capturées étaient principalement des espèces dulçaquicoles avec une dominance en nombre de gardons, d'anguilles, de goujons et de brèmes bordelières. Le sandre arrive en 16^{ème} position. Poizat *et al.* (1999) estime à 98000 le nombre d'individus, toute espèces confondues, entrés en Camargue par l'ensemble des pompes du Fumemorte en 1997.

2.3.3.2. Peuplement de l'Aube de Bouic

En connexion avec le Rhône, le peuplement de l'Aube de Bouic est caractéristique d'un peuplement type « zone à brèmes » (Huet, 1949) (Tableau 2). Sur les 10 années d'échantillonnage (1990, 1993, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999, 2000, 2001 et 2002), 31 espèces ont été recensées et en moyenne 61 poissons ont été capturés par jour. Le peuplement de ce canal d'irrigation est dominé par le pseudorasbora (Figure 14 & Figure 15) arrivé en Camargue il y 10 ans (Rosecchi, Thomas & Crivelli, 2001), cependant d'autres espèces telles que les brèmes (communes et/ou bordelières) et l'ablette sont aussi bien représentées (Figure 14). En terme d'abondance, le sandre arrive en 15^{ème} position avec une moyenne de 0,5 individu capturé par jour alors qu'il se trouve en 5^{ème} position en terme d'occurrence avec une présence dans 38% des échantillonnages. De ce fait, bien que légèrement moins abondant que le silure, le sandre est le carnassier (c.-à-d. ichtyophage strict) le plus présent dans le Bouic.

Tableau 2. L'ichtyofaune du bassin du Fumemorte (1 : présence / 0 : absence). Habitat : habitat de reproduction. D : dulçaquicole ; S ; saumâtre ; M : marin (Poizat et al., 2004).

| Famille | Nom scientifique | Nom vernaculaire | Code | Habitat | Pompes | Bouic | Fumemorte | Vaccarès |
|----------------------------|------------------------------------|---------------------|------|---------|--------|-------|-----------|----------|
| Anguillidae | <i>Anguilla anguilla</i> | Anguille | ANG | M | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Atherinidae | <i>Atherina boyeri</i> | Athérine | ATH | D/S/M | 0 | 1 | 1 | 1 |
| Balitoridae | <i>Barbatula barbatula</i> | Loche franche | LOF | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Belonidae | <i>Belone belone</i> | Orphie | ORP | S/M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Blenniidae | <i>Salaria pavo</i> | Blennie paon | BLE | S/M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Carangidae | <i>Trachinotus ovatus</i> | Liche | LIC | M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Centrarchidae | <i>Micropeterus salmoides</i> | Black bass | BBG | D | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Centrarchidae | <i>Lepomis gibbosus</i> | Perche-soleil | PES | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Clupeidae | <i>Alosa fallax</i> | Alose feinte | ALR | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Clupeidae | <i>Sardina pilchardus</i> | Sardine | SAR | M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Alburnus alburnus</i> | Ablette | ABL | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Barbus barbus</i> | Barbeau fluviatile | BAR | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Rhodeus amarus</i> | Bouvière | BOU | D | 0 | 1 | 1 | 0 |
| Cyprinidae | <i>Blicca bjoerkna</i> | Brème bordelière | BRE | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Abramis brama</i> | Brème commune | BRE | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Cyprinus carpio</i> | Carpe commune | CAR | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Carassius auratus</i> | Carassin commun | CAS | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Leuciscus cephalus</i> | Chevaine | CHE | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Ctenopharyngodon idellus</i> | Amour blanc | CTI | D | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Cyprinidae | <i>Rutilus rutilus</i> | Gardon | GAR | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Gobio gobio</i> | Goujon | GOU | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Chondrostoma nasus</i> | Hotu | HOT | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Pseudorasbora parva</i> | Pseudorasbora | PSR | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Scardinius erythrophthalmus</i> | Rotengle | ROT | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Cyprinidae | <i>Alburnoides bipunctatus</i> | Spirin | SPI | D | 0 | 0 | 1 | 0 |
| Cyprinidae | <i>Tinca tinca</i> | Tanche | TAN | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Engraulidae | <i>Engraulis encrasicolus</i> | Anchois | ANC | M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Esocidae | <i>Esox lucius</i> | Brochet | BRO | D | 0 | 1 | 1 | 1 |
| Gasterosteidae | <i>Gasterosteus aculeatus</i> | Épinoche | EPI | D | 0 | 1 | 1 | 1 |
| Gobiidae | <i>Gobius niger</i> | Gobie noir | GOB | S/M | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Gobiidae | <i>Pomatoschistus marmoratus</i> | Gobie marbré | GOB | S/M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Gobiidae | <i>Pomatoschistus microps</i> | Gobie tacheté | GOB | S/M | 1 | 0 | 0 | 1 |
| Gobiidae | <i>Pomatoschistus minutus</i> | Gobie buhotte | GOB | S/M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Ictaluridae | <i>Ameiurus melas</i> | Poisson-chat | PCH | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Labridae | <i>Symphodus melops</i> | Crénilabre mélops | CRE | S/M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Moronidae | <i>Dicentrarchus labrax</i> | Loup | LOU | M | 1 | 0 | 0 | 1 |
| Mugilidae | <i>Mugil cephalus</i> | Mulet | MUG | M | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Mugilidae | <i>Chelon labrosus</i> | Mulet lippu | MUG | M | ? | 0 | 0 | 0 |
| Mugilidae | <i>Liza aurata</i> | Mulet doré | MUG | M | ? | 0 | 0 | 1 |
| Mugilidae | <i>Liza ramada</i> | Mulet porc | MUG | M | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Mugilidae | <i>Liza saliens</i> | Mulet sauteur | MUG | M | ? | 0 | 0 | 0 |
| Mullidae | <i>Mullus barbatus</i> | Rouget barbet | ROU | M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Percidae | <i>Gymnocephalus cernuus</i> | Grémille | GRE | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Percidae | <i>Perca fluviatilis</i> | Perche commune | PER | D | 0 | 1 | 1 | 1 |
| Percidae | <i>Sander lucioperca</i> | Sandre | SAN | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Petromyzontidae | <i>Petromyzon marinus</i> | Lamproie marine | LPM | M | 1 | 1 | 0 | 0 |
| Petromyzontidae | <i>Lampetra fluviatilis</i> | Lamproie de rivière | LPR | D | 0 | 1 | 1 | 0 |
| Pleuronectidae | <i>Platichthys flesus</i> | Flet | FLE | M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Poecillidae | <i>Gambusia affinis</i> | Gambusie | GAM | D | 0 | 1 | 1 | 1 |
| Sciaenidae | <i>Sciaena umbra</i> | Corb noir | COR | M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Scopthalmidae | <i>Psetta maxima</i> | Turbot | TUR | M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Siluridae | <i>Silurus glanis</i> | Silure glane | SIL | D | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Soleidae | <i>Solea spp.</i> | Sole | SOL | M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Sparidae | <i>Sparus aurata</i> | Daurade royale | DAU | M | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Sparidae | <i>Diplodus sargus</i> | Sar commun | SAC | M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Sparidae | <i>Diplodus annularis</i> | Sargue | SPA | M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Syngnathidae | <i>Syngnathus abaster</i> | Syngnathe | SYN | S/M | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Syngnathidae | <i>Syngnathus acus</i> | Syngnathe | SYN | S/M | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Richesse spécifique totale | | | | | 26 | 31 | 36 | 51 |

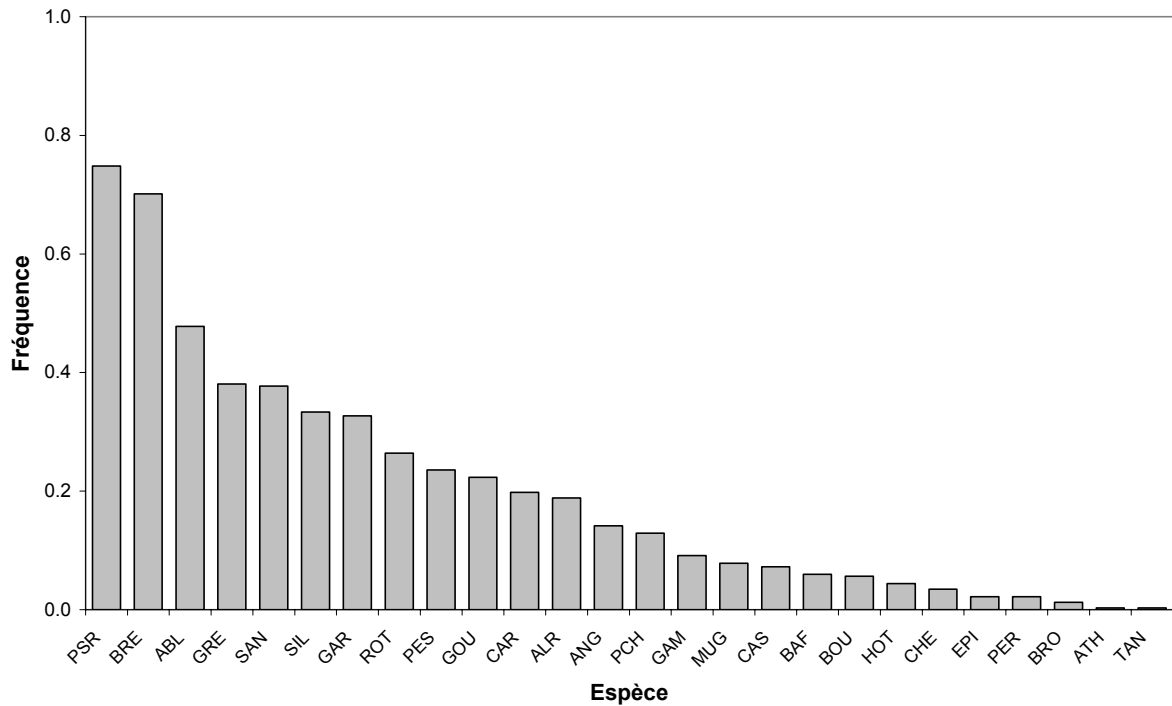


Figure 14. Occurrence des espèces présentes dans l'Aube de Bouic au cours de 10 années d'échantillonnage.

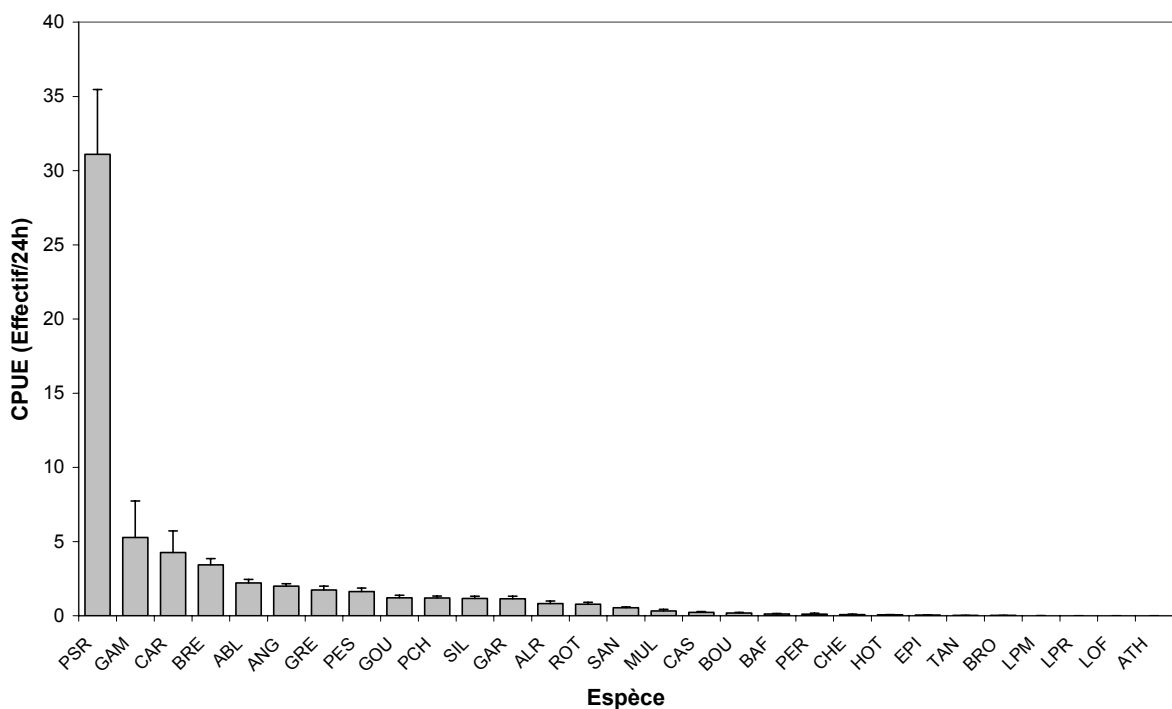


Figure 15. Moyenne (+ 1 erreur standard) des CPUE journalières des espèces présentes dans l'Aube de Bouic au cours de 10 années d'échantillonnage.

2.3.3.3. Peuplement du Fumemorte

A l'interface entre le Rhône et le Vaccarès, le Fumemorte présente une ichthyofaune composée d'espèces d'eau douce et euryhalines voire marines (Tableau 2). Sur 12 années d'échantillonnage (1989, 1990, 1993, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999, 2000, 2001, 2002 et 2003), 35 espèces ont été recensées et en moyenne 323 poissons ont été capturés par jour, soit une densité 5 fois plus importante que dans le Bouic. L'athérine et le pseudorasbora dominant en nombre le peuplement du Fumemorte. L'ablette, les brèmes, l'athérine, le poisson-chat, la perche – soleil et les mullets bien que moins abondants sont aussi très présents (Figure 16 & Figure 17). Le sandre arrive en 15^{ème} position avec une moyenne de 1,6 individus capturés par jour. Le sandre est donc trois fois plus abondant dans le Fumemorte que dans le Bouic. En terme d'occurrence, le sandre occupe la 14^{ème} place avec au moins un individu dans 30% des échantillonnages. Par ailleurs, le sandre est le carnassier le plus fréquent et le plus abondant dans le Fumemorte.

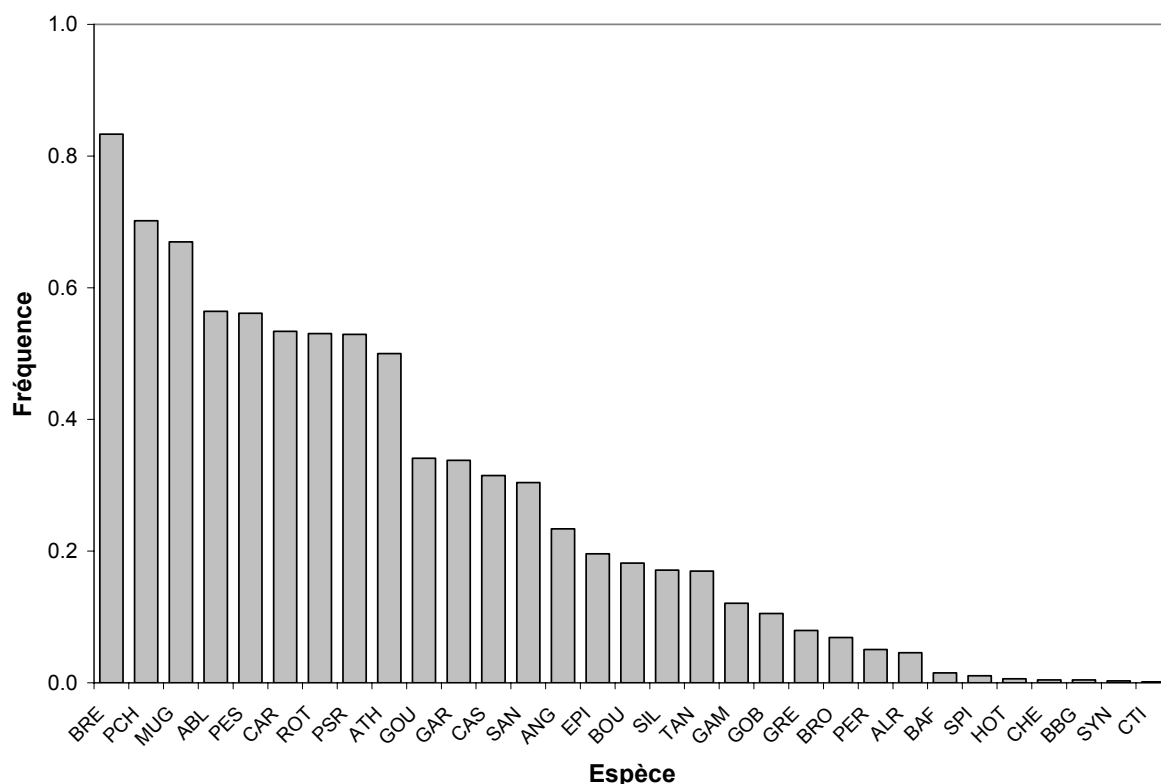


Figure 16. Occurrence des espèces présentes dans le Fumemorte au cours de 12 années d'échantillonnage.

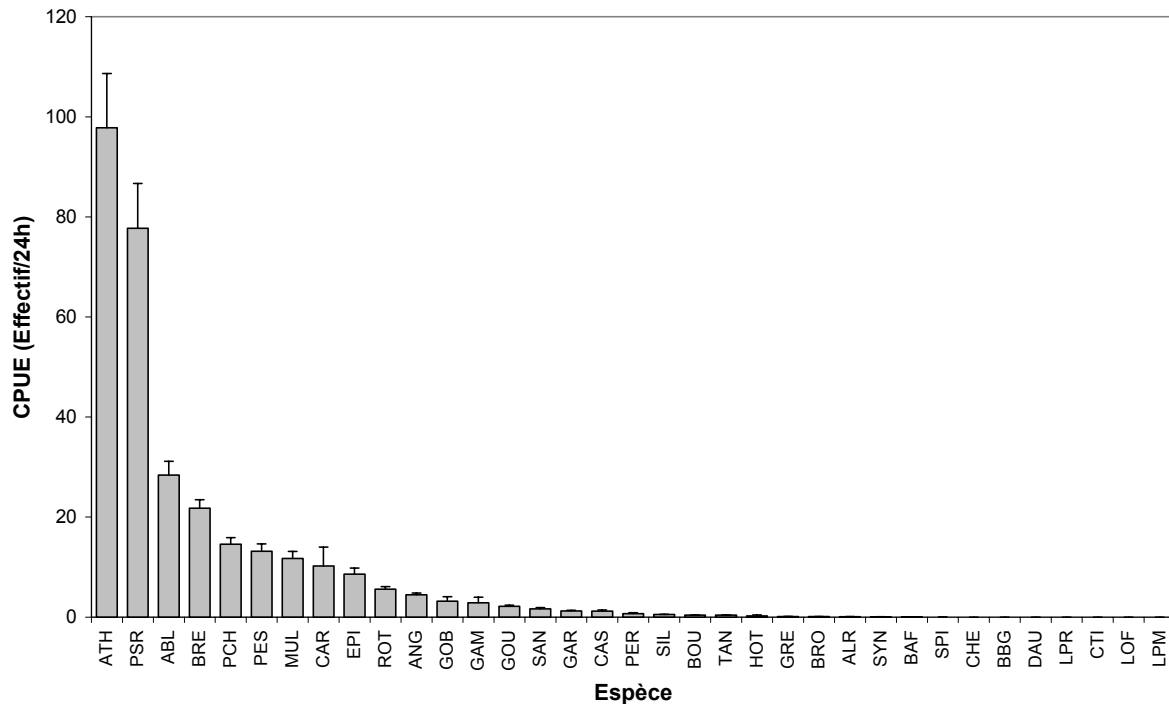


Figure 17. Moyenne (+ 1 erreur standard) des CPUE journalières des espèces présentes dans le Fumemorte au cours de 12 années d'échantillonnage.

2.3.3.4. Peuplement du Vaccarès

Il s'agit ici des espèces capturées dans la partie nord – est de l'étang, non loin de l'embouchure avec le Fumemorte (Figure 10). Il s'agit donc de la zone la moins salée du Vaccarès. Ici, l'étang du Vaccarès présente une richesse spécifique supérieure aux autres compartiments du bassin du Fumemorte (Tableau 2). En effet de par ses connexions avec des canaux d'eau douce et avec la mer (Figure 8), il est potentiellement colonisable par des espèces marines et dulçaquicoles. De plus les variations de salinité au cours des 50 dernières années ont permis la colonisation de l'étang par ces différentes espèces (Poizat *et al.*, 2004). L'athérine, les gobies, l'anguille, l'épinoche et les mullets sont très présents dans l'étang (Figure 18). Le sandre se trouve en 14^{ème} position avec un individu présent dans 36% des échantillons : il s'agit du carnassier le plus fréquent dans l'étang. Sur 10 années d'échantillonnage (1993, 1994, 1995, 1996, 1997, 1998, 1999, 2000, 2001 et 2002), il a été capturé en moyenne 1,8 sandres par jour. Cependant, ces valeurs ne peuvent être comparées avec celles des canaux puisque que le mode de pêche employé n'est pas le même (Cf. Chapitre 3).

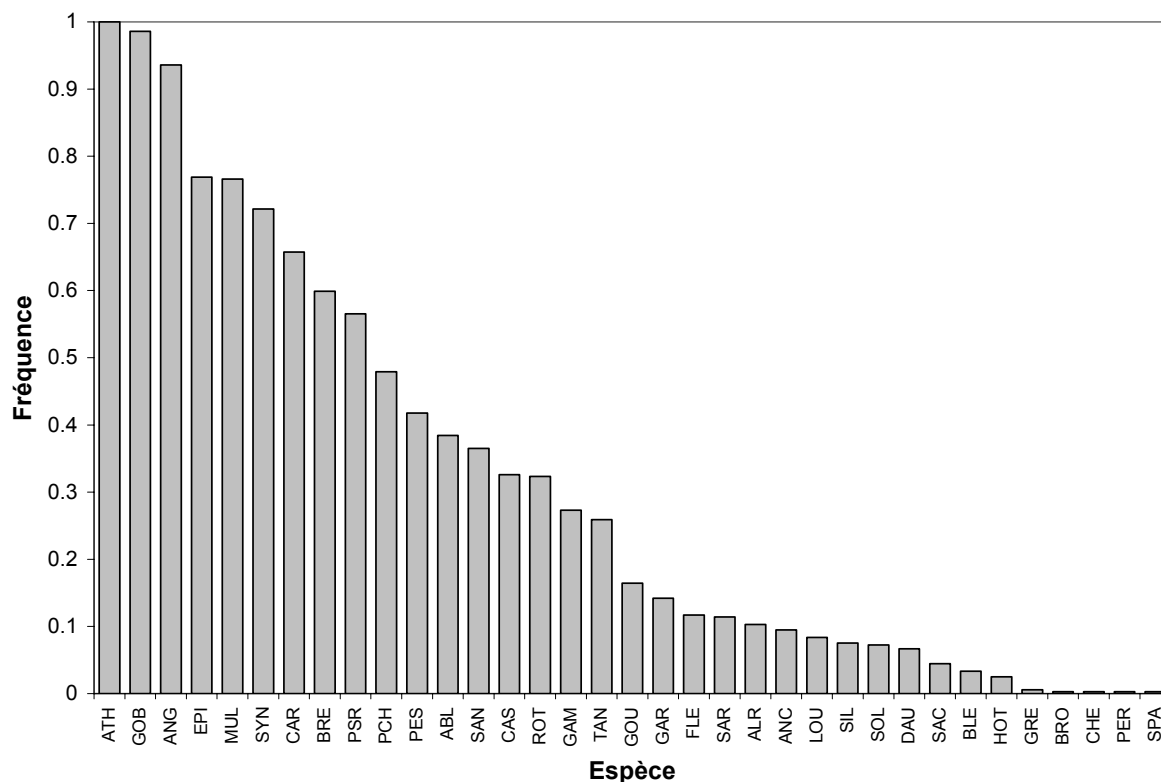


Figure 18. Occurrence des espèces présentes dans le Vaccarès au cours de 12 années d'échantillonnage.

2.4. Conclusions

Depuis le XII^{ème} siècle, le delta du Rhône a subi de nombreux aménagements dans le but de maîtriser l'eau : d'abord pour empêcher les crues du fleuves et les entrées marines puis à des fins agricoles. Cela a donné lieu à un isolement hydraulique partiel de la Camargue vis-à-vis du Rhône et de la mer ainsi qu'à sa compartimentation en trois entités : l'irrigation, le drainage et l'étang du Vaccarès. Le bassin du Fumemorte est le plus grand réseau de drainage à être en communication non régulée avec le Vaccarès. Chaque compartiment possède ses propres caractéristiques hydrauliques et physico-chimiques avec notamment un gradient de salinité croissant de l'irrigation au Vaccarès. Les faunes piscicoles rencontrées y sont différentes en terme de richesse spécifique et d'abondance. Le sandre se rencontre fréquemment en Camargue : c'est le premier ichtyophage "strict" dans le canal du Fumemorte et le deuxième dans le canal de Bouic après le silure.

Chapitre 3. Stratégies d'échantillonnage et résultats des captures

3.1. Introduction

Ce chapitre vise à décrire les différents engins et le protocole mis en place par la station biologique de la Tour du Valat pour l'échantillonnage de la faune piscicole dans les canaux du Bouic et du Fumemorte ainsi que dans l'étang du Vaccarès.

3.2. Mise en place

Depuis 1982, la station biologique de la Tour du Valat a entrepris l'étude du peuplement ichthyologique du canal du Fumemorte à l'aide de deux filets tramail posés au moins 2 jours par mois. Dès janvier 1989 l'échantillonnage a été standardisé : durant la dernière semaine de chaque mois, deux filets tramails et deux ganguis, ont été posés respectivement 2 et 5 jours consécutifs (Tableau 3). Les filets tramails ont été posés au niveau du pont des Garcines alors que les ganguis se trouvaient à environ 1 km en amont au niveau du pont du Campouceu (Figure 10). Parallèlement, durant la semaine d'échantillonnage du Fumemorte, un suivi de l'Aube de Bouic a été mis en place à l'aide de deux ganguis callés aussi 5 jours consécutifs dans la partie aval du canal. L'étude du peuplement ichthyologique de l'étang du Vaccarès a débuté en mars 1993 à raison de 5 jours de pêche consécutifs par mois (Tableau 3) à l'aide d'une capétechade callée à la Capelière, au nord est du Vaccarès (Figure 10). Quelque soit le site ou la technique d'échantillonnage, les engins ont été visités une fois par jour. Occasionnellement, certaines campagnes n'ont pas été menées.

L'utilisation des terres et surtout de l'eau crée de nombreux conflits entre les divers utilisateurs que sont les chasseurs, les agriculteurs, les écologistes, les scientifiques... Au cours de notre étude, nous n'avons pu échantillonner sur l'ensemble du réseau du Fumemorte malgré l'autorisation de l'association syndicale autorisée du canal du Fumemorte, propriétaire des canaux. Nous étions limités au domaine de la Tour du Valat pour l'échantillonnage, certains propriétaires (à de rares exceptions près) nous ayant explicitement interdit de poser des engins (certains ayant été volés) voir même de naviguer sur la partie du canal bordant leur terres.

Tableau 3. Récapitulatif des campagnes d'échantillonnage menées par la station biologique de la Tour du Valat. T : filet tramail ; G : ganguis, C : capétchade, C* : capétchade pêcheur professionnel (effort de pêche non disponible) et V : Verveux⁵.

| Site | Mois | 1982 | 1983 | 1984 | 1985 | 1986 | 1987 | 1988 | 1989 | 1990 | 1991 | 1992 | 1993 | 1994 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2003 | | | |
|------------------|-------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|-----|-----|-----|
| Fumemorte | Janv. | T | T | T | | | | T | T,G | T,G | | | T,G | | G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | | |
| | Févr. | T | T | T | | | | T | T,G | T,G | | | T,G | | G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | | |
| | Mars | T | T | T | | | | T | T,G | T,G | T | T | T,G | T | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | |
| | Avr. | T | T | T | | | | T | T,G | T,G | T | T | T,G | T | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | |
| | Mai | T | T | | | | | | T | T,G | T,G | | | T,G | | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | |
| | Juin | T | T | | | | | | T | T,G | T,G | | | T,G | | G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G |
| | Juil. | T | T | | T | | | | T | T,G | T,G | | | T,G | | G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G |
| | Août | T | | | | | | T | T | T,G | T,G | | | T,G | | G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G |
| | Sept | T | | | | | | | T | T,G | T,G | | | T,G | | G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G |
| | Oct. | T | | | | | | T | T | T,G | T,G | T | T | T,G | T | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G |
| | Nov. | T | T | | | | | T | T | T,G | T,G | T | T | T,G | T | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G |
| | Déc. | T | | | | | | T | T | T,G | T,G | | | T,G | | G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G | T,G |
| Vaccarès | Janv. | | | | | | | | | | | | | C | C | | C | C | C | C | | | | | | |
| | Févr. | | | | | | | | | | | | | C | C | | C | C | C | C | | | | | | |
| | Mars | | | | | | | | | | | | | C | C | C | | C | C | C | C | C | C | C | C | |
| | Avr. | | | | | | | | | | | | | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C |
| | Mai | | | | | | | | | | | | | C | | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C |
| | Juin | | | | | | | | | | | | | | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C |
| | Juil. | | | | | | | | | | | | | | C | C | C* | C* | C | C | C | C | C | C | C | C |
| | Août | | | | | | | | | | | | | | C | C | C* | C* | C | C | C | C | | | | C |
| | Sept | | | | | | | | | | | | | | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C |
| | Oct. | | | | | | | | | | | | | | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C |
| | Nov. | | | | | | | | | | | | | | | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C | C |
| | Déc. | | | | | | | | | | | | | | | C | C | | C | C | C | C | | | | |
| Bouic | Janv. | | | | | | | | | V | | | G | | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | |
| | Févr. | | | | | | | | | V | | | G | | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | |
| | Mars | | | | | | | | | V | | | G | | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | |
| | Avr. | | | | | | | | | V | | | G | | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | |
| | Mai | | | | | | | | | V | | | G | | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | |
| | Juin | | | | | | | | | V | | | G | | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | |
| | Juil. | | | | | | | | | V | | | G | | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | |
| | Août | | | | | | | | | V | | | G | | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | |
| | Sept | | | | | | | | | V | | | G | | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | |
| | Oct. | | | | | | | | V | V | | | G | | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | |
| | Nov. | | | | | | | | V | V | | | G | | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | |
| | Déc. | | | | | | | | V | V | | | G | | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | G | |

CemOA : archive ouverte d'Irstea / Cemagref

3.3. Description du matériel utilisé

3.3.1. Le filet tramail

Le tramail est un filet maillant en nylon composé d'une nappe dont la maille donnera la caractéristique du filet, avec de part et d'autre une nappe de maille de dimension plus

⁵ Verveux : engin similaire au ganguis mais de maille plus importante (c.-à-d. 10mm).

importante. La ralingue inférieure est plombée afin de maintenir le filet au fond tandis que celle supérieure est munie de flotteurs en vue de maintenir les nappes déployées sur toute leur hauteur (Figure 19). Les tramails utilisés par la Tour du Valat sont de mailles 27 mm et 40 mm.

Sur le Fumemorte, les filets sont tendus sur la largeur du canal et pêchent sur toute la hauteur de la colonne d'eau.

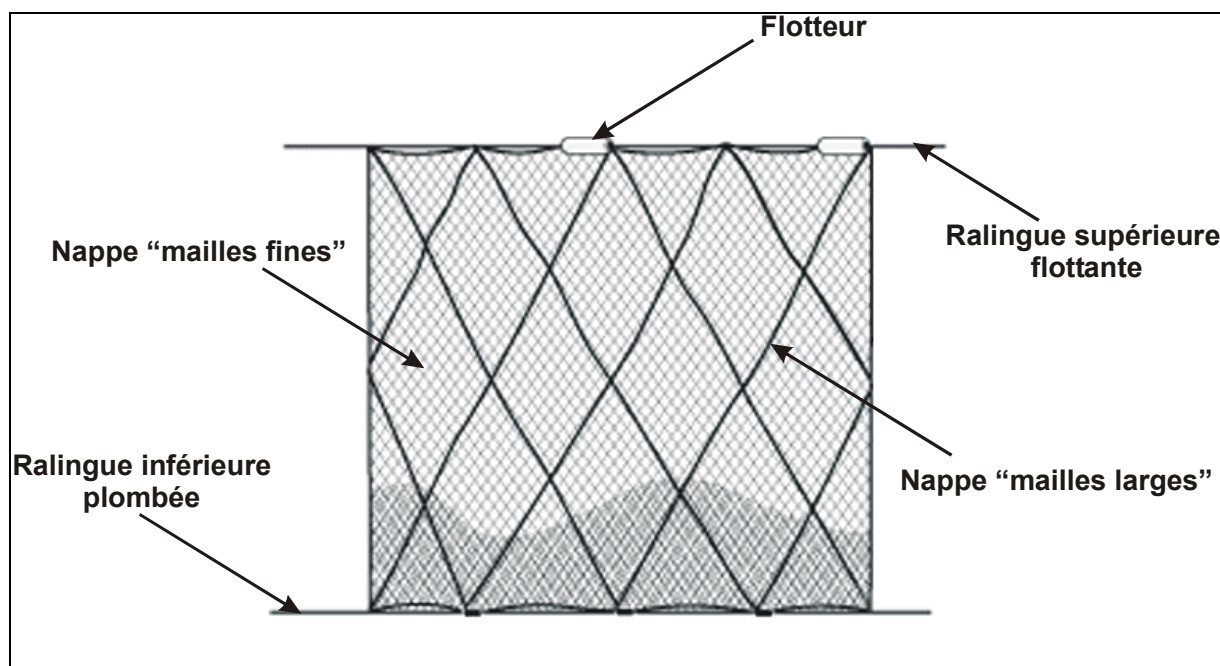


Figure 19. Description d'un filet tramail

3.3.2. Le ganguis

Il s'agit d'un filet de pêche fixe, en forme d'entonnoir, soutenu par une série de cerceaux. Des ailes complètent le piège en rabattant la cible vers l'ouverture (Figure 20). Les ganguis utilisés par la Tour du Valat ont des ailes de 4 m de long et 1,80 m de hauteur avec un entonnoir de 3,5 m. Ils font 6 mm de vide de maille aussi bien au niveau de ailes que de l'entonnoir.

Lors de l'échantillonnage dans le canal du Fumemorte, deux ganguis sont disposés l'un à côté de l'autre de façon à ce que l'un pêche vers l'amont et l'autre vers l'aval (Figure 20). Dans le canal de l'Aube de Bouic la largeur n'étant pas suffisante, les deux ganguis sont

disposés l'un derrière l'autre. Dans les deux cas, le dispositif mis en place occupe toute la colonne d'eau et la largeur du canal.

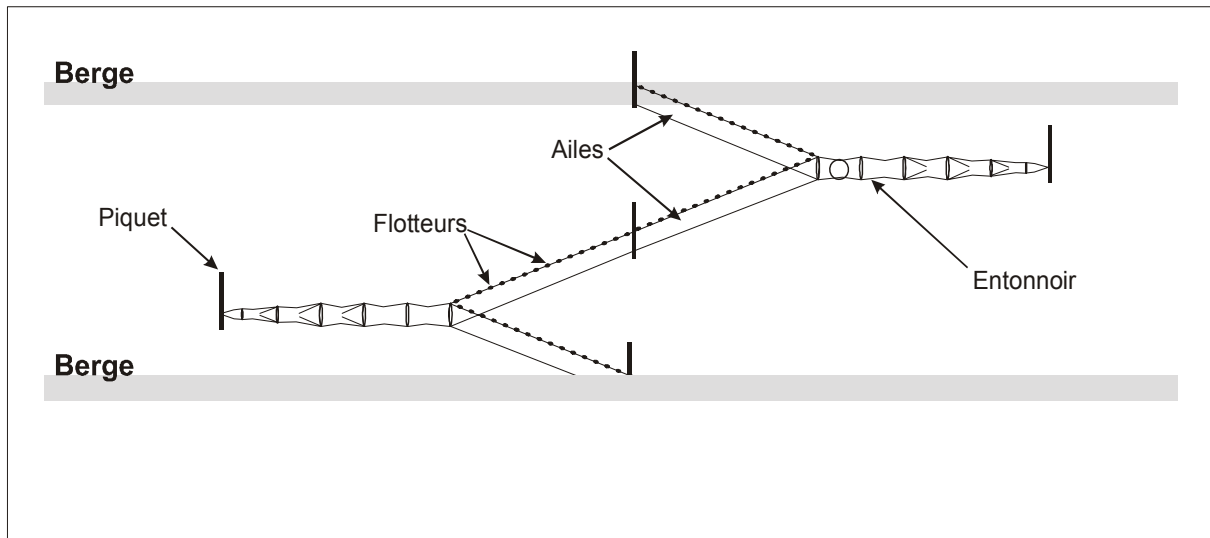


Figure 20. Description de gangs et de leur mise en place dans le canal du Fumemorte.

3.3.3. La Capétchade

La capétchade est utilisée pour échantillonner le Vaccarès. Il s'agit d'un engin de pêche traditionnel employé par les pêcheurs professionnels sur les lagunes. Elle est composée d'une paradière et d'un tour (Figure 21). La paradière est un filet non maillant qui empêche le poisson de passer et l'amène vers le tour. Elle est généralement fixée à la berge. Le tour se présente sous la forme de trois verveux (identiques à ceux des gangs) reliés entre eux par des capes.

La paradière utilisée lors de cette étude fait 45 m de long avec une maille de 15 mm. Le tour et les capes mesurent environ 21 m de long et leurs mailles ont une dimension de 5 mm.

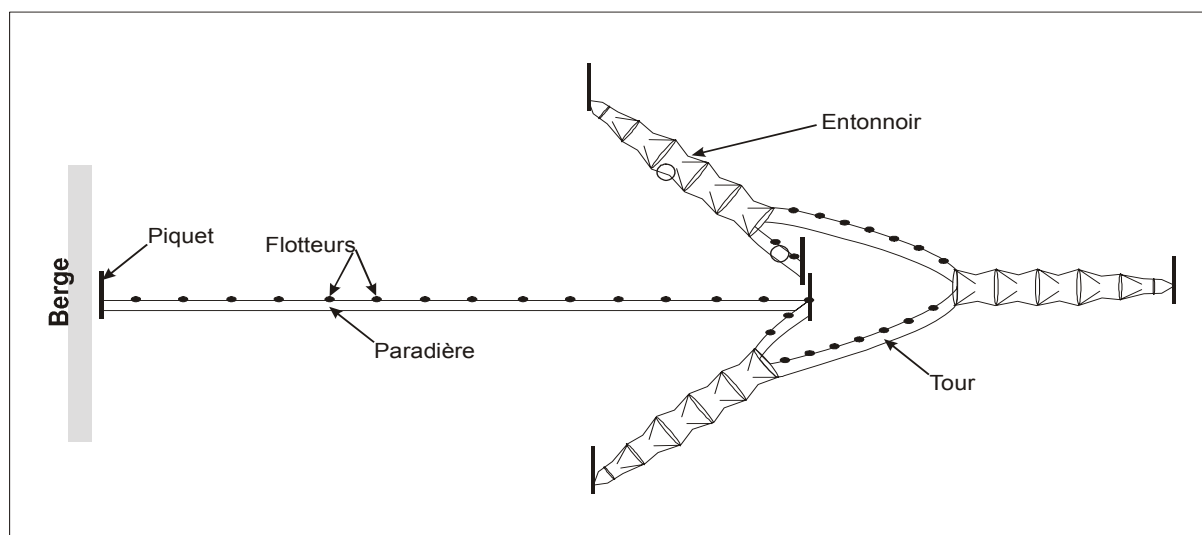


Figure 21. Description d'une capéchade et de sa mise en place.

3.3.4. Techniques complémentaires

D'autres moyens de captures ont été mis en œuvre afin d'obtenir des échantillons plus conséquents si nécessaires. Ainsi nous avons utilisé des filets maillants composés d'une seule nappe de nylon de maille 80 mm et 60 mm. Des pêches électriques ont aussi été effectuées en collaboration avec le bureau d'étude ICHTYOSYS. Ce type de technique devient problématique dès que la conductivité dépasse les $600 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$, comme dans le Fumemorte. En revanche, cela n'a posé aucun problème dans le canal de l'Aube de Bouic. Des pêches aux leurres (c.-à-d. leurres souples, mort manié) et aux appâts naturels (c.-à-d. vifs) ont été pratiquées pour capturer des adultes vivants.

3.4. Capturabilité et mortalité des sandres en fonction des engins

La capturabilité des sandres a été estimée vis-à-vis des engins utilisés lors de l'échantillonnage standardisé. En ce qui concerne les ganguis et les filets tramails, la capturabilité a été estimée à partir des pêches réalisées dans le Fumemorte, les mêmes jours, à deux stations distantes de 1 km.

Les ganguis ont tendance à capturer préférentiellement les jeunes stades de sandres (40 mm) ainsi que les individus de taille comprise entre 140 et 280 mm alors que les filets

tramaux prennent des individus de taille d'autant plus grande que la maille est large (220-280 mm pour la maille 28 et 360-420 pour la maille 40) (Figure 22). Les engins de type ganguis d'une part et ceux du type filets maillant d'autre part faisant appel à des modes de capture différents, on observe une différence dans la capturabilité des différents stades de sandre. Il semble évident, compte tenu de la taille des mailles que les ganguis capturent des individus plus petits que les tramaux. Cependant, il est plus surprenant que la fréquence de sandres plus gros soit si faible dans les ganguis. Il est délicat d'interpréter cette observation. Quoiqu'il en soit, les résultats de pêches donnés par les ganguis constituent une bonne image de la densité en 0+ alors que ceux des filets tramail représentent mieux le stock⁶ d'individus plus âgés. La sélectivité de la capétchade ne peut être comparée à celle des autres engins puisque celle-ci est placée dans le Vaccarès et non dans le Fumemorte. La capétchade capture essentiellement les jeunes stades (80-160 mm) et rarement les adultes.

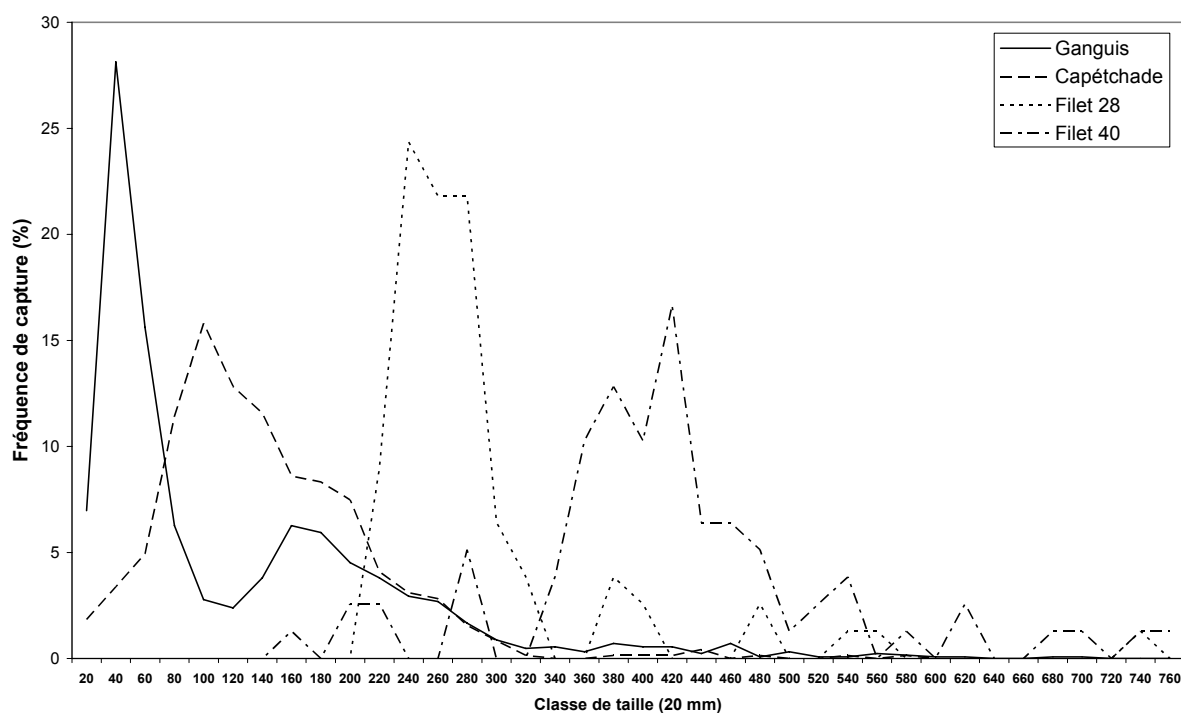


Figure 22. Fréquence de captures des sandres en fonction des différents engins de pêche utilisés dans le suivi de la faune piscicole dans le bassin du Fumemorte.

⁶ Le stock est une unité subspecificque se rapportant généralement à l'exploitation des populations. Il s'agit ici d'une fraction de la population correspondant à une réalité biologique (p. ex. le stock de géniteurs).

Enfin, on remarquera que la capétchade capture des individus plus grands que les ganguis. Le mode de capture et la taille des mailles étant les mêmes que celui des ganguis, il est peu probable que cela soit le fait de la sélectivité des engins. Une explication sera donnée ultérieurement (Cf. Chapitre 5).

Concernant la mortalité induite par les différents engins de pêche, il convient de préciser que la plupart des sandres capturés dans les filets tramails posés 24h meurent ou sont mortellement blessés. Ces individus sont conservés en vue de diverses analyses (Cf. Chapitre 4 Chapitre 6). En revanche, les individus capturés dans les ganguis sont très rarement blessés et, sauf si besoin est de les conserver, des efforts sont faits afin de les maintenir en vie et de les relâcher dans les meilleures conditions. Ainsi, la mortalité par pêche est relativement réduite dans la mesure où les filets tramails sont posés moins longtemps que les ganguis et qu'ils capturent moins d'individus.

3.5. Evolution temporelles des captures

3.5.1. *L'Aube de Bouic*

3.5.1.1. Evolution annuelle

Il s'avère délicat de trouver une tendance dans l'évolution des effectifs de sandres dans le Bouic (Figure 23). La densité y est faible : 90 % des CPUE annuelles sont en dessous d'un individu capturé en 24h.

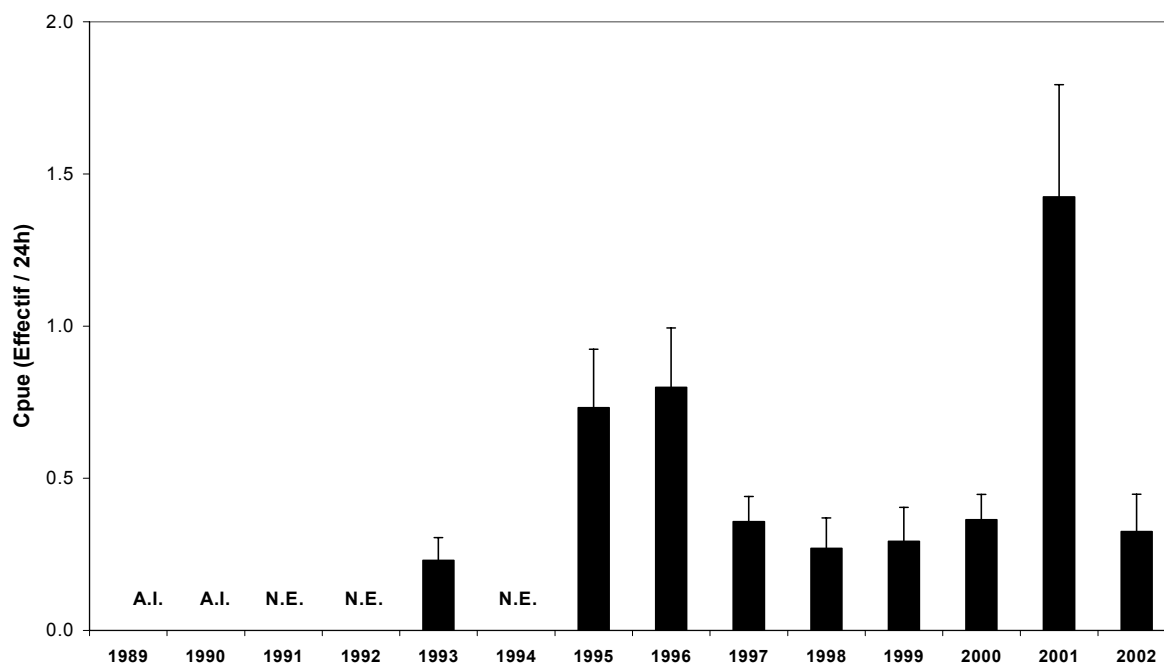


Figure 23. Moyennes annuelles (\pm erreur standard) des Captures par Unité d'Effort (CPUE) dans le canal de l'Aube de Bouic entre 1989 et 2002 échantillonné à l'aide de deux ganguis. A.I. Année incomplète ; N.E. Non échantillonné.

3.5.1.2. Evolution mensuelle

Les CPUE augmentent à partir du mois de mai pour atteindre un pic en octobre. Les captures se font plus rares en hivers ainsi qu'au début du printemps (Figure 24).

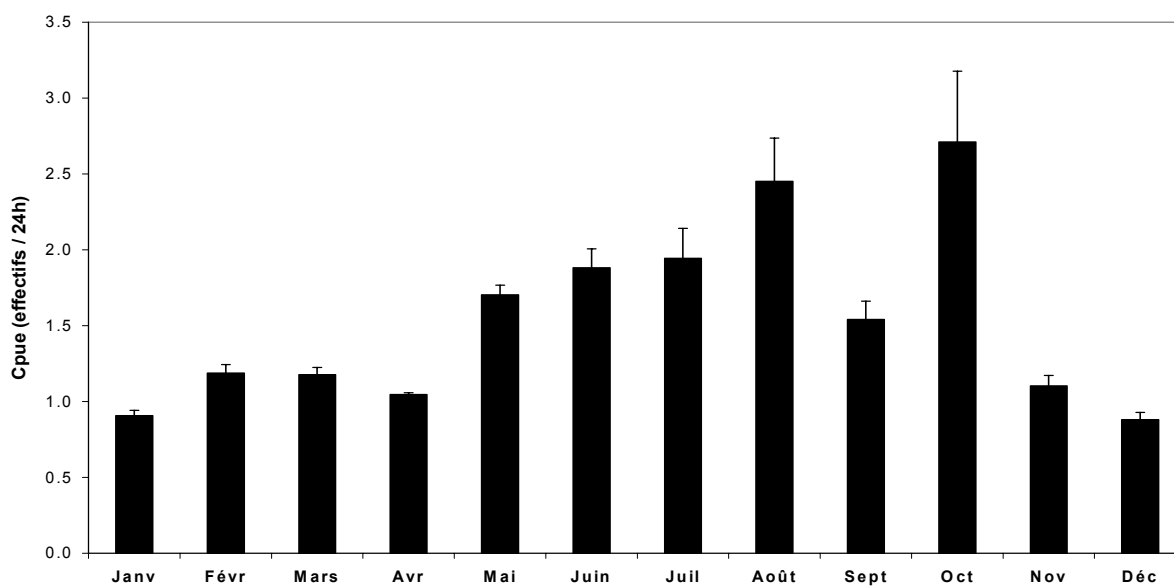


Figure 24. Moyennes mensuelles (\pm erreur standard) des Captures par Unité d'Effort (CPUE) dans le canal de l'Aube de Bouic entre 1989 et 2002 échantillonné à l'aide de deux ganguis.

3.5.2. Le canal du Fumemorte

3.5.2.1. Evolution annuelle

Que ce soit avec les filets tramail ou les ganguis, une forte variabilité des effectifs de sandres capturés dans le Fumemorte est observée (Figure 25 & Figure 26). En ne tenant compte que des années complètes en terme d'échantillonnage, le suivi aux tramails montre une chute des effectifs de sandre entre 1982 et 1993 puis une augmentation à partir de 1996. Les densités de sandres capturés aux tramails demeurent relativement faibles (i.e. < 1,5 individu / 24h).

Le suivi réalisé à l'aide des ganguis confirme cette tendance dans l'évolution de la population avec cependant une baisse des captures en 2003. On constate que les densités sont plus importantes avec ce type d'engins : jusqu'à 8 individus par jour.

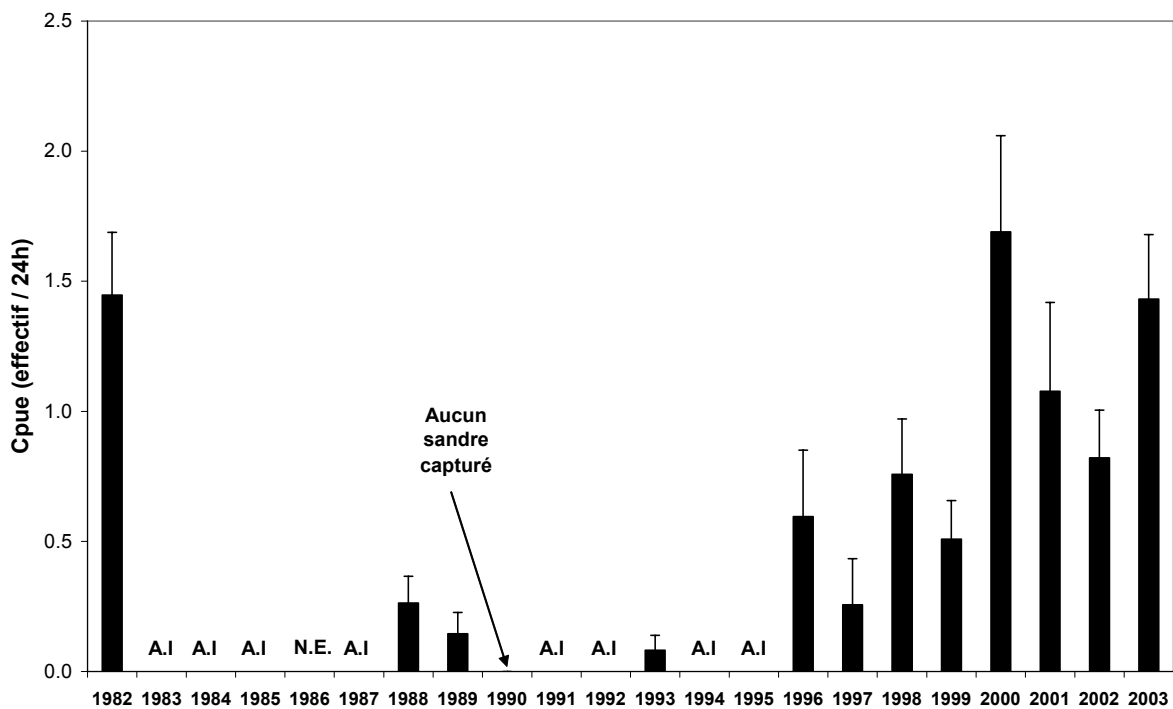


Figure 25. Moyennes annuelles (\pm erreur standard) des Captures par Unité d'Effort (CPUE) de le canal du Fumemorte entre 1989 et 2003 échantillonné à l'aide de deux filets tramail. A.I. Année incomplète ; N.E. Non échantillonné.

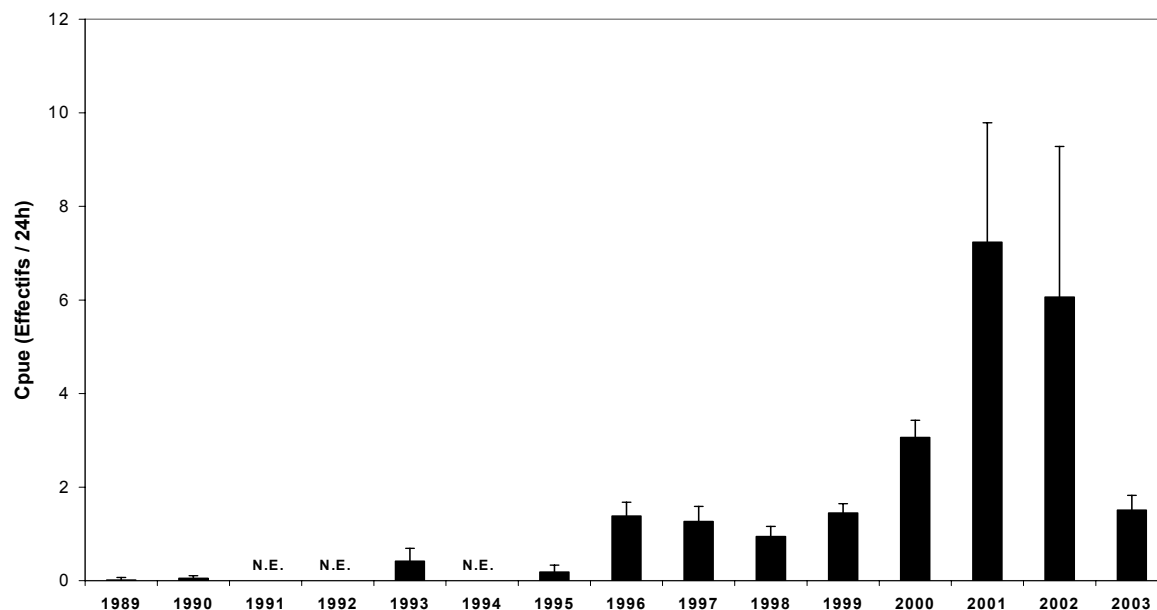


Figure 26. Moyennes annuelles (\pm erreur standard) des Captures par Unité d'Effort (CPUE) de le canal du Fumemorte entre 1989 et 2003 échantillonné à l'aide de deux ganguis. N.E. Non échantillonné.

3.5.2.2. Evolution mensuelle

Les captures de sandre dans les filets sont les plus basses en avril et relativement importante à la fin de l'automne (Figure 27).

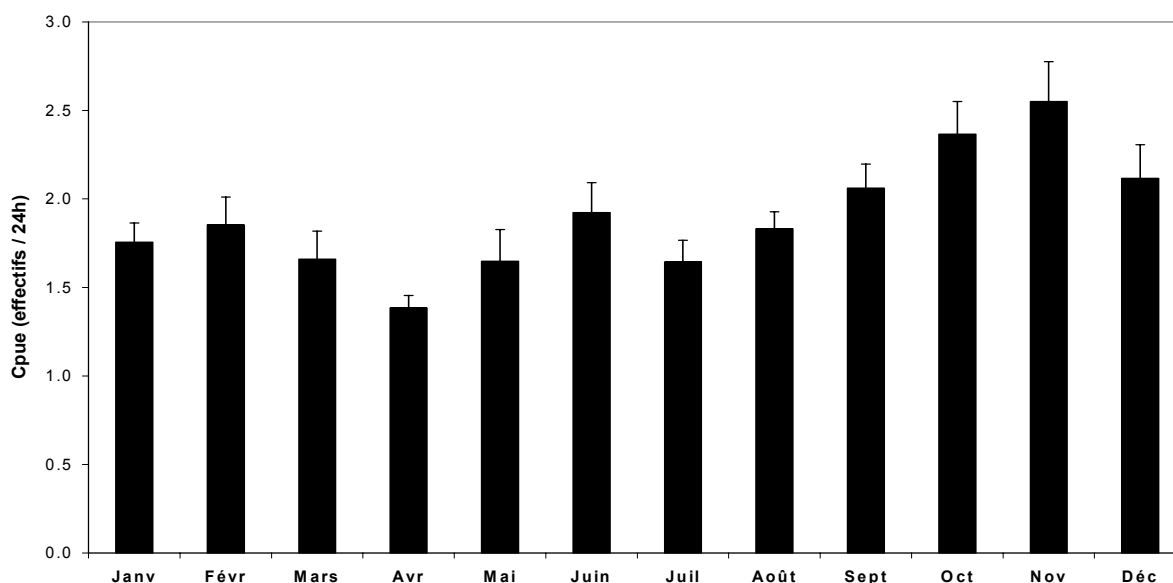


Figure 27. Moyennes mensuelles (\pm erreur standard) des Captures par Unité d'Effort (CPUE) de le canal du Fumemorte entre 1989 et 2003 échantillonné à l'aide de deux filets tramail.

Les effectifs de sandre capturés dans les ganguis du Fumemorte varient fortement selon le mois considéré (Figure 28). Ainsi entre avril, mois où les effectifs sont les plus faibles, et juin, mois où ils sont les plus importants, les captures sont multipliées en moyenne par 17.

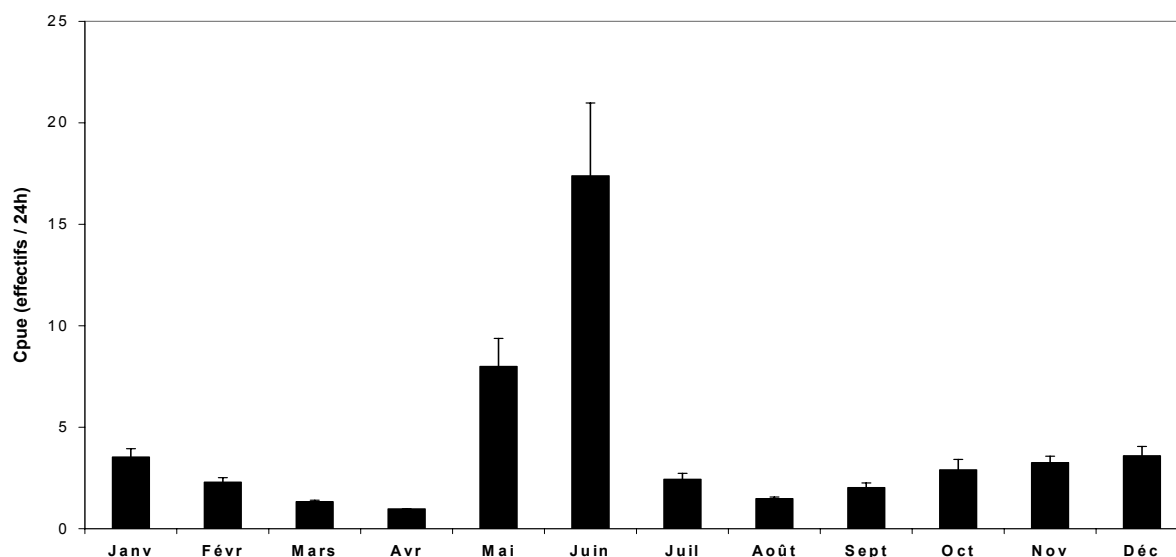


Figure 28. Moyennes mensuelles (\pm erreur standard) des Captures par Unité d'Effort (CPUE) de la canal du Fumemorte entre 1989 et 2003 échantillonné à l'aide de deux ganguis.

3.5.3. L'étang du Vaccarès

3.5.3.1. Evolution annuelle

Sur la période de suivis, les 12 mois n'ont été échantillonnés que sur 4 ans. Néanmoins les mois manquants sont rares et correspondent à des périodes où les captures ne sont pas significatives. Les CPUE semblent augmenter régulièrement entre 1993 et 2000 pour ensuite chuter en 2001 (Figure 29).

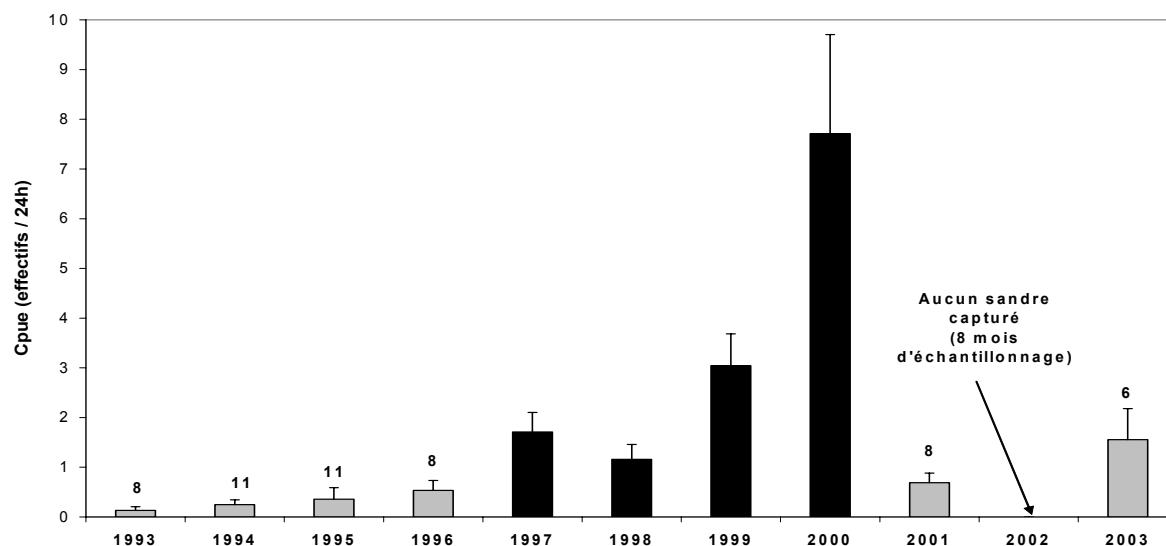


Figure 29. Moyennes annuelles (\pm erreur standard) des Captures par Unité d'Effort (CPUE) dans l'étang du Vaccarès entre 1993 et 2003 échantillonné à l'aide d'une capêchade. Les barres noires représentent les années où l'échantillonnage a été effectué tout les mois ; les barres grises représentent celles où l'échantillonnage a été réalisé sur moins de 12 mois, le chiffre au-dessus indique le nombre de mois ; N.E. Non échantillonné.

3.5.3.2. Evolution mensuelle

A l'image des captures dans les ganguis du Fumemorte, celles réalisées dans le Vaccarès fluctuent largement selon les mois avec un pic de captures estival (juillet-août) 10 fois plus important qu'au mois d'avril (Figure 30).

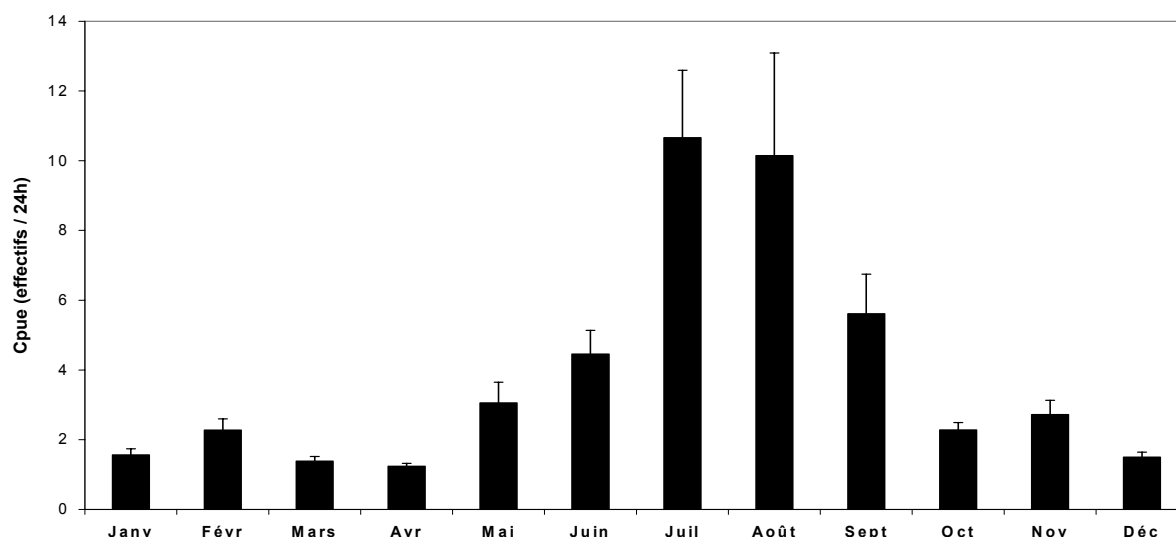


Figure 30. Moyennes mensuelles (\pm erreur standard) des Captures par Unité d'Effort (CPUE) dans l'étang du Vaccarès entre 1993 et 2003 échantillonné à l'aide d'une capêchade.

3.5.4. Bilan

Excépté dans l'Aube de Bouic où aucune tendance ne se dessine, on constate une augmentation progressive des effectifs de sandre du début des années 90 jusqu'au début des années 2000.

En ce qui concerne l'évolution saisonnière des captures, on observe des différences selon les sites et les engins utilisés. Le pic de captures dans le Fumemorte se situe en automne dans les filets tramails pour les gros individus et pour les plus petits, en juin-juillet dans les ganguis. Dans le Vaccarès, la capétchade capture plus de sandre en juillet-aout. Aucune tendance saisonnière ne semble apparaître pour l'Aube de Bouic, probablement parce que le sandre y est peu abondant.

Chapitre 4. Caractérisation du degré d'isolement de la population du Fumemorte

4.1. Introduction

Avant d'entreprendre l'étude de la dynamique d'une population, il convient de déterminer s'il s'agit d'une population locale, dont la dynamique est principalement due au taux de migration, ou s'il s'agit d'une population *sensu stricto*, dont la dynamique dépend en majorité du recrutement et de la mortalité. Il s'agit ici d'identifier et si possible de quantifier les entrées (c.-à-d. immigration) et les sorties (c.-à-d. émigration) des individus vivant dans le canal du Fumemorte.

Les connexions hydrauliques entre la Camargue, le réseau hydrographique et la mer sont fortement limitées par la présence de digues. De plus, le fonctionnement hydraulique de la Camargue fait qu'elle est compartimentée en quatre systèmes aquatiques distincts : les canaux d'irrigation, les marais et les rizières, les canaux de drainage et l'étang du Vaccarès. Les rizières ne sont pas colonisées par les poissons (Crivelli, données non publiées) et les marais n'abritent qu'exceptionnellement des sandres (Poizat & Crivelli, 1997; Crivelli, données non publiées). Il est donc nécessaire de déterminer si la population du canal du Fumemorte est alimentée en sandre par le canal de l'Aube de Bouic et/ou par le Vaccarès ou si elle est au contraire isolée.

Pour ce faire, nous avons eu recours au polymorphisme des populations naturelles. Les individus qui les composent sont génétiquement différents et leurs caractéristiques phénotypiques, qui résultent de l'expression du génotype modulé par les interactions avec l'environnement, sont donc elles-mêmes différentes (Barbault, 2000). L'identification de populations peut donc se faire sur la base de critères génétiques et/ou phénotypiques. Nous avons utilisé les critères morphométriques et méristiques (Cadrin, 2000; Hurlbut & Clay, 1998; Meng & Stocker, 1984), la forme de l'otolithe (Begg & Brown, 2000; Bird *et al.*, 1986; Campana & Casselman, 1993; Friedland & Reddin, 1994) et l'électrophorèse de protéines (Allendorf & Phelps, 1981; Berrebi *et al.*, 2000) afin de déterminer si la Camargue abritait une seule et même population de sandre ou si au contraire il s'agissait d'une population compartimentée en populations locales, autrement dit d'une métapopulation.

4.2. Matériel et méthode

Cette partie décrit brièvement les échantillons utilisés ainsi que les principes des différentes méthodes employées. Une description plus précise des protocoles et des analyses statistiques se trouve en Annexe 1.

4.2.1. Capture des individus

Vingt quatre 0+ provenant du Rhône ont été capturés à la sortie des pompes d'irrigation. Du fait de leur petite taille (<5 cm), ces individus n'ont pas été utilisés pour les analyses phénotypiques. En effet, outre les problèmes de mise en œuvre que cela aurait posé, l'importante différence de morphologie avec celle des adultes (c.-à-d. allométrie de croissance ou ontogénie) aurait été très difficile à corriger. Les caractéristiques de chaque échantillon utilisé pour cette partie de l'étude sont présentées dans le Tableau 4.

Tableau 4. Effectifs et tailles moyennes (longueur à la fourche) des sandres par compartiment et par technique.

| Méthode | Technique | Site | LF (mm) | Effectifs |
|--------------|--|--------------|------------|-----------|
| Génétique | Allozyme | Rhône | 62 (± 15) | 24 |
| | | Bouic | 214 (± 18) | 36 |
| | | Fumemorte | 306 (± 27) | 30 |
| | | Vaccarès | 219 (± 5) | 5 |
| | | <i>Total</i> | | 95 |
| Phénotypique | Méristique | Bouic | 258 (± 23) | 41 |
| | | Fumemorte | 301 (± 22) | 31 |
| | | Vaccarès | 213 (± 5) | 4 |
| | | <i>Total</i> | | 76 |
| | Points homologues | Bouic | 218 (± 14) | 41 |
| | | Fumemorte | 305 (± 23) | 38 |
| | | Vaccarès | 215 (± 15) | 5 |
| | | <i>Total</i> | | 84 |
| | Facteurs de forme et coefficients de Fourier | Bouic | 210 (± 4) | 33 |
| | | Fumemorte | 311 (± 20) | 43 |
| Vaccarès | | 231 (± 9) | 7 | |
| <i>Total</i> | | | 83 | |

4.2.2. Principe de l'électrophorèse des protéines

Les protéines sont des molécules chargées négativement. De ce fait, en plaçant un extrait protéique sur une plaque de gel imbibée d'une solution tampon dans laquelle est établi un champ électrique, chaque protéine migrera à une vitesse qui dépendra de sa charge. Après arrêt de la migration, l'emplacement de certaines protéines peut être révélé par une réaction

enzymatique en appliquant sur le gel une solution colorée contenant le substrat spécifique à ces protéines. On observera alors des bandes colorées indiquant la présence d'isozymes, enzymes ayant des fonctions voisines puisque réagissant au même substrat.

La mutation d'un gène peut entraîner la non fonctionnalité de l'enzyme qu'il code. Cependant, il arrive qu'une mutation ponctuelle en substituant une base de l'ADN par une autre, provoque le remplacement d'un acide aminé par un autre de charge différente modifiant légèrement sa charge globale, mais respectant l'activité de l'enzyme. Cela donne une « enzyme allèle » de l'enzyme d'origine, appelée « allozyme ». La modification de la charge globale de la protéine se traduit par une modification de sa migration et par une position différente sur le gel. Ainsi, pour un locus déterminé, l'étude de plusieurs individus révèle souvent plusieurs allèles (Henry & Gouyon, 1998).

4.2.3. Principe des analyses morphométriques et méristiques

Le terme morphométrie vient du grec « morph » signifiant « forme » et de « metron » signifiant mesurer. Il s'agit donc ici de quantifier les différences de forme entre les individus.

Dans le cas de la forme des sandres proprement dit, nous avons eu recours à la méthode des points homologues (Bookstein *et al.*, 1985) : on mesure des distances entre des zones du corps qui se retrouvent d'un individu à un autre (p. ex. la distance entre l'insertion de la nageoire dorsale et l'extrémité de la mâchoire supérieure). Les distances à mesurer ont été choisies selon la méthode dite « truss » qui consiste à décomposer le poisson en distance afin de former un réseau (Strauss & Bookstein, 1982). Ces mesures ont été complétées par 8 distances « classiques » (Holcik, Banarescu & Diana, 1989) (Figure 31).

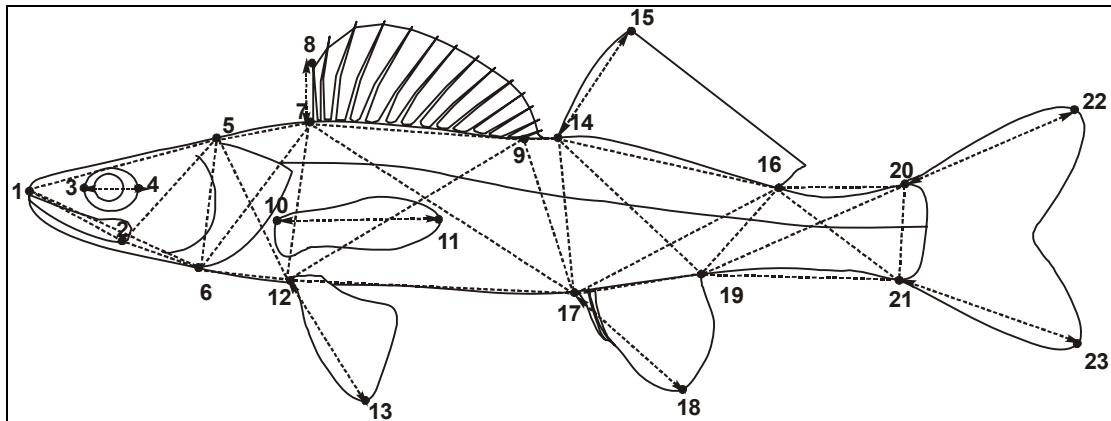


Figure 31. Points homologues et distances morphométriques utilisées : (1) Extrémité de la mâchoire supérieure; (2) Extrémité du maxillaire; (3) Pré orbite; (4) Post orbite; (5) Limite postérieure du crâne; (6) Base des branchiostèges; (7) Insertion de la première dorsale; (8) Extrémité du premier rayon épineux de la première dorsale; (9) Insertion du dernier rayon épineux de la première dorsale; (10) Insertion supérieure de la pectorale; (11) Extrémité de la pectorale; (12) Insertion de la pelvienne; (13) Extrémité de la pelvienne; (14) Insertion de la deuxième dorsale; (15) Extrémité du premier rayon épineux de la deuxième dorsale; (16) Insertion du dernier rayon rameux de la deuxième dorsale; (17) Insertion de l'anale; (18) Extrémité du premier rayon épineux de l'anale; (19) Insertion du dernier rayon rameux de l'anale; (20) Insertion du premier rayon de la caudale; (21) Insertion du dernier rayon de la caudale; (22) Extrémité supérieure de la caudale; (23) Extrémité inférieure de la caudale.

Pour certains objets, comme les otolithes, il est plus délicat d'identifier des points homologues fiables. Dans ce cas, on peut avoir recours à l'analyse d'image qui permet d'obtenir les coordonnées d'une série de points pris à intervalle régulier. La description du contour de l'objet se fait ensuite à l'aide de différents types de fonctions (Cadrin & Friedland, 1999), comme les séries de Fourier que nous avons utilisés ici. Il s'agit de décomposer la surface plane en une série d'ellipses. Chacune d'elles est décrite par une équation trigonométrique composée de facteurs appelés harmoniques dont les coefficients peuvent être utilisés en tant que descripteurs de formes (p. ex. Bird *et al.*, 1986). Dans le cadre de la description de la morphologie des otolithes, nous avons aussi utilisé deux facteurs de formes : la circularité (c.-à-d. le périmètre de l'objet au carré divisé par l'aire) et la rectangularité (c.-à-d. l'aire de l'objet divisé par l'aire du rectangle englobant). Les facteurs de formes et les coefficients de Fourier sont des descripteurs de forme communément employés en biologie : ils présentent l'avantage d'être indépendants ou d'être corrigés vis-à-vis de la taille et de la position de l'objet (De Pontual & Prouzet, 1988).

L'analyse méristique consiste à dénombrer les structures qui ne peuvent prendre que des valeurs discrètes de l'individu comme le nombre de rayons des nageoires (Tableau 5).

Tableau 5. Les variables méristiques

| N° | Variables méristiques |
|----|---|
| 1 | Nombre de rayons épineux de la première dorsale |
| 2 | Nombre de rayons épineux de la deuxième dorsale |
| 3 | Nombre de rayons rameux de la première dorsale |
| 4 | Nombre de rayons épineux de la pelvienne droite |
| 5 | Nombre de rayons rameux de la pelvienne droite |
| 6 | Nombre de rayons épineux de la pelvienne gauche |
| 7 | Nombre de rayons rameux de la pelvienne gauche |
| 8 | Nombre de rayons de l'anale |
| 9 | Nombre de rayons de la pectorale droite |
| 10 | Nombre de rayons de la pectorale gauche |

4.3. Résultats

4.3.1. Variabilité génétique et structure des populations

Parmi les 28 loci testés, 18 possédaient une lisibilité suffisante pour être utilisés (Tableau 6).

Tableau 6. Test de lisibilité des loci selon le tampon et l'organe source de la protéine. F : fois, M : muscle et O : œil. N.D. : Lisibilité non déterminée. TC8 et TCB : tampons utilisés pour l'électrophorèse.

| Protéine | E.C. | Locus | Organe | TC8 | TCB |
|-------------------------------------|----------|----------|--------|----------|----------|
| Alcool déshydrogénase | 1.1.1.1 | ADH* | F | N.D. | Bonne |
| Glycerol-3-phosphate déshydrogénase | 1.1.1.8 | G3PDH* | F | Correcte | N.D. |
| Sorbitol déshydrogénase | 1.1.1.14 | SDH* | F,M,O | N.D. | Faible |
| Lactate déshydrogénase | 1.1.1.27 | LDH-C1* | O | Bonne | N.D. |
| Malate déshydrogénase | 1.1.1.37 | MDH-1* | F,O | Bonne | N.D. |
| | | MDH-2* | F,O | Bonne | N.D. |
| Malic enzyme | 1.1.1.40 | ME* | M | Bonne | N.D. |
| Isocitrate déshydrogénase | 1.1.1.42 | IDHP-1* | F | Bonne | N.D. |
| | | IDHP-2* | O,M | Bonne | N.D. |
| 6-phosphogluconate déshydrogénase | 1.1.1.44 | 6PGDH-2* | F,M,O | Faible | N.D. |
| Glucose-6-phosphate déshydrogénase | 1.1.1.49 | G6PD* | F,M,O | Faible | N.D. |
| Superoxide dismutase | 1.15.1.1 | SOD* | F,M,O | Faible | N.D. |
| Aspartate aminotransférase | 2.6.1.1 | AAT-1* | M | N.D. | Correcte |
| Creatine kinase | 2.7.3.2 | CK-1* | O | Bonne | N.D. |
| Adenylate kinase | 2.7.4.3 | AK-1* | F,M,O | Faible | N.D. |
| Phosphoglucomutase | 2.7.5.1 | PGM-1* | F,M,O | Bonne | N.D. |
| Estérase | 3.1.1.1 | EST-1* | F | N.D. | Bonne |
| Aconitase | 4.2.1.3 | ACO* | F,M,O | N.D. | Faible |
| Mannose phosphate isomérase | 5.3.1.8 | MPI-2* | F,O | Bonne | N.D. |
| Glucose-6-phosphate isomérase | 5.3.1.9 | GPI-B1* | F,M,O | Bonne | N.D. |
| | | GPI-B2* | M,O | Bonne | N.D. |
| Muscle protéine | --- | PROT-1* | M | Bonne | N.D. |
| | | PROT-2* | M | Bonne | N.D. |
| | | PROT-3* | M | Bonne | N.D. |

Parmi ceux-ci, ADH*, G3PDH*, MDH-1*, MDH-2*, ME*, IDHP-1*, IDHP-2*, AAT-1*, CK-1*, EST-1*, GPI-B1*, GPI-B2*, PROT-1*, PROT-2* et PROT-3* étaient monomorphes. Seuls LDH-C1*, PGM-1*, et MPI-2* présentaient du polymorphisme.

Les fréquences alléliques ont été calculées pour chacun des échantillons, mais le faible nombre d'individus provenant du Rhône et du Vaccarès incite à interpréter ces résultats avec précaution (Tableau 7).

Tableau 7. Effectifs et fréquences alléliques des loci polymorphes. P_{95} est la proportion de loci polymorphe au seuil de 0.95 (un locus est considéré comme polymorphe si l'allèle le plus fréquent n'excède pas 95%). H_o : hétérozygotie observée, H_{nb} : hétérozygotie non biaisée (Nei, 1978) (± 1 erreur standard), F_{is} : Cf. Annexe 1, NS $p > 0,05$, * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$. LDH-C1* ayant été interprété phénotypiquement (Cf. Annexe 1), il n'a pas été pris en compte dans le calcul de H_o , H_{nb} et F_{is} .

| Locus | Rhône | Bouic | Fumemorte | Vaccarès |
|----------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| LDH-C1* | 24 | 31 | 30 | 5 |
| A | 0,00 | 0,00 | 0,03 | 0,00 |
| B | 0,17 | 0,16 | 0,40 | 0,00 |
| C | 0,42 | 0,26 | 0,37 | 0,00 |
| D | 0,42 | 0,55 | 0,20 | 1,00 |
| E | 0,00 | 0,03 | 0,00 | 0,00 |
| PGM-1* | 4 | 36 | 30 | 5 |
| 100 | 1,00 | 0,75 | 0,68 | 0,9 |
| 120 | 0,00 | 0,25 | 0,32 | 0,1 |
| MPI-2* | 2 | 34 | 28 | 5 |
| 100 | 0,25 | 0,87 | 0,68 | 0,8 |
| 120 | 0,75 | 0,13 | 0,32 | 0,2 |
| P_{95} | 0,12 | 0,17 | 0,17 | 0,19 |
| H_o | 0,031 ($\pm 0,12$) | 0,035 ($\pm 0,12$) | 0,042 ($\pm 0,12$) | 0,013 ($\pm 0,05$) |
| H_{nb} | 0,035 ($\pm 0,14$) | 0,036 ($\pm 0,10$) | 0,052 ($\pm 0,15$) | 0,037 ($\pm 0,10$) |
| F_{is} | 0,143 | 0,042 | 0,189* | 0,670*** |

Les électrophorèses de LDH-C1* ont révélé la présence de deux bandes pouvant être interprétées comme un locus présentant deux allèles ou comme deux loci distincts. Si l'on considère qu'il s'agit de deux loci, le fait que certains individus présentent deux bandes d'intensité différentes, voire qu'une seule, implique que ces deux loci partagent les deux mêmes allèles. Cette hypothèse est difficile à admettre. Etant cependant difficile d'obtenir les génotypes exacts à partir de tels motifs, nous avons opté pour une interprétation phénotypique des gels de LDH-C1* telle que : A = une bande supérieure, B = une bande supérieure et une plus claire dessous, C = deux bandes d'égale intensité, D = une bande supérieure claire et une plus foncée en dessous et E = une bande inférieure (Tableau 7).

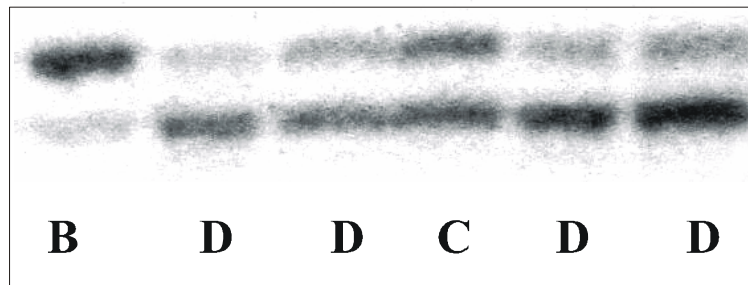


Photo 3. Exemple d'interprétation phénotypique du locus LDH-C1*

Du fait que seuls deux individus présentaient respectivement le phénotype A et le phénotype E, ils ont été classés dans le motif qui leur était le plus proche à savoir B pour A et D pour E.

En résumé, la structure génétique est interprétable pour les échantillons du Bouic et du Fumemorte à l'aide des loci PGM-1*, MPI-2* et LDH-C1* et pour l'échantillon du Rhône à l'aide du locus LDH-C1* uniquement. L'échantillon du Vaccarès étant réduit, les fréquences alléliques doivent être interprétées avec précaution.

L'hétérozygotie observée à partir des mêmes loci (c.-à-d. PGM-1*, MPI-2*) pour les 4 échantillons va de $0,013 \pm 0,05$ pour le Vaccarès à $0,042 \pm 0,12$ pour le Fumemorte. La variabilité de l'hétérozygotie non biaisée est plus réduite : de $0,035 \pm 0,14$ pour le Rhône à $0,052 \pm 0,15$ pour le Fumemorte. L'hétérozygotie observée du Fumemorte et du Vaccarès est inférieure à celle attendue ce qui tend à indiquer que ces échantillons ne sont pas à l'équilibre d'Hardy-Weinberg. Cela est confirmé par le fait que les F_{is} du Fumemorte et du Vaccarès sont significativement différents de 0 ce qui indique que ces populations ne sont pas sous un régime de reproduction panmictique (Fumemorte : $F_{is} = 0,189$ test par permutations, $p < 0,05$ et Vaccarès : $F_{is} = 0,670$ test par permutations, $p < 0,001$). La même conclusion s'impose lorsque l'on calcule le F_{is} des 4 échantillons regroupés ($F_{is} = 0,15$ test par permutations, $p < 0,05$). De ce fait, le nombre de migrants entre le Bouic et le Fumemorte n'a pu être calculé par la formule de Wright supposant la panmixie.

Les différences de structure génétique entre populations ont été décelées entre le Bouic et le Rhône ainsi qu'entre le Bouic et le Fumemorte (Tableau 8).

Tableau 8. Comparaison inter-populations. Valeurs et significativité des F_{st} calculés à partir des loci PGM-1* et MPI-2* (au-dessus de la diagonale). Valeurs et significativité des χ^2 calculés à partir des phénotypes du locus LDH-C1* (au-dessous de la diagonale). NS: non significatif, $p > 0,05$, * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

| | Rhône | Bouic | Fumemorte | Vaccarès |
|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|
| Rhône | | 0,20* | 0,06 (NS) | 0,00 (NS) |
| Bouic | 1,76 (NS) | | 0,04* | -0,03 (NS) |
| Fumemorte | 5,21 (NS) | 10,01** | | 0,00 (NS) |
| Vaccarès | 5,64 (NS) | 3,28 (NS) | 12,7** | |

Les différences de fréquences phénotypiques de LDH-C1* peuvent être due à des différences génétiques entre les échantillons mais aussi à des différences ontogéniques. En effet, au cours de l'ontogenèse, les protéines peuvent changer de structure et s'exprimer différemment. Afin de déterminer si les différences de phénotypes de LDH-C1* avaient un déterminisme génétique et/ou ontogénique, nous avons effectué une régression multinomiale entre les fréquences phénotypiques et la taille des individus (longueur à la fourche transformée par les logarithmes) avec l'origine des individus en covariable. Les deux effets, la longueur des individus et leur provenance, sont significatifs (respectivement $\chi^2 = 13,3$; dd l= 2 ; $p < 0,01$ et $\chi^2 = 21,3$; ddl = 6 ; $p < 0,01$). Donc bien que l'ontogenèse influence les fréquences phénotypiques de LDH-C1*, les populations montrent des différences génétiques significatives. De ce fait, nous avons testé par un test du χ^2 les différences inter-populations (Tableau 8). Les fréquences phénotypiques du Fumemorte sont significativement différentes de celles du Bouic ainsi que de celles du Vaccarès. L'échantillon du Rhône ne montre aucune différence significative avec les autres échantillons.

4.3.2. Variabilité phénotypique

4.3.2.1. Variables méristiques et morphométriques

Aucune des variables méristiques prises en compte ne discrimine significativement ni les échantillons de sandre, ni les sexes, ni les classes d'âge.

En revanche, 6 variables morphométriques ont permis de discriminer significativement les sandres du Bouic des sandres du Fumemorte (test par permutations, $p < 0,001$) (Tableau 9 & Figure 32). Les individus du Fumemorte présentent un corps, une tête et un pédoncule caudal plus hauts que ceux du Bouic qui ont une tête plus allongée et des nageoires pelviennes plus longues. Les 6 variables retenues permettent de classer correctement 75,9 % des

individus (après validation croisée). Le taux de mal classés est plus important pour le Fumemorte (28,9 %) que pour le Bouic (19,5 %) (Tableau 10). Lorsque l'on rentre dans le modèle de discrimination obtenu, les 5 individus provenant du Vaccarès, 4 sont classés parmi les individus du Fumemorte.

Tableau 9. Scores canoniques standardisés des variables de l'analyse discriminante établie à partir des variables morphométriques. Celles-ci sont codées en fonction des points homologues qui les définissent (Figure 31).

| Variabes morphométriques | Scores canoniques |
|--------------------------|-------------------|
| 2-5 | 0.769 |
| 5-6 | -1.316 |
| 5-12 | 1.319 |
| 14-17 | -0.422 |
| 16-21 | -0.334 |
| 12-13 | 0.760 |

Les variables sélectionnées ne permettent pas de discriminer significativement les sexes (test par permutation, $p = 0,37$) ni les classes d'âge (test par permutation, $p = 0,48$). Nous pouvons donc affirmer que les différences de morphologie observées entre les sites ne sont dues ni à un sexe ratio biaisé ni à une différence de répartition des âges entre les échantillons.

4.3.2.2. Forme de l'otolithe

La procédure pas à pas a retenue 7 variables (Circularité; A5; A12; B12; Φ 7; Φ 9; Φ 13) qui discriminent significativement les individus du Fumemorte de ceux du Bouic (test par permutations $p = 0,018$) (Figure 32) et permettent de classer correctement 84,2 % des individus. Le taux de mal classés est plus important pour le Fumemorte (20 %) que pour le Bouic (9,4 %) (Tableau 10). L'analyse discriminante classe 5 des 7 individus du Vaccarès parmi les individus du Fumemorte.

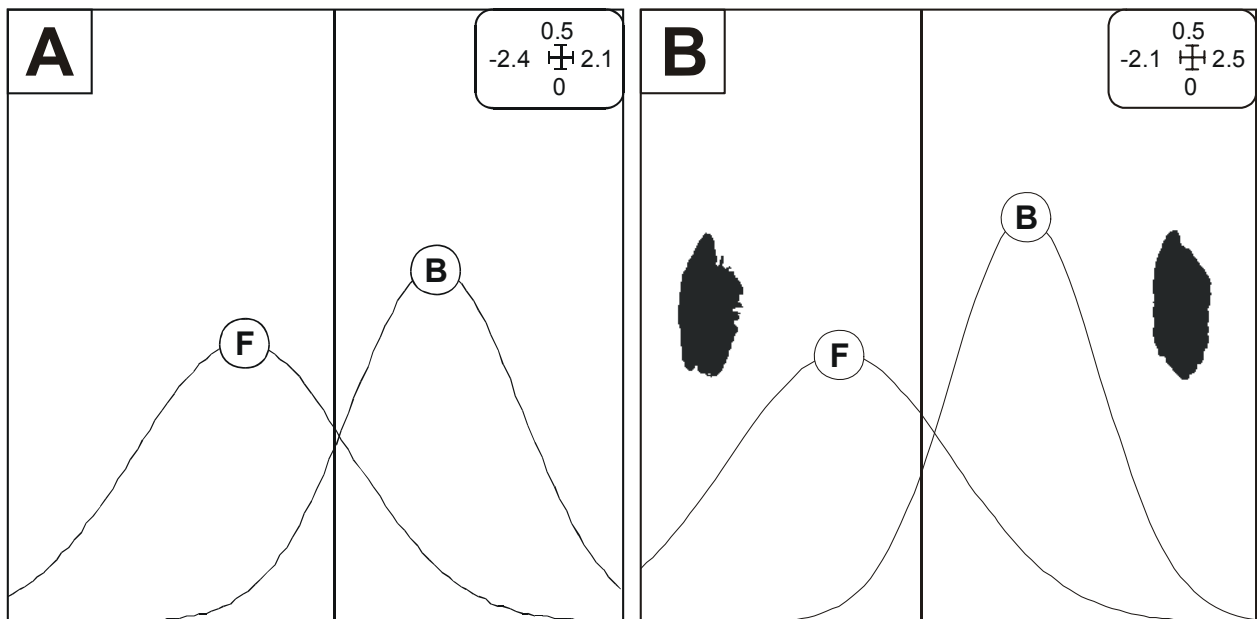


Figure 32. Ajustement selon des courbes de Gauss des scores canoniques des individus des analyses discriminantes établies à partir des variables morphométriques (A) et des variables décrivant la forme des otolithes (B). Un exemple représentatif d'otolithe est donné pour chacune des populations (F : Fumemorte ; B : Bouic).

Tableau 10. Analyses discriminantes établies à partir des variables morphométriques et des variables décrivant la forme des otolithes. Résultats des classements exprimés en effectif (et en %) à partir des matrices originales et des validations croisées.

| Méthode | Matrice | Echantillon | Echantillon prédit | | Total |
|----------------|--------------------|-------------|--------------------|------------|-------|
| | | | Bouic | Fumemorte | |
| Morphométrie | Originale | Bouic | 33 (80.5%) | 8 (19.5%) | 41 |
| | | Fumemorte | 8 (21.1%) | 30 (78.9%) | 38 |
| | Validation croisée | Bouic | 33 (80.5%) | 8 (19.5%) | 41 |
| | | Fumemorte | 11 (28.9%) | 27 (71.1%) | 38 |
| Forme otolithe | Originale | Bouic | 29 (90.6%) | 3 (9.4%) | 32 |
| | | Fumemorte | 9 (20.5%) | 35 (79.5%) | 44 |
| | Validation croisée | Bouic | 29 (90.6%) | 3 (9.4%) | 32 |
| | | Fumemorte | 9 (20.5%) | 35 (79.5%) | 44 |

A partir de ces 7 variables, aucune différence significative n'a été trouvée entre les sexes (test par permutation, $p = 0,87$) ou les classes d'âge (test par permutation, $p = 0,11$). La différence de formes d'otolithes entre les échantillons n'est donc pas due au sexe ni à l'âge.

4.4. Discussion

4.4.1. Variabilité génétique du sandre en Camargue

La plupart des études génétiques concernant le sandre traitent de la phylogénie du genre et/ou de l'espèce et sont basées sur de faibles effectifs (Billington, 1998; Billington, Hebert & Ward, 1990; Faber & Stepien, 1997; Faber & Stepien, 1998; Nesbo, Arab & Jakobsen, 1998). En revanche, peu d'études de génétique des populations ont été réalisées sur cette espèce. A notre connaissance, la seule étude publiée à ce jour est celle de Paulauska & Lozys (2001) sur les sandres de la mer Baltiques et d'une lagune de Curonie (Lithuanie).

Nos résultats mettent en évidence un faible polymorphisme enzymatique du sandre en Camargue confirmant ainsi les travaux de Billington, Hebert & Ward (1990). Cependant, ils sont contraires aux résultats de Paulauska & Lozys (2001) qui révèlent un polymorphisme élevé mais sur un nombre de loci réduit. Du point de vue du nombre de loci et d'individus analysés dans notre étude nos résultats peuvent être considérés comme fiables.

Dans notre étude, l'hétérozygotie moyenne pour les 4 échantillons regroupés ($H_{nb} = 0,043$) est comparable à celle trouvée pour les autres poissons d'eau douce ($H_e = 0,046$, (Ward, Woodwark & Skibinski, 1994). Cette valeur est néanmoins largement inférieure à celles trouvées par Paulauska & Lozys (2001) pour la lagune de Curonie et la mer Baltique ($H_{nb} = 0,342$ et $0,136$ respectivement, recalculées à partir des fréquences alléliques). Notons que les loci polymorphes de cette étude provenaient d'estérases, protéines difficiles à interpréter (Berrebi *et al.*, 1990). De ce fait toute comparaison avec notre étude doit être faite avec prudence puisque, d'une part, les loci sont différents quantitativement et qualitativement et que, d'autre part, le protocole d'électrophorèse est également différent (gel de polyacrylamide). Il apparaît donc délicat de conclure quant à la variabilité génétique du sandre en Camargue dans la mesure où aucune étude ne nous permet de comparer nos valeurs.

Nos résultats montrent que la distance génétique entre les échantillons du Bouic et du Fumemorte bien que faible, est significative. Cela suggère une divergence génétique qui aurait conduit à la formation de deux populations relativement isolées. Ce résultat est appuyé par les fréquences phénotypiques du locus *LDH-C1** qui sont significativement différentes entre les deux échantillons. En revanche ces mêmes fréquences phénotypiques ne soulignent aucune divergence Rhône / Bouic d'une part, et Rhône / Fumemorte d'autre part. Mais la probabilité de rejeter l'hypothèse nulle avec le Fumemorte est proche du seuil de

significativité ($p = 0,07$) contrairement au Bouic ($p = 0,41$). La population du Rhône serait donc génétiquement plus proche de celle de l'irrigation que de celle du drainage.

Un déficit en hétérozygote a été constaté dans la population du Fumemorte ce qui suggère un taux important de consanguinité, une immigration récente ou encore une contre-sélection des hétérozygotes probablement due à un changement des conditions écologiques. Cela n'est pas le cas pour la population du Bouic, probablement en raison du brassage génétique avec les sandres en provenance du Rhône via les pompes alimentant le réseau d'irrigation.

4.4.2. Variabilité phénotypique des populations

La forme du corps et celle de l'otolithe ont permis de discriminer significativement les échantillons du Fumemorte et du Bouic ce qui confirme les résultats génétiques. Les variables méristiques se sont révélées moins performantes conformément à de précédentes études (Hurlbut & Clay, 1998; Meng & Stocker, 1984; Waldman *et al.*, 1997).

Dans ses travaux sur la biométrie de différentes populations françaises de sandre, Goubier (1975) conclut que cette espèce possède une très faible variabilité morphométrique mais remarque néanmoins quelques différences entre les échantillons (lesquelles, en l'absence d'analyses statistiques *ad hoc*, n'ont pu être testées). D'un autre côté, Krpo Cetkovic & Stamenkovic (1996) réussissent à discriminer sur des bases morphométriques, différentes populations du Danube.

L'analyse discriminante basée sur les variables morphométriques ou sur la forme de l'otolithe, classe la majorité des sandres capturés dans le Vaccarès parmi les sandres du Fumemorte ; cela amène à penser qu'il existe une véritable différence phénotypique entre les individus du Bouic et ceux du Fumemorte et que les sandres du Vaccarès proviennent du Fumemorte. Ce dernier point est tout à fait probable puisque la connexion entre le Fumemorte et le Vaccarès est relativement libre (Cf. Chapitre 2). L'origine Rhodanienne des individus du Bouic suggérée par l'analyse de *LDH-CI**, n'a pas pu être confirmée. Aucun adulte provenant du Rhône n'a été capturé pour effectuer des analyses phénotypiques.

4.4.3. Causes des variations génétiques et phénotypiques

En raison de ses aménagements et de sa gestion hydraulique, la Camargue montre des conditions environnementales différentes de celles Rhône mais aussi probablement plus difficiles (c.-à-d. confinement du au faible volume des canaux). Ainsi, au début des années 80, vingt ans après son explosion démographique, la population du Vaccarès se retrouve confinée dans le canal du Fumemorte suite à une forte augmentation de la salinité (Cf. Chapitre 2). La population ne va cesser de décroître jusqu'en 1989-90 (Figure 33).

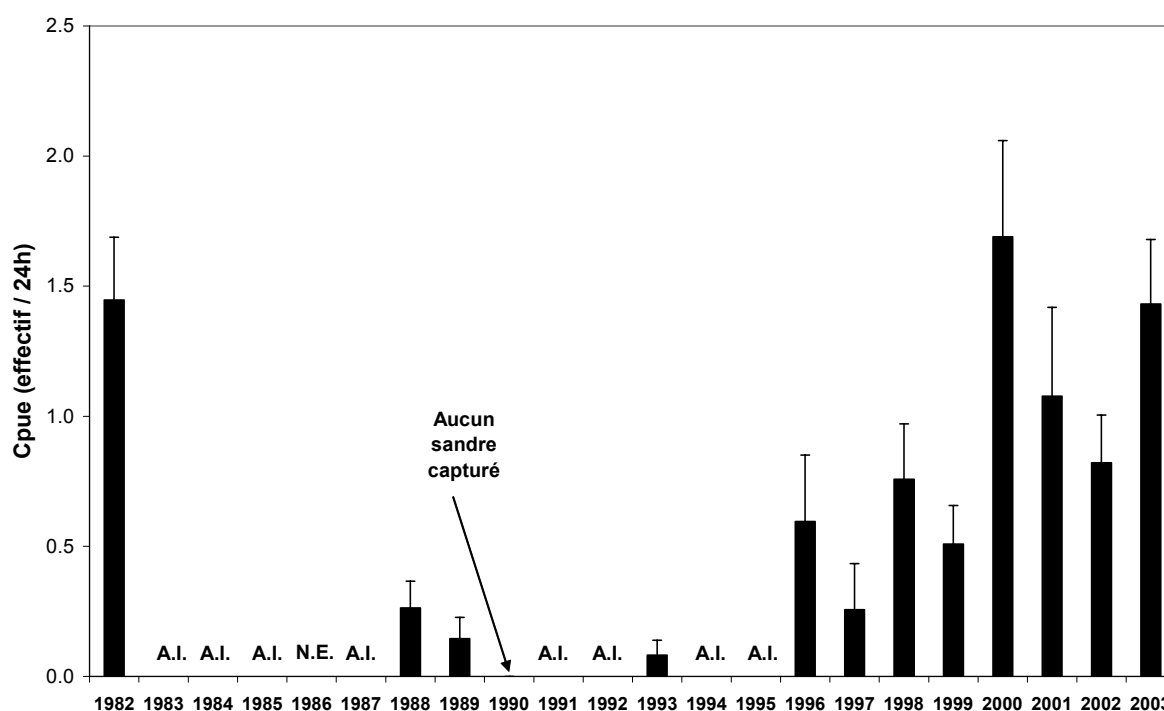


Figure 33. Moyennes annuelles des Captures par Unité d'Effort (CPUE) dans le canal du Fumemorte entre 1982 et 2003 échantillonné à l'aide de deux filets tramail (28 et 40 mm). A.I. : Année incomplètement échantillonnée ; N.E. : Année non échantillonnée.

Le suivi de la faune piscicole du Vaccarès depuis 1988 à La Capelière par La Réserve Nationale de Camargue, permet de constater que le sandre n'apparaît dans les échantillons qu'à partir de l'automne 1994. Compte tenu du fait qu'il était présent en très faible quantité dans les pêches de la Tour du Valat de 1993, on peut en déduire qu'avant cette date la capture de sandre dans l'étang était anecdotique. Il apparaît donc qu'à la fin des années 80-début des années 90, le sandre était présent en faibles effectifs aussi bien dans les réseaux d'irrigation et de drainage que dans la Vaccarès. En 1990-91, 1049 juvéniles de sandres ont été déversés

dans le Fumemorte dans le cadre d'une expérience de marquage-capture-recapture visant à étudier la croissance. Seulement 43 individus ont été recapturés (et sacrifiés) jusqu'en 1993 indiquant un très faible taux de survie (Gaamour, 1993). Les effectifs ont par la suite régulièrement augmenté jusqu'au début des années 2000 où ils ont atteint un niveau comparable à celui de 1982. A partir de là, il est possible d'émettre diverses hypothèses afin d'expliquer la faible hétérozygotie observée chez les sandres du Fumemorte. Il peut s'agir d'un effet fondateur : les sandres vivant actuellement dans le Fumemorte seraient les descendants des quelques individus alevinés survivants. Il peut aussi s'agir d'un goulet d'étranglement du à la réduction drastique des effectifs de sandres « natifs » suivi d'un effet fondateur à partir des survivants. Cependant dans les deux cas cela impliquerait que i) l'une des deux fractions soit complètement éteinte ou que ii) l'une d'elles ne se serait pas reproduit. Ces conditions semblent peu probables et en l'absence d'analyses génétiques plus poussées, l'hypothèse la plus probable est que les individus de chaque fraction aient des origines communes et soient fortement homozygotes (par effet de sélection pour les individus issus de pisciculture et par effet « goulet d'étranglement » pour les individus natifs du Fumemorte). Dans ce cas, le mélange des quelques individus restant de chaque fraction donnera une faible hétérozygotie.

Ainsi depuis son arrivée il y a plus de 50 ans, la population de sandres du système Fumemorte-Vaccarès a pu diverger génétiquement de celle du Rhône via des mécanismes démographiques (dérive génétique) et de sélections (sélection naturelle). Bien qu'aucune conclusion définitive ne puisse être donnée du fait de la faiblesse des effectifs des échantillons du Rhône et du Vaccarès, cette interprétation est appuyée par trois résultats. Tout d'abord le F_{is} calculé pour l'ensemble des quatre échantillons est significatif ce qui indiquerait une structuration de la population de sandre de Camargue au sens large. Ensuite, le F_{st} entre les échantillons du Bouic et du Fumemorte suggère un isolement et la formation de deux populations. Enfin, les différences significatives de fréquences phénotypiques de $LDH-CI^*$ entre les échantillons du Bouic et du Fumemorte mais pas entre ceux du Rhône et du Bouic tendraient à confirmer que la population locale du Bouic est issue de la population du Rhône et que celle du Fumemorte en est isolée. Ainsi le nombre de migrants entre l'irrigation et le drainage est limité alors que les migrations du Rhône à l'irrigation sont régulières via les stations de pompage.

Du fait que le phénotype soit sous le double contrôle de l'environnement et du génotype (p. ex. Baumgartner, 1995; Beacham, 1990; Hard, Winans & Richardson, 1999), les

causes des différences morphologiques entre les populations sont souvent difficiles à expliquer (Cadrin, 2000). Une différence de phénotype entre des populations ne signifiera pas nécessairement une différence génétique. Cependant, cela peut indiquer un isolement prolongé dès le stade post larvaire des individus dans des environnements différents (Begg & Waldman, 1999). D'ailleurs, le changement de conditions environnementales peut déclencher des changements morphologiques en quelques générations seulement (p. ex. Klepaker, 1993). Enfin, plusieurs études ont montré une convergence entre les résultats obtenus à l'aide de variables phénotypiques et ceux obtenues avec des marqueurs génétiques (p. ex. Brown & Franzin, 1994; Casselman *et al.*, 1981; Roldan *et al.*, 2000; Walsh *et al.*, 2001).

Il est donc tout à fait possible que l'isolement de la Camargue ait provoqué une légère divergence phénotypique entre les sandres du Fumemorte et ceux du Rhône ; le Bouic recevant les sandres du Rhône, cela expliquerait les différences phénotypiques entre les sandres de l'irrigation et ceux du drainage. Les conditions environnementales sont aussi différentes entre le Bouic et le Fumemorte : le Fumemorte est un canal d'un gabarit plus grand qui reste en eau toute l'année et abrite une densité de proies potentielles importante telles que l'athérine (Rosecchi & Crivelli, 1995) alors que le Bouic demeure en grande partie à sec hors période rizicole et possède une densité piscicole moindre (Cf. Chapitre 2). La croissance est plus importante dans le premier que dans le second (Cf. 6.3.1.4) et le taux de croissance est souvent responsable de la variabilité de la forme des otolithes (p. ex. Campana & Casselman, 1993). Quelque soit le déterminisme des différences de phénotype entre la population du Bouic et celle du Fumemorte, les résultats des analyses confirment l'isolement, au moins partiel, des deux compartiments.

4.4.4. Conséquence sur la dynamique des populations

Nos résultats indiquent que le taux de migration entre le Bouic et le Fumemorte est réduit. Cependant, le passage entre les deux systèmes reste possible via les marais temporaires : des migrations d'alosons (juvéniles d'alose) du Rhône au Vaccarès via les stations de pompage, l'irrigation et le drainage ont été observés (Crivelli & Poizat, 2001). Contrairement au sandre, l'alose, en tant que grand migrateur amphihaline, montre un comportement particulier qui l'amène à passer d'un milieu à un autre. De plus, les effectifs d'alosons passant par les stations de pompage sont plus importants que ceux des juvéniles de sandre (Poizat *et al.*, 1999). Ces observations sont en accord avec les résultats de Tibbets & Dowling (1996) qui montrent que le degré d'isolement entre populations dépend notamment

des caractéristiques intrinsèques de l'espèce telles que sa capacité de dispersion et son comportement reproducteur.

Notre étude montre qu'il y a une différence génétique entre les sandres de l'irrigation et ceux du drainage. De ce fait le nombre de migrants entre les deux compartiments est réduit. Compte tenu du fait que quelques migrants suffisent à homogénéiser deux pools géniques distincts, il est raisonnable d'admettre que la pérennité du sandre dans le Fumemorte dépend principalement du recrutement et du taux de survie. Le canal de drainage est, par définition, soumis à de nombreux impacts anthropiques dommageables pour la faune aquatique. Cela serait de moindre importance pour le sandre si le Vaccarès présentait une salinité telle qu'il puisse y trouver refuge et s'y reproduire. Mais ce n'est pas le cas aujourd'hui et il se retrouve confiné dans le réseau de drainage contraint de supporter les différentes pressions naturelles et anthropiques.

Chapitre 5. Répartition spatio-temporelle du sandre dans le bassin du Fumemorte

5.1. Introduction

Nous avons montré dans le Chapitre 4 que la population du sandre du bassin Fumemorte se limitait géographiquement au réseau de drainage et à l'étang du Vaccarès. Il reste cependant à établir si le sandre occupe l'ensemble de l'aire potentiellement colonisable. En effet, la diversité des habitats de ces canaux artificiels est faible, en comparaison de celle des milieux naturels habituellement fréquentés (c.-à-d. cours d'eau...) et l'étang possède une salinité qui limite sa colonisation par le sandre. Une population ne pourra se maintenir qu'à la condition que les individus qui la composent puissent satisfaire leurs besoins que sont i) se protéger, ii) se nourrir et croître et iii) se reproduire (Lévêque, 1995). Ceci implique que soient présents dans l'écosystème, les différents habitats nécessaires à la réalisation de ces différentes fonctions. La reproduction est souvent le facteur limitant au niveau de la dynamique de population. Le sandre est une espèce dont le mâle confectionne et garde le nid (Balon, Momot & Regier, 1977). Les adultes se rassemblent sur des zones bien délimitées dont ils se servent chaque année (Jepsen, Koed & Okland, 1999; Koed, Balleby & Mejlhede, 2002; Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003). Nous avons donc tenté de caractériser les zones de reproduction dans le bassin du Fumemorte et d'estimer leur importance dans la partie du réseau colonisée par le sandre. La première année de vie constitue aussi une phase critique et se trouve être déterminante dans l'importance des futures cohortes (Kjellman *et al.*, 2003; Lappalainen & Lehtonen, 1995; Neuman, Roseman & Lehtonen, 1996; Willemsen, 1977). Dans ce chapitre nous nous intéresserons, d'une part, aux mouvements et aux préférences d'habitat des adultes pendant et après la période de reproduction et, d'autre part, à la dispersion des 0+ dans le bassin du Fumemorte.

5.2. Mouvements et habitat des sandres adultes en période de reproduction

5.2.1. Matériel et méthodes

5.2.1.1. Le principe de la télémétrie

Il s'agit de fixer au poisson un émetteur muni d'une batterie et émettant un signal. Celui-ci est capté à distance par un récepteur qui le transforme en "bips" sonores ou en déviations de l'aiguille d'un galvanomètre. Chaque émetteur peut être identifié individuellement par leur fréquence d'émission, leur fréquence de pulsation ou par l'émission d'un code.

5.2.1.1.1. Les différents types de signaux

Deux types d'émetteurs sont généralement utilisés : ceux qui émettent des ondes radio ou ondes VHF (fréquence comprise entre 30 et 170 MHz) et ceux qui émettent des ultrasons (dont la fréquence plus basse est comprise entre 30 et 300 KHz). Les ondes radios se propagent dans l'eau puis dans l'air et sont captées par une antenne reliée au récepteur. En revanche, si la conductivité de l'eau est élevée (au delà de 400 μ S/cm environ) ou si la profondeur est trop importante (au-delà de 10 mètres), le signal radio s'atténuera rapidement et ne pourra être capté qu'à très courte distance. Dans ce cas, on devra utiliser des émetteurs à ultrasons plus puissants qui seront perçus de plus loin. Compte tenu de la conductivité élevée de canal, nous avons utilisé des émetteurs à ultrason. A noter que les ultrasons ne peuvent être captés que dans l'eau à l'aide d'un hydrophone et sont atténués voire arrêtés par les obstacles (branches, plantes aquatiques, etc.).

Le matériel employé, de marque Lotek[®] était composé d'un hydrophone relié à un convertisseur permettant de transformer les ultrasons émis par l'émetteur en ondes radio qui étaient décodées par le récepteur (modèle SRX_400). Celui-ci transmettait les signaux sonores à l'expérimentateur muni d'un casque qui alors identifiait le poisson par son code qui s'affichait sur l'écran du récepteur.

5.2.1.1.2. La taille de l'émetteur

La taille de l'émetteur dépend de celle de la batterie et donc de sa durée de vie. Or, afin de perturber le moins possible le poisson marqué, l'émetteur devra être le plus petit possible. Ainsi, dans un soucis de miniaturisation et pour économiser la batterie, le signal n'est pas émis en continu, mais par intermittence, toutes les 5 secondes par exemple. En règle générale, le poids de l'émetteur par rapport au poids du poisson ne doit pas dépasser un certain seuil afin d'éviter des troubles physiologiques qui pourraient altérer son comportement. Il a longtemps été admis que ce rapport ne devait pas dépasser 2% (Winter, 1983). Cependant, certaines espèces pouvant supporter plus sans montrer le moindre trouble, il a été suggéré d'établir un rapport poids de l'émetteur / poids du poisson spécifique à l'espèce étudiée (Brown *et al.*, 1999; Jepsen *et al.*, 2002). Dans le cas du sandre, les expériences de télémétrie ont montré que les individus supportaient bien les émetteurs dont le poids représentait moins de 2% du poids du poisson (Jepsen, 2003; Koed & Thorstad, 2001), ce que nous avons respecté ici.

En ce qui nous concerne, l'expérience devant encadrer la période de reproduction (c.-à-d. de fin février à mai au minimum), les émetteurs (Lotek CAFT[®] 11_3) choisis avaient une durée de vie théorique de 172 jours. Ces émetteurs étaient programmés pour émettre un signal toutes les 5 secondes sur une fréquence de 76,8 KHz (150 dB). Ils pesaient 9,2 g dans l'air et 4,5g dans l'eau (11mm de diamètre et 40 mm de longueur) ce qui imposait le marquage de poissons d'un poids supérieur à 460 g soit 37 cm environ. Il convient de noter qu'à cette taille, 100 % des mâles et 75 % des femelles dans le Fumemorte ont atteint leur maturité sexuelle (Cf. 6.3.2.2).

5.2.1.1.3. Capture des sandres et fixation de l'émetteur

Les sandres destinés à la télémétrie ont été capturés à l'aide de filets maillants, de ganguis et de leurres (Cf. Chapitre 3). Les filets maillants étaient relevés toutes les deux heures afin que les sandres, particulièrement sensibles, ne soient pas blessés ou tués. Treize sandres ont été ainsi capturés et marqués (Tableau 11).

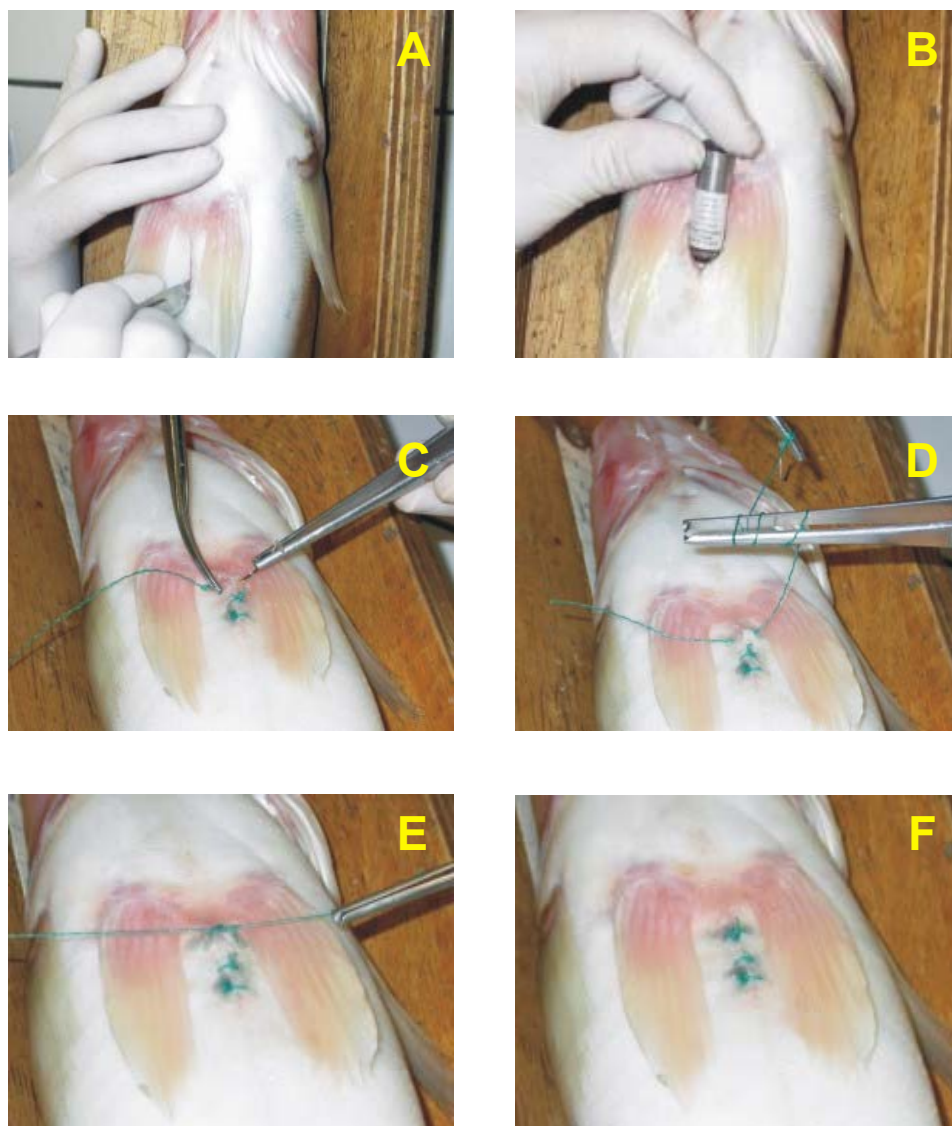
Il existe trois façons de fixer un émetteur sur un poisson. La première consiste à faire avaler l'émetteur au poisson qui se retrouve retenu dans l'estomac. Cette méthode n'est valable que pour les poissons migrateurs qui cessent de s'alimenter durant leur migration. Une seconde technique consiste à fixer l'émetteur à l'aide de fil de Nylon à l'extérieur du poisson, sur le dos par exemple. Le risque avec cette technique est que le poisson ne s'accroche et ne se

blesse en passant dans des endroits encombrés. La troisième technique, et la plus utilisée à l'heure actuelle, est l'implantation de l'émetteur dans la cavité abdominale. Nous avons opté pour cette dernière méthode puisque ayant déjà fait ses preuves sur le sandre (Jepsen, Koed & Okland, 1999; Koed *et al.*, 2000; Koed & Thorstad, 2001). Le protocole que nous avons suivi est décrit ci-dessous.

Le poisson était placé dans un bac puis anesthésié en y diluant 5 mL.L⁻¹ de phénoxyéthanol[®]. L'individu est prêt pour l'intervention dès que son rythme respiratoire (battement des opercules) ralentit et que les mouvements natatoires sont stoppés.

Ensuite le sandre était placé face dorsale sur un support en « V ». Une incision de 10 à 15 mm était pratiquée sous la ceinture pelvienne, en postillon jugulaire chez les Percidés. L'incision ne doit être ni trop courte, afin de ne pas déchirer la paroi abdominale lors de l'insertion de l'émetteur, ni trop longue afin de réduire le traumatisme et les risques d'expulsion de l'émetteur via l'incision. L'émetteur était ensuite inséré après avoir été désinfecté dans un bain d'Hibitan[®]. Un antibiotique (Duphapen LA[®], 0,1 mL.kg⁻¹) était ensuite injecté dans la cavité abdominale afin de prévenir toute infection post-opératoire. L'incision était ensuite refermée par trois points de suture effectués à l'aide d'un fil résorbable (Ethicon Vicryl[®] 2/0) (Photos 4). Celui-ci se dissout de lui même au bout de quelques semaines, le temps que la plaie cicatrise. Quelques gouttes d'antiseptique (Bétadine[®]) étaient ensuite déposées sur la plaie afin de favoriser la cicatrisation.

Le sandre placé dans un bac de recouvrement oxygéné, était gardé quelques heures voire une nuit en observation avant d'être relâché à l'endroit de sa capture.



Photos 4. Implantation d'un émetteur. A : incision ; B : implantation ; C, D, E et F : réalisation des points de suture.

5.2.1.2. La localisation

La majorité des berges étant inaccessibles à pied, la localisation des individus marqués s'est faite en bateau à moteur à bord duquel se trouvait deux personnes : le pilote et la personne en charge de localiser les poissons. Un hydrophone était fixé à l'avant du bateau de façon à rester à l'écoute en permanence même lors des déplacements. Une fois qu'un signal était capté, le moteur était stoppé pour approcher le plus discrètement possible et le récepteur branché à un hydrophone directionnel permettait d'affiner la localisation en fonction de la puissance du signal. Des tests effectués à l'aide d'émetteurs cachés ont montré que le signal

pouvait être capté à une distance maximale de 170 m. Une fois proche de la source du signal, la précision de localisation était en moyenne (\pm écart type) de 28 cm \pm 28 cm.

A chaque localisation, les informations suivantes étaient enregistrées :

- ✓ Le code de l'individu
- ✓ L'heure
- ✓ Les coordonnées latitude / longitude
- ✓ La profondeur
- ✓ La présence de débris ligneux immergés (p. ex. embâcles, troncs...)
- ✓ La hauteur de la végétation
- ✓ Le type de végétation rivulaire, déterminé en fonction de la structure du végétal :
 - Plantes herbacées : tige simple (p. ex. *Phragmites australis*, *Juncus maritimus*, *Arundo donax*)
 - Buissons : amas de tiges ou de petites branches avec ou sans petit tronc (p. ex. *Phillyrea angustifolia*, *Rubus fruticosus*...)
 - Arbres : tronc relativement large munis de branches (p. ex. *Tamarix gallica*, *Ulmus minor*...)
 - Berge nue : absence de végétation

Certaines essences peuvent être, selon leur taille et leur constitution, classées parmi les buissons ou parmi les arbres (p. ex. *Tamarix gallica*).

5.2.1.3. Stratégie de pistage

Les individus ont été localisés à raison de deux fois par semaine, le mardi et le vendredi. Une fréquence plus élevée aurait posé des problèmes d'organisation avec une expérimentation mise en place parallèlement (Cf. Sommaire) et vis-à-vis de la disponibilité du personnel. Ces localisations, espacées d'au moins deux jours, peuvent être considérées indépendantes les unes des autres. En effet, un sandre est capable de parcourir plus de 7 km en 24h (Cf. Annexe 2) : l'habitat observé au temps t ne dépendra donc pas de celui fréquenté au temps t - 2.

5.2.1.4. Traitement et analyse des données

5.2.1.4.1. Variables d'habitat

Les variables retenues afin de caractériser l'habitat des sandres pistés proviennent des données récoltées sur le terrain lors des sessions de pistage ou à posteriori, à la suite de l'analyse des positions des sandres sur la carte géoréférencée du réseau de drainage.

Nous avons donc décrit l'habitat en fonction de :

- ✓ La distance par rapport au Vaccarès
- ✓ L'ordre du canal :
 - Canal principal
 - Tributaire primaire (largeur entre 5 et 10m)
 - Tributaire secondaire (largeur < 5m)
- ✓ La profondeur (cm) classée par la suite en 3 catégories :
 - 0 à 99 cm
 - 100 à 149 cm
 - Supérieure à 150 cm
- ✓ La présence de débris ligneux immergés (embâcle, tronc...)
- ✓ Le type de végétation, déterminé en fonction de la structure du végétal (Cf. 5.2.1.2)
- ✓ La hauteur de la végétation classée par la suite en 4 catégories :
 - 0 à 49 cm
 - 50 à 149 cm
 - 150 à 299 cm
 - Supérieure à 300 cm

5.2.1.4.2. Habitat disponible

L'habitat disponible pour un poisson donné a été estimé par la fréquence de chaque type d'habitat dans le domaine vital de l'ensemble des individus traqués (c.-à-d. la position la plus en aval et la plus en amont tout individu confondu).

5.2.1.4.3. Habitat utilisé

Les préférences d'habitat du sandre ont été testées à l'aide du test de Friedman (Friedman, 1937; Iman & Davenport, 1980). Pour chaque individu pisté, il s'agit de calculer la différence entre la disponibilité (fréquence dans le milieu) et l'utilisation (fréquence d'utilisation) de chaque catégorie d'un type d'habitat (p. ex. les différentes catégories de profondeur), puis de classer les résultats par rang. L'hypothèse testée est F1 : les rangs des différences entre habitat disponible et habitat utilisé sont égaux. Si F1 est rejetée, le test LSD de Fisher (Least Significant Difference) est utilisé pour vérifier quelle catégorie est significativement différente en terme de disponibilité / utilisation (Allredge & Ratti, 1986). Dans ce cas, l'hypothèse testée est F2 : le rang de la différence entre disponibilité et utilisation est le même pour la catégorie i et pour la catégorie j .

5.2.1.4.4. Différences inter-sexe et inter-mois dans l'utilisation de l'habitat

L'habitat étant une notion multivariée, nous avons effectué des Analyses en Composantes Principales sur Variables Instrumentales (ACPVI) (Rao, 1964; Sabatier, Lebreton & Chessel, 1989) afin de tester les différences d'utilisation de l'habitat selon les sexes, les mois et l'interaction des deux (c.-à-d. à savoir si l'utilisation de l'habitat de chaque sexe variait en fonction du mois). L'ACPVI est une combinaison d'ordination multivariée classique et de régression multiple. Il s'agit de coupler deux tableaux avec un point de vue dissymétrique (c.-à-d. expliquer un tableau Y par un tableau X). Lorsque le tableau à expliquer relève d'une AFC (p. ex. tableau faunistique) et le tableau explicatif d'une ACP (p. ex. relevé de milieu), il s'agit d'une AFCVI aussi appelée ACC (Analyse Canonique des Correspondances). Dans le cas où les deux tableaux relèvent d'une ACP, comme c'est le cas ici, il s'agira d'une ACPVI.

La significativité est testée en effectuant 1000 permutations des lignes du tableau (où une ligne représente un individu i au jour j) selon la classe testée (c.-à-d. sexe, mois ou sexe*mois). Pour chaque permutation, l'inertie est calculée et au final la probabilité p de rejeter l'hypothèse nulle est donnée par la fréquence relative des valeurs d'inertie simulées qui sont égales ou supérieures à la valeur de l'inertie observée.

Les traitements statistiques ont été réalisés avec ADE-4 pour Windows® PC (Thioulouse *et al.*, 1997) (disponible à <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4.html>) et Spss 11.0 (SPSS Inc, 1999).

5.2.2. Résultats

5.2.2.1. Survie des poissons marqués

Trois individus (N°46, 156 et 162) ont disparus 3 jours avant le début de l'expérience (Tableau 11). Le transmetteur N°46 a été récupéré dans l'eau sous un dortoir de cormorans (*Phalacrocorax carbo*). En revanche, les N°156 et 162 n'ont pas été retrouvés. Le sandre N°143 a été perdu fin avril, le N°170 s'est fait capturé en juin par un pêcheur amateur au vif et le N°86 a été pêché par un pêcheur professionnel en octobre. Malheureusement, ni la taille ni le poids ne nous ont été communiqués. Le sandre N°110 est devenu totalement stationnaire fin avril : les tentatives pour le faire bouger se sont révélées vaines et étant localisé dans un embâcle, aucune récupération de l'animal ou du transmetteur n'a pu se faire. La batterie du transmetteur N°73 s'est déchargée au cours d'un suivi en juin (Tableau 11).

Le sandre N°74 a été recapturé début juillet 2002 à l'aide d'une seine de plage et d'un ganguis dans un petit tributaire. Il mesurait alors 516 mm (longueur à la fourche) et pesait 1370 g soit 64 mm et 449 g de plus que lors de sa première capture. La cicatrice due à l'implantation du transmetteur était difficilement visible. Le sandre N°96 a été pris par un pêcheur amateur fin mai 2004. Lors de sa recapture, cette femelle mesurait environ 800 mm. A la fin de l'opération de pistage, les autres individus étaient localisés dans des parties du canal où nous n'avions pas l'autorisation d'accès.

Au final, parmi les 13 poissons marqués, 10 (4 mâles et 6 femelles) ont été pistés durant les sessions hebdomadaires (Tableau 11).

Tableau 11. Récapitulatif des caractéristiques des sandres pistés. LF : longueur à la fourche ; PP : poids du poisson ; PE : Poids de l'émetteur ; Pro. : professionnel ; Am. : amateur

| Code | LF (mm) | Poids (g) | PP / PE (%) | Sexe | Date de marquage | Date de fin de pistage | Destin | Nbre localisations |
|---------------------|------------|-------------|-------------|------|------------------|------------------------|--------------|--------------------|
| 46 | 386 | 509 | 1,8 | M | 08/02 | 11/02 | Cormoran | 0 |
| 50 | 451 | 770 | 1,2 | M | 19/02 | 09/07 | Inconnu | 39 |
| 62 | 472 | 1057 | 0,9 | F | 26/04 | 28/06 | Inconnu | 15 |
| 73 | 624 | 2800 | 0,3 | F | 25/02 | 13/06 | Inconnu | 28 |
| 74 | 452 | 921 | 1,0 | F | 20/02 | 09/07 | Recapturé | 32 |
| 86 | 474 | 1186 | 0,8 | F | 06/02 | 09/07 | Pêcheur pro. | 27 |
| 96 | 395 | 567 | 1,6 | F | 08/02 | 28/06 | Pêcheur am. | 20 |
| 110 | 605 | 3600 | 0,3 | F | 22/03 | 03/05 | Mort ? | 18 |
| 128 | 390 | 619 | 1,5 | M | 28/01 | 09/07 | Inconnu | 39 |
| 143 | 629 | 3150 | 0,3 | M | 08/02 | 26/04 | Inconnu | 18 |
| 152 | 414 | 612 | 1,5 | M | 08/02 | 11/02 | Inconnu | 0 |
| 162 | 385 | 528 | 1,7 | M | 06/02 | 11/02 | Inconnu | 0 |
| 170 | 491 | 1209 | 0,8 | M | 29/03 | 28/05 | Pêcheur am. | 16 |
| <i>Total ; Moy.</i> | <i>474</i> | <i>1348</i> | <i>1,0</i> | | | | | <i>252</i> |

5.2.2.2. Mouvements et habitats

5.2.2.2.1. Localisation des sandres dans le réseau de drainage

Les 10 individus pistés lors des sessions hebdomadaires ont été localisés dans certaines parties bien précises du réseau (Figure 34). Certains endroits étaient occupés régulièrement par un individu alors que d'autres l'étaient par plusieurs sandres des deux sexes. Cependant, les mâles ont été plus fréquemment localisés en amont du canal principal alors que les femelles se situaient plus en aval dans des tributaires. Malgré cela, les domaines vitaux de chacun des sexes étaient chevauchants durant la période de l'étude. Aucun sandre n'a été localisé dans le Vaccarès et les places les plus prisées en juin se situaient à la sortie d'exutoires.

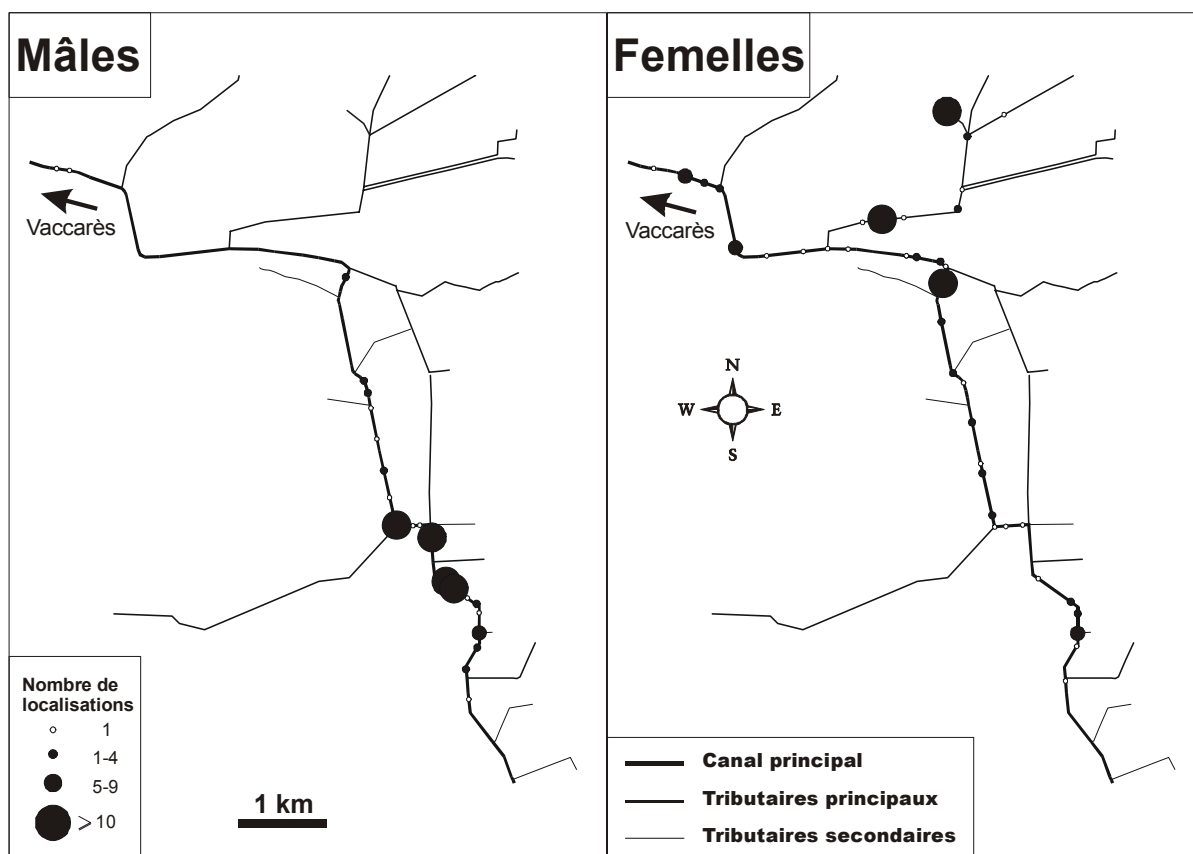


Figure 34. Localisation des sandres pistés de mars à début juillet dans le réseau de drainage.

La plupart des mâles ont une amplitude de mouvement relativement faible par rapport aux femelles qui, de début avril à fin mai, tendent à migrer vers l'aval aussi bien dans le canal principal que dans les tributaires (Figure 35). Certaines de ces migrations ont lieu en même temps ou peu après une brusque augmentation du débit (Figure 36).

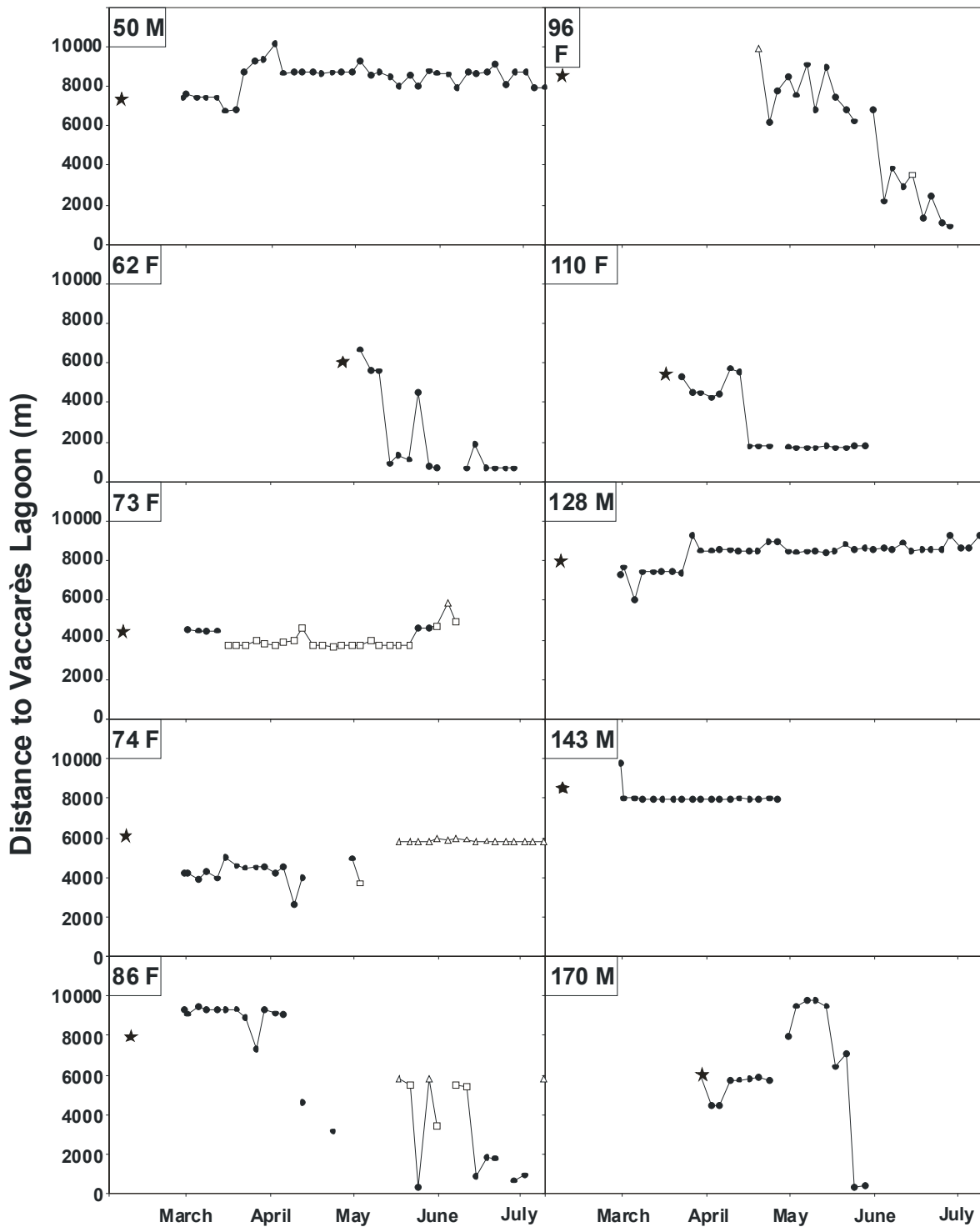


Figure 35. Localisations bi-hebdomadaires des sandres pistés (identifiées selon leurs code et sexe) par rapport au Vaccarès (point 0 sur l'axe Y). Etoile : site de remise à l'eau ; rond : localisation dans le canal principal ; carré : localisation dans les principaux tributaires ; triangle : localisation dans les tributaires secondaires et ? : localisation supposée.

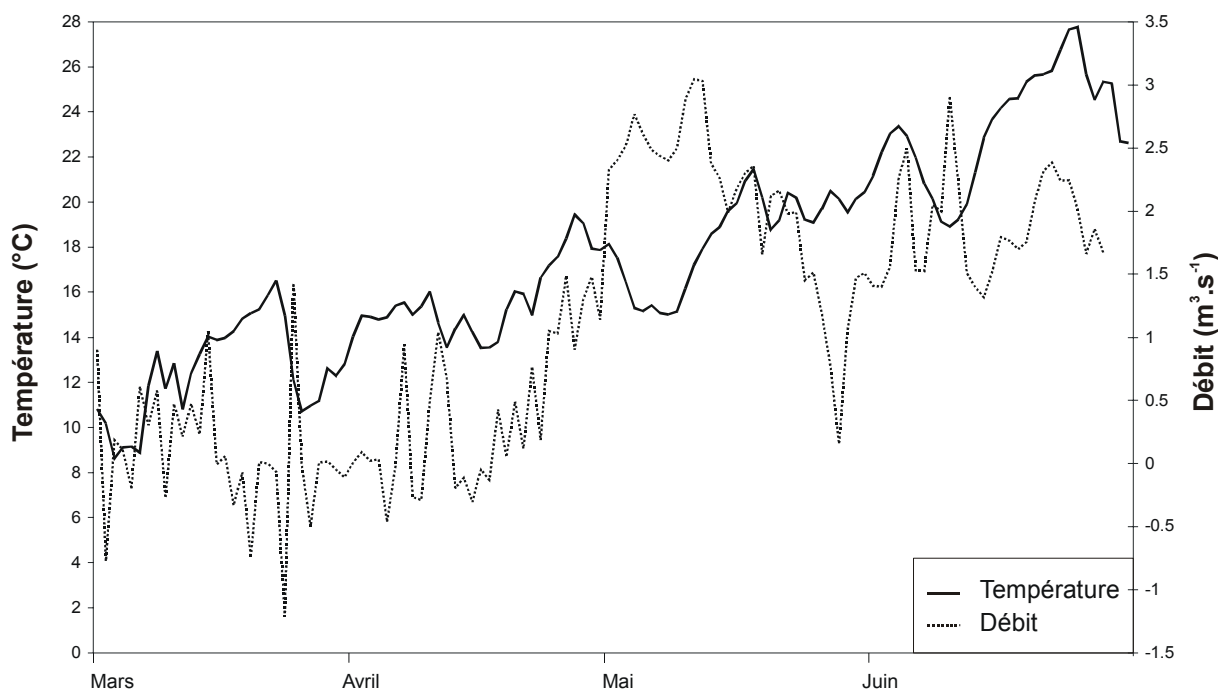


Figure 36. Evolution du débit et de la température de début mars à fin juin 2002.

5.2.2.2.2. Caractéristiques de l'habitat disponible

Dans la partie du réseau de drainage étudiée, on observe que plus l'on s'éloigne du Vaccarès, plus la profondeur augmente (c.-à-d. de moins d'un mètre à plus de 1,5 m) (Figure 37). En revanche les tributaires étudiés, dont la plupart se situent dans la partie aval, sont de faibles profondeurs. Les arbres et la haute végétation sont particulièrement présents en amont et au centre de la zone étudiée. Les buissons sont principalement localisés sur la partie orientée nord-sud alors que les plantes herbacées (principalement des roseaux) sont surtout sur la partie orientée est-ouest (Figure 37 & Photo 5).

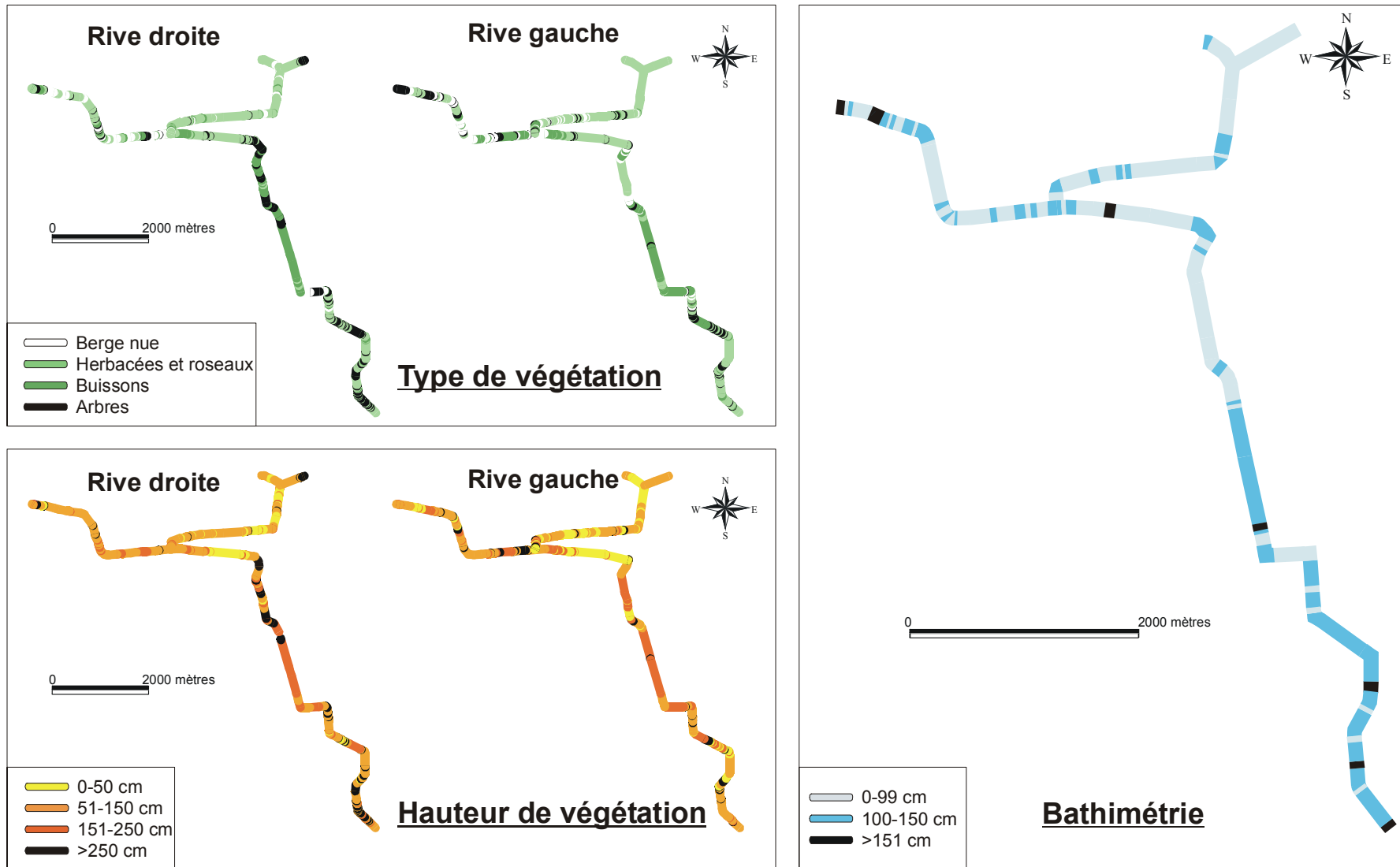


Figure 37. Cartographie de la végétation et de la bathymétrie de la zone du bassin du Fumemorte étudiée.



Photo 5. Illustrations de rypisilves du Fumemorte. A) Berges dégagées (plantes herbacées basses) ; B) Berges relativement encombrées (roseaux) ; C) Berges encombrées (arbres et buissons)

5.2.2.2.3. Preferenda d'habitat

Une différence significative a été trouvée entre les profondeurs disponibles et utilisées ($T_{2,18} = 33,9$; $p < 0,001$). Les sandres pistés ont évité les parties peu profondes au bénéfice de celles ayant une profondeur comprise entre 1 m et 1,5 m (Tableau 12 & Figure 38).

De même, la végétation sélectionnée était significativement différente de la végétation disponible aussi bien du point de vue du type ($T_{2,27} = 5,6$; $p < 0,05$) que de la hauteur ($T_{2,18} = 6,7$; $p < 0,05$). Les sandres préféraient les zones où la végétation rivulaire était composée d'arbre et/ou de végétaux de plus de 3 m de haut et évitaient les endroits où la hauteur de la végétation était comprise entre 0,5 et 1,49 m (Tableau 12 & Figure 38). Enfin, 49 % des localisations étaient à proximité immédiate d'embâcles ou de débris ligneux.

Tableau 12. Comparaison de la différence utilisation - disponibilité pour chaque catégorie d'habitat par le test LSD de Fisher. A : profondeur, B : type de végétation et C : hauteur de la végétation. Les valeurs de p sont notées au-dessus de la diagonale du tableau et la significativité en-dessous telle que : N.S. : Non Significatif ; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$ et *** $p < 0,001$.

| A | <100 | 100-149 | >150 |
|----------------|----------------|----------------|----------------|
| <100 | | *** | *** |
| 100-149 | <0,001 | | * |
| >150 | <0,001 | 0,032 | |

| B | Aucune | H & R | Buisson | Arbre |
|------------------|---------------|------------------|----------------|--------------|
| Aucune | | N.S. | N.S. | *** |
| H & R | 1 | | N.S. | *** |
| Buisson | 1 | 1 | | *** |
| Arbre | <0,001 | <0,001 | <0,001 | |

| C | <50 | 50-149 | 150-299 | >300 |
|----------------|---------------|---------------|----------------|----------------|
| <50 | | * | N.S. | * |
| 50-149 | 0,017 | | N.S. | *** |
| 150-299 | 0,088 | 0,457 | | *** |
| >300 | 0,030 | <0,001 | <0,001 | |

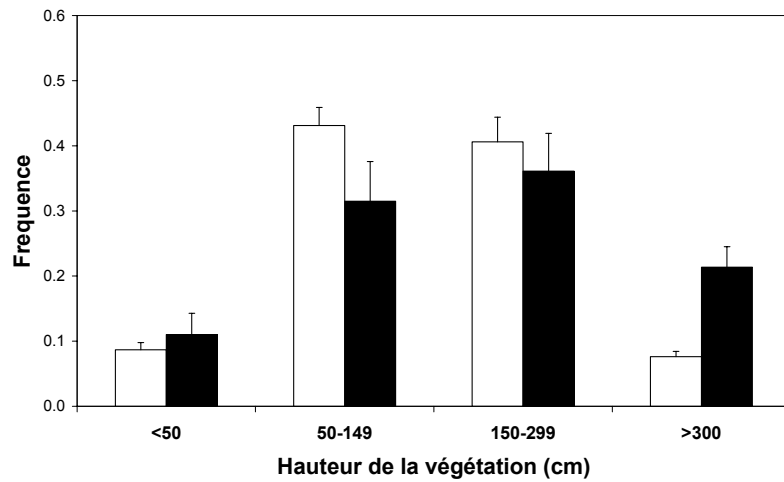
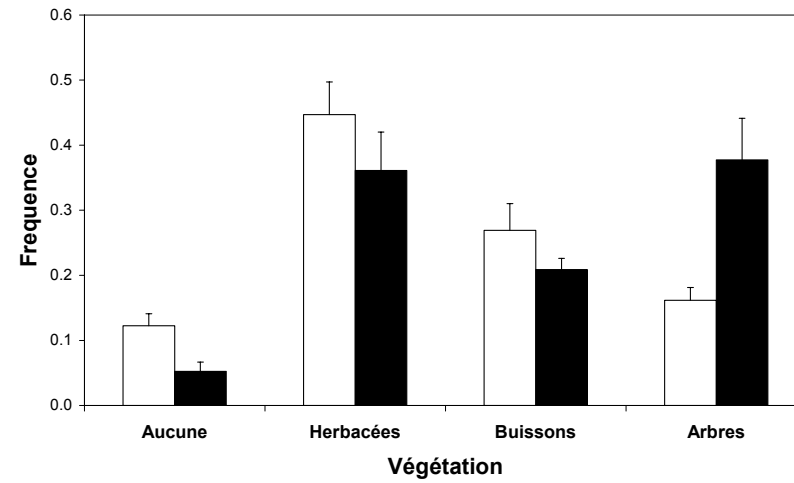
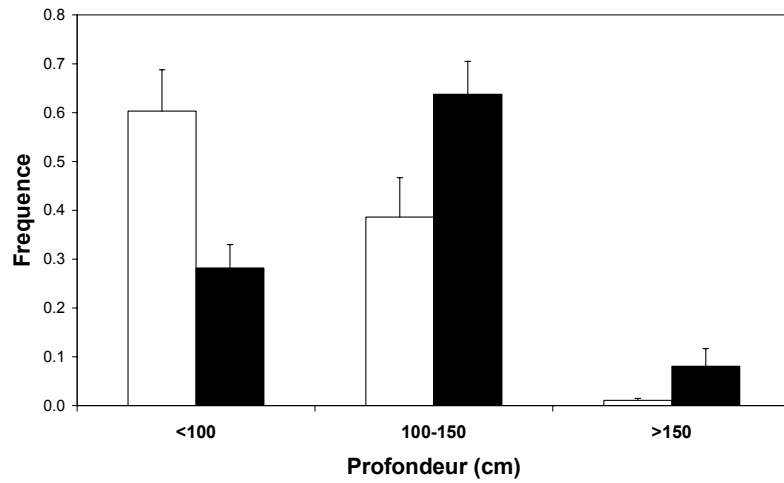


Figure 38. Comparaison entre habitat disponible (en blanc) et habitat utilisé par les 10 sandres pistés (en noir) (moyenne + 1 S.E.).

5.2.2.2.4. Variabilité due au sexe et au mois

L'habitat utilisé par les sandres était significativement différent selon les mois (Tableau 13). En mars, ils étaient plutôt localisés en amont dans le canal principal ou la végétation rivulaire était principalement composée de buissons. En avril-mai, les sandres se trouvaient dans des zones moins profondes aux berges ombragées (arbres) et riches en embâcles. A la fin de cette période, certains ont migré vers l'aval et sont entrés dans des tributaires.

Tableau 13. Résultats de l'ACPVI : % de contribution et significativité des variables explicatives.

| Variabiles | Inertie | Significativité |
|------------|---------|-----------------|
| Mois | 5,8% | p<0,001 |
| Sexe | 7,1 % | p<0,001 |
| Mois*Sex | 4,0% | p<0,001 |

Enfin, en juin-début juillet, les poissons étaient préférentiellement dans les parties les plus profondes des tributaires aux berges riches en herbacés et roseaux (Figure 39).

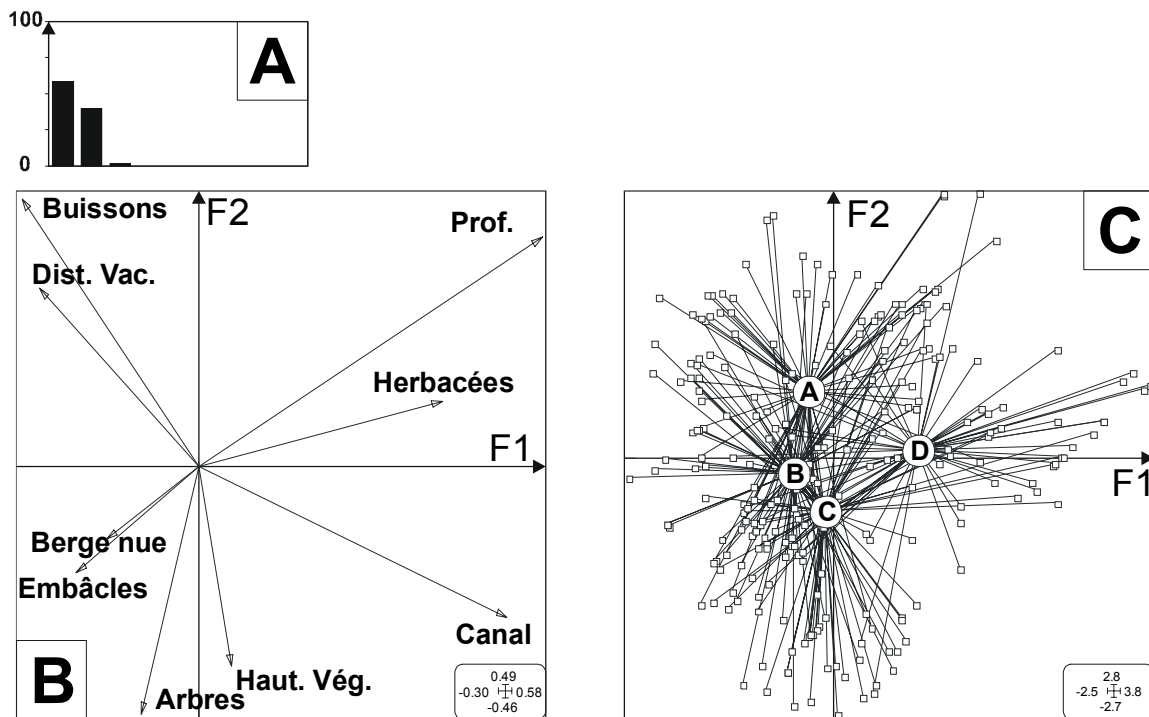


Figure 39. Résultat de l'ACPVI donnant l'habitat utilisé par les 10 sandres pistés en fonction des mois. A : % d'inertie des axes ; B : projection des variables sur le plan factoriel F1-F2 ; C : projection en étoile des individus sur le plan factoriel F1-F2. Les individus sont regroupés en fonction de la période de localisation dont le code* se situe au niveau du barycentre du nuage de point (c.-à-d. moyenne des coordonnées). * A : mars ; B : avril ; C : mai et D : juin-début juillet.

Mâles et femelles ont montré des préférences en terme d'habitat significativement différentes (Tableau 13) : les mâles étaient plutôt localisés en amont dans le canal principal alors que les femelles se situaient préférentiellement en aval dans les tributaires (Figure 35 & Figure 40).

L'interaction de l'effet « sexe » et de l'effet « mois » s'est révélée significative (Tableau 13). En mars, mâles et femelles étaient localisés dans le même type de milieu puis, dès avril, leurs préférences d'habitat ont divergé. En avril et en mai, certaines femelles ont descendu le canal principal vers des zones riches en buissons (Figure 41). Cette migration correspond à peu de chose près à l'augmentation du débit du canal (Figure 35 & Figure 36). En juin-début juillet, les femelles étaient principalement situées dans les tributaires bordés de plantes herbacées (roseaux principalement). Quant aux mâles, d'avril à début juillet, ils étaient localisés en amont au niveau de zones riches en arbres et en embâcles.

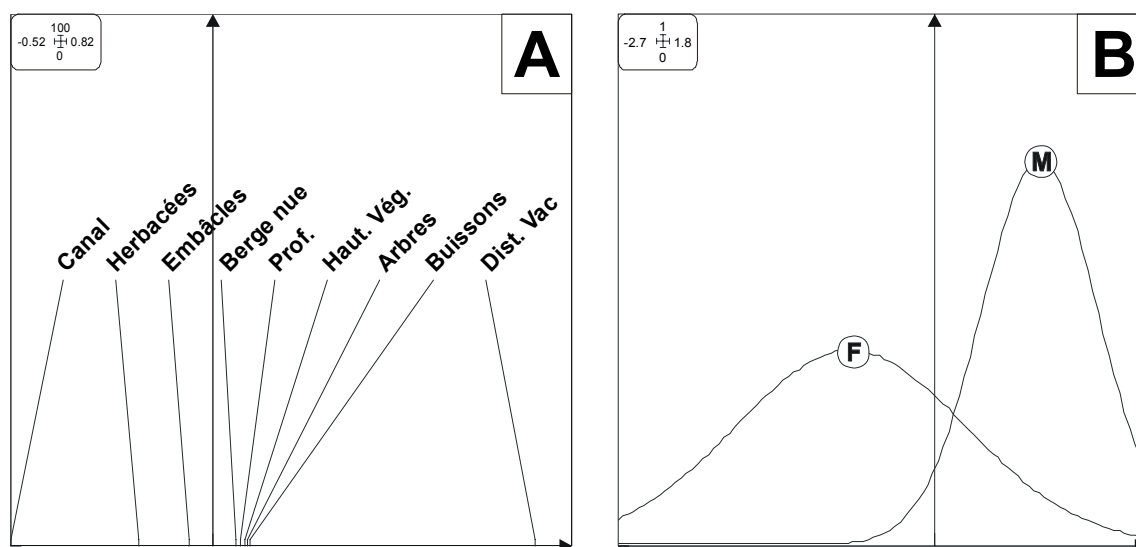


Figure 40. Résultat de l'ACPVI donnant l'habitat utilisé par les 10 sandres pistés en fonction de leur sexe. A : projection des variables sur l'axe factoriel F1 ; B : projection selon une gaussienne des individus sur l'axe factoriel F1. Les individus sont regroupés en fonction de leur sexe (M : mâles et F : femelles).

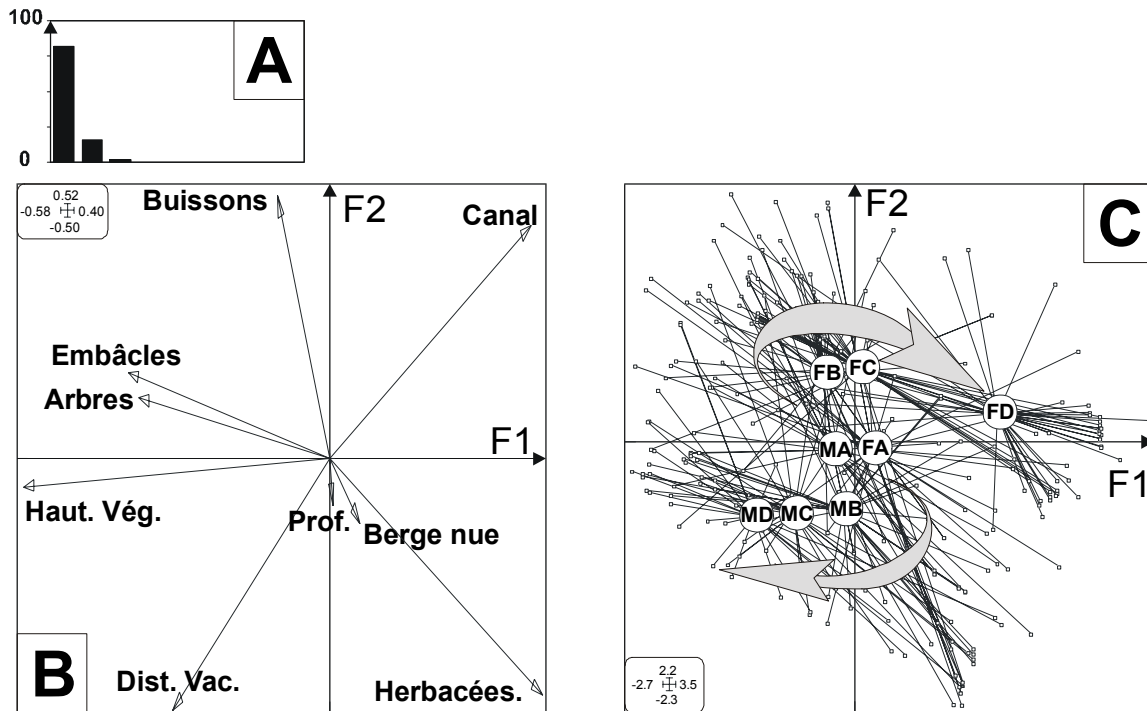


Figure 41. Résultat de l'ACPVI donnant l'habitat utilisé par les 10 sandres pistés en fonction des mois et de leur sexe. A : % d'inertie des axes ; B : projection des variables sur le plan factoriel F1-F2 ; C : projection en étoile des individus sur le plan factoriel F1-F2. Les individus sont regroupés en fonction de la période de localisation et de leur sexe (le code reprend ceux des Figure 39 et Figure 40).

5.2.3. Discussion

Sur les treize sandres marqués, dix ont pu être suivis au cours de la période d'étude. Un des sandres disparus a probablement été prédaté par un cormoran ce qui n'est pas surprenant compte tenu du fait que cette espèce est capable d'ingurgiter de jeunes sandres adultes (Santoul *et al.*, 2004). D'ailleurs la majorité de nos poissons marqués montraient les cicatrices typiques dues à des attaques de cormorans. Durant et après l'étude, deux sandres suivis ont été capturés par des pêcheurs amateurs et par un pêcheur professionnel. L'ensemble de ces observations donne des indications sur les prédateurs potentiels du sandre dans le canal ainsi que sur les causes des disparitions inexpliquées des autres sandres marqués. Sur quatre poissons récupérés, nous avons eu des informations seulement sur deux recapturés, cinq et 29 mois après leur marquage. Leur croissance était tout à fait conforme à celle caractérisée pour l'ensemble de la population (Cf. 6.3.1) ce qui suggérerait que l'implantation n'a pas eu d'effet négatif majeur sur leur métabolisme.

Lors de la récupération du sandre N°74 dans un tributaire secondaire, nous avons capturé, sur une distance de 30 m, onze sandres non marqués mesurant entre 10 à 74 cm. De même lors d'une tentative de récupération du N°50 à l'aide d'une ligne eschée d'un vif, nous avons attrapé un sandre non marqué de 45 cm. Enfin, à plusieurs occasions, 2 ou 3 sandres marqués ont été localisés dans un tronçon de moins de 50 m. Ainsi, il est raisonnable de penser que les résultats concernant les préférences d'habitat des sandres suivis sont en partie généralisables à l'ensemble des sandres adultes du Fumemorte.

A l'échelle du bassin, les sandres ont colonisé aussi bien le canal principal que ses tributaires, même étroits (c.-à-d. environ 4 m). Parmi les dix sandres pistés lors des sessions hebdomadaires, 5 ont été localisés au moins une fois dans un tributaire. En revanche aucun sandre marqué n'a été localisé dans le Vaccarès ce qui aurait été possible compte tenu de la capacité des adultes à s'adapter aux salinités supérieures à 10 g.L⁻¹ (Brown, Moore & Quabius, 2001; Kafemann, Adlerstein & Neukamm, 2000). Toutefois, le N°86 a été recapturé par un pêcheur professionnel en octobre 2002 dans le Vaccarès non loin de l'embouchure du Fumemorte, suite à une augmentation du débit du canal due à des précipitations importantes. Le poisson aurait dérivé avec le courant dans l'étang, suggérant ainsi que les adultes descendent dans le Vaccarès dans certaines conditions.

En juin, les sandres ont eu tendance à occuper des sections du canal où l'eau était relativement brassée (c.-à-d. arrivés d'eau). Cette tendance a été confirmée par la capture des 11 sandres non marqués en aval d'une buse. Un tel comportement a déjà été observé en réservoir où les sandres se concentraient au niveau de l'arrivée du cours d'eau en été (Jepsen, Koed & Okland, 1999). Les poissons étaient vraisemblablement à la recherche d'endroits oxygénés. En effet, en été dans le canal du Fumemorte, la concentration en oxygène dissous peut chuter en dessous de 3 mg.L⁻¹ (surtout la nuit selon Crivelli, données non publiées) ce qui est inférieur au seuil critique mesuré par le sandre (c.-à-d. 6,93 mg.L⁻¹ selon Dolinin (1974).

Malgré une faible diversité des habitats du réseau de drainage, les sandres marqués ont montré des préférences. Les sandres pistés ont significativement sélectionné les zones où la profondeur était supérieure à 1 m évitant les parties peu profondes qui constituent 60 % du réseau étudié. D'autre part, ils étaient préférentiellement localisés au niveau des berges riches en végétation haute composée en particulier d'arbres. Près de la moitié des localisations était située dans ou à proximité d'embâcles. A noter que cela peut avoir été sous-estimé du fait que

la turbidité de l'eau empêchait l'observation des débris ligneux totalement immergés. Une ripisylve relativement fournie procure de l'ombre ainsi que des racines, embâcles et autres débris ligneux qui constituent d'importants refuges pour les poissons (Allouche, 2002; Crook & Robertson, 1999; Inoue & Nakano, 1998; Wesche, Goertler & Frye, 1987) notamment contre la prédation (Allouche & Gaudin, 2001; Crook & Robertson, 1999). Le sandre peut donc y trouver ses proies mais surtout s'y reposer à l'abri de la prédation aviaire. Au final, peu d'endroits dans le réseau de drainage sont susceptibles de répondre aux préférences du sandre : les zones dont la profondeur dépasse 1 m ou dont la berge présente une haute végétation ou des arbres représentent respectivement moins de 40, 20 et 10 % du réseau étudié.

En mars-début avril, en période de reproduction, mâles et femelles se situaient dans la partie amont du canal au niveau de berges riches en buissons, arbustes et autres ronces indiquant de présumées zones de frayère. Les œufs et les larves de sandre sont sensibles aux faibles taux d'oxygène dissous et ne doivent donc pas se trouver en contact avec un substrat vaseux qui les asphyxierait (Balon, Momot & Regier, 1977). C'est pourquoi le sandre choisit souvent un substrat minéral grossier pour établir son nid (Argillier *et al.*, 2004; Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003; Roqueplo, 1982). Lorsqu'un tel substrat n'est pas disponible, comme c'est le cas pour le canal du Fumemorte, le sandre utilise volontiers les racines des végétaux et autres débris ligneux pour y déposer ses œufs (Jepsen, Koed & Okland, 1999; Koed *et al.*, 2000). De tels supports de pontes se trouveront donc préférentiellement au niveau des berges riches en végétation disposant de branches et de racines immergées comme cela a été observé dans le cas présent. Les mâles ont fait preuve d'une mobilité réduite en comparaison des femelles, voire même de phases totalement stationnaires, principalement entre mars et avril. Ce comportement correspond à la confection et à la garde du nid par le mâle (Jepsen, Koed & Okland, 1999; Koed *et al.*, 2000; Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003). Courant avril, les femelles ont migré vers l'aval et remonté dans certains tributaires ce qui peut s'expliquer par la recherche de proies. En effet, les athérines se reproduisent dans les tributaires et les marais à partir d'avril et dès juin, adultes et juvéniles retournent dans le Vaccarès (Rosecchi & Crivelli, 1995). Les migrations des sandres femelles correspondent à une augmentation du débit. Cela peut être dû au fait que les prédateurs suivent leurs proies (c.-à-d. athérines) dont les migrations sont influencées par les conditions hydrauliques du canal (Rosecchi & Crivelli, 1995). De telles migrations

déterminées par le besoin alimentaire chez le sandre ont déjà été décrites en milieu naturel (Koed *et al.*, 2000).

5.3. Mouvements annuels des 0+

5.3.1. Matériel et méthodes

Les données analysées proviennent des échantillonnages réalisés 5 jours par mois dans le Fumemorte et le Vaccarès à l'aide respectivement de 2 ganguis et d'une capéchade (Cf. Chapitre 3). Ces deux engins de pêche capturent les 0+ à partir de 20 mm environ. De plus, le protocole d'échantillonnage du Fumemorte avec les deux ganguis pêchant dans les deux sens, permet d'analyser la direction des mouvements des 0+. Afin d'étudier les mouvements entre l'étang et le canal, nous avons sélectionné les pêches de 1997 à 2000, années durant lesquelles le Vaccarès a été échantillonné tous les mois.

La détermination de l'âge des individus dans les captures a été réalisée à posteriori (Cf. 6.2.1). L'influence du débit du canal et de la température de l'air a été testée sur la direction du déplacement des 0+ dans le Fumemorte. Pour cela nous avons utilisé les échantillonnages de 1993 à 2002, période durant laquelle les moyennes journalières de ces facteurs environnementaux ont été mesurées. Pour chaque individu capturé, nous disposons : i) d'un sens de capture (c.-à-d. vers l'amont ou vers l'aval), ii) d'une température et iii) d'un débit. Comme le montre les histogrammes (Figure 42), la distribution des variables « débit » et « température » ne suivent pas une loi normale. Par conséquent, nous avons déterminé deux classes de débits avec des valeurs inférieures ou supérieures à $1,75 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ et deux classes de température avec des valeurs inférieures ou supérieures à 21°C . Les interactions [direction du déplacement*débit] et [direction du déplacement*température] ont été testées à l'aide du test du Chi^2 .

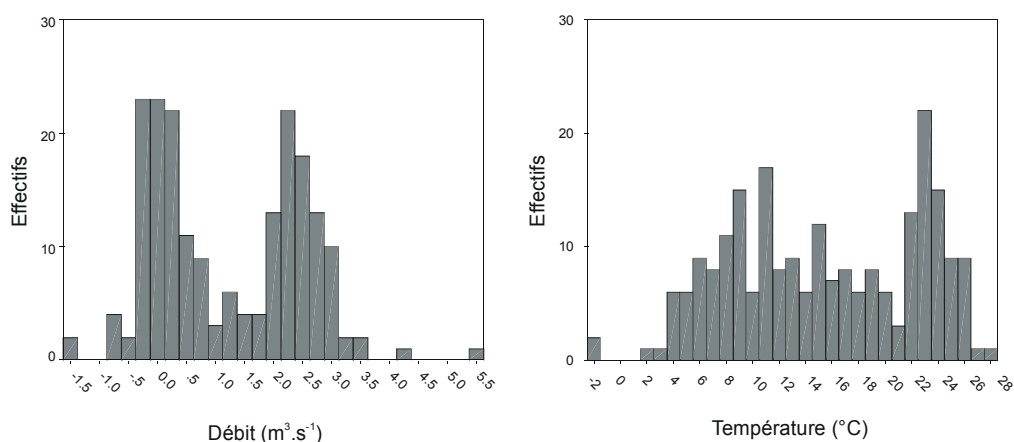


Figure 42. Distribution des valeurs de débit et de température de janvier 1993 à décembre 2002 (données P. Chauvelon).

5.3.2. Résultats

5.3.2.1. Mouvements entre le Fumemorte et le Vaccarès

Les premiers 0+ sont capturés dès le mois de mai (Tableau 14) dans le Fumemorte et/ou dans le Vaccarès selon les années (Figure 43).

Tableau 14. Moyenne mensuelle (\pm erreur standard) des longueur à la fourche (mm) des 0+ capturés entre janvier 1997 et décembre 2000.

| Mois | Mai | Juin | Juillet | Août | Septembre |
|---------|-------------|-------------|-------------|--------------|--------------|
| LF (mm) | 35 \pm 4 | 74 \pm 4 | 113 \pm 5 | 159 \pm 12 | 202 \pm 14 |
| Mois | Octobre | Novembre | Décembre | Janvier | Février |
| LF (mm) | 214 \pm 8 | 223 \pm 8 | 223 \pm 8 | 231 \pm 12 | 203 \pm 9 |

L'évolution des CPUE dans le Fumemorte montre une tendance à se répéter d'une année à l'autre (Figure 43). Un premier pic apparaît en juin puis les effectifs chutent en été. Un pic apparaît ensuite en octobre / novembre puis une nouvelle chute survient en février. Une cyclicité est aussi observée dans le Vaccarès mais avec un seul pic estival, le plus souvent en juillet, plus rarement en juin ou en août (Figure 43). Cependant durant l'hiver 1997 les CPUE sont restées relativement abondantes. A noter que régulièrement des 0+ apparaissent dès le mois de mai dans le Vaccarès en même temps que dans le canal. D'ailleurs en 1999, les 0+ apparaissent d'abord dans l'étang entraînant une superpositions des pics d'abondance dans le Vaccarès et dans le Fumemorte.

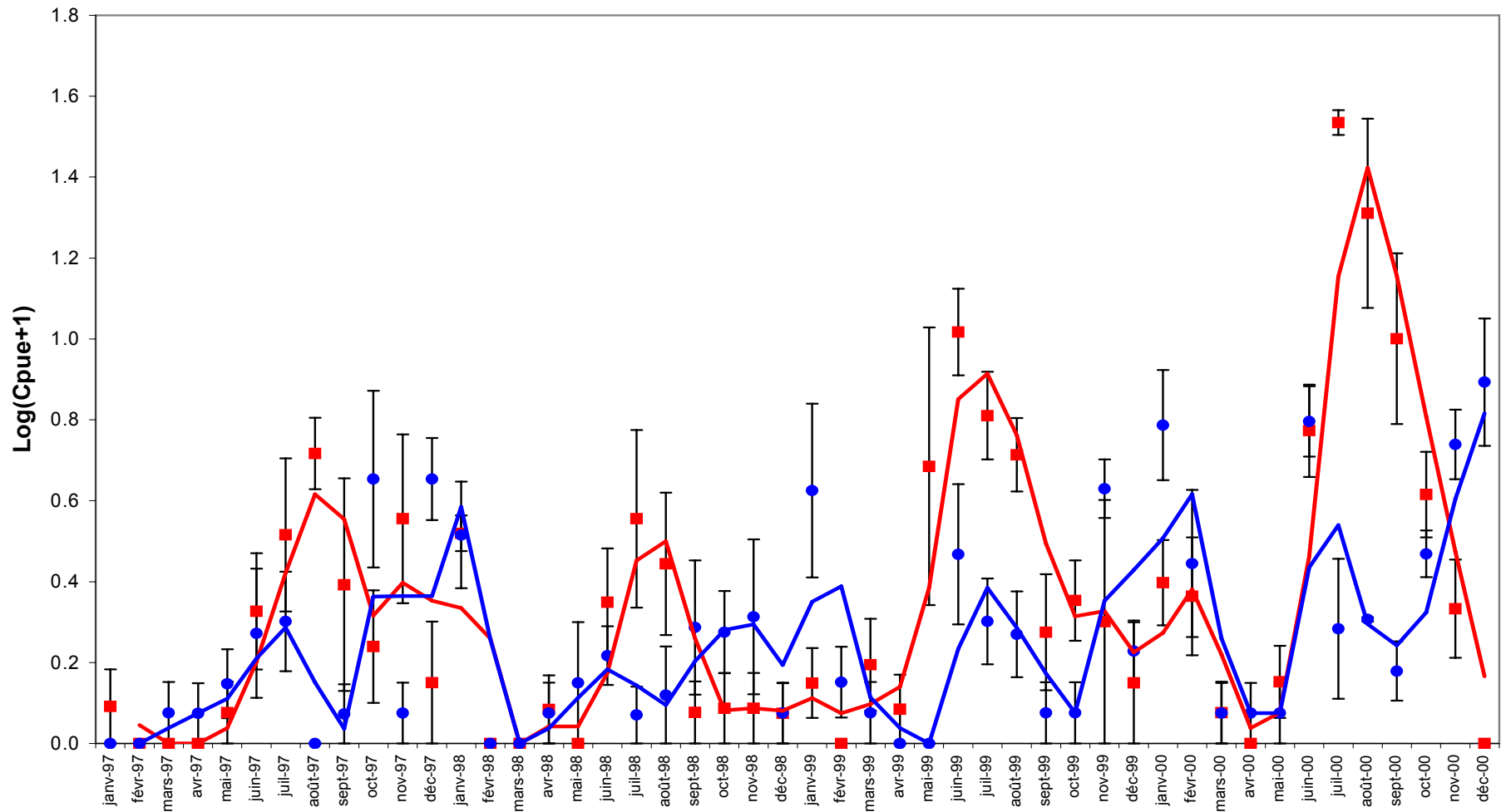


Figure 43. Moyennes mensuelles (± 1 E.S.) des CPUE de 0+ entre janvier 1997 et décembre 2000 dans le Fumemorte (rond bleu) et dans le Vaccarès (carré rouge). L'ajustement de chaque série chronologique a été obtenu à l'aide d'une moyenne mobile de raison 2.

5.3.2.2. Influence de l'hydraulique et la température sur le mouvement des 0+

Lorsque l'on décompose les échantillons du Fumemorte en fonction de la direction de capture, une alternance dans le sens du mouvement annuel des 0+ apparaît : entre mai et août, une grande majorité est capturée alors qu'ils vont vers l'aval. Puis les mouvements s'équilibrent et finissent par s'inverser entre mars et avril (Figure 44). La fréquence des individus montant ou descendant le canal est significativement dépendante du débit d'une part ($\text{Chi}^2 = 5,85$; $\text{ddl} = 1$; $p = 0,016$) et de la température de l'air d'autre part ($\text{Chi}^2 = 6,54$; $\text{ddl} = 1$; $p = 0,011$). Les 0+ ont tendance à dévaler au printemps alors que le débit et la température augmentent, et à remonter en automne alors que le débit est faible et que la température diminue.

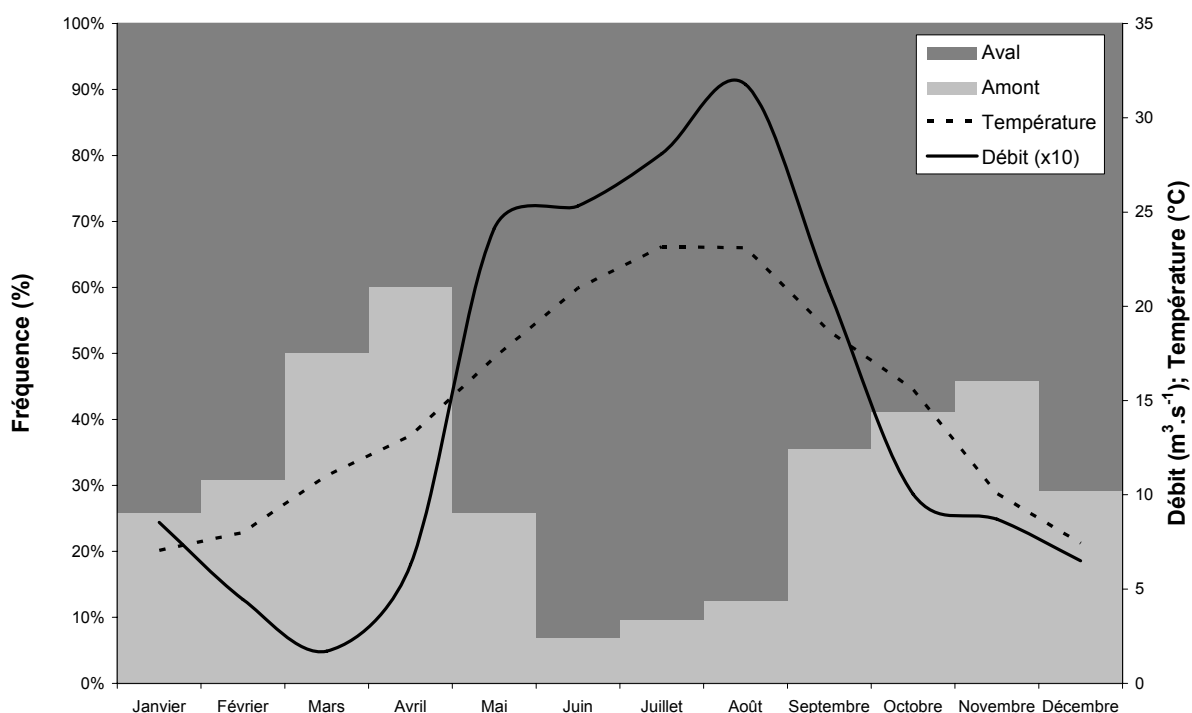


Figure 44. Fréquences (%) mensuelles des effectifs en fonction du sens de capture et moyennes mensuelles du débit et de la température de l'air. Données acquises entre janvier 1993 et décembre 2002.

5.3.3. Discussion

L'apparition d'un premier pic d'abondance des 0+ dans le Fumemorte suivi d'un second dans le Vaccarès alors que les captures diminuent dans le canal suggère que le sandre

se reproduit principalement dans le canal et que les 0+ dévalent ensuite dans l'étang. Le phénomène de dérive chez les juvéniles a été décrit chez de nombreuses espèces de poissons comme étant un facteur favorisant la dispersion des jeunes et l'exploitation des meilleures nourriceries (p. ex. Pavlov, 1994; Reichard, Jurajda & Ondrackova, 2002 ; Winkler *et al.*, 1997). Peu d'informations sont disponibles concernant la dérive des jeunes sandres et à l'heure actuelle, on ne sait pas s'il s'agit d'une migration passive, active ou active-passive *sensu* Pavlov (1994).

Régulièrement, les premiers 0+ apparaissent en même temps (mais pas en même densité) dans le Fumemorte et dans le Vaccarès. Cela peut s'expliquer par la présence de frayères en aval du point d'échantillonnage à proximité de l'embouchure ; les 0+ qui en seraient issus ne seraient donc pas capturés et arriveraient plus rapidement dans le Vaccarès. Une seconde explication serait qu'il existe des frayères dans le Vaccarès. Cependant, le seuil de tolérance des œufs de sandre ne dépasse pas 7 g.L^{-1} en milieu contrôlé et généralement les frayères observées dans le milieu naturel se situent dans des zones où la salinité ne va pas au-delà de 5 g.L^{-1} (Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003; Lehtonen, Fontell & Lappalainen, 2004). Or depuis janvier 1998, la salinité en bordure du Vaccarès n'est pas descendue en deçà de 8 g.L^{-1} . La présence de frayères dans le Vaccarès est donc peu probable. Il est cependant remarquable que les 0+ soient capables de coloniser des eaux dont la salinité est relativement élevée.

Après le pic estival dans le Vaccarès, les captures diminuent dans l'étang et remontent dans le Fumemorte à la fin de l'été ou au début de l'automne. Les 0+ n'hiverneraient donc pas dans l'étang mais dans le canal. On peut s'interroger sur le déterminisme d'un tel mouvement. Les athérines qui constituent la proie principale du sandre en Camargue (Kiener, 1968);(0), remontent en nombre dans le Fumemorte dès septembre (Rosecchi & Crivelli, 1995). Il est donc fort probable que les jeunes sandres, devenus ichtyophages, suivent les athérines afin de passer l'hiver près de leur principale source d'énergie. Ce type de migration trophique a auparavant été observée chez des sandres adultes qui descendaient la rivière en automne alors que l'abondance de proies diminuait en amont (Koed *et al.*, 2000). D'autre part, Lozys (2003) a observé que les sandres hivernaient dans une lagune dulçaquicole avant de gagner les eaux saumâtres de la mer Baltique au printemps. Cette migration répondrait à la recherche du meilleur compromis entre température et salinité permettant une croissance optimale. Il a été montré que plus la salinité du milieu se rapprochait de la concentration cellulaire du poisson, plus le coût énergétique alloué à l'osmorégulation était réduit (Boeuf & Payan, 2001). La

capacité à osmoréguler dépend entre autre de la température qui, si elle est trop basse, interrompt souvent les échanges ioniques chez les poissons provoquant un stress osmotique (Hochachka, 1988). L'influence de la balance température/salinité a été montrée sur la répartition dans le milieu des juvéniles de bars rayés (*Morone saxatilis*) (Hurst & Conover, 2002). Le fait que la température baisse alors que la salinité demeure relativement élevée (8 à 14 g.L⁻¹ selon les années) à la fin de l'été, pourrait donc expliquer que les jeunes sandres cherchent à remonter dans des zones plus douces. Cette remontée serait facilitée par la baisse du débit et la taille atteinte par les 0+ à cette période (20 cm en moyenne) qui leur procurerait une capacité natatoire plus importante. Ainsi, cette migration peut être attribuée à la satisfaction de besoins physiologiques (osmorégulation) et/ou trophique.

5.4. Conclusions

Les expériences de télémétrie et les suivis de captures ont permis de mettre en évidence des traits comportementaux des 0+ et des adultes du sandre dans le Fumemorte tant au niveau des mouvements que de son habitat. Les adultes ne se contentent pas de rester dans le canal principal et se tiennent aussi dans les tributaires, même étroits. Par contre, aucun des sandres marqués n'a été localisé dans le Vaccarès durant la période d'étude. Cependant, la recapture d'un des sandres marqués au niveau de l'embouchure suggère que les sandres y dévalent dans certaines conditions (p. ex. brusque augmentation du débit). En règle générale, les sandres ont évité les parties peu profondes du réseau (c.-à-d. <1 m) et préféré les zones où la ripisylve est dense et haute (arbres principalement) avec des embâcles et autres racines. Les présumées zones de frayères indiquées par les mâles stationnaires sur les nids étaient localisées dans des zones où la végétation rivulaire était fournie et dispensait racines et branches immergées constituant un support de ponte potentiel. Une fois éclos, les 0+ dérivent avec le courant dans le Vaccarès où ils demeurent jusqu'au début de l'automne. Profitant probablement d'une diminution du débit du canal, ils remontent dans ce dernier pour y passer l'hiver. Ce phénomène de migration est très probablement à l'origine des différences de capturabilité observée entre le ganguis et la capétchade (Cf. Chapitre 3). Le fait que seuls les 0+ colonisent le Vaccarès serait dû au fait que les adultes ont une capacité natatoire qui leur permettrait de ne pas dériver dans le Vaccarès dont la salinité n'assure pas un confort physiologique optimal. Mais cela reste à déterminer.

Chapitre 6. Traits d'histoire de vie et régime alimentaire du sandre en Camargue

6.1. Introduction

Les traits d'histoire de vie sont les principaux facteurs qui déterminent la dynamique d'une population (Stearns, 2000) dans le sens où ils influencent la structure en âge et la croissance de la population (Leips & Travis, 1999). D'un point de vue gestion et/ou conservation, une connaissance approfondie de la biologie de la reproduction d'une espèce évite de mettre en péril le stock de géniteurs et la population. Ainsi, déterminer la taille de première maturité permet d'instaurer une taille minimale légale de capture par les pêcheurs amateurs et/ou professionnels (Lehtonen, 1983; Van Densen, 1988). De même, la connaissance de la période de reproduction permet de déterminer les dates d'interdiction de sa pêche ou de mise en réserve des frayères; le sandre, de par son comportement grégaire et agressif, est particulièrement vulnérable à la pêche en cette période.

Les traits d'histoire de vie du sandre ont été relativement bien décrits mais essentiellement ceux des populations septentrionales (Deelder & Willemsen, 1964; Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003). Le sandre est une espèce de grande taille, atteignant sa maturité relativement tardivement, présentant une fécondité relative élevée et dispensant des soins parentaux. Cet ensemble de caractéristiques le classe parmi les espèces à stratégie dite « periodic » qui maximisent leur fécondité en réponse à un environnement stable (c.-à-d. prédictible) (Winemiller & Rose, 1992). Cependant, le sandre est présent à des latitudes suffisamment différentes pour qu'il soit confronté à une grande variété de conditions biotiques et abiotiques. Aussi, malgré le fait qu'il soit considéré comme une espèce d'eau chaude (relativement aux espèces vivant dans les régions tempérées), peu d'études ont décrit les traits d'histoire de vie des populations de sandre dans la zone méridionale de son aire de répartition (Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003). Dans le cadre de l'apport de connaissances nouvelles sur l'écologie de l'espèce d'une part et sur la dynamique de la population du Fumemorte d'autre part, ce chapitre vise à caractériser la croissance, l'âge et la taille de première maturité, le cycle sexuel, la fécondité et le régime alimentaire de la population de sandre du bassin du Fumemorte.

6.2. Matériel et méthodes

6.2.1. Agéage et croissance

Classiquement, deux types de méthodes sont utilisés pour déterminer l'âge des poissons : les méthodes statistiques et les méthodes individuelles (Panfili, 1992).

Les méthodes statistiques sont basées sur l'utilisation de la distribution en taille d'échantillons afin d'identifier des cohortes⁷.

Les méthodes individuelles reposent sur l'observation des marques de croissance inscrites sur les pièces minéralisées de chaque individu. La croissance des poissons est continue et en tant que poïkilothermes, leur activité métabolique est fonction des conditions environnementales. Ainsi, dans les zones à hiver marqué, les rythmes saisonniers de croissance se distinguent dans les pièces calcifiées telles que les écailles ou les otolithes par des zones caractéristiques (Baglinière & Le Louarn, 1987).

Dans un premier temps, nous avons utilisé la méthode individuelle afin de modéliser la croissance du sandre dans le canal de drainage (Fumemorte-Vaccarès) et dans le canal d'irrigation (Aube de Bouic). Ce choix s'est imposé du fait des effectifs nettement insuffisants en individus de taille intermédiaire pour délimiter des cohortes et établir un modèle de croissance avec les méthodes statistiques. Suivant les résultats obtenus par Gaamour (1993) sur l'étude de la croissance du sandre en Camargue, nous avons opté pour l'utilisation des otolithes. De plus, afin d'augmenter la fiabilité des résultats et compte tenu des contraintes minimales que cela imposait, nous avons aussi utilisé les écailles prélevées sur les individus dont les otolithes avaient été prélevés.

Dans un deuxième temps, les méthodes statistiques ont été utilisées afin de modéliser la croissance du sandre au cours de sa première année dans le système Fumemorte-Vaccarès. En effet, certaines années, les suivis mensuels ont permis d'acquérir suffisamment de 0+ autorisant l'observation de l'évolution mensuelle de la cohorte.

⁷ Ensemble d'individus nés dans une période de temps réduite et sur un même territoire.

6.2.1.1. Les méthodes individuelles

6.2.1.1.1. La scalimétrie

Les écailles ont été prélevées au-dessus de la ligne latérale au niveau de la partie antérieure de la première nageoire dorsale, zone où se forment les premières écailles chez les percidés (Ombredane & Bagliniere, 1991). Après nettoyage au KOH 5% et rinçage à l'eau distillée, une dizaine d'écailles ont été montées entre lame et lamelle et lue à la loupe binoculaire. La croissance sur l'écaille se manifeste par la présence de circuli ; ainsi lorsque survient un ralentissement de croissance, les circuli se rapprochent et forment une zone plus sombre appelée annulus. Il s'agit donc ici de compter le nombre d'annuli présents sur l'écaille.

6.2.1.1.2. L'otolithométrie

Les otolithes sont des concrétions calcaires localisées dans le labyrinthe membraneux de l'oreille interne des poissons. Ils participent à la fonction de l'équilibre ainsi qu'à l'audition des basses fréquences. Il en existe trois paires : l'astericus, le lapillus et le sagitta. C'est cette dernière, la plus volumineuse qui est utilisée par les ichthyologues pour la lecture d'âge.

Le sagitta (que nous appellerons dorénavant « otolithe » pour simplifier) est organisé en un noyau central ou nucleus, entouré d'une succession de couches concentriques soit opaques soit transparentes (c.-à-d. hyalines) qui se déposent alternativement. Les stries opaques correspondent à des dépôts rapides durant la période de forte activité métabolique alors que les stries hyalines, plus étroites, correspondent à des zones de dépôts plus lents indiquant un ralentissement de l'activité métabolique.

Les otolithes ont été inclus dans une résine polyester, sectionnés transversalement par le nucleus, poncés, décalcifiés à l'EDTA (acide éthylène diaminetétraacétique) à 5% durant 2 à 3 mn, rincés à l'eau claire, puis colorés (3 mn) au bleu de Toluidine (1%) avant un dernier rinçage à l'eau claire.

Les zones hyalines ont été observées à la loupe binoculaire sous un éclairage direct.

6.2.1.1.3. Validation des lectures d'âge

La validation consiste à connaître la chronologie exacte de la formation des marques de croissance sur les pièces calcifiées (Panfili, 1992). Ce travail a été réalisé par Gaamour (1993) qui a mis en évidence l'existence d'un seul cycle de croissance par an, résultat suffisant pour valider nos lectures d'âge (Panfili, communication personnelle). De ce fait nous avons juste effectué une vérification : trois lecteurs différents ont dénombré les marques de croissance sur les pièces calcifiées (Panfili, 1992). Lorsque les trois lectures ne concordaient pas, la pièce osseuse était reprise par les trois lecteurs. Si aucun accord n'était trouvé, la pièce était éliminée de l'échantillon.

6.2.1.1.4. Modélisation de la croissance

Afin d'établir le modèle de croissance qui s'ajustait au mieux à notre jeu de données, nous avons eu recours au modèle de Schnute (1981) qui repose sur la synthèse de tous les modèles existants à partir d'une seule équation. L'hypothèse de base permettant cette généralisation est que l'accélération de la croissance (d^2Y/dt^2) est proportionnelle au taux de croissance (dY/dt) et à une fonction linéaire du taux relatif de croissance (Adam, 1997). On obtient ainsi l'équation suivante :

$$\frac{d^2Y}{dt^2} = \frac{dY}{dt} \left[-a + (1-b) \frac{1}{Y} \frac{dY}{dt} \right]$$

Où a et b sont les constantes du modèle.

Ce modèle a été programmé à l'aide du logiciel MatLab[®] (Lambert, communication personnelle).

6.2.1.2. Les méthodes statistiques

La croissance au cours de la première année a été caractérisée à partir des échantillons de sandre provenant du Fumemorte et du Vaccarès puisqu'il s'agissait de la même population (Cf. Chapitre 4). Dans un premier temps, nous nous sommes basés sur les captures de l'année 2000 pour laquelle le nombre d'individus capturés par mois était le plus satisfaisant parmi l'ensemble des années échantillonnées. Nous avons établi les distributions en classe de taille par mois, identifié la cohorte de 0+ par la méthode de Bhattacharya (Bhattacharya, 1967),

puis calculé la taille moyenne et son écart type. La même démarche a ensuite été effectuée pour l'ensemble des individus capturés entre 1996 et 2003 dans le Fumemorte et le Vaccarès.

6.2.2. Cycle sexuel, maturité sexuelle et fécondité

6.2.2.1. Le cycle sexuel

Il s'agit ici d'identifier les différentes phases du développement des gonades au cours du cycle reproducteur du sandre. Afin de suivre l'évolution de la gamétogenèse au cours de l'année, nous avons mesuré le rapport gonado somatique (RGS) des individus matures tels que :

$$RGS = \frac{Mg}{Mp} \times 100$$

avec Mg , la masse des gonades et Mp , la masse totale du poisson (Kartas & Quignard, 1984).

6.2.2.2. Taille et âge de première maturité sexuelle

Nous avons déterminé la taille et l'âge auxquels mâles et femelles atteignent leur première maturité sexuelle. Le paramètre mature/non mature a été déterminé après examen macroscopique des gonades. Pour plus de fiabilité, les individus capturés en période de repos sexuel (c.-à-d. moment où la taille des gonades est réduite) à savoir de juin à août (Cf. 6.3.2.1) ont été supprimés de l'analyse.

La taille de première maturité sexuelle est celle à laquelle 50% des individus sont matures. Cette valeur est établie à partir d'un modèle logistique tel que :

$$M(t) = \frac{a}{1 + be^{-ct}}$$

où M est le pourcentage d'individus matures, t est la classe de taille (longueur à la fourche) et a , b et c sont les constantes du modèle (a étant la taille à laquelle 100 % des individus sont matures).

L'âge est déduit ensuite à l'aide du modèle de croissance établi sur les sandres du Fumemorte.

6.2.2.3. La fécondité et le diamètre ovocytaire

La fécondité a été évaluée pour les femelles uniquement. Un gramme d'ovocytes a été prélevé sur des femelles matures durant ou peu avant la période de reproduction en 2001, 2002 et 2003. Les individus capturés trop tôt ou trop tard ont été écartés. Les ovocytes ont été conservés dans du formol (10%).

La fécondité a été estimée par comptage massique des ovocytes. Un sous-échantillon de 500 ovocytes a été pesé dans un volume d'eau préalablement taré. Le nombre d'ovocytes par gramme a été ensuite rapporté à la masse de la gonade pour en déduire la fécondité absolue. Afin de tester la fiabilité de cette méthode, nous avons comparé les résultats ainsi obtenus avec ceux obtenus par comptage manuel. La corrélation entre les deux méthodes (Figure 45) s'est révélée élevée et significative ($n = 12$, $r^2 = 0,97$, $p < 0,001$).

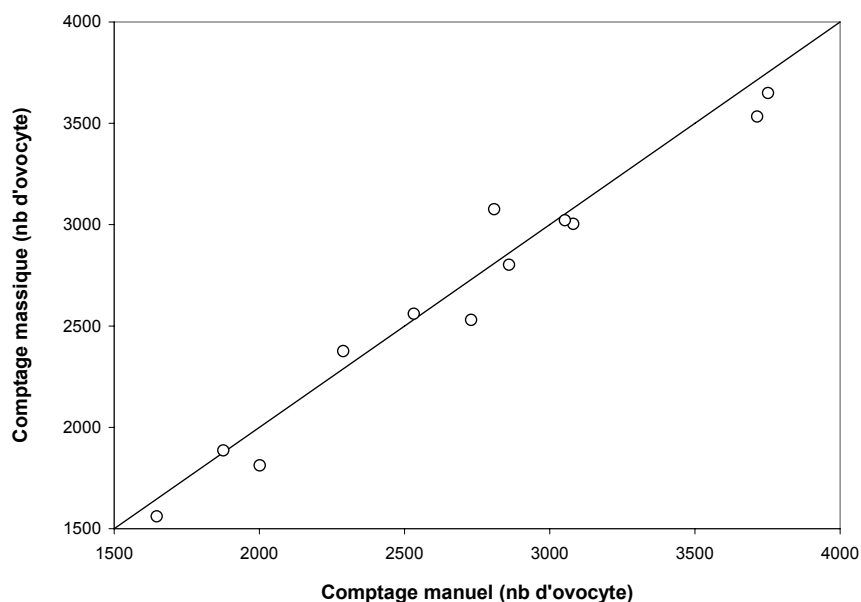


Figure 45. Comparaison entre comptage massique et comptage manuel pour déterminer la fécondité absolue.

La fécondité relative (c.-à-d. fécondité absolue / masse totale du poisson) a ensuite été calculée pour chacune des femelles.

Le diamètre des ovocytes a été mesuré à partir de photographies prises à l'aide d'un appareil numérique monté sur une loupe binoculaire.

6.2.3. Le régime alimentaire

Il s'agit ici de déterminer de quelles proies le sandre se nourrit préférentiellement. Le régime alimentaire du sandre dans le Fumemorte a été déterminé à partir de l'analyse des contenus stomacaux d'individus capturés au filet tramail. Dans les engins de type nasse tels que les ganguis où les capétchades, le régime alimentaire est biaisé du fait que les sandres sont susceptibles de se nourrir des autres poissons avec lesquels ils sont piégés.

Un indice de prépondérance des proies a été calculé de la façon suivante :

$$Ip = \frac{ViOi}{\sum ViOi}$$

avec

$$Vi = \frac{\sum Si}{\sum St} \times 100$$

$$Oi = \frac{Ni}{N} \times 100$$

où Si est le nombre de proies i ; St , le nombre total de proies dans l'ensemble des estomacs analysés ; Ni , le nombre d'estomacs contenant la proie i et N , le nombre total d'estomacs.

Les proies ont été déterminées au niveau de l'espèce lorsque cela était possible.

6.2.4. Description des échantillons utilisés

En préambule à la description des différents protocoles employés pour l'étude des traits d'histoire de vie, nous avons consigné dans le Tableau 15 un récapitulatif des échantillons utilisés.

Tableau 15. Description des échantillons de sandres utilisés dans la caractérisation des différents traits d'histoire de vie. M : mâle, F : femelle, Ind. : sexe indéterminé ; RGS : rapport gonado somatique ; * Tous les mois, exceptés juin, juillet et août ; ** Femelles capturées entre janvier et avril

| Objectif | Méthode | Site | Date | Effectif | | |
|---------------------|--------------------|------------|-------------|----------|-----|------|
| | | | | M | F | Ind. |
| Agéage - croissance | Individuelle | Bouic | 2000-2002 | 13 | 18 | |
| | | Fumemorte | | 30 | 43 | |
| | Statistique | Fumemorte | 2000 | | | 499 |
| | | | 1996-2003 | | | 1720 |
| Maturité sexuelle | Logistique 50% | Fumemorte/ | 1977-2003* | 239 | 256 | |
| Cycle sexuel | RGS | Vaccarès | | | | 323 |
| Régime alimentaire | Contenus stomacaux | Fumemorte | 1982-2003 | | | 330 |
| Fécondité | Comptage massique | Fumemorte/ | 2001-2003** | | 16 | |
| | | Vaccarès | | | | |

6.3. Résultats

6.3.1. Agéage et croissance

Huit classes d'âge ont été relevées dans l'échantillon du Fumemorte pour des tailles allant de 146 mm à 746 mm contre 6 dans le Bouic avec des tailles comprises entre 148 mm et 690 mm (Tableau 16).

Malgré un effort de pêche conséquent (c.-à-d. plus de 120 jours d'échantillonnage), peu d'individus de plus de 4 ans ont été capturés.

Tableau 16. Récapitulatif des effectifs, longueurs à la fourche moyennes, minimales et maximales par site et par âge.

| Site | Age | Effectifs | LF min. | LF max. | LF moyenne |
|-----------|-----|-----------|---------|---------|------------|
| Fumemorte | 0+ | 22 | 146 | 261 | 213 |
| | 1+ | 30 | 228 | 414 | 342 |
| | 2+ | 14 | 360 | 645 | 466 |
| | 3+ | 5 | 482 | 730 | 614 |
| | 4+ | 3 | 682 | 740 | 702 |
| | 5+ | 1 | 766 | 766 | 766 |
| | 7+ | 1 | 746 | 746 | 746 |
| Total | | 76 | | | |
| Bouic | 0+ | 19 | 148 | 279 | 188 |
| | 1+ | 2 | 303 | 312 | 308 |
| | 2+ | 3 | 363 | 431 | 398 |
| | 3+ | 3 | 402 | 490 | 453 |
| | 4+ | 2 | 505 | 580 | 543 |
| | 5+ | 2 | 557 | 690 | 624 |
| Total | | 31 | | | |

6.3.1.1. Modélisation de la croissance dans le Fumemorte, tous sexes confondus

La méthode de Schnute (1981) a permis de sélectionner le modèle de croissance de Richards (Figure 46) dont l'équation est la suivante :

$$LF(t) = LF_{\infty} \times (1 - be^{-a(t-T)})^{\frac{1}{b}}$$

Avec :

$LF(t)$; la longueur à la fourche (mm) à l'âge t (mois)

$LF_{\infty} = 778,8$; la longueur à la fourche asymptotique

$a = 0,098$ et $b = - 2,22$; les constantes du modèle

$T = 28$; âge auquel débute le ralentissement de croissance (mois)

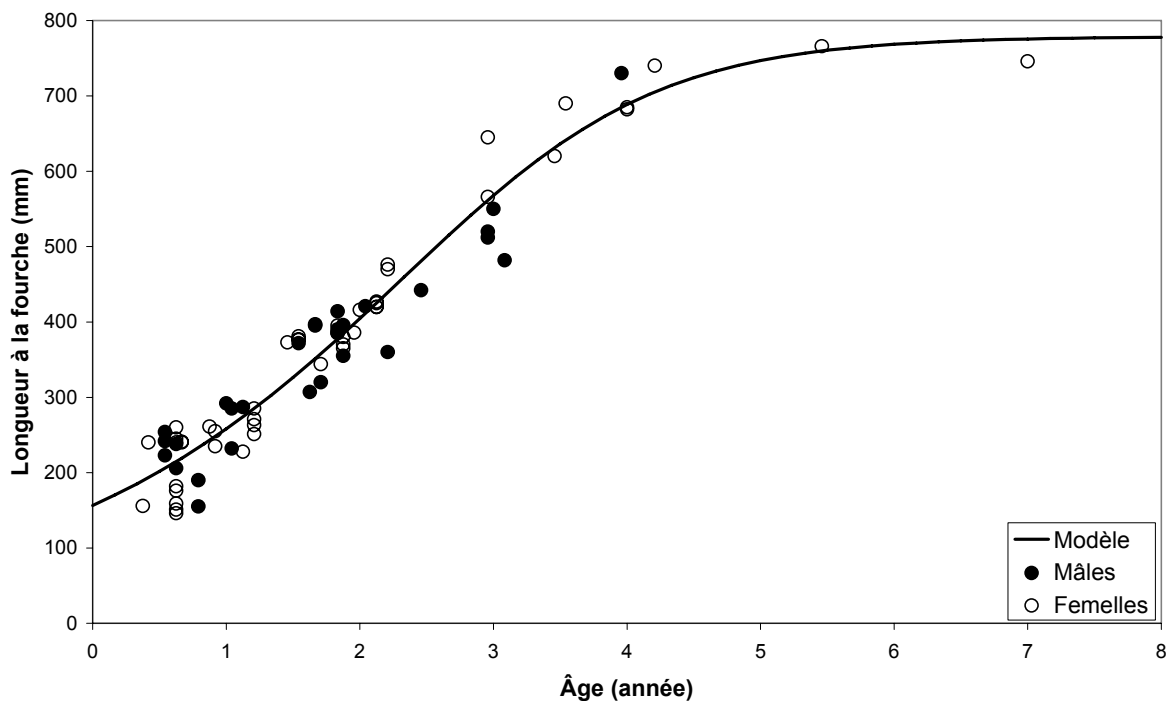


Figure 46. Modélisation de la croissance des sandres du Fumemorte par le modèle de Richards.

La relation entre les valeurs observées et les valeurs prédites (Figure 47) est très élevée ($n = 76$; $r^2 = 0,95$; $p < 0,001$). La pente est de 1,00 (IC95% : 0,94 - 1,05) et la constante n'est pas significativement différente de zéro ($p = 0,951$). L'indépendance entre les résidus et les

valeurs prédites (Figure 47) ainsi que la normalité des résidus (test de Kolmogorov-Smirnov ; $p = 0,92$) indiquent que le modèle est fiable sur la gamme des longueurs observées.

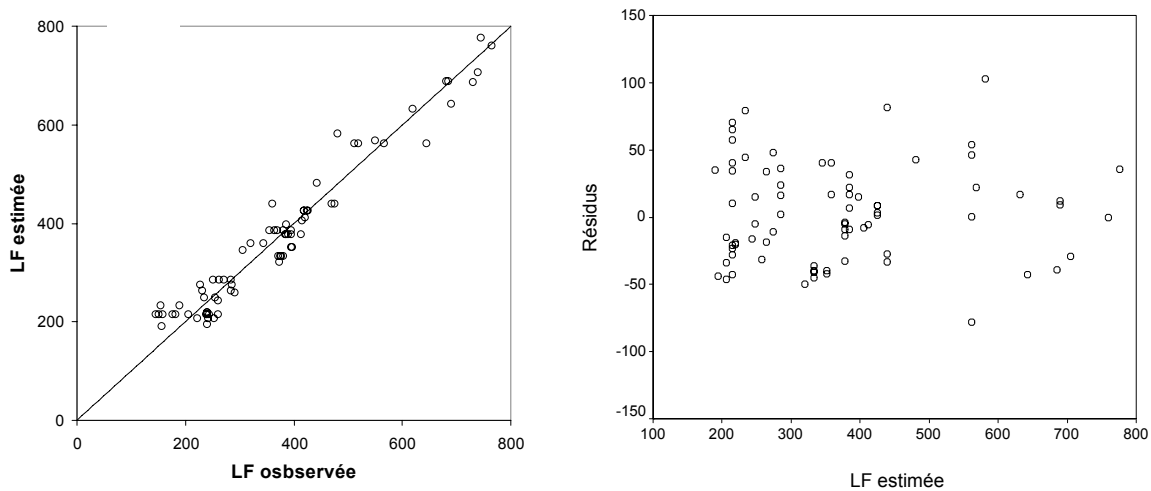


Figure 47. Validation du modèle de Richards. A. Corrélation entre taille observée et taille estimée ; B. Diagramme de dispersion entre les résidus du modèle et la taille estimée.

Les tailles aux âges estimées par le modèle sont données dans le Tableau 17.

La taille asymptotique estimée par le modèle de Richards est relativement proche de la longueur maximale observée suggérant ainsi que l'échantillon est représentatif de la gamme de tailles des sandres présents dans le Fumemorte.

A titre d'information, le modèle de Von Bertalanffy s'ajuste moins bien au jeu de données que le modèle de Richards ($r^2 = 0,92$; $p < 0,001$) en particulier pour les individus de plus de 3 ans (Figure 48).

$$LF(t) = LF_{\infty} \times (1 - e^{-K(t-t_0)})$$

Avec :

$$LF_{\infty} = 1117,9$$

$$K = 0,0164$$

$$T_0 = - 4,58$$

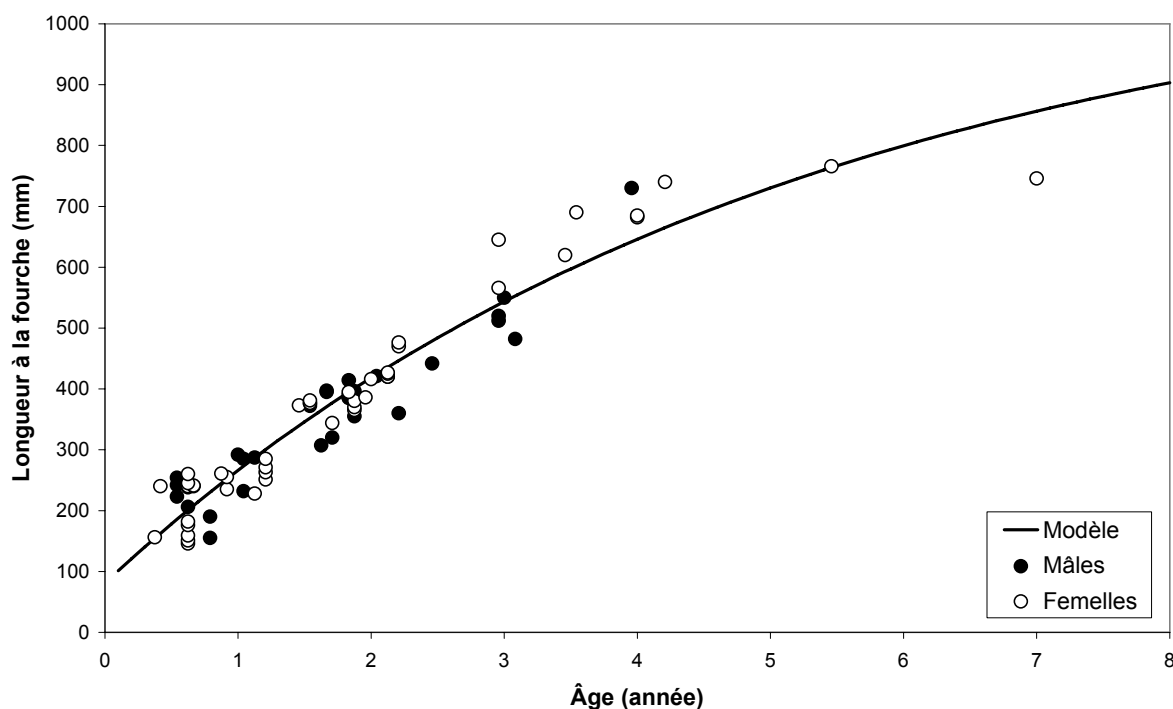


Figure 48. Modélisation de la croissance des sandres du Fumemorte par le modèle de Von Bertalanffy.

Les tailles aux âges estimées par le modèle de Von Bertalanffy sont données dans le Tableau 17. Le modèle de Von Bertalanffy prédit des tailles supérieures à celle prédites par le modèle de Richards pour les sandres âgés au moins de 3 ans. La tendance s'inverse pour les sandres plus âgés.

Tableau 17. Longueurs à la fourche estimées (mm) aux âges dans le Fumemorte (modèle de Richards).

| Age (années) | Modèle | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|--------------|----------|-----|-----|-----|-----|-----|
| Fumemorte | Richards | 258 | 404 | 568 | 689 | 747 |
| | VBF | 266 | 424 | 552 | 646 | 730 |

6.3.1.2. Comparaison inter-sexe de la croissance dans le Fumemorte

Afin de comparer la croissance entre les mâles et les femelles, nous avons éliminé les individus de plus de 4 ans. En effet, nous n'avons trouvé aucun mâle plus âgé et la comparaison ne peut être fiable que si l'on compare les deux sexes sur la même gamme d'âges. Dès lors un modèle linéaire pouvait s'ajuster entre l'âge et la taille des mâles ($n = 30$; $r^2 = 0,91$; $p < 0,001$) mais aussi des femelles ($n = 43$; $r^2 = 0,95$; $p < 0,001$).

L'analyse de covariance ne montre aucune différence significative entre les pentes (ANCOVA; $F_{1,73} = 3,72$; $p = 0,06$) ce qui suggère une croissance comparable des individus des deux sexes entre 1 et 4 ans.

6.3.1.3. Modélisation de la croissance dans le Bouic

L'échantillon du Bouic est moins important et les individus d'un an et plus sont peu nombreux. Aucun modèle de croissance classique n'a pu être ajusté par la méthode de Schnute. Néanmoins, la croissance des sandres de l'échantillon du Bouic peut être considérée comme linéaire entre 1 et 6 ans (Figure 49) telle que :

$$LF(t) = 7,21t + 147,8$$

Où t est le nombre de mois écoulés depuis l'éclosion

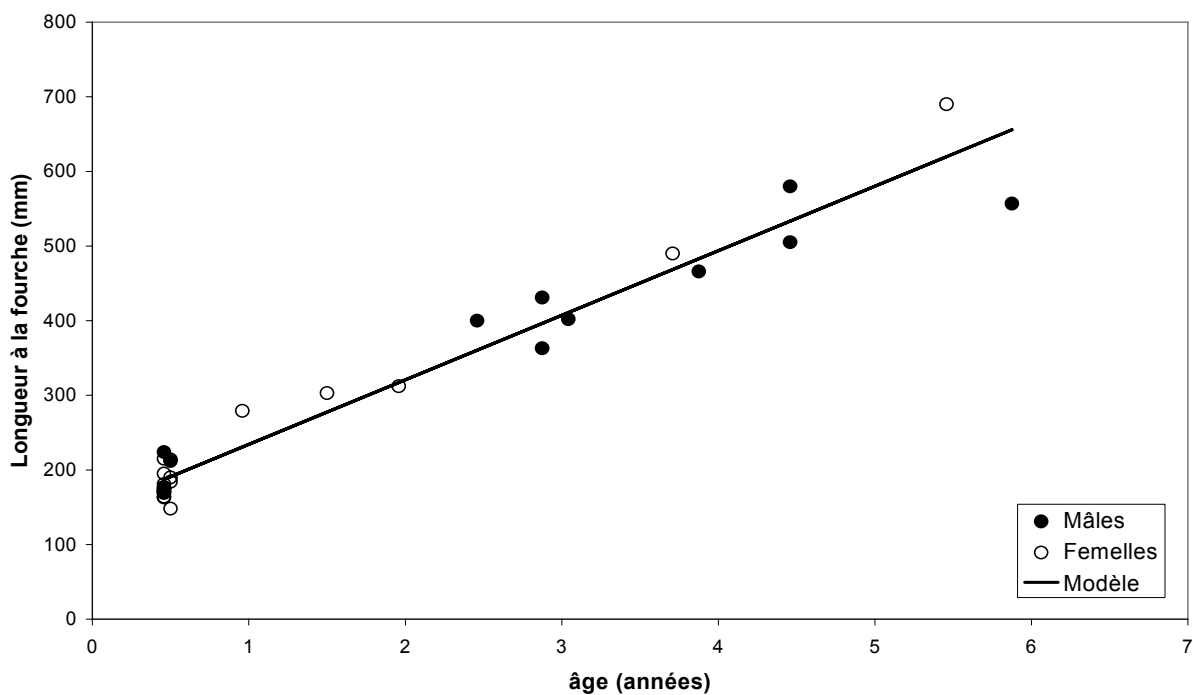


Figure 49. Modélisation de la croissance des sandres du Bouic par une régression linéaire.

La relation entre les valeurs prédites et les valeurs observées (Figure 50) est satisfaisante ($n = 31$; $r^2 = 0,95$; $p < 0,001$). La pente est de 1,00 (IC95% : 0,91 - 1,08) et la constante n'est pas significativement différente de zéro ($p = 1,00$). Les résidus montrent une

distribution normale (test de Kolmogorov-Smirnov ; $p = 0,71$) ainsi qu'une absence de relation avec les valeurs observées (Figure 50).

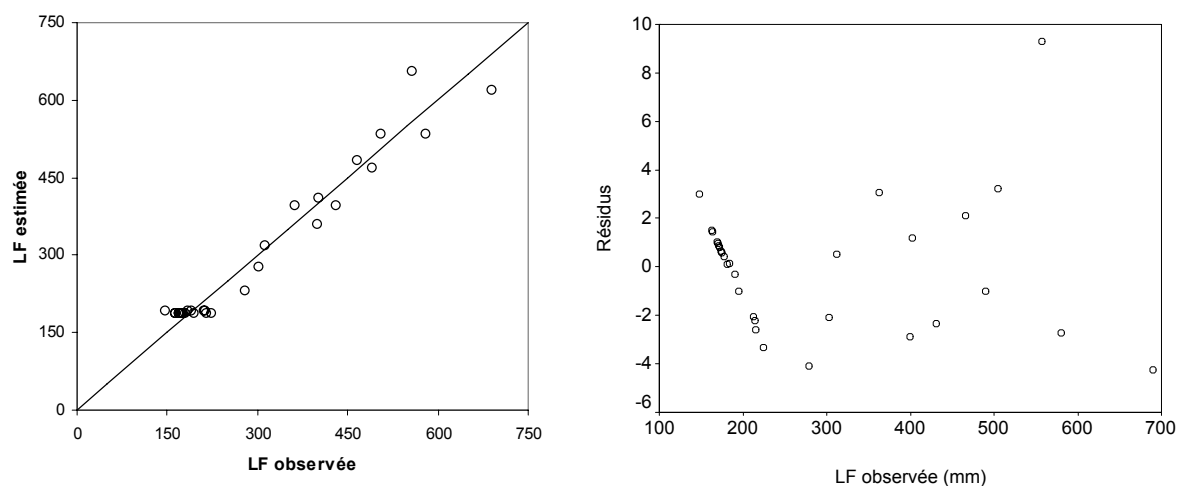


Figure 50. Validation du modèle linéaire. A. Adéquation entre taille observée et taille estimée ; B. Diagramme de dispersion entre les résidus du modèle et la taille estimée.

Ceci nous permet d'affirmer que le modèle est fiable pour la gamme de longueurs considérées. Les tailles estimées aux âges pour le Bouic sont données dans le Tableau 18.

Tableau 18. Longueurs à la fourche estimées (mm) aux différents âges (1 à 5 ans) dans le Bouic (modèle linéaire).

| Age (années) | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|--------------|-----|-----|-----|-----|-----|
| Bouic | 234 | 321 | 422 | 436 | 523 |

Compte tenu de la faiblesse des effectifs, aucune comparaison inter-sexe n'a été réalisée.

6.3.1.4. Comparaison de la croissance entre les deux canaux

Afin de comparer la croissance des sandres du Bouic et du Fumemorte, nous avons restreint l'échantillon aux poissons âgés de 4 ans et moins, période pour laquelle la croissance peut être modélisée linéairement.

Graphiquement, la croissance des sandres du Bouic semble plus faible (Figure 51).

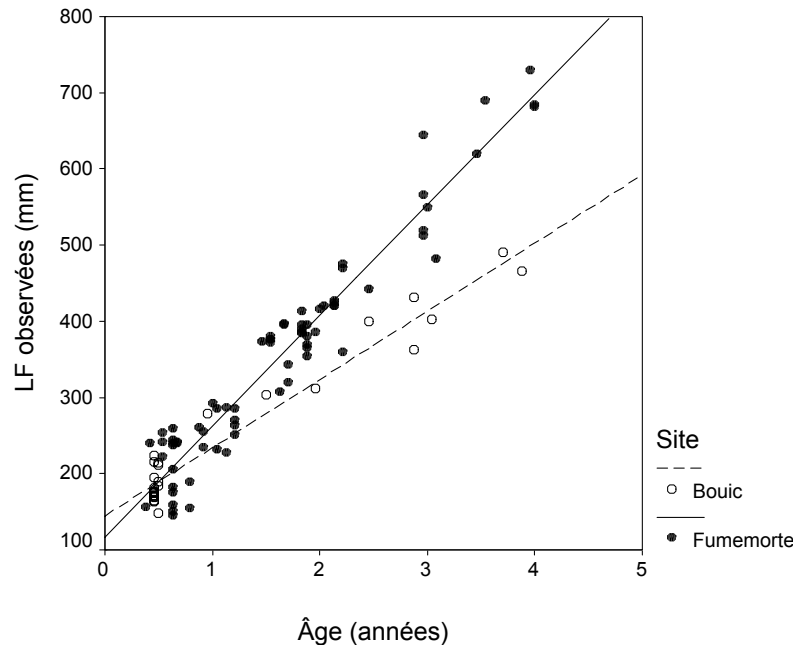


Figure 51. Relations entre l'âge et la taille des sandres du Fumemorte et du Bouic.

L'analyse de covariance montre une différence significative entre les pentes des droites (ANCOVA; $F_{1,100} = 58,1$; $p < 0,001$). Il existe donc une différence de croissance entre les sandres du Fumemorte qui tendent à grandir plus vite que ceux du Bouic dans la gamme de longueurs considérées (c.-à-d. environ 150 mm/an contre 90 mm/an).

6.3.1.5. Croissance au cours de la première année

Lorsque les effectifs sont suffisants, la structuration mensuelle en classe de taille de toutes les captures permet d'identifier aisément la cohorte des 0+ (Figure 52).

L'évolution mensuelle de la taille moyenne des 0+ en 2000 montre que les sandres grandissent de façon quasi linéaire de fin juin à fin octobre (rappel : les échantillonnages ont lieu la dernière semaine de chaque mois). Ensuite, la taille moyenne varie entre novembre et avril, mais, dans l'ensemble, la croissance est alors nulle (Figure 53). Ceci est illustré par l'ajustement d'un modèle logistique. La même cinétique est constatée sur l'ensemble des individus capturés au cours de la période 1996-2003 avec un plateau bien plus stable entre novembre et avril (Figure 54). Dans ce cas, un modèle logistique convient aussi (avec $a = 209,7$; $b = 16,0$ et $c = 0,93$). Le ralentissement de la croissance correspond à une chute de la température entre octobre et novembre qui passe de 15°C à moins de 10°C. On peut suspecter

une reprise de la croissance en avril qui peut se produire si les conditions thermiques de l'année sont favorables.

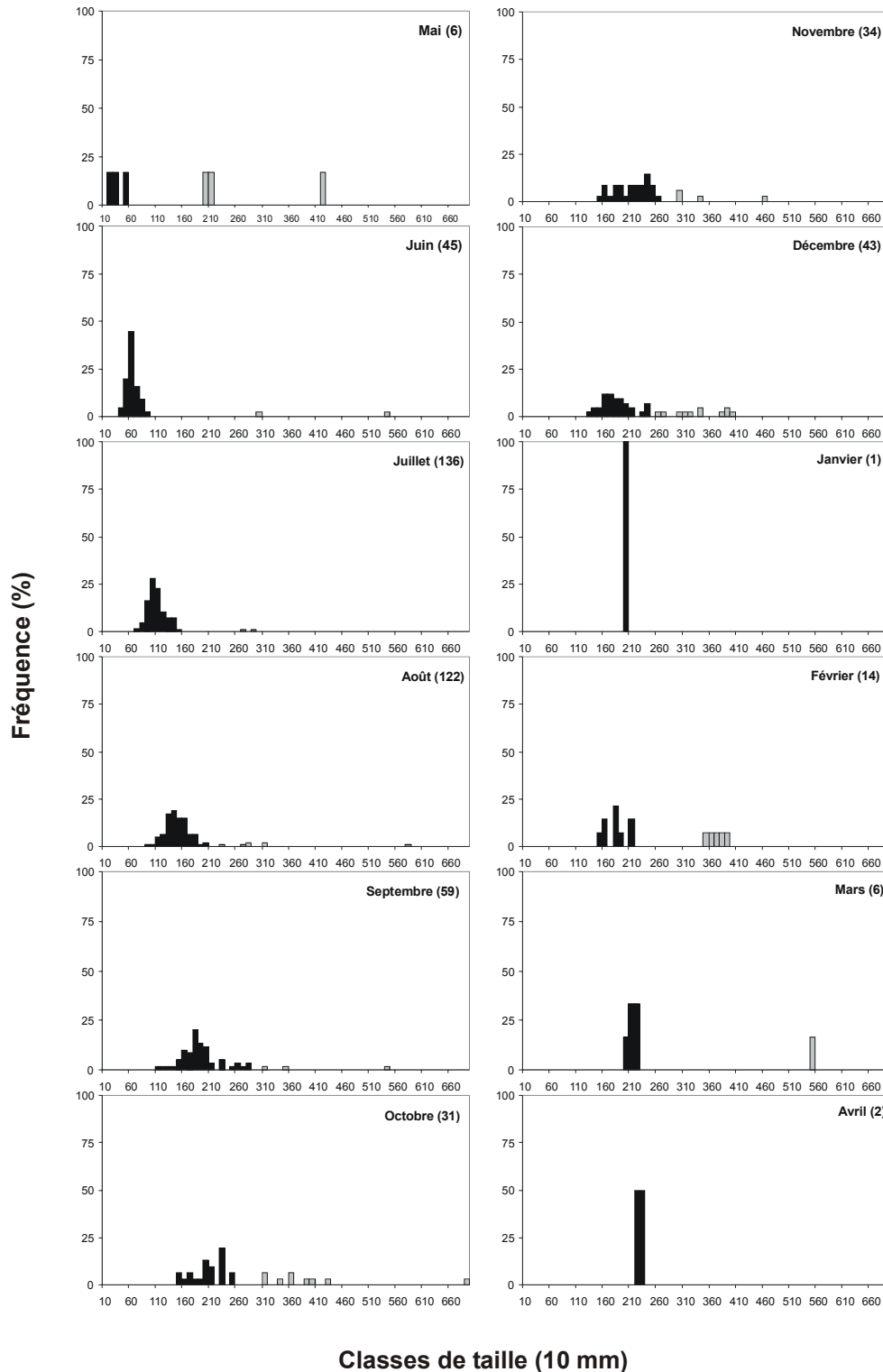


Figure 52. Distributions mensuelles de fréquence des tailles (longueur à la fourche) des sandres capturés en 2000 dans le Fumemorte et le Vaccarès. Les effectifs mensuels sont entre parenthèses et les 0+ sont en noir.

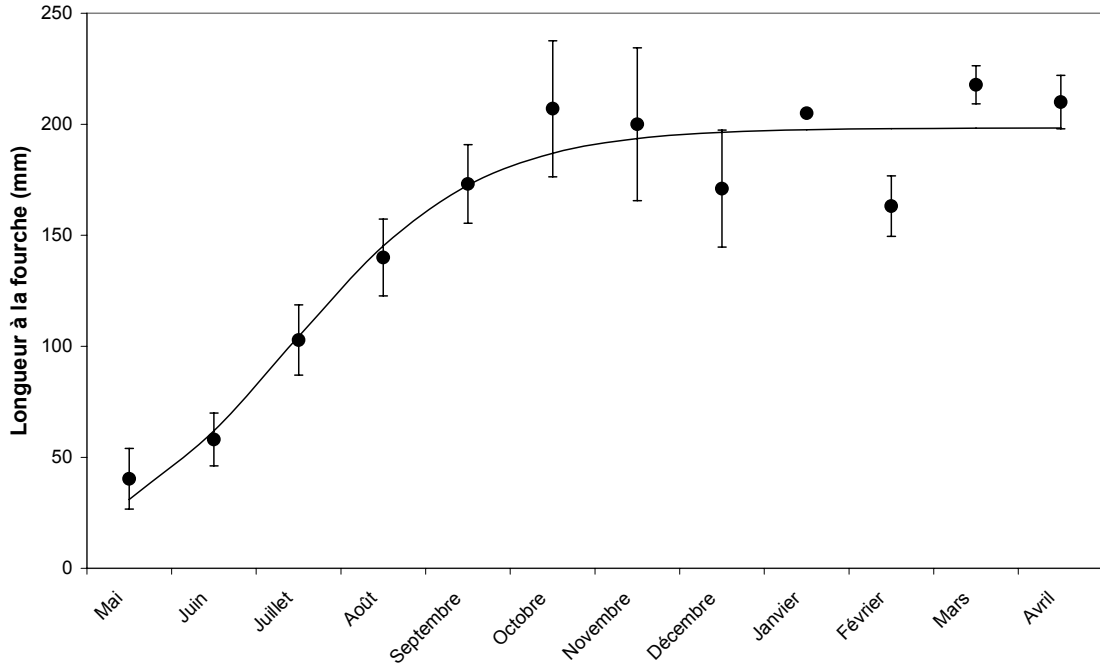


Figure 53. Evolution mensuelle de la longueur moyenne à la fourche (\pm écart-type) des 0+ capturés en 2000 dans le Fumemorte et le Vaccarès.

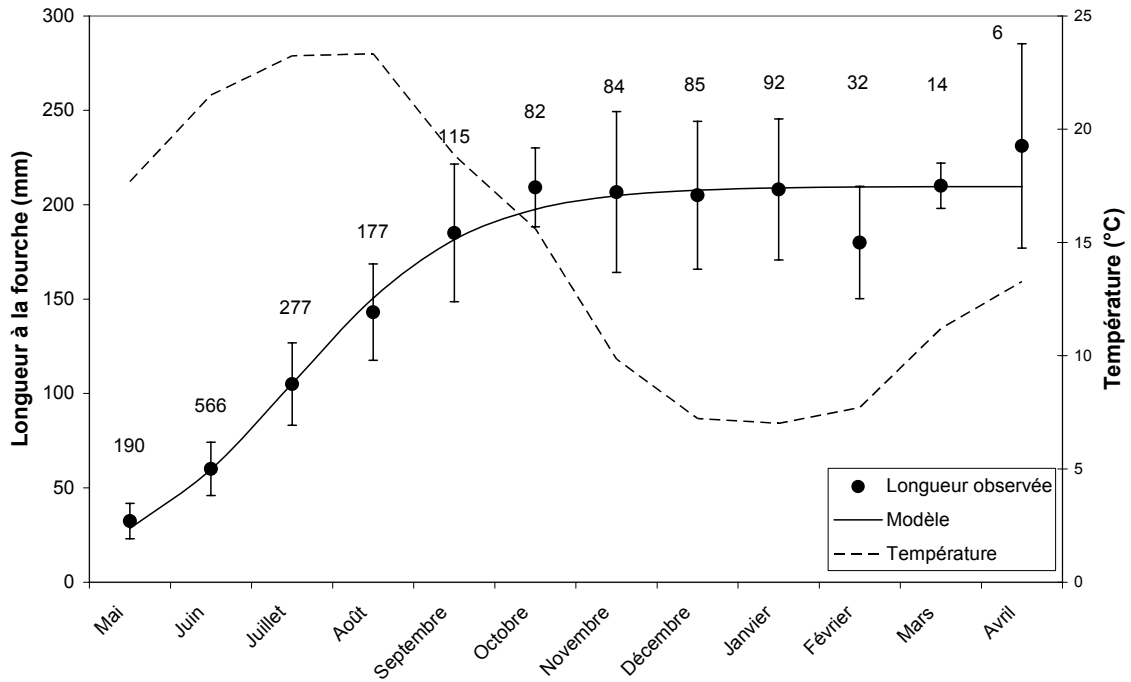


Figure 54. Evolution mensuelle de la longueur moyenne à la fourche (\pm écart-type) des 0+ capturés entre 1996 et 2003 dans le Fumemorte et le Vaccarès ainsi que de la température de l'air moyenne mensuelle sur cette même période.

6.3.2. Cycle sexuel, Maturité sexuelle, fécondité et diamètre ovocytaire

6.3.2.1. Le cycle sexuel

C'est en mars que le RGS est maximum. Les gonades atteignent alors en moyenne environ 9 % du poids total des femelles (maximum observé : 21,6 %).

Le suivi mensuel du RGS (Figure 55) des femelles nous a permis de déterminer les principales phases du cycle sexuel :

- ✓ De juin à septembre, le repos sexuel
- ✓ De septembre à décembre, la pré-maturation des gonades
- ✓ De décembre à mars, la maturation des gonades
- ✓ De mars à avril, la ponte
- ✓ De mai à juin, la post-ponte (c.-à-d. gonade en résorption)

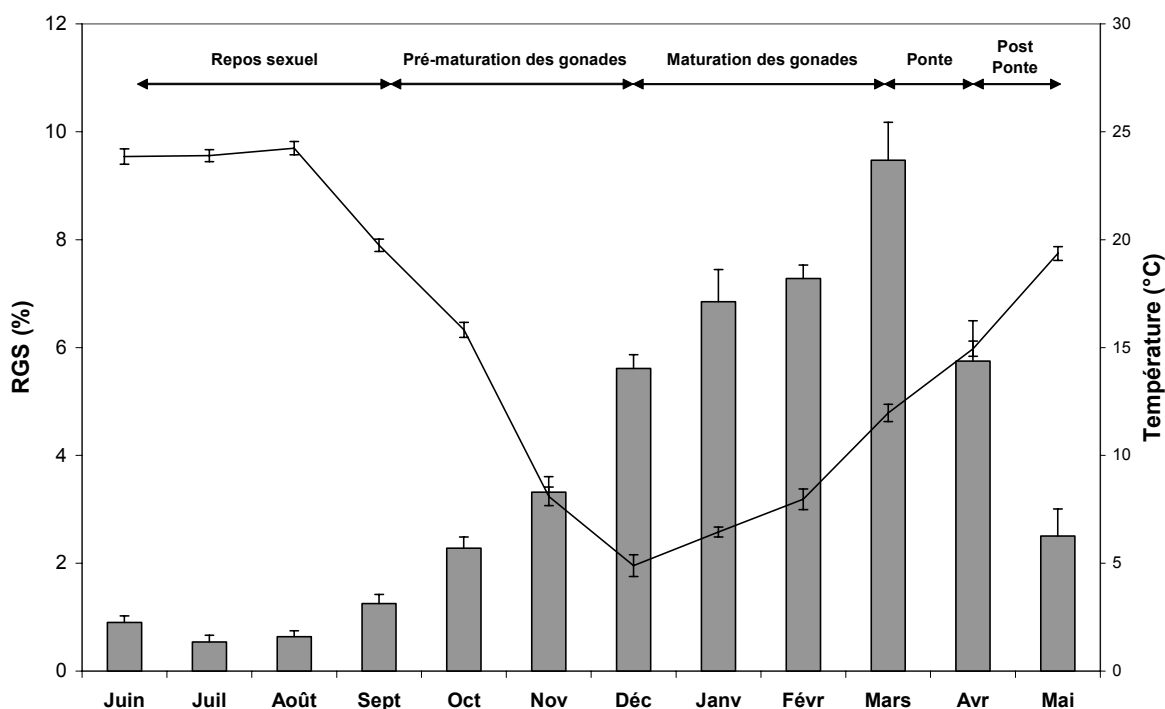


Figure 55. Moyennes mensuelles (\pm E.S.) du RGS (barres) et de la température de l'eau (courbe). Les différentes phases du cycle sexuel sont indiquées.

L'évolution de la distribution des classes de RGS entre février et mai, indique que le pic de ponte se situe entre mars et avril alors que la température de l'eau se situe entre 12 et 14°C (Figure 56).

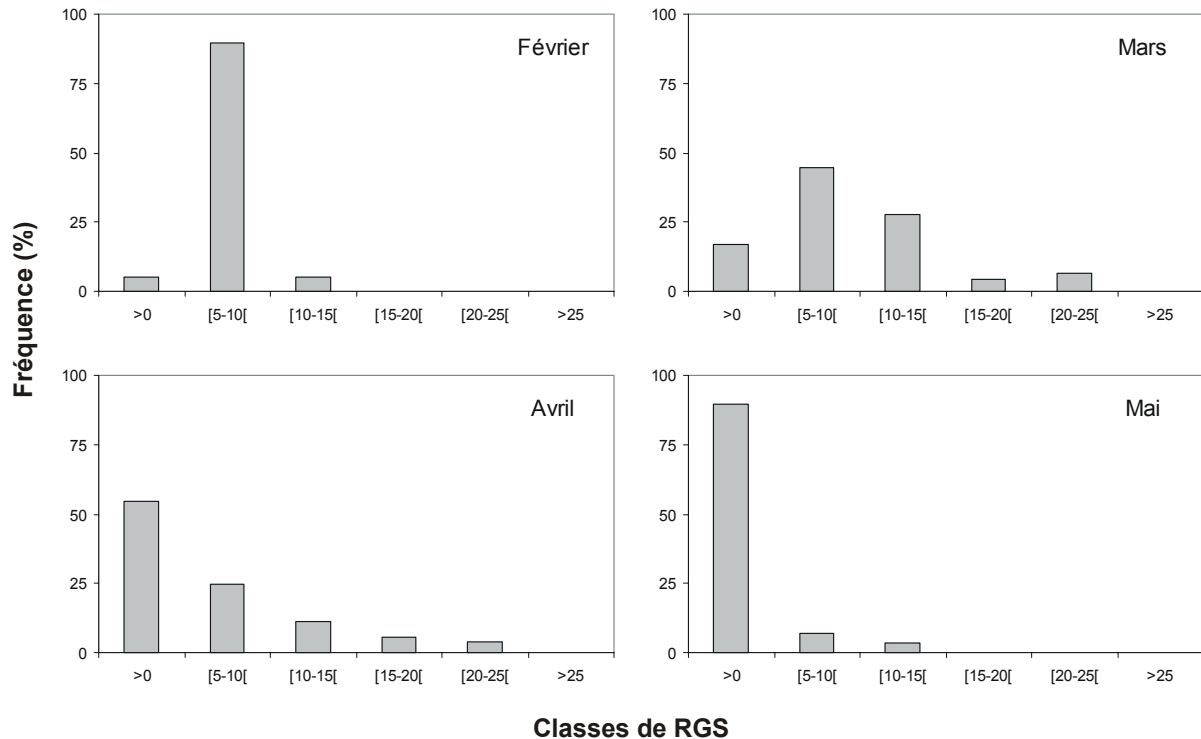


Figure 56. Evolution de la distribution du RGS entre février et mai.

6.3.2.2. Taille de première maturité sexuelle

La moitié des mâles sont matures à 246 mm et 50% des femelles à 322 mm (Figure 57), ce qui correspond respectivement à 11 et 18 mois. Les mâles peuvent donc se reproduire au cours de leur deuxième année (1+) et les femelles sont matures au cours de leur troisième année (2+).

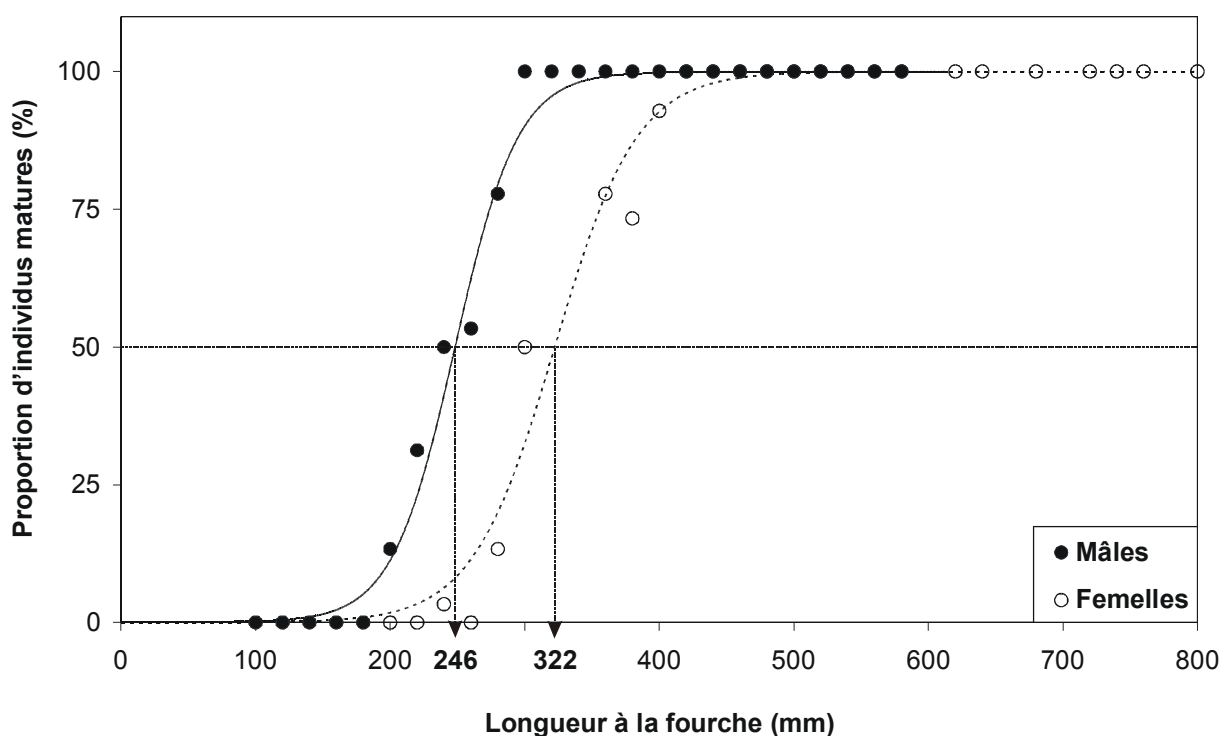


Figure 57. Ajustement par une fonction logistique du pourcentage d'individus matures en fonction de la taille (classe de 50 mm). La longueur à la fourche à laquelle 50 % des individus sont matures est figurée pour chacun des sexes.

Cent pour cent des mâles et des femelles sont matures à environ 300 mm et 420 mm respectivement. Le plus petit mâle mature de l'échantillon mesurait 215 mm et la plus petite femelle mature, 242 mm.

6.3.2.3. Fécondité et diamètre ovocytaire

La fécondité absolue augmente avec la taille des femelles selon une fonction puissance ($n = 17$; $r^2 = 0,77$; $p < 0,001$), tandis que la fécondité relative décroît linéairement avec la taille ($n = 17$; $r^2 = 0,46$; $p = 0,002$) (Figure 58). La fécondité relative moyenne (\pm E.S.) est de $255412 \text{ oeufs.kg}^{-1} \pm 16710$, ce qui est dans la gamme observée pour cette espèce (Deelder & Willemsen, 1964; Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003).

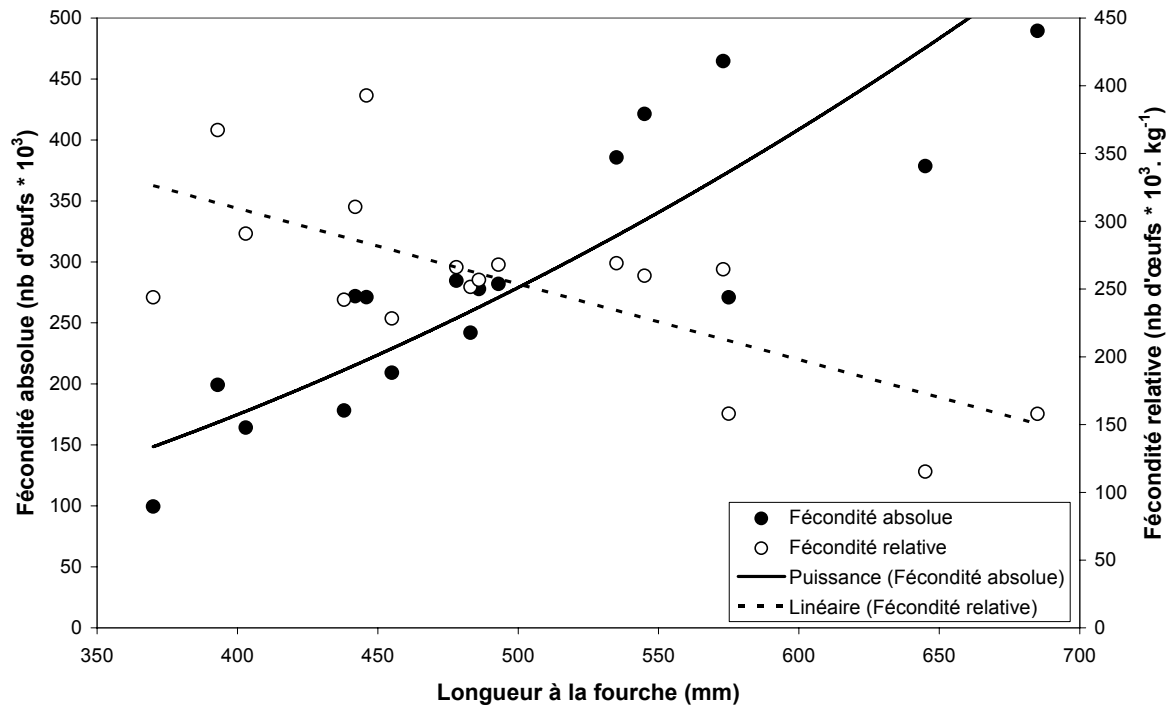


Figure 58. Relation entre la longueur à la fourche des femelles et la fécondité absolue et relative.

La moyenne du diamètre ovocytaire (\pm E.S.) est de $0,88 \pm 0,02$ mm, (minimum : 0,68 mm et maximum : 1,04 mm). Il augmente significativement avec la taille de la femelle malgré un effet du mois significatif (de janvier à mars) (Tableau 19).

Tableau 19. ANOVA testant le lien entre la taille (en Log) des femelles et le poids des ovocytes.

| Source | Somme des carrés | ddl | F | Signification |
|----------------|----------------------|-----|------|---------------|
| Modèle corrigé | 0,104 | 3 | 7,60 | 0,003 |
| Constante | $3,99 \cdot 10^{-3}$ | 1 | 0,88 | 0,370 |
| Log(LF) | $2,27 \cdot 10^{-2}$ | 1 | 4,99 | 0,044 |
| Mois | $5,51 \cdot 10^{-2}$ | 2 | 6,06 | 0,014 |
| Erreur | $5,91 \cdot 10^{-2}$ | 13 | | |
| Total | 13,39 | 17 | | |
| Total corrigé | 0,163 | 16 | | |

6.3.3. Régime alimentaire

Sur 330 estomacs inspectés, 159 étaient vides, soit 48,2%. Ce taux de vacuité ne montre pas de grandes variations inter mensuelles. C'est en février et mars qu'il est le plus bas (Figure 59).

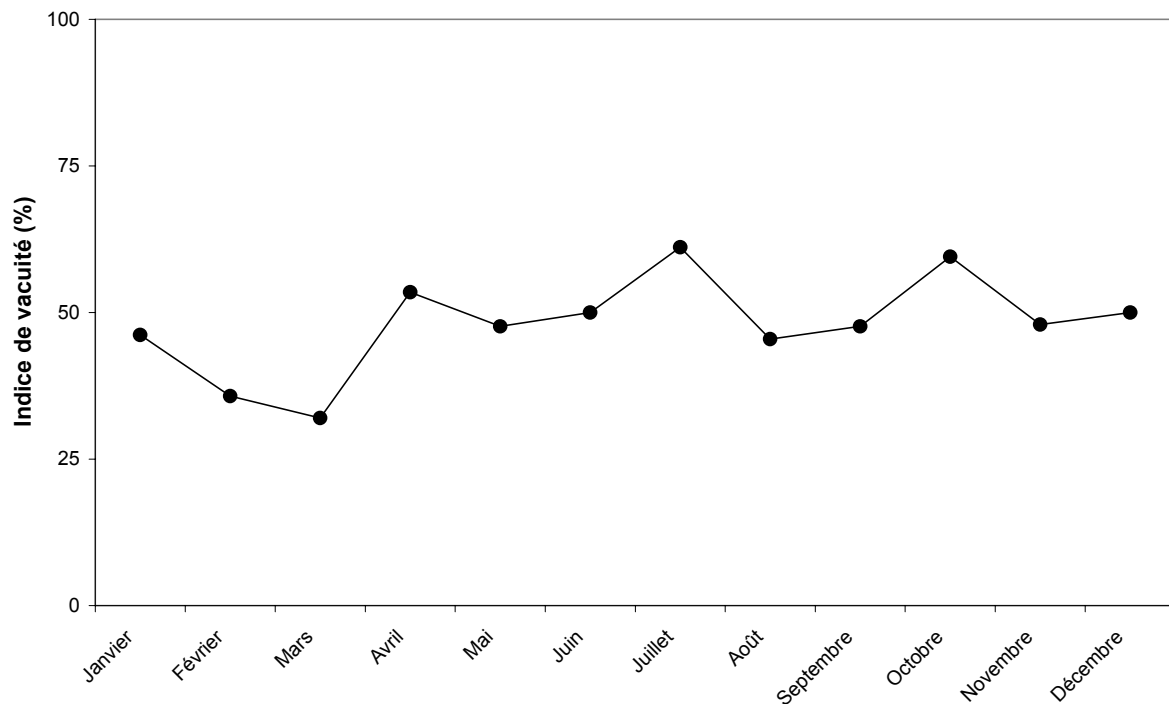


Figure 59. Evolution annuelle de l'indice de vacuité.

Les proies identifiées sont soit des arthropodes, soit des poissons. Des débris végétaux ont été relevés dans l'estomac de 3 sandres. Bien que cela ait déjà été signalé (Linfield & Rickards, 1979; Yilmaz & Ablak, 2003), nous avons écarté ces données des analyses suivantes considérant qu'il s'agissait d'ingestion accidentelle lors de la capture de la proie. Les arthropodes observés sont des crustacés de deux genres de crevettes *Crangon* spp et *Palaemon* spp. Treize espèces de poissons ont pu être identifiées; parmi ces dernières le poisson-chat, le goujon et le hotu ont été regroupés du fait de leur faible occurrence (c.-à-d. < 1 %) dans la classe "autres". De même, du fait de la difficulté à différencier la brème commune et la brème bordelière, ces dernières ont été associées dans la classe "brèmes".

Il faut garder en mémoire que la crue de 1993 (Cf. Chapitre 2) a en partie modifié l'ichtyocœnose du Vaccarès et du Fumemorte (Pampoulie, 1999) : l'abondance relative des

proies disponibles a donc changé et il a été nécessaire de prendre cet événement en compte. Ainsi, si l'on distingue les périodes avant et après crue, on constate que l'athérine domine avant la crue alors que ce sont les poissons indéterminés qui sont plus fréquemment observés dans les estomacs des sandres capturés après la crue : il est donc délicat de tirer des conclusions sur un éventuel changement de régime alimentaire. On remarque cependant que les crustacés (crevettes) ne sont présents qu'avant 1993. Plus que l'influence de la crue, cela peut s'expliquer par la mise en place du barrage à sel en 1988 qui bien que n'empêchant pas le passage entre l'étang du Vaccarès et le canal du Fumemorte a limité les entrées des mauvais nageurs comme les crevettes. En revanche, le pseudorasbora n'apparaît dans les estomacs qu'après 1993, ce qui confirme bien les observations de Rosecchi, Thomas & Crivelli (2001).

Sur l'ensemble des contenus stomacaux, la proie la plus présente est l'athérine avec un indice de prépondérance supérieur à 50%. Viennent ensuite les crustacés, les mullets et la perche soleil dont les indices de prépondérance sont compris entre 5,7 et 1,8 %. Les autres proies se situent en dessous du seuil de 1% (Figure 60).

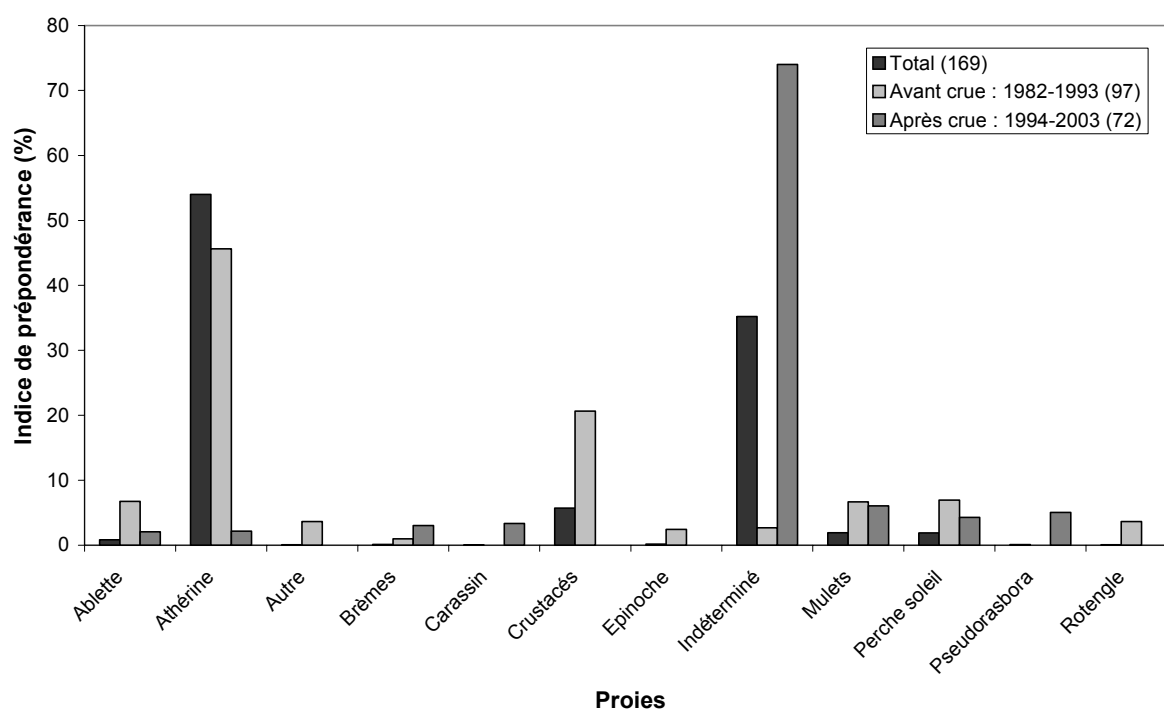


Figure 60. Indice de prépondérance pour chacune des proies. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'estomacs étudiés (NB : 2 estomacs ne contenant que des débris végétaux ont été écartés).

Du fait de la prépondérance des proies indéterminées, les analyses concernant l'évolution du régime alimentaire en fonction de la saison et de la taille du sandre ont été réalisées à partir des données collectées avant la crue.

L'évolution saisonnière de l'indice de prépondérance (Figure 61) montre que les athérines sont consommées surtout en automne et en hiver. Ceci s'explique par les migrations saisonnières de cette espèce qui rentre dans le canal en hiver et en ressort à la fin du printemps (Rosecchi & Crivelli, 1995). Au printemps, les crustacés composent une part importante du régime alimentaire des sandres alors qu'en été, on remarque une plus grande diversité de proies.

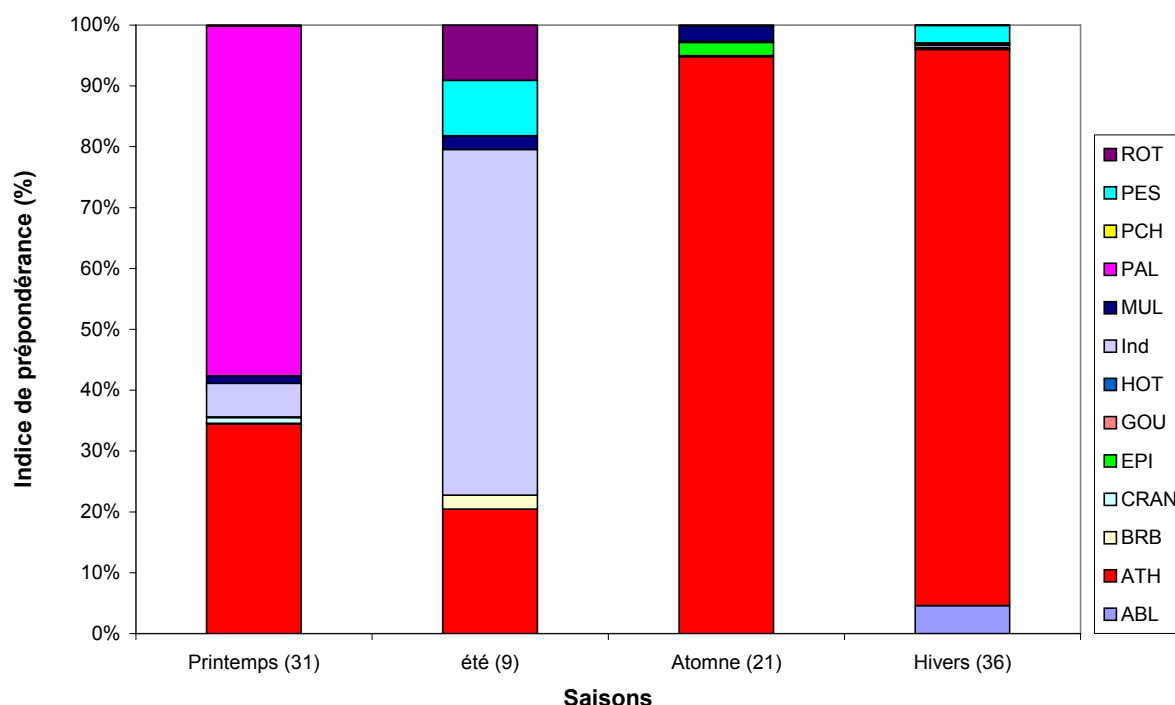


Figure 61. Indice de prépondérance pour chaque proie selon les saisons calculé sur la période 1982-1993. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'estomacs étudiés.

Les athérines constituent la part la plus importante du régime alimentaire des sandres entre 200 et 500 mm (Figure 62). Les sandres supérieurs à cette taille présentent une plus grande diversité de proies en incluant des espèces plus grandes comme les mulots ou plus hautes telles que les perches soleil.

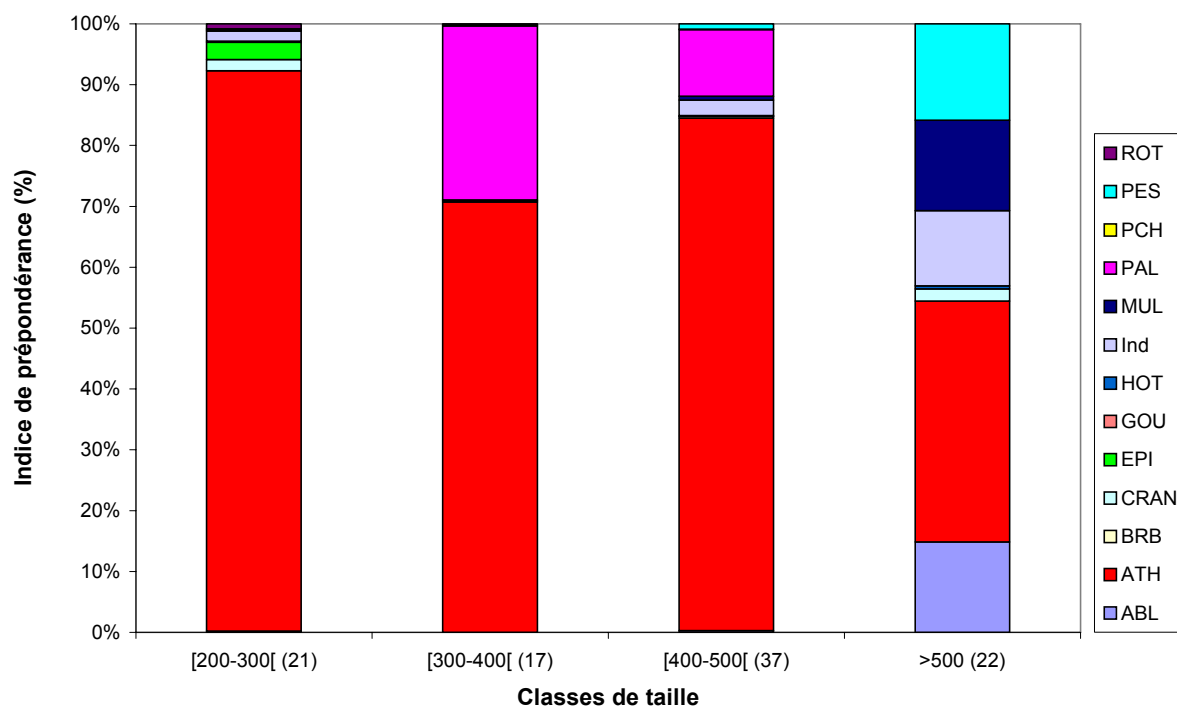


Figure 62. Indice de prépondérance pour chaque proie selon la taille des sandres calculé sur la période 1982-1993. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre d'estomacs étudiés.

On note une relation linéaire entre la taille des sandres et la taille moyenne de leurs proies ($n = 109$; $r^2 = 0,31$; $p < 0,001$) (Figure 63).

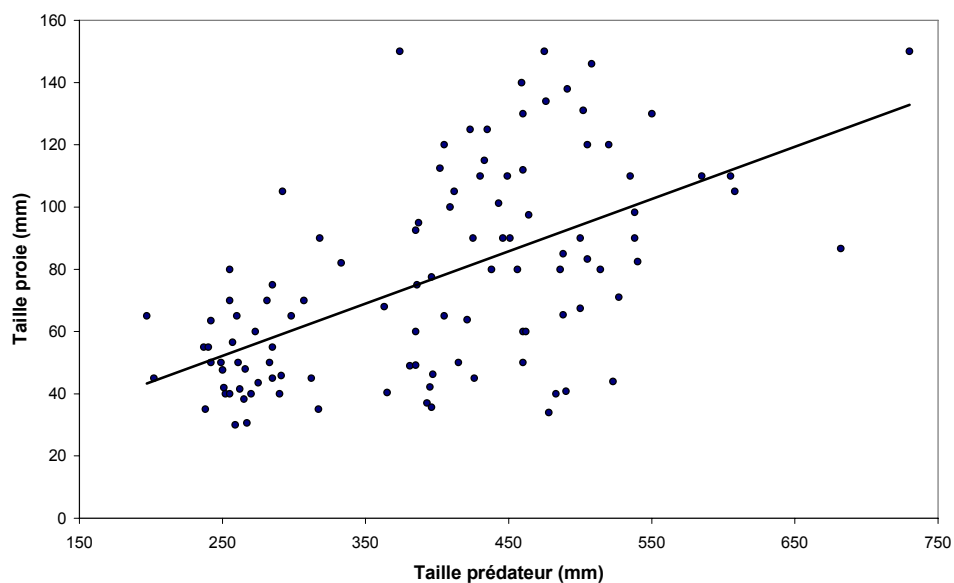


Figure 63. Relation entre la taille des sandres et la taille des proies.

La constante de la relation étant non significativement différente de 0 ($p = 0,22$), on peut considérer que la taille relative des proies ne varie pas avec la taille du sandre. La pente de la droite indique qu'en moyenne les sandres consomment des proies faisant environ 15,5% de leur taille (le maximum étant de 40%).

6.4. Discussion

6.4.1. Agéage et croissance

La croissance des sandres âgés d'un an et plus dans le Fumemorte apparaît comme étant l'une des plus rapides observée pour l'espèce (Figure 64).

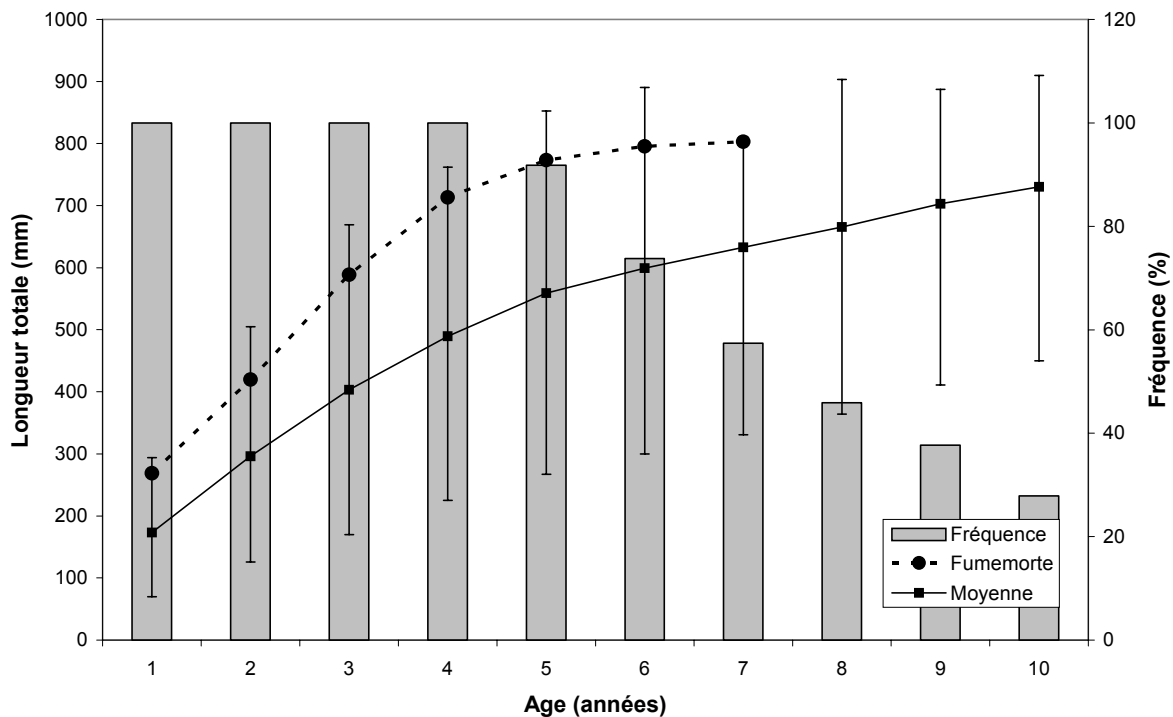


Figure 64. Longueurs aux différents âges. Moyennes (\pm mini-maxi) calculées à partir de 61 populations localisées sur l'ensemble de l'aire de répartition du sandre ainsi que de celles de la population du Fumemorte.

De même pour les 0+ qui grandissent d'environ 1,20 mm par jour alors que Zakes & Demska-Zakes (1996) obtient un taux de croissance de 0,8 mm par jour avec des juvéniles de sandre élevés dans des conditions thermiques et trophiques optimales sur une période à peu près similaire. Cette croissance exceptionnelle proviendrait en grande partie de la position très

méridionale de la population. En effet les organismes poïkilothermes ont, à basse température, une activité métabolique réduite et donc une croissance faible voire nulle. L'optimum thermique pour la croissance du sandre se situe aux alentours de 28-30°C (Hokanson, 1977) mais ces températures sont rarement atteintes dans les eaux des latitudes élevées si ce n'est, éventuellement, sur de courtes périodes. La croissance du sandre est donc probablement limitée par les valeurs et les variations de température. On s'attend donc à observer des taux de croissance très différents suivant la latitude à laquelle la population se trouve. Ceci est d'autant plus probable pour le sandre que son aire de répartition couvre un vaste gradient latitudinal.

Une telle concordance entre la latitude et la croissance a été observée pour le doré jaune (Colby & Nepszy, 1981) et suggérée pour le sandre (Lind, 1977; Popova & Sytina, 1977). La dynamique de croissance mise en évidence chez les 0+ du système Fumemorte-Vaccarès correspond exactement à celle décrite par Gaamour (1993) suite à une expérience de marquage-recapture de sandres d'un âge compris entre 0 et 2 ans. La période de croissance dure donc environ 6 mois contre seulement 4 en Finlande (Lappalainen & Lehtonen, 1997).

Les conditions trophiques (en termes de quantité et de qualité) sont aussi susceptibles d'influer sur la croissance. Ainsi, les individus zooplanctonophages grossissent moins vite que leurs congénères ichtyophages (Frankiewicz, Dabrowski & Zalewski, 1996; Mooij, Lammens & Van Densen, 1994). De même, une eau légèrement saumâtre (5-10 g.L⁻¹) favorise la croissance (Lozys, 2004; Trandafirescu, Ghitescu & Iliescu, 1979; Zhmurova & Somkina, 1976) ; or ces paramètres ne sont pas limitants dans le canal du Fumemorte.

La température ne pouvant pas être mise en cause puisque la moyenne annuelle ne diffère pas entre les deux canaux, c'est probablement aussi le facteur trophique et la salinité qui expliquent la différence de croissance observée entre le Bouic et le Fumemorte. En effet, la densité piscicole est plus importante dans le Fumemorte que dans le Bouic (Cf. 2.3.3). Le Fumemorte possède des dimensions plus importantes et se trouve connecté en permanence au Vaccarès qui l'alimente en diverses espèces euryhalines dont l'athérine qui constitue la proie principale du sandre dans le Fumemorte (Cf. 6.2.3) alors que le Bouic, de dimensions plus modestes, est alimenté par les stations de pompage du Rhône uniquement d'avril à octobre. D'ailleurs, le fait que la différence de croissance soit surtout visible pour les poissons de plus d'un an, suggère que la densité en proies joue un rôle déterminant (Gerdeaux, 1986). D'autre part, le Fumemorte possède une salinité comprise entre 0 et 5 g.L⁻¹ alors que celle du Bouic

est nulle. Or, il a été montré qu'une salinité de 2 à 5 g.L⁻¹ augmentait significativement la croissance des sandres (Lozys, 2003).

Nous n'avons pas observé de différence de croissance entre les sexes alors que, dans certaines populations, il a été montré que la croissance était plus rapide chez les femelles (Gerdeaux, 1986; Willemssen, 1977) ou chez les mâles (Giovinazzo *et al.*, 1999). Il est cependant des cas où il n'existe pas de différence de croissance significative entre les deux sexes (Lehtonen, 1983).

La longueur maximale des sandres observée dans le Fumemorte se situe parmi les valeurs les plus fortes avec des individus de plus de 75 cm (Tableau 16 & Figure 64). Si l'on considère la position géographique de la population du Fumemorte, ce résultat peut paraître surprenant. En effet, la règle de Bergmann (Mayr, 1956) implique que les organismes vivant sous les latitudes élevées soient plus grands que leurs congénères des latitudes inférieures. Cependant cette règle trouve souvent des exceptions (Jonsson *et al.*, 1991). D'autres facteurs tels que les ressources trophiques peuvent influencer sur la taille maximale. Ainsi, la longueur maximale observée des sandres du Fumemorte n'est pas nécessairement liée à la localisation géographique de la population.

L'âge maximal atteint par les individus du Fumemorte est l'un des plus faible avec 7 ans (Tableau 16 & Figure 64). Ici, il est possible que la position latitudinale exerce une influence sur l'âge maximal observé. Chez les poïkilothermes, le fonctionnement du métabolisme dépend de la température du milieu : on s'attend donc à ce que le métabolisme des sandres vivant dans les latitudes élevées soit sollicité moins intensément et/ou moins

longtemps que chez ceux vivant sous les basses latitudes (Galarowicz & Wahl, 2003). De ce fait, ces derniers auraient une longévité plus courte en comparaison des premiers, comme cela a déjà été observé chez la truite commune (*Salmo trutta trutta*) (Jonsson *et al.*, 1991). Des travaux supplémentaires sur la croissance du sandre sur l'ensemble de son aire de répartition devront être conduits pour répondre à ces questions.

6.4.2. Rapport gonado-somatique et cycle sexuel

Le rapport gonado-somatique des femelles du Fumemorte est tout à fait comparable aux valeurs habituellement trouvées pour le sandre (Copp *et al.*, 2003; Raikova-Petrova & Zivkov, 1998). De même, conformément aux autres populations, le sandre du Fumemorte se

reproduit une fois par an (Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003). La pré-maturation des gonades débute fin septembre ce qui correspond au ralentissement de croissance et qui confirme les observations de Hokanson (1977). La période de ponte se situe en mars – avril lorsque l'eau atteint environ 12°C ce qui entre dans les valeurs habituellement décrites pour le sandre, à savoir entre mars et mai à des températures comprises entre 8 et 15°C (Deelder & Willemsen, 1964). Il semblerait qu'il n'y ait aucun lien entre la température de ponte et la localisation géographique de la population : cela serait plus en rapport avec des facteurs locaux influençant la température comme l'altitude (Deelder & Willemsen, 1964 ; Raikova-Petrova & Zivkov, 1998).

6.4.3. Maturité sexuelle

Les mâles du Fumemorte atteignent plus rapidement et à une taille plus réduite leur maturité confirmant les précédentes observations (Deelder & Willemsen, 1964; Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003; Raikova-Petrova & Zivkov, 1998). Selon les populations, le sandre atteint sa maturité sexuelle entre 1 et 9 ans pour les mâles, et entre 2 et 10 ans pour les femelles (Raikova-Petrova & Zivkov, 1998), pour des tailles comprises entre 270 et 496 mm pour les mâles, et entre 354 et 521 mm pour les femelles (Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003). Les sandres du Fumemorte sont donc parmi les plus jeunes et les plus petits à acquérir leur maturité sexuelle, comme cela a été observé chez la perche soleil dans le canal du Fumemorte (Fox & Crivelli, 2001). La localisation de la population au sud de l'aire de répartition de l'espèce, explique très probablement ce phénomène (Fox & Crivelli, 2001; Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003 ; Raikova-Petrova & Zivkov, 1998). Cela a été observé chez le doré jaune (Colby & Nepszy, 1981) et la perche (Heibo, 2003). En effet, l'âge et la taille de première maturité sont généralement liés au taux de croissance (Alm, 1959) : une forte croissance entraîne une maturité précoce à des taille réduite. Or, le taux de croissance dépend beaucoup de la localisation de la population sur le gradient latitudinal. D'autre part l'acquisition de la maturité sexuelle peut être aussi sous la dépendance de la ressource trophique (Fox & Crivelli, 2001).

6.4.4. Fécondité et diamètre ovocytaire

Zivkov & Petrova (1993) ont mis en évidence qu'une relation de type puissance entre la fécondité absolue et la taille des femelles impliquait une maturation précoce, ce qui corrobore nos résultats. La diminution de la fécondité relative avec l'augmentation de la taille

des femelles indique que le potentiel reproducteur de la population serait surtout fondé sur les jeunes femelles. Bien que ce type de relation n'ait jamais été clairement établi chez le sandre (Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003), ceci est probablement dû à une durée de vie relativement courte des sandres du Fumemorte qui amènerait les jeunes femelles à exprimer au plus tôt leur potentiel reproducteur maximum, sous peine de mettre en péril la survie de la population.

La taille des ovocytes du sandre dans le Fumemorte correspond aux valeurs précédemment décrites (Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003). Le fait que le diamètre ovocytaire augmente avec la taille des femelles a été observé chez divers téléostéens y compris chez le doré jaune (Johnston, 1997). Il a été montré que la taille des ovocytes est positivement corrélée à la taille des larves (Moodie, Loadman & Wiegand, 1989) et que leur chance de survie est d'autant plus importante qu'elles sont grandes. Nous pouvons donc raisonnablement affirmer que dans le Fumemorte, les femelles plus âgées investissent dans la reproduction plus en termes de survie des larves qu'en termes d'effectif.

6.4.5. Régime alimentaire

Le taux de vacuité est conforme à ceux trouvés dans la littérature qui oscillent entre 19 et 75% (Argillier, Barral & Irz, 2003; Biro, 1973; Goubier, 1976; M'Hetli, 2001). Ces taux relativement élevés seraient dus à la durée importante de la digestion (Goubier, 1976). Cependant, cette hypothèse impliquerait qu'on retrouve plus d'individus à divers stades de digestion que d'individus avec l'estomac vide, ce qui n'est pas le cas. Il est plus probable que le taux de vacuité relativement important du sandre soit le fait d'une adaptation à la consommation d'une nourriture de taille élevée et de forte valeur énergétique, comme cela a été supposé pour d'autres ichthyophages (Arrington *et al.*, 2002).

La dominance de l'athérine dans les contenus stomacaux est en accord avec les précédentes études concernant le régime alimentaire du sandre dans le Vaccarès (Goubier, 1976; Kiener, 1968). L'athérine est la proie type consommée par le sandre : abondante, grégaire et fusiforme comme l'éperlan (*Osmerus eperlanus*) (Kangur & Kangur, 1998; Van Densen, 1985b; Vehanen, Hyvarinen & Huusko, 1998; Vijverberg *et al.*, 1990; Willemsen, 1977), le corégone (*Coregonus albula*) (Collette *et al.*, 1977; Deelder & Willemsen, 1964; Pihu, 1996; Vehanen, Hyvarinen & Huusko, 1998) ou encore l'ablette (Argillier, Barral & Irz, 2003 ; Biro & Elek, 1969). Le fait de retrouver le pseudorasbora aussi

rarement dans les contenus stomacaux alors qu'il présente toutes les caractéristiques pour être consommé par le sandre, s'explique par le fait que cette espèce n'est présente dans le canal que depuis 1993 (Rosecchi, Thomas & Crivelli, 2001). De plus, de nombreuses proies n'ont pu être identifiées ce qui n'exclut pas une sous-estimation du pseudorasbora. Mis à part les poissons, le sandre consomme aussi des crevettes qui remontent à partir du Vaccarès. La consommation de crustacés par le sandre n'est pas exceptionnelle (Bubinas & Lozys, 2000; Hansson, Arrhenius & Nellbring, 1997; Neveu, 2001). On remarquera l'absence de cannibalisme qui est pourtant fréquent chez cette espèce (Argillier, Barral & Irz, 2003; Biro, 1973; Campbell, 1992; Frankiewicz *et al.*, 1999; Mehner *et al.*, 1996). On peut considérer l'absence de cannibalisme chez les sandres de plus de 200 mm comme étant un indice de conditions trophiques non limitantes dans le Fumemorte. A noter que l'absence de congénères dans les estomacs de sandres étudiés ici, n'exclut pas la pratique du cannibalisme chez de plus jeunes stades comme cela a déjà été observé (Frankiewicz, Dabrowski & Zalewski, 1996; Van Densen, 1985a).

Les athérines sont consommées principalement en automne et en hiver du fait de leur migration saisonnière : elles rentrent dans le canal en hiver et en ressortent à la fin du printemps (Rosecchi & Crivelli, 1995). Au printemps le régime est plus diversifié avec la présence de crevette, alors qu'en été, on note un nombre important de poissons indéterminés probablement du fait de la température élevée de l'eau qui accélère la digestion ce qui rend les proies difficilement identifiables (Molnar & Tölg, 1962). Les athérines sont consommées par toutes les classes de tailles de sandre. Les perches soleil, les mullets et les ablettes sont surtout consommés par les sandres de plus de 400 mm. A part pour les ablettes, ceci peut s'expliquer par la hauteur du corps (perche soleil) ou la taille (mulet) de la proie qui conditionne la taille du prédateur, contrairement aux athérines petites et fusiformes.

Le fait que la taille des proies augmente avec la taille du prédateur est courante chez le sandre et la plupart des prédateurs (Hansson, Arrhenius & Nellbring, 1997; Popova & Sytina, 1977; Willemsen, 1977). Certains auteurs ont observé une diminution de la taille relative de la proie avec l'augmentation de la taille du sandre (Popova & Sytina, 1977; Willemsen, 1977); ceci peut s'expliquer par un large spectre de taille des proies consommables et donc de bonnes conditions trophiques (Hansson, Arrhenius & Nellbring, 1997). La taille relative des proies consommées par le sandre dans le Fumemorte est inférieure à celle estimée pour les sandres de la mer Baltique (Hansson, Arrhenius & Nellbring, 1997) (15% vs. 32%) laquelle semble être relativement élevée. Une expérience menée *in vitro* sur des sandres de 12-13 cm a montré

qu'ils préféraient les petites proies (c.-à-d. 25% de la taille du prédateur) afin d'optimiser le compromis entre l'énergie apportée par la proie et le temps (donc l'énergie) dépensé à la manipuler pour l'avalier (Turesson, Persson & Bronmark, 2002).

6.5. Conclusion

Certains traits d'histoire de vie du sandre dans le canal du Fumemorte se situent dans la moyenne observée pour l'espèce, alors que d'autres montrent des caractéristiques exceptionnelles. La fécondité relative et le RGS des femelles du Fumemorte diffèrent peu des valeurs habituellement estimées chez le sandre ce qui suggèrerait que l'énergie allouée à la reproduction varie peu au sein de l'espèce. De même, le comportement alimentaire des sandres du Fumemorte reste dans les standards de l'espèce que ce soit en terme de type ou de taille de proie.

En revanche, la croissance du sandre dans le Fumemorte est l'une des plus rapides jamais enregistrée. Les conditions thermiques semblent en partie expliquer ce phénomène. Cependant, comme le suggère la différence de croissance avec la population du Bouic, d'autres facteurs tels que les conditions trophiques et la salinité sont aussi susceptibles d'expliquer cette forte croissance. L'âge, la taille de première maturité sexuelle et la longévité se révèlent être réduits comparativement aux valeurs observées pour d'autres populations plus septentrionales comme cela a été observé chez de nombreux organismes poïkilothermes (Atkinson, 1994). Fait encore jamais observé chez le sandre, les jeunes femelles du Fumemorte ont une fécondité relative plus élevée que les plus âgées, ce qui compenserait partiellement leur petite taille. D'autre part, la longévité des individus du Fumemorte étant relativement courte, le potentiel reproducteur de la population se situe au niveau des jeunes femelles. En revanche, les femelles plus âgées jouent aussi un rôle important de par leur fécondité absolue plus élevée et de la taille de leurs ovocytes plus élevée, maximisant les chances de survie des larves. Ce compromis entre fécondité relative et diamètre ovocytaire au sein d'une même population a déjà été observé chez la perche (Craig, 2000). Le sandre est donc capable d'adapter sa stratégie de reproduction en modulant son âge et sa taille de première reproduction, ainsi qu'en ajustant sa fécondité et son diamètre ovocytaire au sein même de la population en fonction des caractéristiques du milieu.

Ainsi, les valeurs exceptionnelles de certains traits d'histoire de vie observée chez le sandre dans le canal du Fumemorte témoignent de la capacité d'adaptation du sandre et

expliquent en partie sa capacité de colonisation. D'un point de vue dynamique de la population, on constate que le stock de géniteurs est composé en grande partie de femelles de 2, voire 3 ans, qui révèlent une fécondité relative plus importante que les femelles plus âgées.

Chapitre 7. Influence des facteurs biotiques et abiotiques sur le recrutement et la survie des 0+

7.1. Introduction

Nos précédents résultats ont montré que les échanges (c.-à-d. immigration et émigration) entre le Fumemorte et le Bouic (et donc du Rhône) étaient réduits de telle sorte que l'on pouvait considérer que la population du Fumemorte était isolée. Dès lors, la dynamique de la population peut s'expliquer par les facteurs influençant le taux de recrutement⁸ et le taux de survie. De plus, le suivi des mouvements a montré que les sandres colonisaient aussi bien le réseau de drainage que le Vaccarès, du moins sur sa façade est. Ainsi, pour avoir une estimation non biaisée des variations d'effectifs, nous considérerons à la fois les échantillonnages dans le canal et dans l'étang.

L'effectif d'une population piscicole est déterminé par l'importance numérique des différentes cohortes qui la composent. La force des cohortes chez les Percidés dépend principalement de la survie des individus au cours de leur première année (Kjellman *et al.*, 2003; Lappalainen & Lehtonen, 1995; Neuman, Roseman & Lehtonen, 1996; Willemsen, 1977). En règle générale, le principal facteur contrôlant le recrutement et la survie des 0+ chez les percidés est la température (Böhling *et al.*, 1991; Koonce *et al.*, 1977; Lappalainen, Erm & Lehtonen, 1995). Ses implications sont multiples et complexes. D'une manière générale, elle contrôle la croissance via la nutrition et le métabolisme et, de ce fait, détermine la taille des 0+ et donc leur chance de survie (p. ex. Buijse & Houthuijzen, 1992; Lappalainen *et al.*, 2000). Mais la température agit aussi sur le repos sexuel : il a été observé des pontes relativement faibles suite à des hivers doux suggérant la nécessité d'une température hivernale minimale durant le repos sexuel (Schlumberger & Proteau, 1996). Certains Percidés comme le doré jaune ou la perchaude requièrent, durant la maturation des gonades, une température en dessous de 10°C (Hokanson, 1977). Cependant, d'autres facteurs environnementaux peuvent jouer un rôle important sur la force des cohortes. La salinité peut, dans certains cas, favoriser la croissance et dans d'autres augmenter le taux de mortalité des juvéniles (Lozys, 2004 ; Trandafirescu, Ghitescu & Iliescu, 1979; Zhmurova & Somkina, 1976). Les conditions

⁸ Le recrutement est l'arrivée d'une nouvelle cohorte dans la population

hydrauliques sont aussi susceptibles d'influencer la reproduction (Argillier, Poulet & Irz, in press; Svardson & Molin, 1973). Certains auteurs ont observé qu'une brusque chute de la pression atmosphérique favorisait le déclenchement de la ponte (Roqueplo, 1986; Tesch, 1959).

Cependant, les facteurs abiotiques seuls ne suffisent pas toujours à expliquer la variabilité du recrutement et la prise en compte des facteurs biotiques s'impose (Myers, 1998). Ainsi, l'effectif en 0+ peut dépendre du stock de géniteurs mettant ainsi en évidence une relation « stock recrutement ». Cette relation peut être positive, principalement lorsque le stock de géniteurs est faible (Neuman, Roseman & Lehtonen, 1996), ou négative par la prédation des individus plus âgés sur les plus jeunes (Winkler & Gröger, 2004). Dans le cas du sandre il a été montré que le passage à l'ichtyophagie avait un effet positif sur la croissance et la survie (Buijse & Houthuijzen, 1992; Van Densen, 1985b). Ce changement de régime alimentaire est soumis à l'influence de la température et de la disponibilité en proies (Buijse & Houthuijzen, 1992; Van Densen, 1985b). La compétition intra-cohorte peut aussi jouer un rôle important sur la survie : si la ressource (trophique, habitat) est limitée, on observera une mortalité des individus plus faible, soit par famine soit par cannibalisme (Peterka, Matena & Lipka, 2003). Enfin, dans les zones comme la Camargue où la communauté aviaire est importante, la prédation par les oiseaux piscivores peut avoir un impact non négligeable sur les populations piscicole (Steinmetz, Kohler & Soluk, 2003).

Dans ce chapitre nous nous proposons donc d'étudier les différents facteurs susceptibles d'expliquer les fluctuations inter-annuelles du recrutement et du taux de survie annuel des sandres du système Fumemorte/Vaccarès au cours de leur première année.

7.2. Matériels et méthodes

7.2.1. Les variables biotiques

Avant tout calcul, les CPUE quotidiennes ont été transformées par les logarithmes.

7.2.1.1. Le recrutement

Les frayères se situent dans le canal et les 0+ y apparaissent dès le mois de mai avec un pic d'abondance observé en juin (Cf. Chapitre 5). De ce fait, le recrutement a été estimé

par la moyenne des CPUE en 0+ capturés quotidiennement au cours des mois de mai et juin dans les ganguis dans le Fumemorte.

7.2.1.2. Le stock de géniteurs

Le stock de géniteurs a été estimé par la moyenne des CPUE des sandres matures capturés dans les filets 28 et 40 mm posés dans le Fumemorte (Cf. Chapitre 3). Nous n'avons tenu compte que des captures en octobre, novembre, mars et avril, mois pour lesquels le nombre d'années renseigné était maximal. Lorsque la maturité des individus n'a pas été vérifiée, ont été considérés comme géniteurs ceux ayant une longueur à la fourche supérieure ou égale à 322 mm, taille à laquelle 50% des femelles et 100% des mâles sont matures (Cf. 6.2.2.2).

7.2.1.3. La survie annuelle

Le taux de survie a été calculé de la manière suivante :

$$S = 1 - (N_t - N_{t+1}) / N_t$$

Avec N_t = recrutement et N_{t+1} = moyenne des CPUE en 0+ de mars à juin de l'année $t+1$.

N_{t+1} est calculée i) sur 4 mois afin de minimiser le biais induit par les mouvements migratoires et ii) à partir des captures aux ganguis et au filet tramail de maille 28 mm compte tenu du fait que les sandres ont atteint une taille capturable par cet engin (Cf. Chapitre 3 & 6.3.1.1).

7.2.1.4. La taille

Nous avons testé si la longueur à la fourche moyenne des 0+ mesurés en juin et à l'automne était corrélée au recrutement et au taux de survie annuel. D'autre part, l'asymétrie de la distribution en taille des individus témoigne de la proportion d'individus devenus ichtyophage : si la distribution a un coefficient d'asymétrie positif, la majeure partie des 0+ est encore zooplanctonophage ; au contraire, si la distribution montre un coefficient négatif, la plupart des individus sont devenus ichtyophages (Buijse & Houthuijzen, 1992; Van Densen, Ligtoet & Roozen, 1996; Van Densen, 1985b). Nous avons donc calculé le coefficient d'asymétrie au mois de juin de chaque année et testé si ce dernier était corrélé au recrutement.

7.2.1.5. La densité en proies

Les jeunes sandres sont potentiellement ichtyophages à 20mm (Van Densen, 1985b), taille qu'ils atteignent dans le Fumemorte dès le mois de mai (Cf. 6.3.1.5). Nous avons donc identifié les proies potentielles en ne considérant que les espèces fusiformes et relativement abondantes dans le canal. Les espèces retenues sont l'athérine, l'ablette, le pseudorasbora, les muges et le gardon. Seuls les individus dont la taille était inférieure ou égale à 0,62 fois la taille moyenne des 0+ de sandre de l'année donnée, ont été retenus dans les analyses (Van Densen, 1985b). Du fait de la sélectivité des ganguis, aucune proie ne correspondait à ce critère en mai : nos analyses ont donc porté sur le mois de juin uniquement. Pour la période automne – hiver, nous avons sélectionné les proies dont la taille n'excédait pas 25% de la taille moyenne des 0+ de sandres (Turesson, Persson & Bronmark, 2002) (compromis entre nos résultats et ceux de Hansson, Arrhenius & Nellbring (1997). Par la suite, la densité en proies a été estimée par la moyenne des CPUE quotidiennes pour l'ensemble des espèces sélectionnées. Cette valeur représente la densité minimale en proie du fait de la sélectivité des ganguis qui ne capturent pas les proies les plus petites. L'influence du rapport densité de proies / densité de prédateurs (appelé « rapport proies / sandres » par la suite) en juin et en automne-hiver (c.-à-d. d'octobre à mars) sur le taux de survie des 0+ a ensuite été testée.

7.2.1.6. La densité en prédateurs

L'expérience du suivi des sandres par télémétrie a montré que le cormoran pouvait être un prédateur potentiel du sandre dans le Fumemorte (Cf. Chapitre 5) confirmant les résultats de Santoul *et al.* (2004) dans le bassin de la Garonne. Afin de tester si la densité en cormoran pouvait influencer sur la survie annuelle des 0+, la densité en cormorans présents d'octobre à juin a été calculée à partir des recensements hebdomadaires effectués par la station biologique de la Tour du Valat sur son domaine.

7.2.2. Les variables abiotiques

7.2.2.1. La température

Nous avons testé si la température influençait le recrutement et la survie des 0+. Dans le cas du recrutement, la température a été relevée durant i) la maturation des gonades (c.-à-d. décembre-mars), ii) la période de reproduction (c.-à-d. mars-avril) et iii) les deux premiers

mois de croissance (c.-à-d. mai et juin) et dans le cas de la survie, la température testée était celle relevée durant i) l'été (c.-à-d. juillet-septembre) et ii) l'hiver (c.-à-d. décembre-mars).

La température moyenne quotidienne de l'air a été enregistrée à la station météorologique de la Tour du Valat (NB : les données du mois d'avril 1989 sont manquantes). Etant donnée la faible profondeur des milieux considérés (canaux et étang faisant en moyenne 1 m de profondeur), nous avons considéré la température de l'air comme étant proche de la température de l'eau. L'influence de la température sur le recrutement a été étudiée en utilisant la somme des degrés jour (Buijse & Houthuijzen, 1992; Kjellman, Lappalainen & Urho, 2001; Kjellman *et al.*, 2003; Lappalainen *et al.*, 2000) tel que :

$$SDJ = \sum_{i=1}^j (T - T_s), T \geq T_s$$

où j est le dernier jour de la période considérée, i , le premier jour lorsque que $T \geq T_s$, avec T , la température de l'air et T_s , la température seuil. En règle générale la température seuil utilisée était 10°C (Kjellman, Lappalainen & Urho, 2001; Kjellman *et al.*, 2003) excepté en hiver et au printemps où $T_s = 5^\circ\text{C}$ a aussi été testée.

7.2.2.2. La salinité

Nous nous sommes interrogés sur l'impact de la salinité sur le taux survie annuel des 0+ lors de leur migration estivale dans l'étang du Vaccarès (c.-à-d. juillet-septembre). La salinité a été mesurée tous les mois par la Réserve Nationale de Camargue au niveau du site d'échantillonnage (c.-à-d. La Capelière).

7.2.2.3. Le niveau d'eau

Les coefficient de variation ($CV = \text{écart-type} / \text{moyenne}$) du niveau d'eau durant la période de reproduction et durant l'hiver a été calculé afin de tester si le niveau du canal pouvait avoir un effet sur le recrutement et la survie hivernale des 0+. Le niveau du canal est noté par rapport au niveau NGF lors de chaque échantillonnage sur une échelle limnique située environ à mi-course du canal. D'autres relevés du niveau faits à diverses occasions ont été utilisés afin d'augmenter la précision des valeurs moyennes.

7.2.2.4. La pression atmosphérique

L'influence de la pression atmosphérique entre le 1^{er} mars et le 30 avril sur le recrutement a été testée. Une dépression est caractérisée de la manière suivante :

$$P_{j+1} - P_j < 0$$

Avec P_{t+1} = Pression moyenne au jour $j + 1$ et P_t = Pression moyenne au jour j en hPa.

La dépression maximale ainsi que le nombre de dépressions consécutives ont été calculés pour chaque année. Les pressions atmosphériques ont été relevées au niveau de la mer à Marignane (Bouches du Rhône) situé à environ 47 km de la Tour du Valat.

7.2.3. Test statistique

Le test de corrélation non paramétrique de Spearman a été utilisé pour étudier les liens entre les différentes variables.

7.3. Résultats

7.3.1. Evolutions des paramètres démographiques durant la période d'étude

7.3.1.1. Le recrutement

En mai et juin 1989, 1990 et 1993 aucun 0+ de sandre n'a été capturé et ce n'est qu'à partir de 1995 que le recrutement commence à croître jusqu'à atteindre son maximum en 2001 (soit 40 fois plus qu'en 1995). Les captures de géniteurs sont enregistrées dès 1993 et montrent des variations nettement moins importantes que le recrutement (c.-à-d. facteur 3,6) (Figure 65).

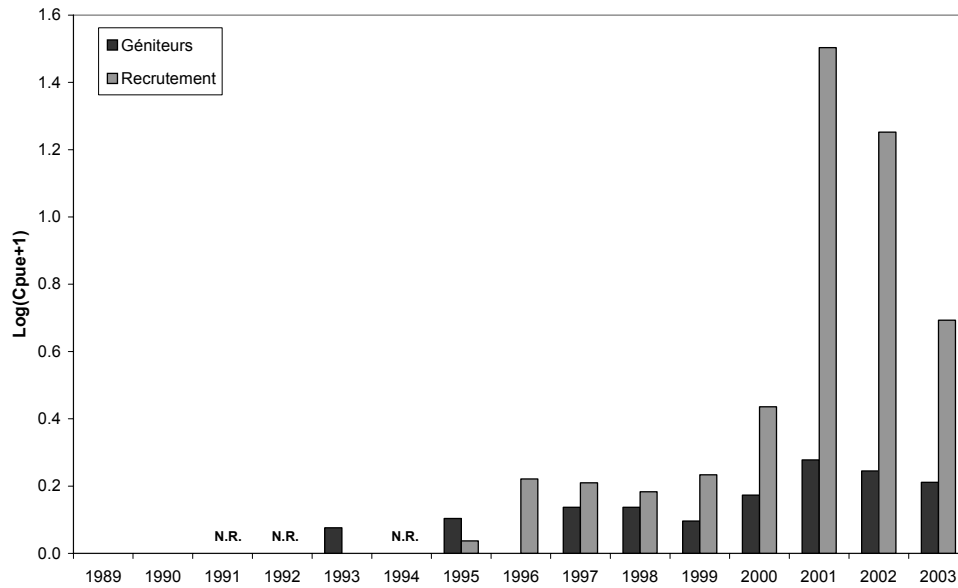


Figure 65. Evolution du recrutement et du stock de géniteurs entre 1989 et 2003 dans le canal du Fumemorte (N.R. Non renseigné).

7.3.1.2. La survie

Les années 1989, 1990 et 1993, pour lesquelles le recrutement était nul, n'ont pas été prises en compte dans l'analyse. Le taux de survie annuel montre d'importantes fluctuations (Figure 66).

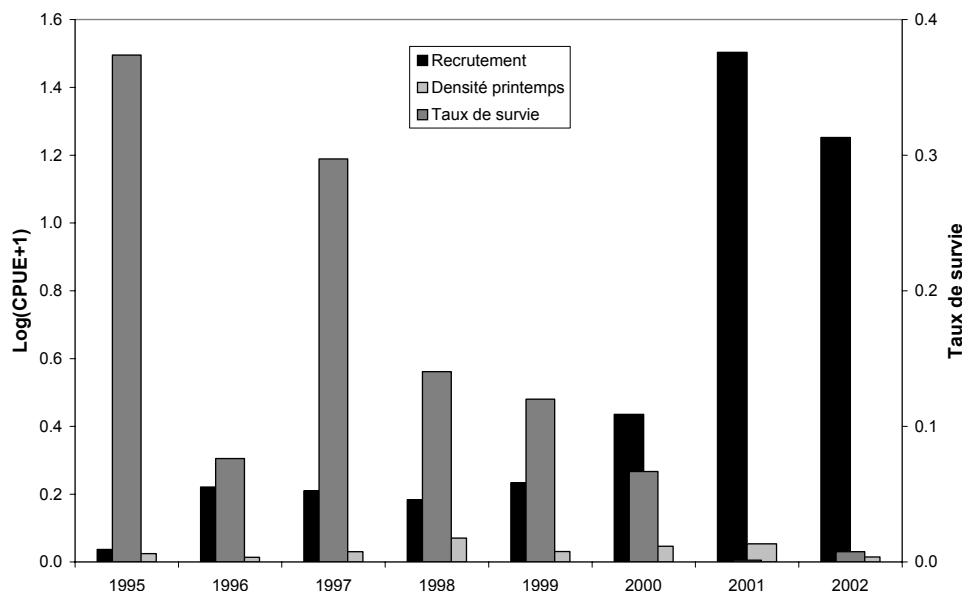


Figure 66. Recrutement, densité en sandres d'un printemps et taux de survie entre 1995 et 2002 dans le canal du Fumemorte.

Cela est plus le fait de la variabilité du recrutement que les variations en densité de sandres âgés d'un printemps. Les années 1995 et 1997 ont montré un taux de survie relativement important alors qu'une très faible part des individus nés en 2001 et 2002 ont survécu jusqu'au printemps suivant.

7.3.1.3. La densité en cormorans

La densité en grands cormorans sur le domaine de la Tour du Valat depuis 1989 est relativement stable avec néanmoins une augmentation en 1992 et une légère baisse en 2000-2001 (Figure 67).

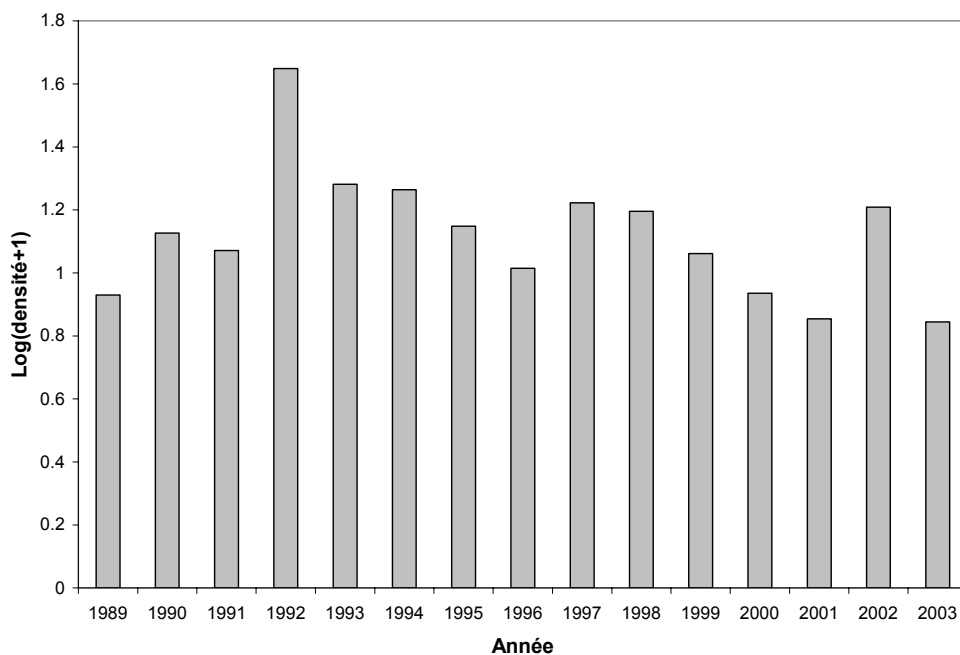


Figure 67. Evolution de la densité moyenne en grands cormorans sur le domaine de la Tour du Valat (données : Tour du Valat).

7.3.2. Evolutions des facteurs environnementaux

7.3.2.1. La température

Les températures moyennes mensuelles durant la période de reproduction (c.-à-d. mars-avril) oscillent entre 9,1 et 14,1°C, les années les plus chaudes étant 2001, 2002 et 1997. En été, la température de l'air dépasse rarement 25°C. Les étés les plus chauds ont été

enregistrés en 2003, 1999 et 1989. La température hivernale descend rarement en dessous de 5°C (Tableau 20).

Tableau 20. Moyennes mensuelles de la température de l'air prise à la station météorologique de la Tour du Valat. NR : Non renseigné.

| Mois | 1989 | 1990 | 1993 | 1995 | 1996 | 1997 | 1998 | 1999 | 2000 | 2001 | 2002 | 2003 |
|-----------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| Janvier | 6,3 | 5,8 | 6,5 | 6,2 | 9,5 | 6,5 | 7,1 | 7,1 | 5,5 | 8,7 | 6,4 | 5,3 |
| Février | 7,6 | 11,3 | 6,4 | 9,8 | 5,9 | 8,6 | 7,8 | 6,6 | 9,2 | 8,2 | 9,5 | 5,9 |
| Mars | 11,4 | 11,2 | 9,3 | 9,4 | 9,1 | 12,4 | 10,6 | 11,1 | 11,1 | 12,8 | 11,8 | 10,7 |
| Avril | NR | 12,4 | 13,2 | 13,3 | 13,3 | 13,3 | 12,6 | 13,3 | 13,4 | 12,9 | 14,2 | 13,1 |
| Mai | 17,8 | 18,1 | 17,5 | 14,5 | 16,8 | 17,6 | 17,9 | 18,1 | 18,5 | 18,2 | 16,4 | 18,1 |
| Juin | 20,9 | 20,4 | 21,2 | 19,5 | 21,6 | 20,0 | 21,4 | 20,7 | 21,6 | 21,3 | 21,3 | 24,3 |
| Juillet | 24,4 | 23,3 | 21,8 | 23,8 | 22,7 | 22,6 | 24,1 | 23,7 | 22,1 | 23,5 | 22,6 | 24,7 |
| Août | 23,5 | 23,0 | 23,0 | 23,1 | 21,8 | 23,6 | 23,1 | 23,5 | 23,2 | 23,7 | 21,9 | 25,8 |
| Septembre | 19,2 | 19,4 | 18,4 | 17,8 | 16,8 | 19,9 | 18,8 | 20,8 | 19,6 | 17,7 | 18,2 | 18,9 |
| Octobre | 14,9 | 16,8 | 14,7 | 17,2 | 14,6 | 16,1 | 14,2 | 15,8 | 14,9 | 17,9 | 15,7 | NR |
| Novembre | 10,1 | 9,8 | 8,3 | 10,6 | 10,0 | 11,4 | 7,2 | 8,6 | 10,6 | 8,7 | 12,5 | NR |
| Décembre | 8,4 | 4,6 | 8,0 | 7,6 | 7,9 | 7,5 | 6,1 | 6,2 | 9,7 | 4,5 | 8,7 | NR |

7.3.2.2. La salinité

Durant la période d'étude, la salinité du Vaccarès montre de fortes variations (Figure 68). En 1989 l'été ayant été très sec, la salinité est montée jusqu'à 25 g.L⁻¹. En hiver 1993, l'inondation de la Camargue suite à la crue du Petit Rhône a provoqué une chute de la salinité qui est restée en-dessous de 10 g.L⁻¹ de janvier 1994 à janvier 1998. Elle s'est ensuite stabilisée entre 12 et 15 g.L⁻¹.

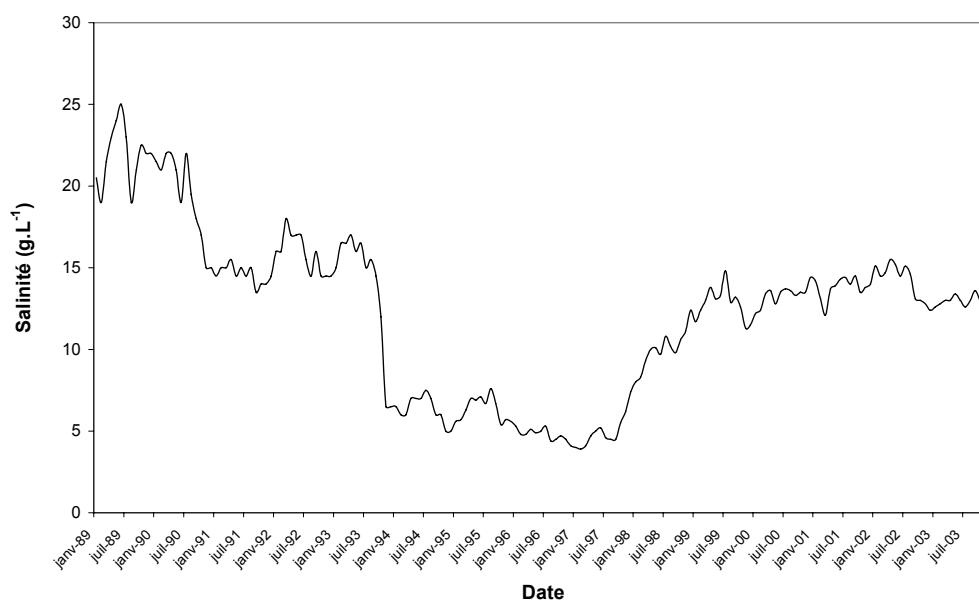


Figure 68. Evolution de la salinité de l'étang du Vaccarès relevée à la Capelière entre le 1^{er} janvier 1989 et le 31 décembre 2003 (données : Réserve Nationale de Camargue).

7.3.2.3. L'hydraulique

Le Fumemorte en 1989 et début 1990 avait atteint un niveau extrêmement bas du à une sécheresse exceptionnelle et à une surface réduite des rizières. Les années suivantes, malgré des fluctuations relativement importantes principalement liées à la gestion agricole (c.-à-d. irrigation) (Figure 69), le niveau n'a pas atteint de seuil critique.

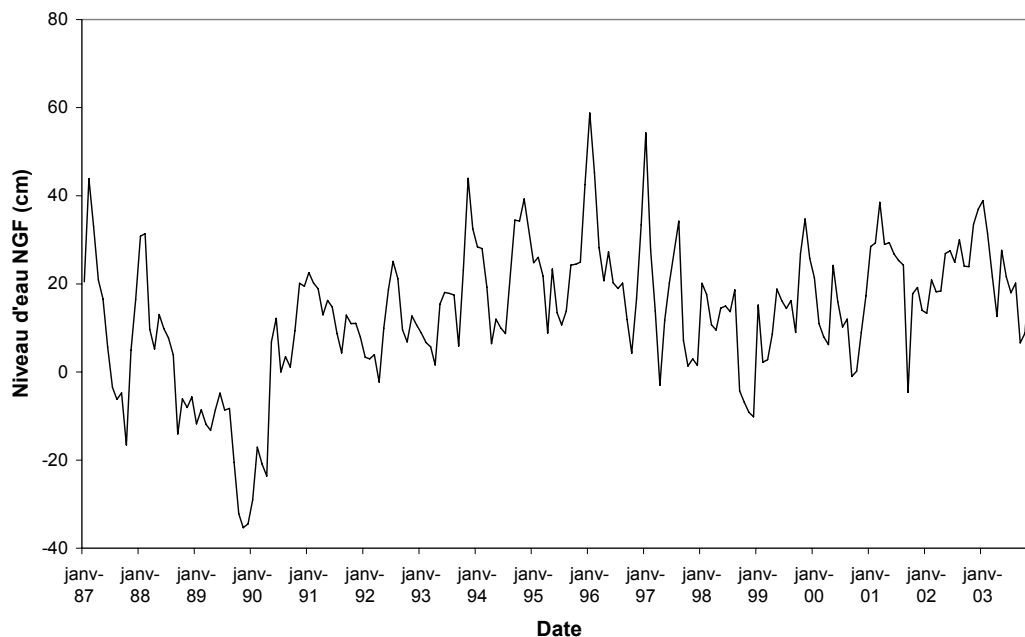


Figure 69. Evolution du niveau mensuel moyen du Fumemorte entre 1989 et 2003 (niveau NGF en cm).

7.3.2.4. La pression atmosphérique

Au cours de la période d'étude, des dépressions atmosphériques relativement importantes en 1990, 1999, 2000 et 2003 sont notées durant la période de reproduction. C'est en mars-avril 1990 que l'on trouve la période de dépression la plus longue (8 jours) et en 1997 et 2003 que l'on relève la plus courte (3 jours) (Figure 70).

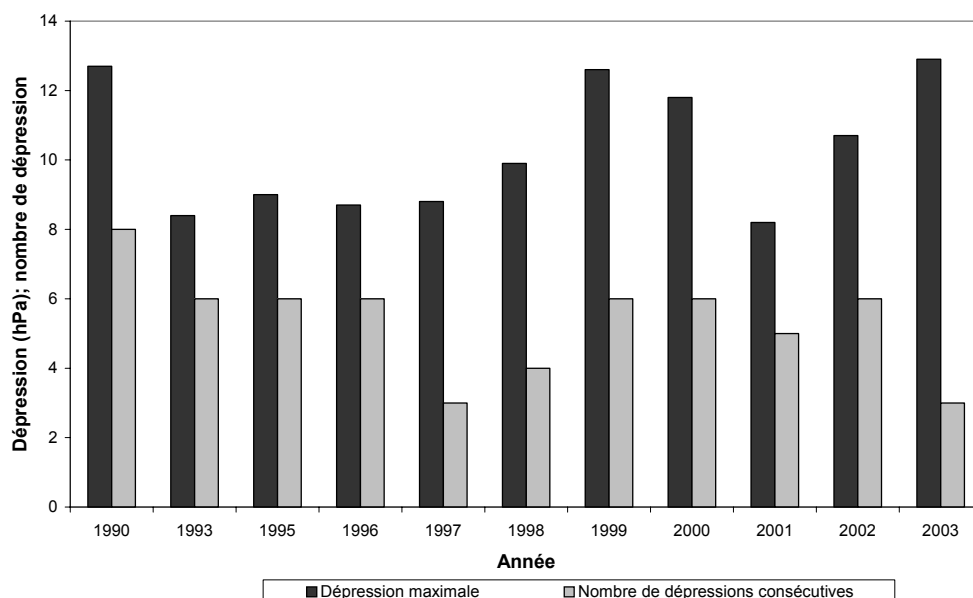


Figure 70. Dépression maximale observée et nombre maximal de dépressions consécutives.

7.3.3. Facteurs influant sur le recrutement et le taux de survie

7.3.3.1. Le recrutement

Le recrutement est significativement corrélé au stock de géniteurs (Tableau 21 & Figure 71).

Tableau 21. Corrélations de Spearman entre le recrutement par année et les variables biotiques et abiotiques. Les valeurs de p supérieures à 0,05 ont été soulignées.

| Variabiles | Nombre d'année | R | p |
|-------------------------------------|----------------|--------|-------|
| Géniteurs, Log(CPUE+1) | 12 | 0,823 | 0,001 |
| Longueur à la fourche Juin | 9 | -0,700 | 0,036 |
| Coefficient d'asymétrie Juin | 8 | 0,857 | 0,007 |
| SDJ > 5°C Décembre - Mars | 11 | 0,164 | 0,630 |
| SDJ > 10°C Décembre - Mars | 11 | 0,246 | 0,466 |
| SDJ > 5°C Mars - Avril | 11 | 0,706 | 0,015 |
| SDJ > 10°C Mars - Avril | 11 | 0,579 | 0,062 |
| SDJ > 10°C Mai - Juin | 12 | 0,387 | 0,214 |
| Dépression maximale | 11 | 0,105 | 0,759 |
| Nb de dépressions consécutives | 11 | -0,361 | 0,275 |
| Niveau Fumemorte Mars - Avril | 12 | 0,775 | 0,003 |
| CV du niveau Fumemorte Mars - Avril | 12 | -0,624 | 0,030 |

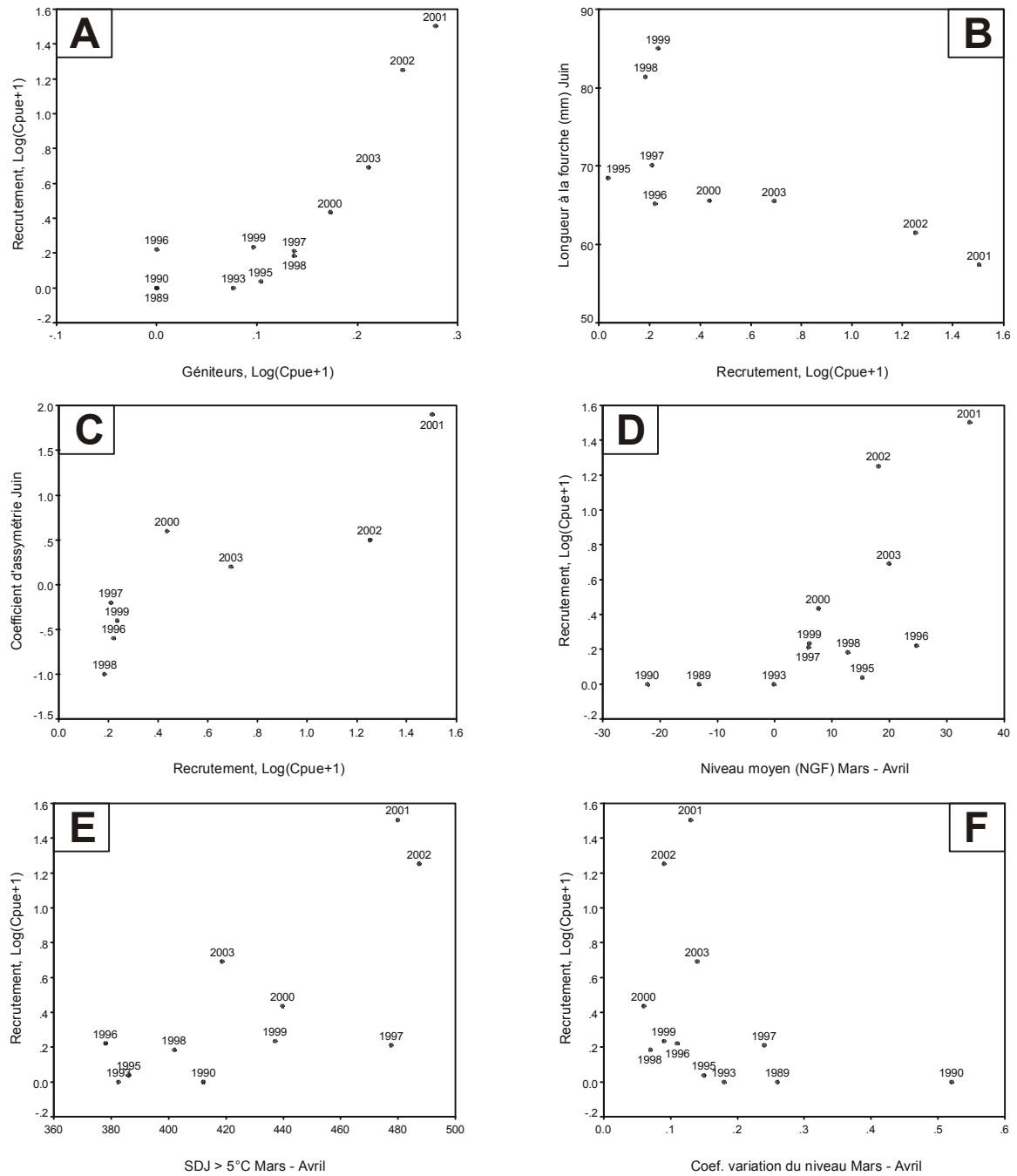


Figure 71. Diagramme de dispersion entre le recrutement et A) les CPUE des géniteurs en septembre-octobre de l'année précédente, B) la longueur à la fourche moyenne des 0+ capturés en juin, C) le coefficient d'asymétrie de la distribution en taille des 0+ capturés en juin, D) la somme des degrés-jours au dessus de 5 °C, E) le niveau moyen du canal du Fumemorte en mars-avril et F) le coefficient de variation du niveau moyen du canal du Fumemorte en mars-avril

La taille des 0+ en juin varie entre 85 mm en 1999 et 57 mm en 2001. Elle est négativement corrélée au recrutement (Tableau 21 & Figure 71). Cependant, à faible recrutement, la variation de la taille moyenne des 0+ est importante. En revanche, la taille des 0+ n'est pas significativement corrélée à la température (SDJ > 10°C) en juin (n = 9 ; R = 0,283 ; p = 0,46) ni à la densité en proies (n = 9 ; R = 0,55 ; p = 0,125).

Le coefficient d'asymétrie de la distribution en taille des 0+ capturés en juin est positivement corrélé au recrutement (Tableau 21 & Figure 71). Ainsi les années où le recrutement est faible, la fréquence en individus de plus grande taille est plus importante et inversement.

La taille des 0+ en juin n'est pas significativement corrélée au coefficient d'asymétrie en juin malgré un coefficient de corrélation élevé (n = 8 ; R = -0,619 ; p = 0,102). La Figure 72 révèle cependant une nette tendance négative : les années où la taille moyenne des 0+ était faible montraient une fréquence importante en individus de petite taille et inversement.

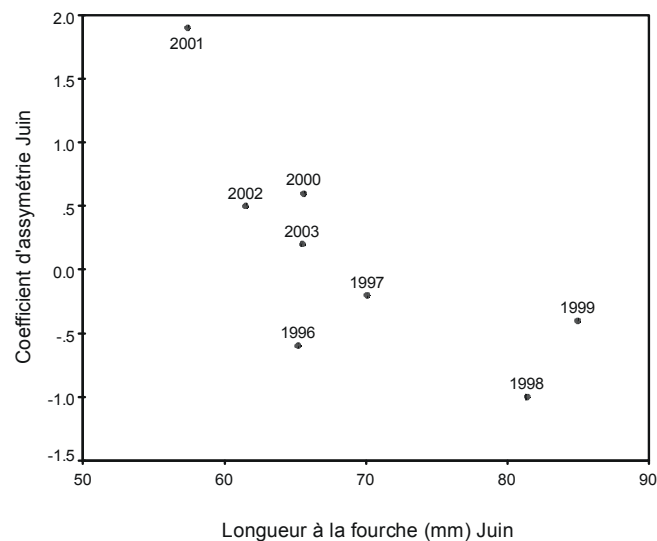


Figure 72. Diagramme de dispersion entre la taille moyenne des 0+ en juin et le coefficient d'asymétrie de la distribution en taille des 0+ en juin.

La SDJ > 5°C durant la période de reproduction est significativement corrélée au recrutement (Tableau 21 & Figure 71).

Les années où la température a été relativement basse (1993, 1995, 1996 et 1998) correspondent à une faible reproduction. En revanche en 2000 et surtout 2001 et 2002, la

température a été plus élevée et le recrutement plus important. Cependant, malgré une température similaire à celle de 2001 et 2002, le recrutement en 1997 s'est révélé moyen.

La valeur moyenne du niveau d'eau du canal en mars-avril est significativement corrélée au recrutement (Tableau 21 & Figure 71). Le coefficient de variation du niveau à cette époque est négativement corrélé au recrutement mais dans une moindre mesure par rapport au niveau moyen (Tableau 21 & Figure 71). Les années à fort recrutement (2001 et 2002) sont des années où le niveau du canal était relativement élevé et stable. Au contraire, les années à recrutement nul (1990 et 1993) sont caractérisées par un niveau faible à très faible avec de fortes variations (surtout pour 1990) (Tableau 21 & Figure 71).

Les variables hydrauliques ne sont corrélées à aucune autre variable environnementale. Les CPUE des adultes ne sont pas corrélées au niveau moyen annuel ($n = 12$; $R = 0,451$; $p = 0,151$). Mais il faut cependant noter que les plus faibles captures de sandres adultes ont été enregistrées en 1989 et 1990 alors que le Fumemorte était à son plus faible niveau.

7.3.3.2. La survie

La survie est négativement corrélée au recrutement et à la salinité du Vaccarès en été et positivement corrélée à la taille moyenne des 0+ en juin (Tableau 22). Ni les conditions hydrauliques ni la température ne semblent influencer sur le taux de survie des 0+.

Tableau 22. Corrélations de Spearman entre la survie estivale par année et certaines variables biotiques et abiotiques. Les valeurs de p supérieures à 0,05 sont soulignées.

| Variables | Nombre d'année | R | p |
|---|----------------|--------|-------|
| Recrutement, Log(CPUE+1) | 8 | -0,952 | 0,001 |
| Géniteurs, Log(CPUE+1) | 8 | -0,595 | 0,120 |
| Proie / Sandre Juin | 8 | 0,929 | 0,001 |
| Proie / Sandre Octobre - Mars | 8 | 0,238 | 0,570 |
| Cormorans, Log(densité+1) | 8 | 0,548 | 0,160 |
| Longueur à la fourche Juin | 8 | 0,738 | 0,037 |
| Longueur à la fourche Octobre - Novembre | 8 | 0,429 | 0,289 |
| SDJ > 10°C Juillet - Septembre | 8 | 0,571 | 0,139 |
| Niveau Vaccarès Juillet - Septembre | 8 | -0,357 | 0,385 |
| CV du niveau Vaccarès Juillet - Septembre | 8 | 0,167 | 0,693 |
| Salinité Vaccarès Juillet - Septembre | 8 | -0,762 | 0,028 |
| SDJ > 5°C Décembre - Mars | 8 | -0,381 | 0,352 |
| SDJ > 10°C Décembre - Mars | 8 | -0,524 | 0,183 |
| Niveau Fumemorte Décembre - Mars | 8 | -0,143 | 0,736 |
| CV du niveau Fumemorte Décembre - Mars | 8 | 0,381 | 0,352 |

Les années de recrutement moyen ou faible montrent un taux de survie relativement élevé par rapport aux années de forte abondance (2001 et 2002) (Figure 73 & Tableau 22). Il ne semble y avoir aucun lien significatif entre la densité en géniteur et le taux de survie annuel (Tableau 22).

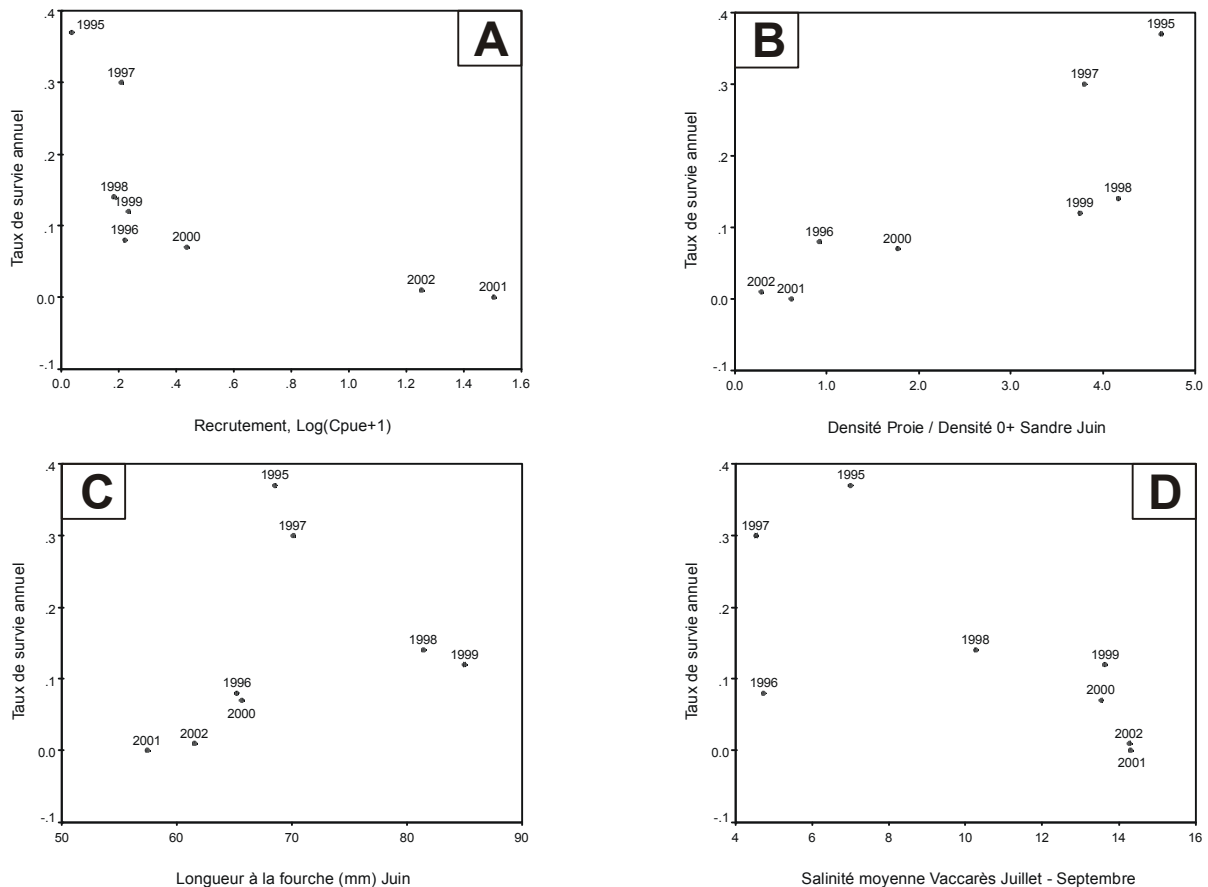


Figure 73. Diagramme de dispersion entre le taux de survie annuel et A) le recrutement, B) la densité en proies en fonction de la densité en 0+ de sandre en juin, C) la longueur à la fourche moyenne des 0+ capturés en juin et D) la salinité du Vaccarès en Juillet-Septembre.

D'autre part, le taux de survie dépend étroitement du rapport proies / sandres en juin (Tableau 22 & Figure 73). Ce rapport est positivement corrélé à la taille moyenne des 0+ de sandre en juin ($n = 9$; $R = 0,738$; $p = 0,037$). En 2001 et 2002, les 0+ de sandre avaient une taille réduite et les proies potentielles étaient peu abondantes par rapport à la densité en 0+. Une situation inverse était observée au cours des années 1998 et 1999 (Figure 74). La densité en cormorans ne semble avoir aucune influence sur le taux de survie annuel des 0+ de sandre (Tableau 22).

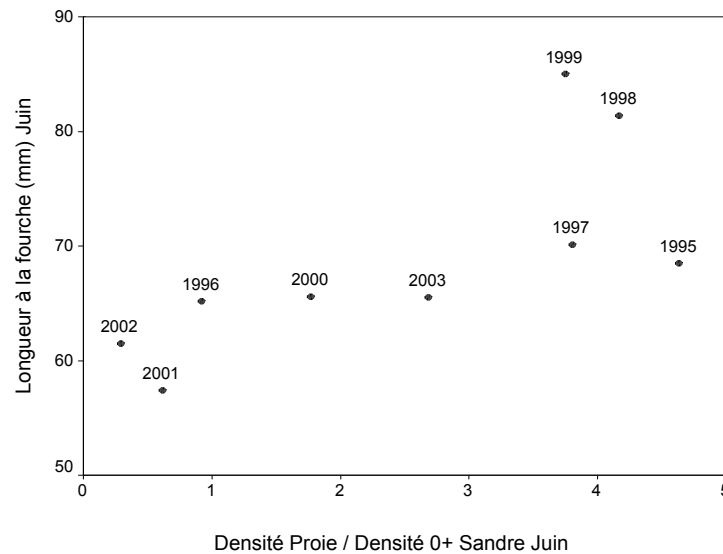


Figure 74. Diagramme de dispersion entre la taille moyenne des 0+ de sandre en juin et la densité en proie en fonction de la densité en 0+ de sandre en juin.

Le taux de survie annuel est significativement corrélé à la taille moyenne des 0+ en juin (Tableau 22). La Figure 73 montre que les années où la taille moyenne des 0+ en juin était relativement réduite correspondait à des années à faible taux de survie. Cependant, la relation n'est pas linéaire et les plus forts taux de survie ne correspondent pas aux tailles les plus importantes. La taille des 0+ en juin étant négativement corrélée au recrutement, lui-même étant corrélé au taux de survie annuel, il convient d'être prudent dans l'interprétation de ce résultat.

Le rapport proies / sandres calculée en automne – hiver n'est pas liée au taux de survie annuel (Tableau 22) ni à la taille des 0+ à la même époque ($n = 9$; $R = 0,429$; $p = 0,390$).

Le taux de survie des 0+ est d'autant plus important que la salinité du Vaccarès en été est faible (Figure 73). La salinité du Vaccarès en été n'est corrélée à aucune autre variable environnementale.

7.4. Discussion

7.4.1. Facteurs influant sur le recrutement

Nos résultats montrent que le recrutement est, entre autre, fonction de la densité en géniteurs. Récemment, Winkler & Gröger (2004) ont décrit une relation négative entre les

effectifs de sandres de 2 ans et le stock de géniteurs qu'ils ont interprété comme un phénomène de densité-dépendance (c.-à-d. cannibalisme). Néanmoins, les relations stock-recrutement ont rarement été mise en évidence chez les populations de sandres (Mooij, Van Densen & Lammens, 1996; Willemsen, 1977). En effet, ce type de relations est souvent masqué par le fait que la température peut causer d'importantes variations sur la survie des larves. Une relation stock-recrutement apparaîtrait sûrement plus nettement si la mortalité larvaire était prise en compte dans l'estimation du recrutement (Lappalainen, 2001). Dans le cas d'un stock faible, l'abondance et donc les variations en abondance larvaire seraient plus réduites et la relation stock-recrutement significative (Colby & Lehtonen, 1994; Myers *et al.*, 1994; Neuman, Roseman & Lehtonen, 1996). C'est d'ailleurs le cas de la population du Fumemorte : la chute du stock de géniteurs en 1989 et 1990 a probablement fait que la densité en adultes est devenue le facteur limitant le recrutement. L'année 1989 a en effet connu une sécheresse importante ainsi qu'une réduction de la surface en rizières ce qui a eu pour effet d'abaisser le niveau des canaux (c.-à-d. moins de 20 cm à certains endroits) et celui du Vaccarès. La baisse du niveau a par ailleurs augmenté la salinité dans l'étang. L'été 1989 a donc sûrement été néfaste aux espèces dulçaquicoles et oxyphiles comme le sandre (Dolinin, 1974).

Le niveau du Fumemorte et sa variabilité durant la période de reproduction ont un impact direct sur le recrutement. Les années où le niveau du canal était bas et/ou fluctuait, ont eu un effet négatif sur la densité en 0+, contrairement aux années où le niveau était haut et stable. Il a été observé que les années où le niveau des lacs était haut donnaient lieu à d'importantes cohortes chez les Percidés (Chevalier, 1977; Kallemeyn, 1987; Svardson & Molin, 1973). L'explication de ce phénomène serait l'augmentation de la disponibilité en support de ponte suite à l'augmentation du niveau du lac et à l'immersion de la végétation rivulaire (Kallemeyn, 1987; Nelson & Walburg, 1977). Cette hypothèse est vraisemblable dans notre cas puisque les végétaux immergés constituent le principal support de ponte pour le sandre dans le canal du Fumemorte (Cf. Chapitre 5). De plus, lorsque le niveau est haut, les roubines d'ordinaire peu profondes deviennent accessibles, ce qui augmente le nombre de frayères potentielles. En revanche, les fluctuations du niveau augmentent la probabilité d'émersion des pontes et la probabilité d'avoir un faible recrutement (Argillier, Barral & Irz, 2003).

Le recrutement est significativement corrélé à la température accumulée au-dessus de 5°C du 1^{er} mars au 30 avril. Bien que la somme des degrés jour au-dessus de 10°C ne montre

pas de lien significatif avec le recrutement, la probabilité de rejeter l'hypothèse nulle est proche du seuil de significativité. Cela tend à confirmer le rôle de la température durant la période de reproduction. Compte tenu du fait que l'éclosion se situe vers le début du mois d'avril (6.3.2.1), on peut assumer que la période allant du 1^{er} mars au 30 avril englobe aussi bien la ponte que l'incubation et les premières semaines de vie des sandres. Le début de la période de reproduction dépend étroitement de la température : plus celle-ci sera douce et plus tôt les sandres se reproduiront (Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003). De plus, une température comprise entre 12 et 16°C réduira la durée d'incubation, et donc la probabilité de mortalité des oeufs par prédation ou moisissures (Neuman, Roseman & Lehtonen, 1996) et produira des larves plus grandes et mieux formées (Kokurewicz, 1969). Au final cela augmentera les chances de survie des larves. Un réchauffement précoce des eaux va aussi accroître la densité de zooplancton, principale source de nourriture des larves, ce qui est aussi crucial pour leur survie (Ljunggren, 2002). En conclusion, une température plus clémente de mars à avril permet aux larves d'éclore plus tôt et dans de bonnes conditions, de grandir plus vite, d'atteindre plus rapidement le stade piscivore et donc d'augmenter leur chance de survie (p. ex. évitement des prédateurs, capacité de nutrition...) (Buijse & Houthuijzen, 1992; Houde, 1994; Koonce *et al.*, 1977). En revanche, la température ne semble pas influencer sur la survie des 0+ passé le mois d'avril. Il semblerait donc que la force de la cohorte soit déterminée dès les premières semaines après l'éclosion comme cela a été suggéré par (Kjellman *et al.*, 2003). A noter que la température influant positivement sur la date de la période de reproduction, la durée d'incubation et le taux de croissance des larves, la période de forte mortalité des larves est probablement plus précoce et plus courte pour les populations du sud (Lappalainen, 2001).

La Camargue étant sous un climat méditerranéen caractérisé, entre autre, par des hivers doux, on aurait pu s'attendre à ce que la température hivernale soit un facteur limitant le succès de reproduction via le processus de maturation des gonades, comme chez le doré jaune et la perchaude (Hokanson, 1977). En ce qui concerne la population de sandre du Fumemorte, cette hypothèse peut être rejetée dans la mesure où aucun lien entre la température durant la maturation des gonades et le recrutement n'a été trouvé. De même, les analyses ne mettent pas en évidence une éventuelle influence de la pression atmosphérique sur le recrutement. L'explication la plus probable est que la température de maturation des gonades et la pression atmosphérique ne sont pas des facteurs limitant en Camargue ou du moins que certains paramètres sont plus limitant et, de ce fait, masquent leurs effets éventuels.

7.4.2. Facteurs influant sur le taux de survie annuel

Le taux de survie annuel dépend étroitement du recrutement : plus la densité de 0+ en mai – juin est élevée, plus le taux de survie au printemps suivant est réduit. Cette tendance suggère un phénomène de densité dépendance important. Si la ressource trophique est trop faible par rapport à la densité en 0+, ou encore non disponible (c.-à-d. proies trop grosses), la croissance de ces derniers est limitée (Buijse & Houthuijzen, 1992; Ljunggren, 2002). Cela entraîne un retard dans le changement de régime alimentaire (c.-à-d. passage à l'ichtyophagie) ce qui ralentit d'autant plus la croissance (Van Densen, Ligtoet & Roozen, 1996; Vinni *et al.*, 2004). Cette hypothèse se confirme lorsque l'on étudie le coefficient d'asymétrie de la distribution en taille des 0+ du Fumemorte (Figure 75). Dans le cas de la population du Fumemorte, plus la densité en 0+ est forte et plus la part devenant ichtyophage est faible. D'ailleurs le taux de survie est d'autant plus élevé que le rapport proies / sandres en juin est élevé. Si les 0+ du Fumemorte sont potentiellement ichtyophages dès le mois de mai, encore faut-il que les proies soient en densité suffisante et/ou consommables (c.-à-d. pas trop grosses). Malgré le fait que la relation entre le taux de survie et la densité en géniteur ne soit pas significative, on ne peut exclure la possibilité d'une compétition inter-cohorte. En effet lorsque le stock en géniteur est important, la pression exercée par ces derniers en été sur les 0+ des autres espèces peut diminuer la ressource trophique disponible pour les 0+ de sandre. Le calcul du taux de survie estival aurait permis de vérifier cette hypothèse mais n'a pas été possible compte tenu des faibles effectifs en 0+ de sandre à la fin de l'été. Les années de fort recrutement, la taille moyenne des 0+ en juin est faible. Ce phénomène a déjà été observé chez le sandre et interprété comme résultant de la compétition intra-cohorte (Peterka, Matena & Lipka, 2003). La tendance négative entre la taille moyenne des 0+ en juin et le coefficient d'asymétrie montre indirectement l'influence du régime alimentaire sur la croissance des 0+ (Lappalainen, 2001). Cela se confirme de façon directe par le lien significatif entre la taille et le rapport proies / sandres en juin. De plus, le cannibalisme intra-cohorte étant fréquent (Frankiewicz *et al.*, 1999), une densité en proies insuffisante peut déclencher la prédation des plus gros sur les plus petits et diminuer ainsi le taux de survie des 0+ à la fin de l'année.

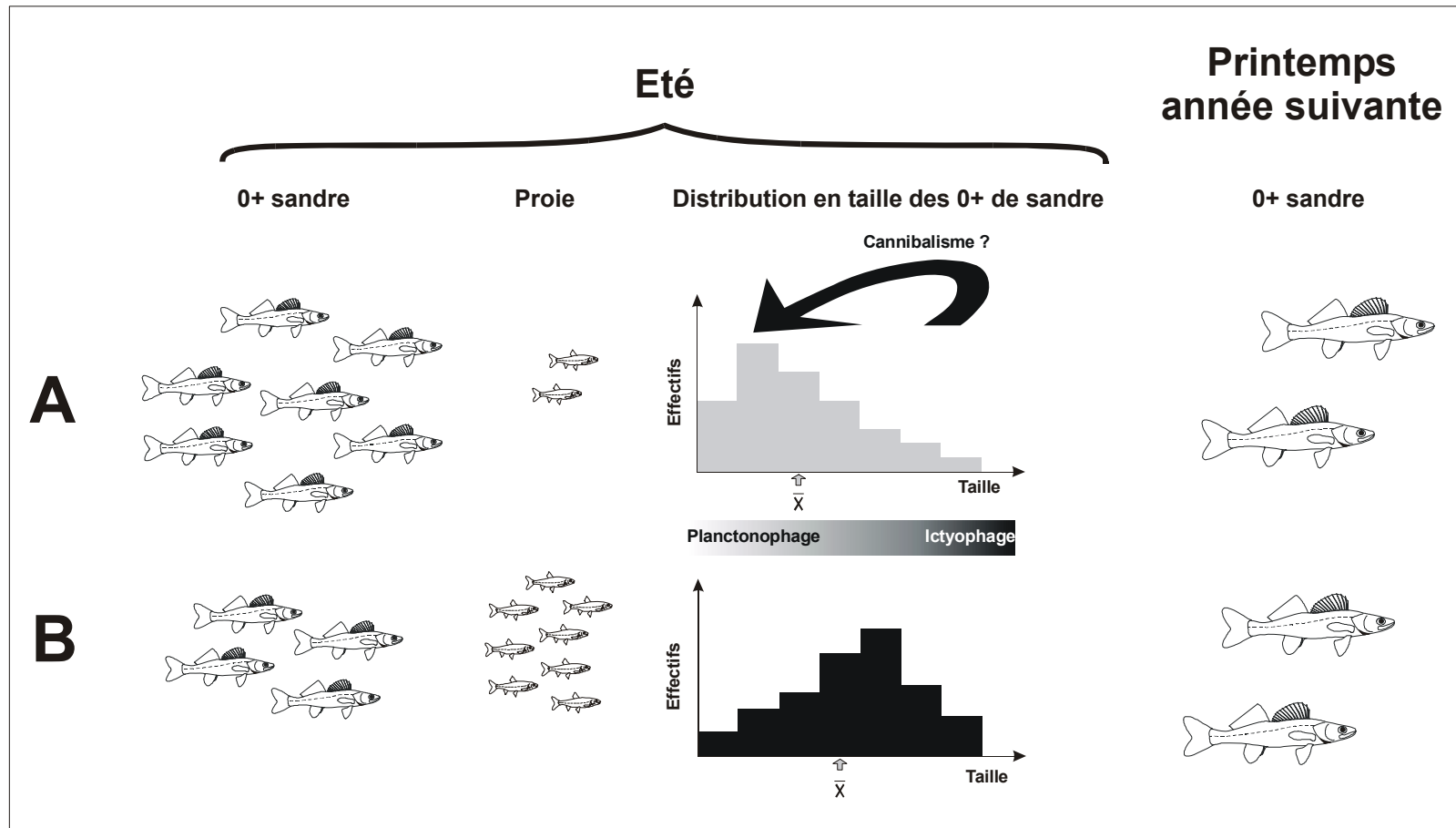


Figure 75. Schématisation de deux scénarii concernant l'influence de la densité en proies sur la survie annuelle des 0+. Cas A : rapport proies / sandres faible, coefficient d'asymétrie positif, faible proportion de 0+ ichtyophage, cannibalisme potentiel, taille moyenne (\bar{X}) faible, taux de survie annuel faible. Cas B : rapport proies / sandres fort, coefficient d'asymétrie négatif, forte proportion de 0+ ichtyophage, taille moyenne (\bar{X}) forte, taux de survie annuel fort.

Bien qu'il ait été montré que la prédation par le cormoran à aigrettes (*Phalacrocorax auritus*) jouait un rôle dans la dynamique des population de perchaude et de doré jaune (Rudstam *et al.*, 2004; VanDeValk *et al.*, 2002), cela ne semble pas être le cas du grand cormoran sur la dynamique de la population de sandre ou, tout du moins, sur la survie des 0+. Cela peut s'expliquer par le fait que les cormorans concentrent probablement leur efforts de pêche sur l'étang du Vaccarès et le Rhône (Cohez, communication personnelle) et que peu se nourrissent au dépend des poissons du Fumemorte. D'autres prédateurs sont aussi susceptibles d'influer sur la population de sandre à commencer par les pêcheurs amateurs et les éventuels braconniers. Bien que faible, le nombre de pêcheurs amateurs est régulier sur le canal. Malheureusement, leur impact est difficile à estimer, le réseau de canaux étant très étendu. Le nombre de pêcheur professionnel officiant sur le Fumemorte se limite à une personne dont un ganguis est calé quelques jours par mois à l'embouchure du Fumemorte. Enfin, l'augmentation de la densité de ce prédateur de grande taille qu'est le silure dans le canal amène à penser qu'il pourrait avoir un impact sur les populations piscicole du Fumemorte dont celle du sandre. Mais en l'état actuel des choses, il est délicat de l'affirmer.

Cependant, le taux de survie ne dépend pas uniquement de facteur biotique. Si la salinité du Fumemorte est restée constamment en deçà du seuil de tolérance de l'espèce pour la reproduction (c.-à-d. $< 7 \text{ g.L}^{-1}$, Lappalainen, Dörner & Wysujack, 2003), d'importantes fluctuations de salinité (c.-à-d. de 5 à plus de 30 g.L^{-1}) ont été mesurées dans le Vaccarès. En été, les 0+ migrent dans l'étang et sont donc confrontés à des conditions différentes de celles rencontrées dans le Fumemorte. Or, nos résultats montrent que la salinité de l'étang influe sur le taux de mortalité des 0+. Les survies les plus faibles ont été rencontrées alors que la salinité dépassait 13 g.L^{-1} et les plus importantes lorsque la salinité de l'étang se situait aux alentours de $4\text{-}5 \text{ g.L}^{-1}$. Ces résultats confirment les expériences en milieu contrôlés : jusqu'à $10\text{-}11 \text{ g.L}^{-1}$, le taux de mortalité des 0+ est très faible, voire inférieur à celui observé en eau douce (Trandafirescu, Ghitescu & Iliescu, 1979; Zhmurova & Somkina, 1976), mais au-dessus de ces seuil apparaissent des troubles physiologiques et le taux de mortalité augmente (Trandafirescu, Ghitescu & Iliescu, 1979).

7.4.3. Conclusion

En l'état actuel, il est délicat de dire si c'est la densité-dépendance ou la salinité du Vaccarès qui influence le plus le taux de survie annuel des sandres à la fin de leur première année, mais il est fort probable que les deux soient impliquées. Cependant, notre étude met

clairement en évidence que le taux de survie, tout comme le recrutement dépend de facteurs biotiques et abiotiques agissant dès les premiers mois de vie du sandre : aucun des facteurs mesurés en automne – hiver ne semble être décisif pour la survie des 0+. Même lorsque les conditions sont mauvaises, elles sont toujours suffisantes pour assurer une croissance minimale aux 0+ pour que leur taille avant l’hiver ne soit pas un facteur limitant le taux de survie, contrairement à ce que l’on observe pour les populations de la Baltique (Lappalainen *et al.*, 2000). La différence d’intensité et de durée des hivers entre la Camargue et la Scandinavie explique probablement en grande partie ce phénomène. D’autre part, la température durant la période de croissance n’est pas le principal facteur contrôlant la force des cohortes dans le Fumemorte comme cela a généralement été observé dans d’autres populations (Karas *et al.*, 1997; Karjalainen, Lehtonen & Turunen, 1996; Kjellman, Lappalainen & Urho, 2001; Lappalainen & Lehtonen, 1995; Lehtonen, Hansson & Winkler, 1996; Willemsen, 1977). Des facteurs biotiques jouent ici un rôle déterminant dans la régulation de la population. (Myers, 1998) a montré que les corrélations entre le recrutement et les variables environnementales (la température principalement) étaient fiables surtout aux limites des aires de répartition des espèces avec des coefficients positifs au nord et négatif au sud. Dans notre cas, bien qu’étant au sud de l’aire de répartition du sandre, la température a toujours un effet positif ; en revanche, ce n’est peut être pas le cas des populations ibériques et maghrébines.

Synthèse, conclusions et perspectives

Rappel des principaux résultats

Le degrés d'isolement de la population du Fumemorte

Les résultats de l'étude génétique et morphométrique s'accordent sur le fait que l'ensemble des individus du Fumemorte constitue une population relativement isolée du Bouic et du Rhône et que le nombre de migrants échangé avec ces compartiments est faible. En revanche, les résultats suggèrent une origine commune des sandres du Fumemorte et ceux du Vaccarès. En conséquence, l'étude de la dynamique de population s'est restreinte à l'étude des mouvements et de la démographie du sandre dans le système Fumemorte / Vaccarès (Figure 76).

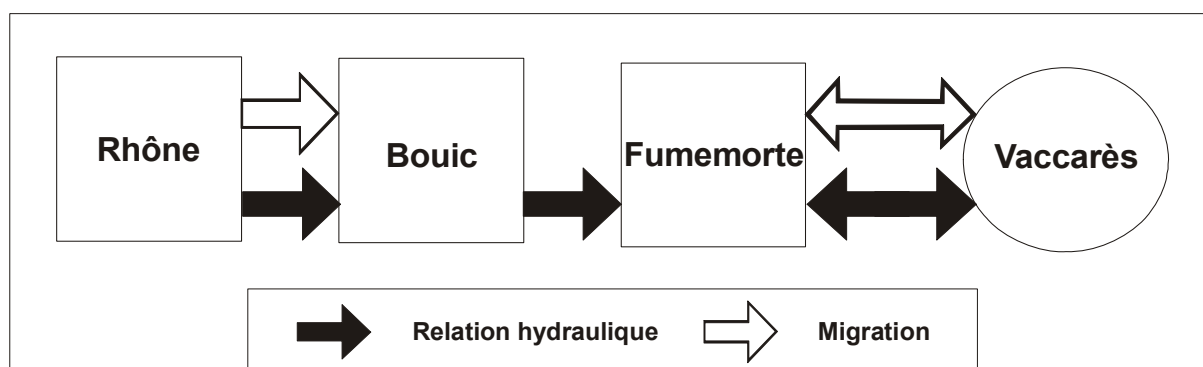


Figure 76. Relations hydraulique et biologique entre les différents compartiments du bassin du Fumemorte.

La répartition spatio-temporelle des sandres

Les sandres utilisent l'ensemble du réseau, du canal principal aux roubines. Néanmoins, aucun adulte n'a été localisé dans le Vaccarès alors que les 0+ y migrent en masse dès le mois de juin et demeurent dans l'étang jusqu'en septembre-octobre. D'autre part des différences de comportement entre mâles et femelles ont été notés. Conformément à ce qui a déjà été observé, les mâles qui nidifient sont moins mobiles durant la période de reproduction alors que les femelles sont capables de couvrir d'importantes distances. C'est donc grâce aux mâles que certaines zones de reproduction ont pu être localisées. La reproduction se déroule principalement dans la partie amont du canal principal du

Fumemorte, plus profonde et riche en racines provenant d'une ripisylve assez dense. Les 0+ apparaissent au mois de mai et en majorité dans le Fumemorte, ce qui confirme la localisation des zones de frayères dans le canal et non dans le Vaccarès. D'une façon générale, les sandres ont montré des préférences significatives pour les zones profondes dont la ripisylve était composée de végétation haute, d'arbres principalement. Ces zones sont minoritaires dans la partie du réseau de drainage fréquentée par les sandres ; on peut donc en déduire que la capacité d'accueil du Fumemorte est relativement réduite (Figure 77). Après leur séjour estival dans le Vaccarès, les 0+ remontent dans le Fumemorte et y passent l'hiver (Figure 77). Ce rythme migratoire semble être dicté par l'irrigation des rizières qui débute en avril ce qui augmente le débit du canal du Fumemorte et cesse en septembre-octobre. Ces résultats confirment ceux obtenus avec les marqueurs génétiques et phénotypiques à savoir que les sandres capturés dans le Vaccarès ont une origine commune.

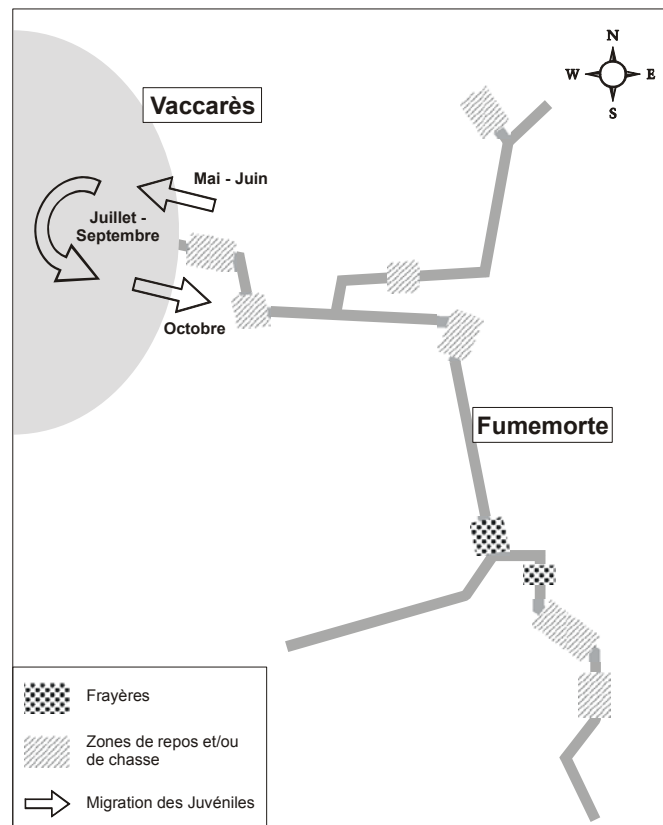


Figure 77. Répartition spatio-temporelle des sandres 0+ sur une année complète et des adultes entre mars et début juillet.

Traits d'histoire de vie

Les études scalimétrique et otolithométrique ont montré que le sandre dans le Fumemorte possédait une des croissances les plus rapides reportées dans la littérature. Le climat méditerranéen explique probablement en grande partie ce phénomène compte tenu que l'optimum thermique de croissance du sandre est relativement élevé (28-30°C). Cependant la différence de croissance observée entre le Bouic et le Fumemorte suggère aussi l'effet de la ressource trophique et de la salinité. Chez les 0+, la croissance est quasiment linéaire de mai à septembre et devient nulle à partir du mois d'octobre.

La taille et l'âge de première maturité sexuelle sont aussi parmi les plus faibles : 50% des mâles sont matures à la taille de 246 mm (1+) et 50% des femelles à 322 mm (2+). La fécondité des femelles du Fumemorte se situe dans la moyenne généralement observée. Il apparaît néanmoins que les jeunes femelles ont une fécondité relative plus élevée que les plus âgées. En revanche, ces dernières ont des oeufs de plus grandes tailles. Finalement, compte tenu de la longévité réduite des sandres du Fumemorte, le stock de géniteurs est principalement composé des jeunes individus (2+, 3+).

Influence des facteurs biotiques et abiotiques sur le recrutement et la survie des 0+

Le recrutement dépend principalement du stock de géniteurs mais aussi de la température et des conditions hydrauliques du canal durant la période de reproduction (mars – avril) : un nombre de géniteurs conséquent associé à une température clémente et à un niveau d'eau élevé engendrera un recrutement important. Le taux de survie des 0+ au bout d'un an semble être sous l'influence de phénomène densité-dépendant : le taux de survivant est négativement corrélé au recrutement et positivement corrélé au rapport densité proies / densité prédateurs en juin. Néanmoins, le taux de salinité estival du Vaccarès joue aussi un rôle sur le recrutement : une salinité au-dessus de 12-13 g.L⁻¹ est susceptible de provoquer une mortalité importante. Finalement, les facteurs influençant le recrutement et la survie des 0+ sont aussi bien d'ordre biotique qu'abiotique et dans tous les cas, ils interviennent principalement durant les premières semaines de vie des sandres (Figure 78).

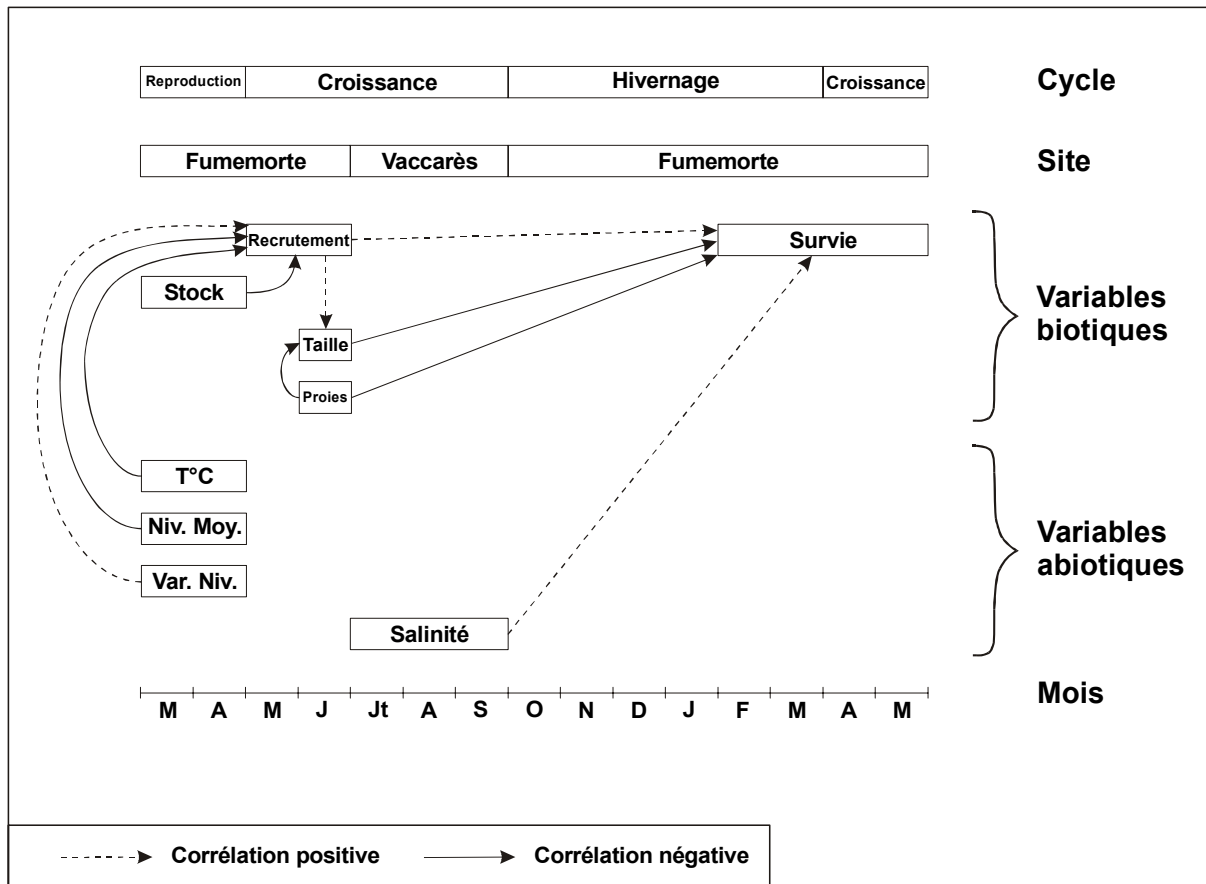


Figure 78. Représentation schématique des relations entre variables biotiques et abiotiques au cours de la première année du sandre dans le système Fumemorte – Vaccarès. Niv. Moy. : Niveau moyen du Fumemorte ; Var. Niv. : Variation du niveau du Fumemorte.

Conclusion

Le sandre dans le bassin du Fumemorte

Le sandre était abondant en Camargue les années où le Vaccarès était relativement doux ; il pouvait alors s'y reproduire. De part sa surface, son abondance en proies (c.-à-d. athérine) et ses fonds sablonneux offrant d'importantes zones de frayères, il possédait une forte capacité d'accueil pour le sandre. Aujourd'hui, la gestion des entrées et des sorties marines maintient une salinité impropre à l'accomplissement du cycle vital du sandre dans le Vaccarès qui se retrouve ainsi dans un espace limité au réseau du Fumemorte. La faible profondeur et l'étroitesse des canaux font que le volume du réseau de drainage est réduit. Un tel milieu est sensible aux pressions anthropiques : nous l'avons montré pour les variations du niveau d'eau, mais c'est aussi probable dans le cas de pollution par les produits

phytosanitaires ou de suppression de pêche. Des plans de gestion en cours de discussion prévoient que le Fumemorte soit poldérisé et donc que toute connections avec le Vaccarès soit interrompue de façon à éviter le rejet des eaux polluées par les rizières dans la lagune. Ceci aurait pour conséquence de i) augmenter encore le confinement de la population de sandre (et des autres espèces dulçaquicoles), ii) diminuer encore la capacité d'accueil du système du point de vue trophique et iii) anéantir toute chance de recolonisation de l'étang si celui-ci venait à être dessalé. D'autre part, le réseau du Fumemorte est isolé du Rhône, sa plus importante "source" potentielle en organismes aquatiques dulçaquicoles. Le taux d'immigration est donc réduit et la dynamique des populations dulçaquicoles dépend donc principalement des taux de natalité et mortalité. Cela pose un sérieux problème pour le maintien de la diversité génétique des poissons comme le sandre et par la même rend leur avenir incertain. Une solution serait d'établir une ou plusieurs communications directes du Rhône vers le Vaccarès ce qui permettrait au moins de maintenir une biodiversité plus importante dans la lagune que si elle était coupée de toute alimentation dulçaquicole.

La population du sandre dans le bassin du Fumemorte est donc limitée en taille par la faible capacité d'accueil du réseau et par l'impossibilité de se disperser et de coloniser les hydrosystèmes voisins, ce qui la rend particulièrement vulnérable. Cependant, malgré une forte pression anthropique et un habitat peu favorable, la population de sandre s'est maintenue dans le réseau de drainage. Le sandre, de par sa forte fécondité et son comportement reproducteur (c.-à-d. aménagement et garde d'un nid), possède une forte résilience. Il peut ainsi rapidement coloniser un écosystème vierge ou reconstituer sa population décimée par une forte mortalité. Il est donc adapté aux écosystèmes perturbés dans lesquels il constitue un des maillons finaux de la chaîne alimentaire.

Il est donc probable que dans le futur, la population du Fumemorte subisse des fluctuations d'effectifs importantes avec des années proches de l'extinction et d'autres avec des densités plus conséquentes. Ces fluctuations auront très probablement des répercussions sur la communauté piscicole, le sandre en tant que prédateur étant une espèce clé de cet écosystème.

Afin de mettre en place un plan de gestion visant à maintenir la population de sandre et l'équilibre de la communauté piscicole du bassin du Fumemorte, nos résultats pourraient être précisés. La mise en place d'une étude de capture-marquage-recapture (CMR) permettrait de compléter l'étude de la dynamique de population en donnant une estimation plus précise

des taux de mortalité des 0+ et des adultes et d'estimer la taille de la population. Un plan d'échantillonnage pourrait être adapté à partir des résultats de télémétrie en ajoutant des ganguis dans les zones habituellement fréquentées par les sandres (sous réserves de l'approbation des propriétaires). Ensuite, deux types de marquages pourraient être envisagés avec i) un marquage de masse des 0+ en mai – juin à l'aide de colorants vitaux (c.-à-d. oxytétracycline) et ii) un marquage individuel des individus âgés d'un an et plus à l'aide de marques individuelles (c.-à-d. PIT tag).

Le sandre dans son aire de répartition

Au cours de notre étude nous avons constaté que la situation méridionale de la population du système Fumemorte - Vaccarès avait des effets importants sur la structure et la dynamique de la population. La maturité et la mortalité sont plus précoces et de ce fait le temps de génération est plus court que dans les populations septentrionales. D'autre part, au niveau des hautes latitudes, la température est très souvent le facteur clé dans la dynamique des populations en agissant sur la croissance et par la même sur le taux de survie des 0+. Ce n'est plus le cas dans le sud : la température plus clémente favorise la croissance et la survie. Les facteurs biotiques tiennent alors un rôle important au travers de phénomènes densité-dépendants. (c.-à-d. compétition intra-cohorte). Une solution serait d'entreprendre l'étude de populations dans des systèmes comparables d'un point de vue hydrologique et physico-chimique mais au régime thermique différent. Afin de rendre cela possible, l'étude de différents plans d'eau localisés à des altitudes différentes mais appartenant au même bassin versant permettrait de simuler « l'effet latitude ». Le bassin du Verdon subissant des climats montagnard et méditerranéen avec ses barrages situés à des altitudes variées offrirait un site d'étude de choix. Il serait ainsi possible de comparer les traits d'histoire de vie et les facteurs régulant les populations (c.-à-d. biotiques vs. abiotiques) en fonction de la température. Compte tenu des bouleversements climatiques présents et à venir, il apparaît fondamental de comprendre l'influence du facteur thermique sur la régulation des populations piscicoles.

Il y a de fortes probabilités pour qu'il existe un gradient latitudinal dans l'importance respective des facteurs abiotiques et biotiques sur la dynamique des populations de sandres. Il y aurait ainsi une dominance des facteurs environnementaux (c.-à-d. la température principalement) aux latitudes extrêmes et une dominance des phénomènes densité-dépendant aux latitudes intermédiaires (c.-à-d. compétition intra spécifique) lorsque la température n'est plus le facteur limitant (Figure 79). Il est aussi probable que cette relation ne soit pas

totale­ment symétrique car au-delà d'une valeur seuil, certaines variables abiotiques peuvent provoquer des troubles physiologiques.

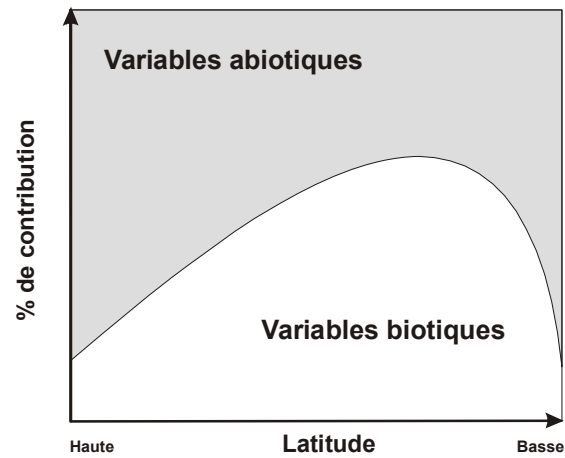


Figure 79. Exemple d'évolution théorique de l'influence des variables biotiques sur le recrutement.

Cependant, trop peu d'études sur la dynamique de population de sandres ont été effectuées dans les régions méridionales pour entreprendre une méta-analyse des facteurs mis en cause et confirmer cette hypothèse.

Bibliographie

- Adam G. 1997.** L'anguille européenne (*Anguilla anguilla* L. 1758) : dynamique de la sous-population du lac de Grand-Lieu en relation avec les facteurs environnementaux et anthropiques. Toulouse: Université Paul Sabatier Toulouse III. 353 pp.
- Aldredge JR, and Ratti JT. 1986.** Comparison of some statistical techniques for analysis of resource selection. *Journal of Wildlife management* **50**: 157-165.
- Allendorf FW, and Phelps SR. 1981.** Use of allelic frequencies to describe population structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**: 1507-1514.
- Allouche S. 2002.** Nature and functions of cover for riverine fish. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*: 297-324.
- Allouche S, and Gaudin P. 2001.** Effects of avian predation threat, water flow and cover on growth and habitat use by chub, *Leuciscus cephalus*, in an experimental stream. *Oikos* **94**: 481-492.
- Alm G. 1959.** Connection between maturity, size and age in fishes. *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm* **40**: 5-145.
- Anonyme. 2001.** Contrat de delta Camargue : dossier préalable de candidature: Parc Naturel Régional de Camargue. 170 pp.
- Argillier C, Barral M, and Irz P. 2003.** Growth and diet of the pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in two french reservoirs. *Archives of Polish Fisheries* **11**: 99-114.
- Argillier C, Cadic N, Irz P, Schlumberger O, and Proteau J-P. 2004.** Etude de la dynamique du peuplement piscicole de la retenue hydroélectrique d'Eguzon (36). Rapport final. Montpellier: Cemagref. 97 pp.
- Argillier C, Poulet N, and Irz P. In press.** Effect of meteorological conditions and water level fluctuations on the year-class strength of pikeperch (*Sander lucioperca* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in a French reservoir. *Ecohydrology & Hydrobiology*.
- Armengaud J. 1962.** Contribution à l'étude de *Sander lucioperca* L. Montpellier: Université Montpellier II. 84 pp.

- Arrington DA, Winemiller KO, Loftus WF, and Akin S. 2002.** How often do fishes "run on empty"? *Ecology* 83: 2145-2151.
- Atkinson D. 1994.** Temperature and organism size - a biological law for ectotherms. *Advances in Ecological Research* 25: 1-58.
- Baglinière JL, and Le Louarn H. 1987.** Caractéristiques scalimétriques des principales espèces de poissons d'eau douce de France. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* 306: 1-39.
- Baguette M, and Stevens VM. 2003.** Local populations and metapopulations are both natural and operational categories. *Oikos* 101: 661-663.
- Balon EK, Momot WT, and Regier HA. 1977.** Reproductive guilds of percids: results of the paleogeographical history and ecological succession. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1910-1921.
- Barbault R. 1981.** *Ecologie des populations et des peuplements*. Masson, Paris.
- Barbault R. 2000.** *Ecologie générale*. Dunod, Paris.
- Baumgartner JV. 1995.** Phenotypic, genetic, and environmental integration of morphology in a stream population of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 52: 1307-1317.
- Beacham TD. 1990.** A genetic analysis of meristic and morphometric variation in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) at three different temperatures. *Canadian Journal of Zoology* 68: 225-229.
- Begg GA, and Waldman JR. 1999.** An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research* 43: 35-44.
- Begg GA, and Brown RW. 2000.** Stock identification of haddock *Melanogrammus aeglefinus* on Georges bank based on otolith shape analysis. *Transactions of the American Fisheries Society* 129: 935-945.
- Begon M, Harper JL, and Townsend CR. 1996.** *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell, London.

- Berrebi P, Landaud P, Borsa P, and Renno JF. 1990.** The esterases of the flounder (*Platichthys flesus*, Pleuronectidae, Teleostean): development of an identification protocol using starch gel electrophoresis and characterization of loci. *Experientia* **46**: 863-867.
- Berrebi P, Povz M, Jesensek D, Cattaneo-Berrebi G, and Crivelli AJ. 2000.** The genetic diversity of native, stocked and hybrid populations of marble trout in the Soca river, Slovenia. *Heredity* **85**: 277-287.
- Berryman AA. 2002.** Population: a central concept for ecology? *Oikos* **97**: 439-442.
- Bhattacharya CG. 1967.** A simple method of resolution of a distribution into Gaussian components. *Biometrics* **23**: 115-135.
- Billington N, Hebert PDN, and Ward RD. 1990.** Allozyme and mitochondrial DNA variation among three species of *Stizostedion* (Percidae): phylogenetic and zoogeographical implications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**: 1093-1102.
- Billington N. 1998.** Genetic variation in percids determined by mitochondrial DNA analysis. *Italian Journal of Zoology* **65**: 35-40.
- Bird JL, Eppler DT, Bird JL, and Checkley DM. 1986.** Comparison of herring otoliths using Fourier series shape analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **43**: 1228-1234.
- Biro P, and Elek L. 1969.** The spring and summer nutrition of the 300-500 g pike-perch (*Lucioperca lucioperca*) in lake Balaton in 1968. Data bearing relation to the nutritional conditions proceeding the destruction of fish in 1965. *Annales Instituti Biologici (Tihany)* **36**: 135-149.
- Biro P. 1973.** The food of Pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in lake Balaton. *Annales Instituti Biologici (Tihany)* **40**: 159-183.
- Boeuf G, and Payan P. 2001.** How should salinity influence fish growth? *Comparative Biochemistry and Physiology C - Toxicology & Pharmacology* **130**: 411-423.

- Böhling P, Hudd R, Lehtonen H, Karas P, Neuman E, and Thoresson G. 1991.** Variation in year-class strength of different perch (*Perca fluviatilis*) populations in the Baltic sea with special reference to temperature and pollution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**: 1181-1187.
- Bookstein FL, Chernoff B, Elder RL, Humphries JM, Smith GR, and Strauss RE. 1985.** *Morphometrics in evolutionary biology*. Academy of Natural Sciences Press, Philadelphia.
- Brown JA, Moore WM, and Quabius ES. 2001.** Physiological effects of saline waters on zander. *Journal of Fish Biology* **59**: 1544-1555.
- Brown JL, and Franzin WG. 1994.** Differentiation of walleye (*Stizostedion vitreum*) stocks and comparison to their pond-reared stocks using morphological and genetic analyses. *Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**: 1-27.
- Brown RS, Cooke SJ, Anderson WG, and McKinley RS. 1999.** Evidence to challenge the "2% rule" for biotelemetry. *North American Journal of Fisheries Management* **19**: 867-871.
- Bubinas A, and Lozys L. 2000.** The nutrition of fish in the Curonian lagoon and the coastal zone of the Baltic sea. *Acta Zoologica Lituanica* **10**: 56-67.
- Buijse AD, and Houthuijzen RP. 1992.** Piscivory, growth, and size-selective mortality of age 0 Pikeperch (*Stizostedion lucioperca*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**: 894-902.
- Cadrin SX, and Friedland KD. 1999.** The utility of image processing techniques for morphometric analysis and stock identification. *Fisheries Research* **43**: 129-139.
- Cadrin SX. 2000.** Advances in morphometric identification of fishery stocks. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **10**: 91-112.
- Campana SE, and Casselman JM. 1993.** Stock discrimination using otolith shape analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 1062-1083.
- Campbell NA, and Reece JB. 2002.** *Biology - Sixth edition* -. Benjamin & Cummings Publishing Company, Inc, Menlo Park, CA.

- Campbell RNB. 1992.** Food of an introduced population of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* L., in lake Egirdir, Turkey. *Aquaculture and Fisheries Management* **23**: 71-85.
- Camus PA, and Lima M. 2002.** Populations, metapopulations, and the open-closed dilemma: the conflict between operational and natural population concepts. *Oikos* **97**: 433-438.
- Casselman JM, Collins JJ, Crossman EJ, Ihssen PE, and Spangler GR. 1981.** Lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) stocks of the Ontario waters of Lake Huron. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**: 1772-1789.
- Castelnaud G, Loste C, and Champion L. 2000.** La pêche commerciale dans les eaux intérieures françaises à l'aube du XXI^{ème} siècle : bilan et perspectives. Symposium "Pêche et Société". Budapest (Hongrie): EIFAC.
- Chauvelon P, A. S, Poizat G, and Crivelli AJ. 1996.** Hydro-agricultural management in the Rhône river delta, France: consequences on dissolved and solid fluxes, potential impact on fish populations. Second International Symposium on Habitat Hydraulics. Quebec, 167-176.
- Chauvelon P. 1998.** A wetland managed for agriculture as an interface between the Rhone river and the Vaccares lagoon (Camargue, France): transfers of water and nutrients. *Hydrobiologia* **374**: 181-191.
- Chevalier JR. 1977.** Changes in walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) population in Rainy lake and factors in abundance, 1924-75. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 1696-1702.
- Chimits P. 1953.** Note sur la pisciculture artificielle du sandre. *Bulletin Français de Pisciculture* **168**: 109-112.
- Colby PJ, and Nepszy SJ. 1981.** Variation among stocks of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*): Management implications. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**: 1814-1831.
- Colby PJ, and Lehtonen H. 1994.** Suggested causes for the collapse of zander, *Stizostedion lucioperca* (L.), populations in Northern and central Finland through comparisons with North American walleye *Stizostedion vitreum* (Mitchill). *Aqua Fennica* **24**: 9-20.

- Collette BB, Ali MA, Hokanson KEF, Nagiec M, Smirnov SA, Thorpe JE, Weatherley AH, and Willemsen J. 1977.** Biology of the percids. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1890-1899.
- Copp GH, Wesley KJ, Kovac V, Ives MJ, and Carter MG. 2003.** Introduction and establishment of the pikeperch *Stizostedion lucioperca* (L.) in Stanborough Lake (Hertfordshire) and its dispersal in the Thames catchment. *The London Naturalist* 82: 139-153.
- Courniou M, Dehollain C, and Teillac P. 2003.** L'implication des fédérations de pêche dans la gestion du sandre. Montpellier. 7 pp.
- Cowx IG. 1997.** L'introduction d'espèces de poissons dans les eaux douces européennes: succès économiques ou désastres écologiques? *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* 344/345: 57-77.
- Craig J. 2000.** Percid fishes: systematics, ecology and exploitation. Blackwell Science, Oxford.
- Crivelli AJ. 1995.** Are fish introductions a threat to endemic fresh-water fishes in the Northern Mediterranean Region? *Biological Conservation* 72: 311-319.
- Crivelli AJ, and Poizat G. 2001.** Timing of migration and exceptional growth of YOY *Alosa fallax rhodanensis* (Roule, 1924) in a lagoon in southern France. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*: 761-772.
- Crook DA, and Robertson AI. 1999.** Relationships between riverine fish and woody debris: implications for lowland rivers. *Marine and Freshwater Research* 50: 941-953.
- Dahl J. 1984.** A century of Pikeperch in Denmark. *EIFAC Techn. Pap., Suppl.* 2: 344-352.
- Daszkiewicz P. 1999.** A hitherto unknown document on the first proposal to introduce pikeperch *Stizostedion lucioperca* (Percidae) in France. *Cybium* 23: 315-317.
- De Pontual H, and Prouzet P. 1988.** Numerical analysis of scale morphology to discriminate between Atlantic salmon stocks. *Aquatic Living Resources* 1: 17-27.
- Deelder C, and Willemsen J. 1964.** Synopsis of biological data on pike-perch *Lucioperca lucioperca* (Linnaeus 1758), Rome.

- Dolinin VA. 1974.** Environmental dependence of the main parameters of the respiratory function in fishes in their activity and oxygen requirement. *Journal of Ichthyology* **14**: 122–132.
- Faber JE, and Stepien CA. 1997.** The utility of mitochondrial DNA control region sequences for analyzing phylogenetic relationships among populations, species, and genera of the Percidae. In: Kocher TD and Stepien CA, eds. *Molecular Systematics of Fishes*. San Diego: Academic Press. 129-143.
- Faber JE, and Stepien CA. 1998.** Tandemly repeated sequences in the mitochondrial DNA control region and phylogeography of the pike-perches *Stizostedion*. *Molecular Phylogenetics and Evolution* **10**: 310-322.
- Fox MG, and Crivelli AJ. 2001.** Life history traits of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) populations introduced into warm thermal environments. *Archiv für hydrobiologie* **150**: 561-580.
- Frankiewicz P, Dabrowski K, and Zalewski M. 1996.** Mechanism of establishing bimodality in a size distribution of age-0 pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.) in the Sulejow Reservoir, Central Poland. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 321-327.
- Frankiewicz P, Dabrowski K, Martyniak A, and Zalewski M. 1999.** Cannibalism as a regulatory force of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), population dynamics in the lowland Sulejow reservoir (Central Poland). *Hydrobiologia* **409**: 47-55.
- Friedland KD, and Reddin DG. 1994.** Use of otolith morphology in stock discriminations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**: 91-98.
- Friedman M. 1937.** The use of ranks to avoid the assumption of normality implicit in the analysis of variance. *Journal of American Statistical Association* **32**: 675-701.
- Froese R, and Pauly D. 2003.** FishBase. <http://www.fishbase.org/search.cfm>
- Frontier S, and Pichod-Viale D. 1993.** *Ecosystèmes, structure, fonctionnement, évolution*. Masson, Paris.
- Gaamour A. 1993.** Validation de l'estimation de l'âge du sandre (*Stizostedion lucioperca* L.) en Camargue. Brest: Université de Bretagne Occidentale. 30 pp.

- Galarowicz TL, and Wahl DH. 2003.** Differences in growth, consumption, and metabolism among walleyes from different latitudes. *Transactions of the American Fisheries Society* **132**: 425-437.
- Gerdeaux D. 1986.** Ecologie du gardon (*Rutilus rutilus* L.) et du sandre (*Lucioperca lucioperca* L.) dans le lac de Créteil de 1977 à 1982. Etude de la ligulose du gardon *Sciences Naturelles*: Université Pierre et Marie Curie, Paris VI. 161 pp.
- Giovinazzo G, Carosi A, Dörr AJM, Lorenzoni M, Petesse ML, and Mearrelli M. 1999.** Accrescimento di *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) nel medio corso del Fiume Tevere. *Quaderni ETP* **28**: 169-173.
- Gonzalez C, and Desauziers V. 1996.** Recherche de polluants organiques dans les eaux du Parc Régional de Camargue. Rapport de synthèse. Alès: Ecole des Mines d'Alès. 54 pp.
- Goubier J. 1972.** Acclimatation du Sandre (*Lucioperca lucioperca* L.) dans les eaux françaises. Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlung **18**: 1147-1154.
- Goubier J. 1975.** Biogéographie, biométrie et biologie du Sandre, *Stizostedion lucioperca* (L.), Osteichthyen, Percidé: University Lyon-I. 259 pp.
- Goubier J. 1976.** Nourriture du Sandre *Lucioperca lucioperca* (L.). Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture **263**: 77-79.
- Goubier J. 1977.** Intérêt piscicole des introductions de sandres *Lucioperca lucioperca* (L.). *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* **265**: 153-155.
- Hanski I, and Simberloff D. 1997.** The metapopulation approach, its history, conceptual domain, and application to conservation. In: Hanski I and Gilpin ME, eds. *Metapopulation biology, Ecology, Genetics, and Evolution*. San Diego: Academic press. 5-26.
- Hansson S, Arrhenius F, and Nellbring S. 1997.** Diet and growth of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.) in a Baltic Sea area. *Fisheries Research* **31**: 163-167.
- Hard JJ, Winans GA, and Richardson JC. 1999.** Phenotypic and genetic architecture of juvenile morphometry in Chinook salmon. *Journal of Heredity* **90**: 597-606.

- Heibo E. 2003.** Life-history variation and age at maturity in Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.) *Department of Aquaculture*. Umeå: Swedish University of Agricultural Sciences. 30 pp.
- Henry J-P, and Gouyon P-H. 1998.** *Précis de génétique des populations*. Masson, Paris.
- Hochachka PW. 1988.** Channels and pumps—determinants of metabolic cold adaptation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part B* **90**: 515–519.
- Hokanson KEF. 1977.** Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 1524-1550.
- Holcik J, Banarescu P, and Diana E. 1989.** General introduction to fishes. In: Holcik J, ed. *The freshwater fishes of Europe - General introduction to fishes - Acipenseriformes*. Wiesbaden: AULA Verlag. 19-59.
- Houde ED. 1994.** Differences between marine and freshwater fish larvae - Implications for recruitment. *Ices Journal of Marine Science* **51**: 91-97.
- Huet M. 1949.** Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* **11**: 332-351.
- Hurlbut T, and Clay D. 1998.** Morphometric and meristic differences between shallow- and deep-water populations of white hake (*Urophycis tenuis*) in the southern Gulf of St. Lawrence. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 2274-2282.
- Hurst TP, and Conover DO. 2002.** Effects of temperature and salinity on survival of young-of-the-year Hudson River striped bass (*Morone saxatilis*): implications for optimal overwintering habitats. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 787-795.
- Iman R, and Davenport JM. 1980.** Approximations to the critical region of the Friedman statistic. *Communications in Statistics* **A9**: 571-595.
- Inoue M, and Nakano S. 1998.** Effects of woody debris on the habitat of juvenile masu salmon (*Oncorhynchus masou*) in northern Japanese streams. *Freshwater Biology* **40**: 1-16.

- Jepsen N, Koed A, and Okland F. 1999.** The movements of pikeperch in a shallow reservoir. *Journal of Fish Biology* **54**: 1083-1093.
- Jepsen N, Koed A, Thorstad EB, and Baras E. 2002.** Surgical implantation of telemetry transmitters in fish: how much have we learned? *Hydrobiologia* **483**: 239-248.
- Jepsen N. 2003.** Long-term retention of surgically implanted radio transmitters in pikeperch. *Journal of Fish Biology* **63**: 260-262.
- Johnston TA. 1997.** Within-population variability in egg characteristics of walleye (*Stizostedion vitreum*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 1006-1014.
- Jonsson B, L'Abée-Lund JH, Heggberget TG, Jensen AJ, Johnsen BO, Naesje TF, and Sættem LM. 1991.** Longevity, body size, and growth in anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**: 1838-1845.
- Kafemann R, Adlerstein S, and Neukamm R. 2000.** Variation in otolith strontium and calcium ratios as an indicator of life-history strategies of freshwater fish species within a brackish water system. *Fisheries Research* **46**: 313-325.
- Kallemeyn LW. 1987.** Correlations of regulated lake levels and climatic factors with abundance of young-of-the-year walleye and yellow perch in four lakes in Voyageurs National Park. *North American Journal of Fisheries Management* **7**: 513-521.
- Kangur A, and Kangur P. 1998.** Diet composition and size-related changes in the feeding of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (Percidae) and pike, *Esox lucius* (Esocidae) in the Lake Peipsi (Estonia). *Italian Journal of Zoology* **65**: 255-259.
- Karas P, Boehling P, Jaerv L, Lehtonen H, and Makarchouk A. 1997.** Year-class strength patterns in Baltic perch *Perca fluviatilis* (L.) and pikeperch *Stizostedion lucioperca* (L.) populations - a basis for development of systems for prognosis. *Bulletin of the Sea Fisheries Institute* **2**: 3-17.
- Karjalainen J, Lehtonen H, and Turunen T. 1996.** Variation in the relative year-class strength of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in two Finnish lakes at different latitudes. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 437-442.
- Kartas F, and Quignard JP. 1984.** *La fécondité des poissons téléostéens*. Masson, Paris.

- Keith P, and Allardi J eds. 2001.** *Atlas des poissons d'eau douce de France*. Paris: Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Kell LT. 1985.** The impact of an alien piscivore the zander (*Stizostedion lucioperca* L.). Liverpool: University of Liverpool. 420 pp.
- Kiener A. 1968.** L'évolution des populations de sandre dans deux étangs méditerranéens. *La Terre et la Vie* **22**: 470-491.
- Kjellman J, Lappalainen J, and Urho L. 2001.** Influence of temperature on size and abundance dynamics of age-0 perch and pikeperch. *Fisheries Research* **53**: 47-56.
- Kjellman J, Lappalainen J, Urho L, and Hudd R. 2003.** Early determination of perch and pikeperch recruitment in the northern Baltic Sea. *Hydrobiologia* **495**: 181-191.
- Klepaker T. 1993.** Morphological changes in a marine population of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, recently isolated in fresh water. *Canadian Journal of Zoology* **71**: 1251-1258.
- Koed A, Mejlhede P, Balleby K, and Aarestrup K. 2000.** Annual movement and migration of adult pikeperch in a lowland river. *Journal of Fish Biology* **57**: 1266-1279.
- Koed A, and Thorstad EB. 2001.** Long-term effect of radio-tagging on the swimming performance of pikeperch. *Journal of Fish Biology* **58**: 1753-1756.
- Koed A, Balleby K, and Mejlhede P. 2002.** Migratory behaviour of adult pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in a lowland river. *Hydrobiologia* **483**: 175-184.
- Kokurewicz B. 1969.** The influence of temperature on the embryonic development of the perches: *Perca fluviatilis* L. and *Lucioperca lucioperca* (L.). *Zoologica Poloniae* **19**: 47-67.
- Koonce JF, Bagenal TB, Carline RF, Hokanson KEF, and Nagiec M. 1977.** Factors influencing year-class strength of Percids: a summary and a model of temperature effects. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 1900-1909.
- Kreitmann L. 1932.** Les grandes lignes de l'économie piscicole du bassin français du Rhône. *Travaux du Laboratoire de Pisciculture de l'Université de Grenoble* **24**: 127-151.

- Krpo Cetkovic J, and Stamenkovic S. 1996.** Morphological differentiation of the pikeperch *Stizostedion lucioperca* (L.) populations from the Yugoslav part of the Danube. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 711-723.
- Lambert A. 1997.** L'introduction de poissons dans les milieux aquatiques continentaux : 'Quid de leurs parasites?'. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* **344/345**: 323-333.
- Lamotte M, and Bourlière F. 1975.** Problèmes d'écologie: la démographie des populations de vertébrés, Paris.
- Lappalainen J, and Lehtonen H. 1995.** Year-class strength of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L) in relation to environmental factors in a shallow Baltic Bay. *Annales Zoologici Fennici* **32**: 411-419.
- Lappalainen J, Erm V, and Lehtonen H. 1995.** Pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.) catch in relation to juvenile density and water temperature in Parnu Bay, Estonia. *Fisheries Management and Ecology* **2**: 113-120.
- Lappalainen J, and Lehtonen H. 1997.** Temperature habitats for freshwater fishes in a warming climate. *Boreal Environment Research* **2**: 69-84.
- Lappalainen J, Erm V, Kjellman J, and Lehtonen H. 2000.** Size-dependent winter mortality of age-0 pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in Parnu Bay, the Baltic Sea. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**: 451-458.
- Lappalainen J. 2001.** Effects of environmental factors, especially temperature, on the population dynamics of pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)) *Faculty of Agriculture and Forestry*. Helsinki: University of Helsinki. 28 pp.
- Lappalainen J, Dörner H, and Wysujack K. 2003.** Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) - a review. *Ecology of Freshwater Fish* **12**: 95-106.
- Lehtonen H. 1983.** Stocks of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) and their management in the Archipelago Sea and the Gulf of Finland. *Finnish Fisheries Research* **5**: 1-16.
- Lehtonen H, Hansson S, and Winkler H. 1996.** Biology and exploitation of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in the Baltic Sea area. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 525-535.

- Lehtonen H, Fontell E, and Lappalainen J. 2004.** Influence of temperature and depth on spawning site selection of pikeperch (*Sander lucioperca* L.). In Barry TP and Malison JA, eds. Proceedings of Percis III: The Third International Percid Fish Symposium. Madison, Wi: University of Wisconsin Sea Grant Institute.
- Leips J, and Travis J. 1999.** The comparative expression of life-history traits and its relationship to the numerical dynamics of four populations of the least killifish. *Journal of Animal Ecology* **68**: 595-616.
- Lévêque C. 1995.** L'habitat: Etre au bon endroit au bon moment ? *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*: 9-20.
- Lévêque R. 1957.** Note sur la faune ichthyologique de Camargue. *Terre - Vie* **2-3**: 231-240.
- Lind EA. 1977.** A review of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*), Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), and ruffe (*Gymnocephalus cernua*) in Finland. Journal of the Fisheries Research Board of Canada **34**: 1684-1695.
- Linfield RSJ, and Rickards RB. 1979.** The zander in perspective. *Fisheries Management* **10**: 1-16.
- Ljunggren L. 2002.** Growth response of pikeperch larvae in relation to body size and zooplankton abundance. *Journal of Fish Biology* **60**: 405-414.
- Lozys L. 2003.** Affect of low salinity on pikeperch. *In situ* and *in vitro* studies. In Barry TP and Malison JA, eds. Proceedings of Percis III: The Third International Percid Fish Symposium. Madison, Wi: University of Wisconsin Sea Grant Institute.
- Lozys L. 2004.** The growth of pikeperch (*Sander lucioperca* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.) under different water temperature and salinity conditions in the Curonian Lagoon and Lithuanian coastal waters of the Baltic Sea. *Hydrobiologia* **514**: 105-113.
- Mayr E. 1956.** Geographical character gradients and climatic adaptation. *Evolution* **10**: 105-108.
- Mayr E. 1974.** Populations, espèces et évolution. Hermann, Paris.

- Mehner T, Schultz H, Bauer D, Herbst R, Voigt H, and Benndorf J. 1996.** Intraguild predation and cannibalism in age-0 perch (*Perca fluviatilis*) and age-0 zander (*Stizostedion lucioperca*): Interactions with zooplankton succession, prey fish availability and temperature. *Annales Zoologiques de Fennici* **33**: 353-361.
- Meng HJ, and Stocker M. 1984.** An evaluation of morphometrics and meristics for stock separation of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **41**: 414-422.
- M'Hetli M. 2001.** Le sandre *Stizostedion lucioperca* (Linnaeus, 1758) (Téléostéen Percidae) poisson allochtone : Etude biologique et essai d'optimisation des critères de l'élevage. Tunis: Université de Tunis El Manar. 136.
- Molnar G, and Tölg I. 1962.** Experiments concerning gastric digestion of pike perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in relation to water temperature. *Acta Biologica Hungaria* **13**: 231-239.
- Moodie GEE, Loadman NL, and Wiegand MD. 1989.** Influence of egg characteristics on survival, growth and feeding in larval walleye (*Stizostedion vitreum*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **46**: 516-521.
- Mooij WM, Lammens EHRR, and Van Densen WLT. 1994.** Growth rate of 0+ fish in relation to temperature, body size, and food in shallow eutrophic Lake Tjeukemeer. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**: 516-526.
- Mooij WM, Van Densen WLT, and Lammens EHRR. 1996.** Formation of year-class strength in the bream population in the shallow eutrophic Lake Tjeukemeer. *Journal of Fish Biology* **48**: 30-39.
- Myers RA. 1998.** When do environment-recruitment correlations work? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **8**: 285-305.
- Myers RA, Rosenberg AA, Mace PM, Barrowman N, and Restrepo VR. 1994.** In Search of Thresholds for Recruitment Overfishing. *Ices Journal of Marine Science* **51**: 191-205.
- Nei M. 1978.** Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. *Genetics* **89**: 583-590.

- Nelson WR, and Walburg CH. 1977.** Population dynamics of yellow perch (*Perca flavescens*), sauger (*Stizostedion canadense*), and walleye (*S. vitreum vitreum*) in four main stem Missouri River reservoirs. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 1748-1763.
- Nesbo CL, Arab MO, and Jakobsen KS. 1998.** Heteroplasmy, length and sequence variation in the mtDNA control regions of three percid fish species (*Perca fluviatilis*, *Acerina cernua*, *Stizostedion lucioperca*). *Genetics* **148**: 1907-1919.
- Neuman E, Roseman E, and Lehtonen H. 1996.** Minutes of the Percis 2 working group. Determination of year-class strength in Percid fishes. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 313-318.
- Neveu A. 2001.** Can resident carnivorous fishes slow down introduced alien crayfish spread? Efficacy of 3 fishes species versus 2 crayfish species in experimental design. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture*: 683-704.
- Ombredane D, and Bagliniere JL. 1991.** Les écailles et leurs utilisations en écologie halieutique. In Bagliniere J-L, Castanet J, Conand F and Meunier FJ, eds. Conférence Tissus durs et âge individuel des vertébrés. Bondy, France: ORSTOM - INRA, 151-192.
- Pampoulie C. 1999.** Conséquences d'une arrivée massive d'eau douce sur la communauté de gobies (Téléostéens, poissons) d'une lagune méditerranéenne : l'exemple de l'étang du Vaccarès (Camargue, France). Montpellier: Université Sciences et Techniques du Languedoc. 241 pp.
- Panfili J. 1992.** Estimation de l'âge individuel des poissons : méthodologies et applications à des populations naturelles tropicales et tempérées *Evolution et écologie*: Université Montpellier II. 456 pp.
- Paulauska A, and Lozys L. 2001.** Isoenzyme analysis of percids (*Stizostedion lucioperca*, *Perca fluviatilis*, *Gymnocephalus cernua*) in Lithuanian coastal zone of the Balic Sea, the Curonian Lagoon and Kaunas Water Reservoir. *Acta Zoologica Lituanica* **11**: 29-38.
- Pavlov DS. 1994.** The downstream migration of young fishes in rivers - Mechanisms and distribution. *Folia Zoologica* **43**: 193-208.

- Peterka J, Matena J, and Lipka J. 2003.** The diet and growth of larval and juvenile pikeperch (*Stizostedion lucioperca* (L.)): A comparative study of fishponds and a reservoir. *Aquaculture International* **11**: 337-348.
- Philippart J-C. 1975.** Dynamique des populations de poissons d'eau douce non exploitées. In: Lamotte M and Bourlière F, eds. *Problèmes d'écologie : la démographie des populations de vertébrés*. Paris: Masson. 291-394.
- Pihu E. 1996.** Fishes, their biology and fisheries management in Lake Peipsi. *Hydrobiologia* **338**: 163-172.
- Poizat G, Chauvelon P, Rosocchi E, and Crivelli AJ. 1999.** Passage de poissons du Rhône par les pompes d'irrigation de Camargue : premiers résultats. *Bulletin Français de Pêche et de Pisciculture* **352**: 31-43.
- Poizat G, and Crivelli AJ. 1997.** Use of seasonally flooded marshes by fish in a Mediterranean wetland: timing and demographic consequences. *Journal of Fish Biology* **51**: 106-119.
- Poizat G, Rosocchi E, Chauvelon P, Contournet P, and Crivelli AJ. 2004.** Long-term fish and macro-crustacean community variation in a Mediterranean lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **59**: 615-624.
- Pollet M. 1959.** *Poisson royal, le Sandre*, Paris.
- Popova OA, and Sytina LA. 1977.** Food and feeding relations of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in various waters of the USSR. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 1559-1570.
- Raikova-Petrova G, and Zivkov M. 1998.** Maturity, spawning and sex ratio of pike perch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in two Bulgarian reservoirs as compared to other European habitats. *Journal of Applied Ichthyology* **14**: 31-35.
- Ramade F. 1993.** *Dictionnaire encyclopédique de l'écologie*. Ediscience international, Paris.
- Rao CR. 1964.** The use and interpretation of principal component analysis in applied research. *Sankhya A*: 329-359.

- Reichard M, Jurajda P, and Ondrackova M. 2002.** Interannual variability in seasonal dynamics and species composition of drifting young-of-the-year fishes in two European lowland rivers. *Journal of Fish Biology* **60**: 87-101.
- Roldan MI, Perrotta RG, Cortey M, and Pla C. 2000.** Molecular and morphologic approaches to discrimination of variability patterns in chub mackerel, *Scomber japonicus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **253**: 63-74.
- Roqueplo C. 1982.** Une nouvelle approche de la connaissance d'un milieu aquatique. Congrès National de l'Association Française de Limnologie. Bordeaux.
- Roqueplo C. 1986.** La reproduction des sandres (*Lucioperca lucioperca* L.) dans le lac de Cazaux-Sanguinet. Cestas: Cemagref. 12 pp.
- Rosecchi E, and Crivelli AJ. 1995.** Sand smelt (*Atherina boyeri*) migration within the water system of the Camargue, Southern France. *Hydrobiologia* **301**: 289-298.
- Rosecchi E, Thomas F, and Crivelli AJ. 2001.** Can life-history traits predict the fate of introduced species? A case study on two cyprinid fish in southern France. *Freshwater Biology* **46**: 845-853.
- Rudstam LG, VanDeValk AJ, Adams CM, Coleman JTH, Forney JL, and Richmond ME. 2004.** Cormorant predation and the population dynamics of walleye and yellow perch in Oneida lake. *Ecological Applications* **14**: 149-163.
- Sabatier R, Lebreton JD, and Chessel D. 1989.** Principal component analysis with instrumental variables as a tool for modelling composition data. In: Coppi R and Bolasco S, eds. *Multiway data analysis*. North-Holland: Elsevier Science Publishers B.V. 341-352.
- Salonen S, Helminen H, and Sarvala J. 1996.** Feasibility of controlling coarse fish populations through pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) stocking in Lake Koeylionjaervi, SW Finland. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 451-457.
- Santoul F, Hougas J-B, Green AJ, and Mastrorillo S. 2004.** Diet of great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* wintering in Malause (South-West France). *Archiv für hydrobiologie* **160**: 281-287.

- Schlumberger O, and Proteau J-P. 1996.** Reproduction of pike-perch (*Stizostedion lucioperca*) in captivity. *Journal of Applied Ichthyology* **12**: 149-152.
- Schnute J. 1981.** A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**: 1128-1140.
- Sharov A. 1996.** Quantitative population ecology. Blacksburg, VA.
<http://www.ento.vt.edu/~sharov/PopEcol/popecol.html>
- Sonesten L. 1991.** The biology of pikeperch - a literature review. *Information fran Sotvattens-laboratoriet Drottningholm* **1**: 68-71.
- SPSS Inc. 1999.** *SPSS base 9.0 - User's guide*. SPSS Inc., Chicago.
- Stearns SC. 2000.** Life history evolution: successes, limitations, and prospects. *Naturwissenschaften* **87**: 476-486.
- Steinmetz J, Kohler SL, and Soluk DA. 2003.** Birds are overlooked top predators in aquatic food webs. *Ecology* **84**: 1324-1328.
- Strauss RE, and Bookstein FL. 1982.** The truss: body form reconstruction in morphometrics. *Systematic Zoology* **31**: 113-135.
- Svardson G, and Molin G. 1973.** The impact of climate on Scandinavian populations of the zander (*Stizostedion lucioperca* L.). *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm* **53**: 112-139.
- Tesch FW. 1959.** Die Zanderlaichverhältnisse (*Lucioperca lucioperca* L.) auf grund von laichnestkontrollen im Müggelsee. *Zeitschrift für Fischerei* **VIII**: 587-596.
- Thioulouse J, Chessel D, Dolédec S, and Olivier JM. 1997.** ADE-4 : A multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* **7**: 75-83.
- Tibbets CA, and Dowling TE. 1996.** Effects of intrinsic and extrinsic factors on population fragmentation in three species of North American minnows (Teleostei: Cyprinidae). *Evolution* **50**: 1280-1292.
- Tourenq JN. 1975.** Recherches écologiques sur les chironomides (Diptera) de Camargue. Toulouse: Université Paul Sabatier. 424 pp.

- Townsend CR, and Crowl TA. 1991.** Fragmented population structure in a native New Zealand fish: an effect of introduced brown trout? *Oikos* **61**: 347-354.
- Trandafirescu II, Ghitescu E, and Iliescu M. 1979.** Données préliminaires concernant l'élevage des jeunes de sandre (*Stizostedion lucioperca* Linné, 1758) en milieu saumâtre. *Cercetari Marine* **12**: 261-273.
- Tufféry G. 1977.** Recherches sur la Bucéphalose à *Bucephalus polymorphus* Baer 1827 - Introduction à l'écopathologie des systèmes piscicoles *Ecologie*: Université Paris VI. 137.
- Turchin P. 2001.** Does population ecology have general laws? *Oikos* **94**: 17-26.
- Tureson H, Persson A, and Bronmark C. 2002.** Prey size selection in piscivorous pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) includes active prey choice. *Ecology of Freshwater Fish* **11**: 223-233.
- Van Densen WLT. 1985a.** Feeding behaviour of major 0+ fish species in a shallow, eutrophic lake (Tjeukemeer, The Netherlands). *Zeitschrift für angewandte Ichthyologie* **2**: 49-70.
- Van Densen WLT. 1985b.** Piscivory and the development of bimodality in the size distribution of 0+ pikeperch (*Stizostedion lucioperca* L.). *Zeitschrift für angewandte Ichthyologie* **3**: 119-131.
- Van Densen WLT. 1988.** Structure for the decision-making process in inland fisheries management. In Van Densen WLT, Steinmetz B and Hughes RH, eds. Management of Freshwater Fisheries. Proceedings of a Symposium Organized By the European Inland Fisheries Advisory Commission, Goeteborg, Sweden, 31 May 3 Jun 1988, 301-312.
- Van Densen WLT, and Grimm MP. 1994.** Possibilities for stock enhancement of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in order to increase predation on planktivores. *Limnologica (Berlin)* **19**: 45-49.

- Van Densen WLT, Ligtvoet W, and Roozen RWM. 1996.** Intra-cohort variation in the individual size of juvenile pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, and perch, *Perca fluviatilis*, in relation to the size spectrum of their food items. *Annales Zoologici Fennici* **33**: 495-506.
- VanDeValk AJ, Adams CM, Rudstam LG, Forney JL, Brooking TE, Gerken MA, Young BP, and Hooper JT. 2002.** Comparison of angler and cormorant harvest of walleye and yellow perch in Oneida Lake, New York. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**: 27-39.
- Vehanen T, Hyvarinen P, and Huusko A. 1998.** Food consumption and prey orientation of piscivorous brown trout (*Salmo trutta*) and pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in a large regulated lake. *Journal of Applied Ichthyology* **14**: 15-22.
- Vijverberg J, Boersma M, Van Densen WLT, Hoogenboezem W, Lammens EHRR, and Mooij WM. 1990.** Seasonal variation in the interactions between piscivorous fish, planktivorous fish and zooplankton in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia* **207**: 279-286.
- Vinni M, Lappalainen J, Malinen T, and Peltonen H. 2004.** Seasonal bottlenecks in diet shifts and growth of smelt in a large eutrophic lake. *Journal of Fish Biology* **64**: 567-579.
- Vivier P. 1951.** Poissons et crustacés d'eau douce acclimatés en France en eaux libres depuis le début du siècle. *La terre et la vie* **2**: 57-82.
- Waldman JR, Richards RA, Schill WB, Wirgin I, and Fabrizio MC. 1997.** An empirical comparison of stock identification techniques applied to striped bass. *Transactions of the American Fisheries Society* **126**: 369-385.
- Wallet M. 1984.** La bucéphalose larvaire à *Bucephalus polymorphus* Baer, 1827. Biologie de la cercaire et aspects épidémiologiques dans le Sud-Est de la France. Montpellier: Université des Sciences et Techniques du Languedoc. 188 pp.
- Walsh MG, Bain MB, Squiers T. J, Waldman JR, and Wirgin I. 2001.** Morphological and genetic variation among shortnose sturgeon *Acipenser brevirostrum* from adjacent and distant rivers. *Estuaries* **24**: 41-48.

- Ward RD, Woodwark M, and Skibinski DOF. 1994.** A comparison of genetic diversity levels in marine, fresh-water, and anadromous fishes. *Journal of Fish Biology* **44**: 213-232.
- Welcomme RL. 1988.** International introductions of inland aquatic species. FAO, Rome.
- Wesche TA, Goertler CM, and Frye CB. 1987.** Contribution of riparian vegetation to trout cover in small streams. *North American Journal of Fisheries Management* **7**: 151-153.
- Willemsen J. 1977.** Population dynamics of percids in Lake IJssel and some smaller lakes in the Netherlands. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 1710-1719.
- Williams BK, Nichols JD, and Conroy MJ. 2002.** *Analysis and Management of Animal Populations*. Academic Press, San Diego.
- Williamson M. 1996.** *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Winemiller KO, and Rose KA. 1992.** Patterns of life-history diversification in North-American fishes - Implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**: 2196-2218.
- Winkler G, Keckeis H, Reckendorfer W, and Schiemer F. 1997.** Temporal and spatial dynamics of O+ *Chondrostoma nasus*, at the inshore zone of a large river. *Folia Zoologica* **46**: 151-168.
- Winkler HM, and Gröger J. 2004.** Pikeperch (*Sander lucioperca*) stocks and fisheries in german southern Baltic lagoons. In Barry TP and Malison JA, eds. Proceedings of Percis III: The Third International Percid Fish Symposium. Madison, Wi: University of Wisconsin Sea Grant Institute.
- Winter J. 1983.** Advances in underwater biotelemetry. In: Nielsen LA and Johnson DL, eds. *Fisheries techniques*. Bethesda: American Fisheries Society. 371-395.
- Yilmaz M, and Ablak O. 2003.** The feeding behavior of pikeperch (*Sander lucioperca* (L., 1758)) living in Hirfanli Dam Lake. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences* **27**: 1159-1165.

- Zakes Z, and Demska-Zakes K. 1996.** Effect of diets on growth and reproductive development of juvenile pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.), reared under intensive culture conditions. *Aquaculture Research* **27**: 841-845.
- Zhmurova YK, and Somkina NV. 1976.** The effect of salinity on the early development of stanzas of the walleye (*Lucioperca lucioperca*). *Journal of Ichthyology* **16**: 511-514.
- Zivkov M, and Petrova G. 1993.** On the pattern of correlation between the fecundity, length, weight and age of pikeperch *Stizostedion lucioperca*. *Journal of Fish Biology* **43**: 173-182.

Annexes

Annexe 1

Poulet N, Berrebi P, Crivelli AJ, Lek S, and Argillier C. 2004. Genetic and morphometric variations in the pikeperch (*Sander lucioperca* L.) of a fragmented delta. *Archiv für hydrobiologie* **159**: 531-554.

N.B. Pour des raisons de droits de diffusion dictés par l'éditeur de la revue, il s'agit ici de la version soumise.

Genetic and morphometric variations in the pikeperch (*Sander lucioperca* L.) of a fragmented delta

Nicolas Poulet¹, Patrick Berrebi², Alain J. Crivelli³, Sovan Lek⁴ and Christine Argillier¹

¹ Cemagref, Unité de Recherche RIPE, 361, rue JF Breton BP 5095 34 033 Montpellier Cedex, France. E Mail: nicolas.poulet@montpellier.cemagref.fr

² UMR 5119 "Ecosystèmes Lagunaires", Université Montpellier II, CC 093, Place E. Bataillon, 34095 Montpellier Cedex 5, France

³ Station Biologique de la Tour du Valat, 13200 Arles, France

⁴ LADYBIO (CNRS-UPS) Laboratoire Dynamique de la Biodiversité, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne 31062 Toulouse cedex 4, France

Short running title: Genetic and morphometric variations in the pikeperch

Abstract

Agricultural development modified the connectivity of the Rhône River delta waterbodies (also called the Camargue) which is now isolated from the Rhône River by dikes. Furthermore, the hydrographic network of the Camargue is constituted of irrigation and drainage channels, which are not directly connected. Pikeperch (*Sander lucioperca* L.), an allochthonous freshwater species, colonised the Rhône and the Camargue more than 50 years ago. We used morphometric and meristic features, otolith shape descriptors and protein electrophoresis in order to assess whether the Camargue houses one or many pikeperch populations. All characters except the meristic counts highlight the existence of two subpopulations: one in the drainage network and one in the irrigation network. Electrophoresis showed that the irrigation network population is closer to the Rhône population and that the drainage network population displayed a high inbreeding rate. The causes of such isolation and the implications for the pikeperch population dynamics are discussed.

Keywords: allozyme, delta, fragmentation, morphometrics, otolith, population genetics, *Sander lucioperca*.

Introduction

River fragmentation is nowadays widespread worldwide and causes an important loss of biodiversity (DYNESIUS & NILSSON 1994). Furthermore a river can be submitted to two types of connectivity disruption between its different parts: i) longitudinal disruption preventing upstream/downstream passage and ii) lateral disruption preventing the passage between the main channel of a river and its annexes (side arms) or its floodplain. The longitudinal disruption is mainly induced by hydroelectric dams or weirs and their effects on the riverine ecosystem are well known (WARD & STANFORD 1983). Lateral disruption is often due to dikes erected to prevent floods and/or to establish agricultural plans. Lateral waterbodies play a major role in the dynamics of river ecosystems (WARD & STANFORD 1995) including fish populations dynamics. Indeed, many species use these annexes as reproduction grounds, nurseries, resting places, etc. (SCHIEMER & SPINDLER 1989). Although connectivity can be sometimes established by an exceptional flood or by irrigation pumps, isolated floodplain fish populations remain exposed to falls in numbers and even risk local extinction (SCHMUTZ & JUNGWIRTH 1999). It is crucial to determine the degree of isolation in order to estimate whether the number of migrants from the river population is sufficient to sustain the floodplain population. Although this problematic is common in the study of anthropogenic longitudinal disruption (LAROCHE et al. 1999, NERAAS & SPRUELL 2001), it is not the case in artificial lateral disruptions.

A typical case of such engineering is the Camargue development completed in the middle of the nineteenth century on the Rhône delta by the elevation of two dikes along the Rhône and a third between the Mediterranean Sea and the lagoons. These constructions were erected to prevent flooding by freshwater. Since these management structures were built, the Rhône delta has been isolated from the river and fragmented into many canal networks.

The pikeperch (*Sander lucioperca* L.) is a percid fish allochthonous in the French hydrographic network. Its life history traits (nest guarder, high fecundity) and its tolerance for the quality of the ecosystem make it a good coloniser (DEELDER & WILLEMSSEN 1964, KIENER 1968, MARSHALL 1977). Thus, pikeperch should be able to colonise the different parts of the delta. The aim of this paper is to determine the degree of isolation of pikeperch populations between the different spatially and temporarily connected compartments of the delta.

Many tools can be used to identify and discriminate fish stock that can be used to estimate the degree of connectivity between artificially isolated aquatic ecosystems. We used morphometric and meristic characters (MENG & STOCKER 1984, HURLBUT & CLAY 1998, CADRIN 2000), otolith shape (BIRD et al. 1986, CAMPANA & CASSELMAN 1993, FRIEDLAND & REDDIN 1994, BEGG & BROWN 2000) and protein electrophoresis (ALLENDORF & PHELPS 1981, BERREBI et al. 2000). The use of many methods to discriminate stocks is better than only one (BEGG & WALDMAN 1999) and allowed us to establish the degree of isolation between pikeperch populations inhabiting a fragmented river floodplain.

Study site

The Camargue is situated in southern France (43°34 N, 4°34 E) in the Rhône delta (Fig 1). Since 1869, the Camargue has been completely diked. Therefore, it is hydraulically isolated from the

Rhône River (CHAUVELON 1998). Our study site was the Fumemorte catchment (68 km²) located in the eastern part of the Camargue which is composed of three parts: the irrigation system, the drainage system and the Vaccarès Lagoon (Fig 2). The main characteristic of these three compartments are given in Table 1. The irrigation and the drainage systems include an extensive network of canals. Our sampling sites were located in the Bouic Canal, in the Fumemorte Canal and in the Vaccarès Lagoon.

The Bouic Canal is the major irrigation canal. It is supplied by 15 pumping stations on the Rhône River from April to October to provide hunting marshes and agriculture (rice fields) with freshwater. For the rest of the year, a large part of the Bouic Canal remains almost dry.

The Fumemorte Canal collects drainage water from a complex network 400 km in length (CHAUVELON 1998). The water collected from the marshes and rice fields is brackish but salinity varies according to the cultivation period and to the force and direction of the wind: it can reach 5 g/L near the mouth.

The Vaccarès Lagoon is permanently flooded. Because of drainage water and precipitation, salinity of the Vaccarès Lagoon varied between 5 g/L and 38 g/L during the last 50 years (HEURTEAUX 1992). The Vaccarès Lagoon is supplied both by the sea and the drainage system. However, the capacity of all the Camargue lagoons is insufficient to drain the 400 million m³ of water pumped every year from the Rhône into the irrigation system without flooding. Most of the drainage canals are blocked by sluices at their outlet and the water collected is pumped back into the Rhône (CHAUVELON 1998). At its outlet, the Fumemorte Canal just has a raisable barrier (erected in 1987) in order to prevent entrance of salt; the water flows under gravity to the Vaccarès Lagoon and most of the aquatic organisms can freely pass from the canal to the lagoon and vice versa when the barrier is opened (ROSECCHI & CRIVELLI 1995). The Fumemorte Canal remains the largest drainage canal with no major obstacles. The connections between irrigation

and drainage are indirect, via rice fields and seasonally-flooded marshes. In the rice fields, environmental conditions are too harsh for most fish species: the temperature is high (25°C, see (PONT 1977), the depth shallow (10 cm) and the concentration of pesticides can be high (ROCHE et al. 2002). Most fish would not survive in such conditions. The marshes are the more likely way for fish to cross between the drainage and the irrigation networks. If a marsh is irrigated and then drained, the fish can pass from the irrigation canal to the drainage system. Occasional direct overflow from the irrigation to the drainage system does occur and fish could use it to pass down into the drainage system. The probability of a fish going from the drainage to the irrigation network, however, is extremely low. The only possibility for this to occur would be that a flooded marsh, already colonised by fish, be connected to the irrigation canal so fish can swim upstream from the marsh into the irrigation system (POIZAT et al. 1999).

Materials and methods

Data collection

Sampling

Pikeperch were caught between March and December 2001 in Fumemorte Canal, Bouic Canal and Vaccarès Lagoon with fyke nets (mesh size 6 mm), gill nets (mesh size 40, 55 and 80 mm in Fumemorte only) and electrofishing (in Bouic only) (Table 2). Fish were anaesthetised in a bath containing 5 mL/L of 2-phenoxyethanol, measured (fork length to the nearest millimetre), weighed (to the nearest gram), photographed for morphometric purposes (see below) and frozen at -20°C for allozyme analysis.

Note that the number of pikeperch captured in the Vaccarès Lagoon was very low, probably due to the salinity which was over the reported pikeperch tolerance (12 g/L, (CRACIUN et al. 1982) but see (BROWN et al. 2001).

Furthermore, 20 additional juveniles from the Rhône were captured in June in the pump outflow (POIZAT et al. 1999). Because of their small size (< 50mm), these fish were not retained for morphometric analyses.

Electrophoresis

Eyes, muscle and liver were individually homogenised in an equal volume of pH 6.8 Tris-NADP-EDTA buffer, and centrifuged (5500 g, 30min, 4°C). The supernatant was frozen at -20°C. Electrophoresis was performed on 12% horizontal starch gels according to the method reported by (PASTEUR et al. 1987). The buffers employed were TC8 (continuous Tris-citrate) and TCB (discontinuous Tris-citrate) (BILLINGTON et al. 1990).

First, 19 enzymes were tested on all three tissues (eye, liver and muscle) of 7 individuals. For each enzyme, the relative intensity of the different spots was noted (Table 3). Then, the enzymes providing the best results were selected for the study. Electrophoresis of the 0+ fish enzymes was conducted with eye and muscle only due to the small size of the fish. A total of 95 pikeperch were genetically analysed.

Morphometric and meristic analysis

A picture of the left side of 83 pikeperch was taken with a numeric camera (Nikon Coolpix® 950) fixed on an L-shaped bracket. A metric ruler was placed alongside the fish to provide a baseline scale. The fins were held spread with fine needles. TpsDIG32 software (free download at: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>) was used to take the Cartesian co-ordinates of 23 landmarks.

Twenty eight distances were measured according to the box truss method (STRAUSS & BOOKSTEIN 1982) and eight classic distances (HOLCIK et al. 1989) were added (Fig 3).

Meristic counts were performed directly on 79 fish (Table 4).

Otolith shape analysis

Two types of shape descriptors commonly employed in biology were used: shape ratio descriptors and elliptic Fourier coefficients. Both are independent of the size, translation and/or the rotation of the otolith on the picture (DE PONTUAL & PROUZET 1988).

Sagittal otolith pairs were removed from 83 pikeperch. The right one was kept for ageing analysis. The left otolith was placed on a glass slide and photographed with a digital camera fixed on a microscope. In order to have a clear outline, the otolith was lighted from below.

Then, for each otolith, the perimeter, area, length, width and two shape ratio descriptors (circularity and rectangularity) were calculated using (OPTIMAS 1996). Circularity was defined as the perimeter of the otolith squared and divided by its area, and rectangularity was as the otolith area divided by the area of its enclosing rectangle, oriented along the length of the otolith.

The elliptic Fourier coefficients were computed from the numeric pictures of each otolith (MANH 2001). Here, the empiric contour of a plane shape is decomposed into a series of ellipses. An ellipse is described by an equation made up of by many components called harmonics whose coefficients may be used as shape descriptors (see (BIRD et al. 1986) for details). These coefficients are:

A_n , the semi-major axis of an ellipse; B_n , the semi-minor axis; Φ_n , the orientation of the major axis in respect to the major axis A_1 of the first ellipse, θ_n , the dephasing angle and n the number of harmonics.

The minimum number of harmonics to accurately describe the shape of the otolith was determined by computing the Fourier coefficients of 7 otoliths with 4, 8, 16, 24 and 32 harmonics. The evolution of the residuals (i.e. the differences between the model and the actual otolith) showed that with 13 harmonics, the shape of the otolith is described very accurately.

Statistical methods

Genetic data

Observed heterozygosity (H_0), average unbiased heterozygosity (H_{nb}) (NEI 1978) based on the Hardy-Weinberg expectation and percentage of polymorphic loci ($P > 95\%$) were computed for Rhône, Bouic, Fumemorte and Vaccarès samples. (WEIR & COCKERHAM 1984) method was used to estimate Wright's F -statistics (WRIGHT 1951). Hardy-Weinberg equilibrium conformance was tested using the F_{is} which is a measure of deviation from panmixia due to a heterozygotes deficiency: at Hardy-Weinberg equilibrium, $F_{is} = 0$. F_{st} is a measure of population divergence: when $F_{st} = 0$, populations are not genetically differentiated. Tests of significance of F_{is} and F_{st} were carried out by permutation. In the case of F_{is} , 1000 random permutations between loci within a population were performed from the original matrix in order to simulate panmixia. In the case of the F_{st} , 1000 random permutations between populations were performed from the original matrix. In both cases, the relative frequencies of the estimation which were equal to or greater than the true estimation of F gave the relevant one-tailed p-value. All treatments were performed using the computer package GENETIX 4.02 (BELKHIR 1997) available at <http://www.univ-montp2.fr/~genetix/genetix.htm>.

The number of migrant individuals arriving in the population per generation can be estimated using the formula given by (WRIGHT 1969): $Nm = (1 - F_{st}) / (4 \cdot F_{st})$ where N is the effective

population size and m is the rate of gene flow per generation. This formula can be employed if $m \ll 1$ and if the subpopulations are at equilibrium with respect to the effect of genetic drift and migration (i.e. Hardy-Weinberg equilibrium).

Morphometric, meristic and otolith shape data

Discriminant analysis was performed (using the Mahalanobis metric) to assess if there were phenotypic (morphometric, meristic and otolith shape) differences between pikeperch from the Fumemorte Canal and those from the Bouic Canal. As the Vaccarès sample size was too low to be used in the analysis, individuals from this origin were used as supplementary rows to investigate their membership to one of the two sites. The discriminant analysis using the Mahalanobis metric tends to maximise the variance between the classes by taking into account the ratio of between- class variance to within-class variance. As the discriminant analysis requires a reduced set of characters, a stepwise procedure was used to reduce the number of variables.

Significance was tested by a permutation test: 1000 random permutations between all the individuals from all the populations were performed and the discriminant analysis inertia was calculated for each case. The p value is given by the frequency of simulated inertia greater than or equal to the observed inertia.

A cross-validation test was performed to assess the ability of the phenotypes to discriminate between the populations. In cross-validation, one individual is removed from the original matrix and discriminant analysis is performed from the remaining observations and is then used to classify the omitted individual.

Since the otolith shape may vary between age classes (e.g. (CASTONGUAY et al. 1991) and/or between sexes (CAMPANA & CASSELMAN 1993), we also tested whether the difference between

the samples were due to sexual dimorphism or to an age effect by performing discriminant analysis using the variables retained by the first stepwise discriminant analysis on the population criteria. The same tests were also performed for the meristic counts and for the morphometric distances.

Relationships between morphometric distances were linearised by a logarithm transformation according to the general formula for allometry (HUXLEY 1932). Then, centred principal component analysis (PCA) was performed on the transformed data. The first principal component (PC) of the PCA was considered as a size axis and the others as the shape axes (JOLICOEUR 1963). So all the PCs, except the first, were used as new uncorrelated variables in the discriminant analysis.

As the meristic characters are fixed early during ontogeny and remain stable throughout life (BARLOW 1961), no size correction is necessary.

The Fourier coefficients are size dependent, so A_n and B_n were divided by the amplitude A_1 (DE PONTUAL & PROUZET 1988).

The features used to describe otolith shape were:

$A_2/A_1, \dots, A_n/A_1; B_1/A_1, \dots, B_n/A_1; \Phi_2, \dots, \Phi_n; \theta_2, \dots, \theta_n.$

All statistical tests were performed with Ade-4.0 software for PC (THIOULOUSE et al. 1997) (free download at: <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4.html>) and Spss 11.0 (SPSS INC 1999).

Results

Genetic variation and population structure

Among the 24 loci tested 17 had a sufficient resolution to be used (Table 3). Among them, *ADH**, *G3PDH**, *MDH-1**, *MDH-2**, *ME**, *IDHP-1**, *IDHP-2**, *AAT-1**, *CK-1**, *EST-1**, *GPI-*

*B1**, *GPI-B2**, *PROT-1**, *PROT-2** and *PROT-3** were monomorphic. Only *PGM-1**, *MPI-2** and *LDH-CI** revealed a polymorphism.

Allelic frequencies were computed for each sample but results for Rhône and Vaccarès samples (n=4 and n=5 respectively) have to be interpreted with care because of the low number of individuals (Table 5). *LDH* exhibited two strips which could be interpreted as two loci. Nevertheless, some individuals displayed a strong spot on one of the strips whereas the other spot was light or even absent. Consequently, a pattern interpretation was used noting A: one spot above; B: a spot above and lighter one below; C: two equal spots; D: one spot below and one lighter above; E: one spot below (Fig 4). Only one case of pattern A and one case of E were recorded. Therefore, they were attributed to their nearest pattern for the statistical analysis (A became B and E became D). Consequently, the genetic structure was interpretable for Bouic and Fumemorte samples with *PGM-1**, *MPI-2** and *LDH-CI** and for the Rhone population for *LDH-CI** only.

Observed heterozygosity using the same loci for the four sites, ranged between 0.013 ± 0.05 (Vaccarès) and 0.042 ± 0.12 (Fumemorte). The range of the unbiased heterozygosity was more reduced: from 0.035 ± 0.14 (Rhône) to 0.052 ± 0.15 (Fumemorte). For the Fumemorte and the Vaccarès, observed heterozygosity was lower than expected, tending to indicate a departure from Hardy-Weinberg expectations. This was confirmed by significant F_{is} which indicated a departure from panmixia (Fumemorte: $F_{is}=0.189$, permutation test, 1000 permutations, $p<0.05$ and Vaccarès: $F_{is}=0.670$, permutation test, 1000 permutations, $p<0.001$). The same was observed when F_{is} was calculated for the four samples pooled ($F_{is}=0.15$, permutation test, 1000 permutations, $p<0.05$). Consequently, the number of migrants (Nm) between the Fumemorte and the Bouic Canal cannot be estimated using Wright's formula.

Calculating the F_{st} , the only significant differences were observed between the Bouic and the Rhône ($F_{st}=0.20$, permutation test, 1000 permutations, $p<0.05$) and the Fumemorte and the Bouic ($F_{st}=0.04$, permutation test, 1000 permutations, $p<0.05$). Concerning the *LDH-C1** phenotype, in order to assess whether the difference in distribution was due to ontogeny, we tested the pattern distribution between populations with the length of fish (log-transformed) as a covariable. For this purpose, we used a multinomial regression which showed that both the length ($\text{Chi}^2=13.3$, $\text{df}=2$, $p<0.01$) and the population ($\text{Chi}^2=21.3$, $\text{df}=6$, $p<0.01$) explained significantly the *LDH-C1** pattern. Thus, even though ontogeny influenced the *LDH-C1** pattern, the populations displayed significant differences. On that basis, using Chi^2 test, we tested the differences between samples (Table 6): Fumemorte and Bouic samples displayed significant differences in *LDH-C1** frequencies likewise the Fumemorte and the Vaccarès. The Rhône sample did not show any significant difference with the Bouic sample or with the Fumemorte sample. Nevertheless, concerning the results about Rhône and the Vaccarès populations, the samples were too small to make reliable interpretations (Table 5).

Phenotypic variations

Meristics

The stepwise procedure did not retain any variables. The permutation test performed with all the variables showed no significant differences between sites, sexes or ages.

Landmark method

The stepwise analysis retained 6 PC from the centred PCA (PC4; PC7; PC12; PC19; PC28; PC31) that significantly discriminated the Bouic sample from the Fumemorte sample (permutations test, $p<0.001$). Using these variables, 77.2% fish were classified into their correct

sample (cross-validation method). Misclassification was nearly the same for both sites (21.2% for the Fumemorte sample and 24.4% for the Bouic sample) (Table 7). These variables did not allow discrimination between sex (permutation test, $p=0.12$) or age classes (permutation test, $p=0.59$). Using this model, all 5 supplementary individuals from the Vaccarès Lagoon were assigned to the Fumemorte population.

Otolith shape

The stepwise analysis retained seven variables (Circularity; A5; A12; B12; $\Phi 7$; $\Phi 9$; $\Phi 13$) that significantly discriminated the Bouic from the Fumemorte samples (permutation test, $p=0.018$). Discriminant analysis allowed 84.2% of the individuals to be correctly classified. Misclassification was higher for the Fumemorte sample (20.0%) than for the Bouic sample (9.4%) (Table 7). No difference in the otolith shape was noted between sexes using the seven variables (permutation test, $p=0.87$) nor between age classes (permutation test, $p=0.11$). Among the seven supplementary individuals from the Vaccarès Lagoon, 71% (5) were assigned to the Fumemorte population.

Discussion

Samples size

The formerly abundant pikeperch population in the Fumemorte Canal is nowadays reduced: in 2001, only 28 adult pikeperch have been captured during four days of sampling per month with fyke nets and two days with gill nets. Using the same protocol (except gill nets), 12 adults were caught in the Bouic Canal in 2001. In the Vaccarès Lagoon, no adults were captured in 2001, probably due to too high salinity (10 to 14 g/L).

Thus the capture of a large number of individuals was quite difficult, first because it would have required a very great sampling effort and second because it would threaten the pikeperch populations.

Genetic variation in the populations

Few genetic studies of pikeperch have been reported and most of them concerned small samples for phylogenetic purposes (BILLINGTON et al. 1990, FABER & STEPIEN 1997, BILLINGTON 1998, FABER & STEPIEN 1998, NESBO et al. 1998). Thus, the study analysing the genetic structure of a pikeperch population in the Baltic Sea and in a lagoon (PAULAUSKA & LOZYS 2001) is the only one that could be taken as an informative reference.

Allozyme polymorphism in our samples was low, unlike the finding of PAULAUSKA & LOZYS (2001) (4 polymorphic loci out of 7). BILLINGTON et al. (1990) also observed a low polymorphism for pikeperch but their sample was small (2 individuals). As we have screened a fair number of loci (i.e. 17 over 24 tested), the low number of polymorphic loci can be due to a characteristic of the species when allozymes are used, as observed for the other percid species like the saugere (*Sander canadense*) (BILLINGTON et al. 1990), the yellow perch (*Perca flavescens*) (TODD & HATCHER 1993) and the European perch (*Perca fluviatilis*) (GYLLENSTEN et al. 1985, HELDSTAB & KATOH 1995). It could be also due to a founding effect: the low diversity and/or the small number of fish from which the Camargue population issued.

In our study the mean heterozygosity for the pooled samples was $H_{nb}=0.043$ which is in the same range as that of other freshwater fish ($H_e=0.046$, (WARD et al. 1994). But it remains much lower than the heterozygosity found by PAULAUSKA & LOZYS (2001) in the Curonian Lagoon and in the Baltic Sea ($H_{nb}=0.342$ and 0.136, respectively, recalculated from the allelic frequencies). However, the polymorphic loci found by PAULAUSKA & LOZYS (2001) were esterases which are

quite difficult to interpret (BERREBI et al. 1990). So any comparison with our results should be done with caution since the number of loci tested was lower and the electrophoresis method was not the same (polyacrylamide gel). We cannot conclude as to the genetic variability of the pikeperch population in the Camargue since there have been too few population genetic studies of this species.

The genetic distance between the Bouic and the Fumemorte samples is small but significant, suggesting a recent segregation of the populations. This is congruent with the results of the *LDH-CI** pattern comparison that emphasises a significant difference between the irrigation and the drainage pikeperch population. The *LDH-CI** pattern shows that the Rhône sample is significantly different neither from the Bouic nor from the Fumemorte sample. But, in the case of the Fumemorte sample, the p value was near the significance threshold ($p=0.07$) whereas in the Bouic sample it was quite far ($p=0.41$). So we can presume that the Rhône population is genetically closer to the irrigation population than to the drainage one.

The Fumemorte population shows a significant deficiency of heterozygotes which would suggest a high inbreeding level, recent immigration of a particular selection phenomenon. This is not the case for the Bouic sample and considering the *LDH-CI** pattern, it suggests that this population has a continuous input from the Rhône population, which prevents inbreeding.

Phenotypic variation of the populations

The body morphology and the otolith shape significantly discriminated between the Bouic and Fumemorte samples, which is congruent with the genetic results. This difference is not due to age classes neither to a sexual dimorphism, which is consistent with a previous study (GOUBIER 1975). In addition, meristic characters are less efficient discriminators than morphometric ones (MENG & STOCKER 1984, WALDMAN et al. 1997, HURLBUT & CLAY 1998).

In his biometric study of different French pikeperch populations (including the Vaccarès Lagoon), (GOUBIER 1975) concluded as to the steadiness of the pikeperch morphometric features. On the other hand, (KRPO CETKOVIC & STAMENKOVIC 1996) discriminated among four pikeperch populations in the Danube using morphometric features. The absence of significant results in (GOUBIER 1975) may be due to the statistical method employed: he compared the correlation coefficient of the linear relationship between each non log-transformed feature and the total length (or the head length) without performing any statistical tests between populations.

Using otolith shape or morphometric features, most of the pikeperch from the Vaccarès Lagoon were assigned to the Fumemorte population. This supports the hypothesis that pikeperch from the Vaccarès Lagoon come from the Fumemorte Canal and that there is a real phenotypic difference between the irrigation compartment (Bouic) and the drainage compartment (Fumemorte and Vaccarès). However, the Vaccarès sample is too small to definitely prove this. Unfortunately, we failed to catch a sufficient number of adults from the Rhône River to have a phenotypic proof for the Rhône origin of the Bouic population as the biochemical marker *LDH-C1** tends to indicate.

Causes of the genetic and phenotypic variations

The genetic and phenotypic results tend to show an isolation of the pikeperch population inhabiting the Fumemorte Canal.

This could be explained by the recent history of the pikeperch population. This species appeared in France in 1912 in the canal between the Rhône and the Rhine (GOUBIER 1972). However, it remains unclear whether pikeperch came naturally from lake Constance or were introduced by man, both hypotheses being probably true (GOUBIER 1972). In the 1930s the pikeperch went down the Rhône River and then, in 1948-1949 it naturally colonised the brackish water (< 8 g/L) of the Vaccarès Lagoon in the Camargue where it found suitable conditions to reproduce.

Furthermore, after a sharp decrease of the numbers in 1960, the lagoon was restocked with fry in 1962, 1963 and 1964 but without success (KIENER 1968). In the autumn of 1981 after a severe drought, the salinity rose to 15 g/L in the Vaccarès Lagoon, forcing the pikeperch population to take refuge in the Fumemorte Canal. The salinity reached 35 g/L in 1984. At the beginning of the 1990s the population in the canal had almost collapsed due to the pressure of the numerous anglers and to lack of recruitment (unpublished data). During the winters of 1990 and 1991, a total of 1049 young of the year from a hatchery, were marked (oxytetracycline and clip) and stocked in the Fumemorte Canal (GAAMOUR 1993). Only 43 were recaptured and since then no more stocking occurred. From 1993 to 2001, pikeperch numbers grew and then slightly decreased in 2002.

Thus for more than 50 years a pikeperch population has been present in the Vaccarès Lagoon and in the Fumemorte Canal where environmental conditions and population dynamics were likely much different from those found in the Rhône River. Indeed the fluctuation of the environmental conditions and the size of the population in the Vaccarès-Fumemorte system made the population dynamics more chaotic than in the Rhône River. So the Vaccarès-Fumemorte population could have genetically diverged from the Rhône population through both demographic processes (genetic drift) and selective processes (natural selection). This divergence had probably been enforced by the stocking events. Even though no reliable interpretations have been done concerning the Rhône and the Vaccarès due to the small size of this samples, this is confirmed by i) the significant F_{is} (0.15) found for the Camargue population (i.e. the four samples pooled) that would rather tend to indicate a structuring of the Rhône delta population, ii) the significant F_{st} (0.04) between the Fumemorte and the Bouic population and iii) the significant differences in *LDH-C1** patterns between the Fumemorte and the Bouic populations, but not between the Rhône River and the Bouic populations. So none or very few migrations occur between the Bouic

and the Fumemorte canals but as no significant differences were observed in *LDH-CI** patterns migration may exist between the Rhône River and the Bouic canal through the pumping stations. The causes of morphological differences between populations are often quite difficult to explain (CADRIN 2000). Phenotype is under the double control of environmental conditions and genotype (e.g. (HARD et al. 1999), but morphological changes can be rapid when new different environmental conditions occurred (KLEPAKER 1993). The Bouic Canal undergoes large water level fluctuations and great parts of it remain dry during most of the agriculture growing season. Furthermore, prey density is much lower than in the Fumemorte Canal (unpublished data) that is inhabited by a large sandsmelt (*Atherina boyeri* R.) population (ROSECCHI & CRIVELLI 1995). Thus, Fumemorte is more suitable for pikeperch growth than the Bouic Canal. The growth rate is also often involved in the variation of otolith shape (CAMPANA & CASSELMAN 1993). Nevertheless, whatever the determinism of the phenotypic variation, the biometric results confirm the genetic results supporting the isolation of the Fumemorte population.

Isolation of the Camargue and consequence on the population dynamics

The isolation of the pikeperch population inhabiting the Fumemorte Canal would mean that the number of migrants from the Bouic Canal is quite low or nul. Nevertheless, passage between the two canals remains possible since (CRIVELLI & POIZAT 2001) describe the downstream migration of 0+ shad (*Alosa fallax rhodanensis* R.) from the Rhône to the Vaccarès Lagoon via the pumping stations, the Bouic and the Fumemorte Canal. The shad may use the marshes to pass from the irrigation to the drainage system although, as for pikeperch, no 0+ shad were captured in the marshes (POIZAT & CRIVELLI 1997). The presence of 0+ shad in the drainage canal can be explained by the migratory behaviour of the shad (anadromous species). Furthermore, the number of 0+ pikeperch pumped from the Rhône is lower than the number of 0+ shad (POIZAT et al.

1999). Typical riverine species like nase (*Chondrostoma nasus* L.), chub (*Leuciscus cephalus* L.) or common barbel (*Barbus barbus* L.) are also pumped from the Rhône river in greater numbers than shad (POIZAT et al. 1999), whereas few are captured in the drainage canal in which they do not reproduce (unpublished data). So it seems that the degree of isolation of a population depends on species behaviour. This is congruent with the results of (TIBBETS & DOWLING 1996) showing that the degree of isolation between populations is affected by the intrinsic characteristics such as dispersal capabilities and the reproductive behaviour of the species.

If fish can travel from the Rhône to the Vaccarès Lagoon, they cannot go back. If a species is reproductively successful in both compartments (i.e. Rhône and Camargue), with a limited number of migrants per generation, this generates a particular case of metapopulation: both subpopulations are spatially separated but linked unidirectionally. This could be the case for the pikeperch if the salinity in the Vaccarès Lagoon decreased to 5 g/L. There, it would find optimal conditions to reproduce. If the subpopulation receiving migrants has a low or a null reproduction, it is a case of a source-sink model. This could hold for the pikeperch because recruitment in the drainage canal (and in the irrigation canal also) can fluctuate greatly (unpublished data). Thus, source-sink and metapopulation processes probably occur together or alternatively.

Whatever the actual situation, pikeperch conservation in the Fumemorte Canal seems to mainly depend on the recruitment of this population rather than on the migrants from the Rhône River (via the Bouic Canal). The drainage canal is submitted to great human pressure that can be very damageable for several aquatic species. For instance every year, a large quantity of pesticide sprayed on rice fields enters the Fumemorte Canal. Residents said that in the past, accidents with algicides caused massive fish mortality. If the Vaccarès Lagoon remains unsafe for pikeperch, the limited number of migrants from the Rhône may not be sufficient to maintain the pikeperch

population in the case of a pesticide accident. It may need a longer time for the Rhône population to re-colonise the Camargue.

We showed that the genetic variation observed in the Camargue population can just as well involve demographic than selective processes. It would be interesting to test if microsatellites (WIRTH et al. 1999), known to give a close estimation of the heterozygosity at the large-scale level than allozymic markers (NEFF & GROSS 2001), are able to give such a close estimation at a more restrictive-scale. Moreover, investigations with microsatellites, which provide the powerful degree of inter-individual discrimination, should allow to quantify the number of pikeperch (Nm) passing from the Rhône River into the Camargue, its diked delta and to debate more precisely the demographic versus selective hypotheses propose in the present paper.

Acknowledgements

Thanks to PASCAL CONTOURNET and GILLES SEGURA (Ichtyosys environnement) for their technical support; to JEAN-MICHEL ROGER for his help in statistical analysis; to ANNE-GAËLLE MANH for her assistance with the image analysis, to GHISLAINE CATTANEO-BERREBI for her help in protein electrophoresis and to PATRICIA BALARESQUE for her valuable comments.

References

- ALLENDORF, F. W. & PHELPS, S. R. (1981): Use of allelic frequencies to describe population structure. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **38**: 1507-1514.
- BARLOW, G. W. (1961): Causes and significance of morphological variation in fishes. - Syst. Zool. **10**: 105-117.
- BEGG, G. A. & BROWN, R. W. (2000): Stock identification of haddock *Melanogrammus aeglefinus* on Georges bank based on otolith shape analysis. - Trans. Am. Fish. Soc. **129**: 935-945.
- BEGG, G. A. & WALDMAN, J. R. (1999): An holistic approach to fish stock identification. - Fish. Res. **43**: 35-44.
- BELKHIR, K. (1997): GENETIX 4.0, Windows™ software for Population genetics. - CNRS UPR 9060, Université de Montpellier II Laboratoire Génome et Population.
- BERREBI, P., LANDAUD, P., BORSA, P. & RENNO, J. F. (1990): The esterases of the flounder (*Platichthys flesus*, Pleuronectidae, Teleostean): development of an identification protocol using starch gel electrophoresis and characterization of loci. - Experientia **46**: 863-867.
- BERREBI, P., POVZ, M., JESENSEK, D., CATTANÉO-BERREBI, G. & CRIVELLI, A. J. (2000): The genetic diversity of native, stocked and hybrid populations of marble trout in the Soca river, Slovenia. - Heredity **85**: 277-287.
- BILLINGTON, N. (1998): Genetic variation in percids determined by mitochondrial DNA analysis. - Ital. J. Zool. **65**: 35-40.
- BILLINGTON, N., HEBERT, P. D. N. & WARD, R. D. (1990): Allozyme and mitochondrial DNA variation among three species of *Stizostedion* (Percidae): phylogenetic and zoogeographical implications. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **47**: 1093-1102.

- BIRD, J. L., EPPLER, D. T., BIRD, J. L. & CHECKLEY, D. M. (1986): Comparison of herring otoliths using Fourier series shape analysis. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**: 1228-1234.
- BROWN, J. A., MOORE, W. M. & QUABIUS, E. S. (2001): Physiological effects of saline waters on zander. - *J. Fish Biol.* **59**: 1544-1555.
- CADRIN, S. X. (2000): Advances in morphometric identification of fishery stocks. - *Rev. Fish Biol. and Fish.* **10**: 91-112.
- CAMPANA, S. E. & CASSELMAN, J. M. (1993): Stock discrimination using otolith shape analysis. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**: 1062-1083.
- CASTONGUAY, M., SIMARD, P. & GAGNON, P. (1991): Usefulness of fourier analysis of otolith shape for Atlantic mackerel (*Scomber scombrus*) stock discrimination. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**: 296-302.
- CHAUVELON, P. (1998): A wetland managed for agriculture as an interface between the Rhone river and the Vaccares lagoon (Camargue, France): Transfers of water and nutrients. - *Hydrobiologia* **374**: 181-191.
- CHAUVELON, P., A., S., POIZAT, G. & CRIVELLI, A. J. (1996): Hydro-agricultural management in the Rhône river delta, France: consequences on dissolved and solid fluxes, potential impact on fish populations. Second International Symposium on Habitat Hydraulics. Quebec. pp 167-176.
- CRACIUN, V., CRACIUN, M., NEACSU, I. & TRANDAFIRESCU, I. (1982): Activité de la pompe de Na⁺-K⁺ chez le sandre au cours de son acclimatation aux conditions de salinité de la mer noire. - *Cercetari Marine* **15**: 227-233.
- CRIVELLI, A. J. & POIZAT, G. (2001): Timing of migration and exceptional growth of YOY *Alosa fallax rhodanensis* (Roule, 1924) in a lagoon in southern France. - *Bull. Fr. Pêche et Piscic.* 761-772.

- DE PONTUAL, H. & PROUZET, P. (1988): Numerical analysis of scale morphology to discriminate between Atlantic salmon stocks. - *Aquat. Living Resour.* **1**: 17-27.
- DEELDER, C. & WILLEMSSEN, J. (1964): Synopsis of biological data on pike-perch *Lucioperca lucioperca* (Linnaeus) 1758. Rome, 52 pp.
- DYNESIUS, M. & NILSSON, C. (1994): Fragmentation and flow regulation of river systems in the northern third of the world. - *Science* **266**: 753-762.
- FABER, J. E. & STEPIEN, C. A. (1998): Tandemly repeated sequences in the mitochondrial DNA control region and phylogeography of the pike-perches *Stizostedion*. - *Mol. Phyl. Evol.* **10**: 310-322.
- FABER, J. E. & STEPIEN, C. A. (1997): The utility of mitochondrial DNA control region sequences for analyzing phylogenetic relationships among populations, species, and genera of the Percidae. - In KOCHER, T. D. & STEPIEN, C. A. (Eds). *Molecular Systematics of Fishes*. Academic Press, San Diego, pp 129-143.
- FRIEDLAND, K. D. & REDDIN, D. G. (1994): Use of otolith morphology in stock discriminations of Atlantic salmon (*Salmo salar*). - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **51**: 91-98.
- GAAMOUR, A. (1993): Validation de l'estimation de l'âge du sandre (*Stizostedion lucioperca* L.) en Camargue. Mémoire de DEA Université de Bretagne Occidentale, 30 pp.
- GOUBIER, J. (1972): Acclimatation du Sandre (*Lucioperca lucioperca* L.) dans les eaux françaises. - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **18**: 1147-1154.
- GOUBIER, J. (1975): Biogéographie, biométrie et biologie du Sandre, *Stizostedion lucioperca* (L.), Osteichthyen, Percidé. State Thesis University - Lyon I, 259 pp.
- GYLLENSTEN, U., RYMAN, N. & GUNNAR, S. (1985): Monomorphism in allozymes in perch (*Perca fluviatilis* L.). - *Hereditas* **102**: 57-61.

- HARD, J. J., WINANS, G. A. & RICHARDSON, J. C. (1999): Phenotypic and genetic architecture of juvenile morphometry in Chinook salmon. - *J Hered* **90**: 597-606.
- HELDSTAB, H. & KATOH, M. (1995): Low genetic variation in perch (*Perca fluviatilis* L) from three major European drainage systems in Switzerland. - *Aquat. Sci.* **57**: 14-19.
- HEURTEAUX, P. (1992): Modification du régime hydrique et salin des étangs du système Vaccarès (Camargue, France) liées aux perturbations anthropiques des cinquantes dernières années. - *Ann. Limnol.* **28**: 157-174.
- HOLCIK, J., BANARESCU, P. & DIANA, E. (1989): General introduction to fishes. - In HOLCIK, J. (Eds). The freshwater fishes of Europe - General introduction to fishes - Acipenseriformes. AULA Verlag, Wiesbaden, pp 19-59.
- HURLBUT, T. & CLAY, D. (1998): Morphometric and meristic differences between shallow- and deep-water populations of white hake (*Urophycis tenuis*) in the southern Gulf of St. Lawrence. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **55**: 2274-2282.
- HUXLEY, J. S. (1932): Problems of relative growth. Methuen, London, 360 pp.
- JOLICOEUR, P. (1963): The multivariate generalization of the allometry equation. - *Biometrics* **19**: 497-499.
- KIENER, A. (1968): L'évolution des populations de sandre dans deux étangs méditerranéens. - *La Terre et la Vie* **22**: 470-491.
- KLEPAKER, T. (1993): Morphological changes in a marine population of threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, recently isolated in fresh water. - *Can. J. Zool.* **71**: 1251-1258.
- KRPO CETKOVIC, J. & STAMENKOVIC, S. (1996): Morphological differentiation of the pikeperch *Stizostedion lucioperca* (L.) populations from the Yugoslav part of the Danube. - *Ann. Zool. Fenn.* **33**: 711-723.

- LAROCHE, J., DURAND, J. D., BOUVET, Y., GUINAND, B. & BROHON, B. (1999): Genetic structure and differentiation among populations of two cyprinids, *Leuciscus cephalus* and *Rutilus rutilus*, in a large European river. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**: 1659-1667.
- MANH, A. G. (2001): Modèles déformables pour la reconnaissance d'adventices. Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 194 pp.
- MARSHALL, T. R. (1977): Morphological, physiological, and ethological differences between walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and pikeperch (*S. lucioperca*). - *J. Fish. Res. Board Can.* **34**: 1515-1523.
- MENG, H. J. & STOCKER, M. (1984): An evaluation of morphometrics and meristics for stock separation of Pacific herring (*Clupea harengus pallasii*). - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41**: 414-422.
- NEFF, B. D. & GROSS, M. R. (2001): Microsatellite evolution in vertebrates: Inference from AC dinucleotide repeats. - *Evolution* **55**: 1717-1733.
- NEI, M. (1978): Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals. - *Genetics* **89**: 583-590.
- NERAAS, L. P. & SPRUELL, P. (2001): Fragmentation of riverine systems: the genetic effects of dams on bull trout (*Salvelinus confluentus*) in the Clark Fork River system. - *Mol. Ecol.* **10**: 1153-1164.
- NESBO, C. L., ARAB, M. O. & JAKOBSEN, K. S. (1998): Heteroplasmy, length and sequence variation in the mtDNA control regions of three percid fish species (*Perca fluviatilis*, *Acerina cernua*, *Stizostedion lucioperca*). - *Genetics* **148**: 1907-1919.
- OPTIMAS (1996): OPTIMAS 6.0. User guide and technical reference, 8th edition. Media Cybernetics, Silver Spring, Maryland, USA, 630 pp.
- PASTEUR, N., PASTEUR, G., BONHOMME, F., CATALAN, J. & BRITTON-DAVIDIAN, J. (1987): Manuel technique de génétique par électrophorèse des protéines. Lavoisier, Paris, 232 pp.

- PAULAUSKA, A. & LOZYS, L. (2001): Isoenzyme analysis of percids (*Stizostedion lucioperca*, *Perca fluviatilis*, *Gymnocephalus cernua*) in Lithuanian coastal zone of the Baltic Sea, the Curonian lagoon and Kaunas Water Reservoir. - *Acta Zool. Lituanica* **11**: 29-38.
- POIZAT, G., CHAUVELON, P., ROSECCHI, E. & CRIVELLI, A. J. (1999): Passage de poissons du Rhône par les pompes d'irrigation de Camargue : premiers résultats. - *Bull. Fr. Pêche et Piscic.* **352**: 31-43.
- POIZAT, G. & CRIVELLI, A. J. (1997): Use of seasonally flooded marshes by fish in a Mediterranean wetland: Timing and demographic consequences. - *J. Fish Biol.* **51**: 106-119.
- PONT, D. (1977): Structure et évolution saisonnière des populations de Copépodes, Cladocères et Ostracodes des rizières de Camargue. - *Ann. Limnol.* **13**: 15-28.
- ROCHE, H. E., BUET, A. & RAMADE, F. (2002): Relationships between persistent organic chemical residues and biochemical constituents in fish from a protected area: the French National Nature Reserve of Camargue. - *Comp. Biochem. Physiol. B* **133**: 393-410.
- ROSECCHI, E. & CRIVELLI, A. J. (1995): Sand smelt (*Atherina boyeri*) migration within the water system of the Camargue, Southern France. - *Hydrobiologia* **301**: 289-298.
- SCHIEMER, F. & SPINDLER, T. (1989): Endangered fish species of the Danube River in Austria. - *Regul. Rivers* **4**: 397-407.
- SCHMUTZ, S. & JUNGWIRTH, M. (1999): Fish as indicators of large river connectivity: the Danube and its tributaries. - *Arch. Hydrobiol.* 329-348.
- SPSS INC (1999): SPSS base 9.0 - User's guide. SPSS Inc., Chicago, 740 pp.
- STRAUSS, R. E. & BOOKSTEIN, F. L. (1982): The truss: body form reconstruction in morphometrics. - *Syst. Zool.* **31**: 113-135.
- THIOULOUSE, J., CHESSEL, D., DOLÉDEC, S. & OLIVIER, J. M. (1997): ADE-4 : A multivariate analysis and graphical display software. - *Stat. Comput.* **7**: 75-83.

- TIBBETS, C. A. & DOWLING, T. E. (1996): Effects of intrinsic and extrinsic factors on population fragmentation in three species of North American minnows (Teleostei: Cyprinidae). - *Evolution* **50**: 1280-1292.
- TODD, T. N. & HATCHER, C. O. (1993): Genetic variability and glacial origins of yellow perch (*Perca flavescens*) in North-America. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**: 1828-1834.
- WALDMAN, J. R., RICHARDS, R. A., SCHILL, W. B., WIRGIN, I. & FABRIZIO, M. C. (1997): An empirical comparison of stock identification techniques applied to striped bass. - *Trans. Am. Fish. Soc.* **126**: 369-385.
- WARD, J. V. & STANFORD, J. A. (1995): The Serial Discontinuity Concept - Extending the Model to Floodplain Rivers. - *Regul. Rivers* **10**: 159-168.
- WARD, J. V. & STANFORD, J. A. (1983): The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. - In FONTAINE, T. D. & BARTELL, S. M. (Eds). *Dynamics of Lotic Ecosystems*. Ann Arbor Science, Michigan, USA, pp 494.
- WARD, R. D., WOODWARK, M. & SKIBINSKI, D. O. F. (1994): A comparison of genetic diversity levels in marine, fresh-water, and anadromous fishes. - *J. Fish Biol.* **44**: 213-232.
- WEIR, B. S. & COCKERHAM, C. (1984): Estimating *F*-statistics for the analysis of population structure. - *Evolution* **38**: 1358-1370.
- WIRTH, T., SAINT-LAURENT, R. & BERNATCHEZ, L. (1999): Isolation and characterization of microsatellite loci in the walleye (*Stizostedion vitreum*), and cross-species amplification within the family Percidae. - *Mol. Ecol.* **8**: 1960-1963.
- WRIGHT, S. (1969): *Evolution and the genetics of populations*. University of Chicago Press, Chicago, USA, 512 pp.
- WRIGHT, S. (1951): The genetical structure of populations. - *Ann. Eugenics* **15**: 323-354.

Figure captions

Figure 1. The Camargue (Rhône Delta) and the irrigation/drainage networks. The canal networks have been simplified.

Figure 2. Hydraulic functioning of the Camargue (modified from (CHAUVELON et al. 1996). Arrows indicate the direction of flow and thick black lines represent the dikes.

Figure 3. Landmarks used and distances taken from the fish: (1) Tip of snout; (2) Tip of maxillary; (3) Pre orbital; (4) Post orbital; (5) Forehead; (6) Branchiosteges (base of gill opening); (7) Insertion of first dorsal-fin; (8) Tip of first spiny ray; (9) Insertion of last spiny ray; (10) Insertion of pectoral-fin; (11) Tip of pectoral-fin; (12) Insertion of pelvic-fin; (13) Tip of pelvic-fin; (14) Insertion of second dorsal-fin; (15) Tip of first spiny ray; (16) Insertion of last soft ray; (17) Insertion of anal-fin; (18) Tip of first spiny ray; (19) Insertion of last soft ray; (20) Insertion of first caudal fin ray; (21) Insertion of last caudal fin ray; (22) Upper tip of caudal fin; (23) Lower tip of caudal fin.

Figure 4. Examples of *LDH-CI** patterns.

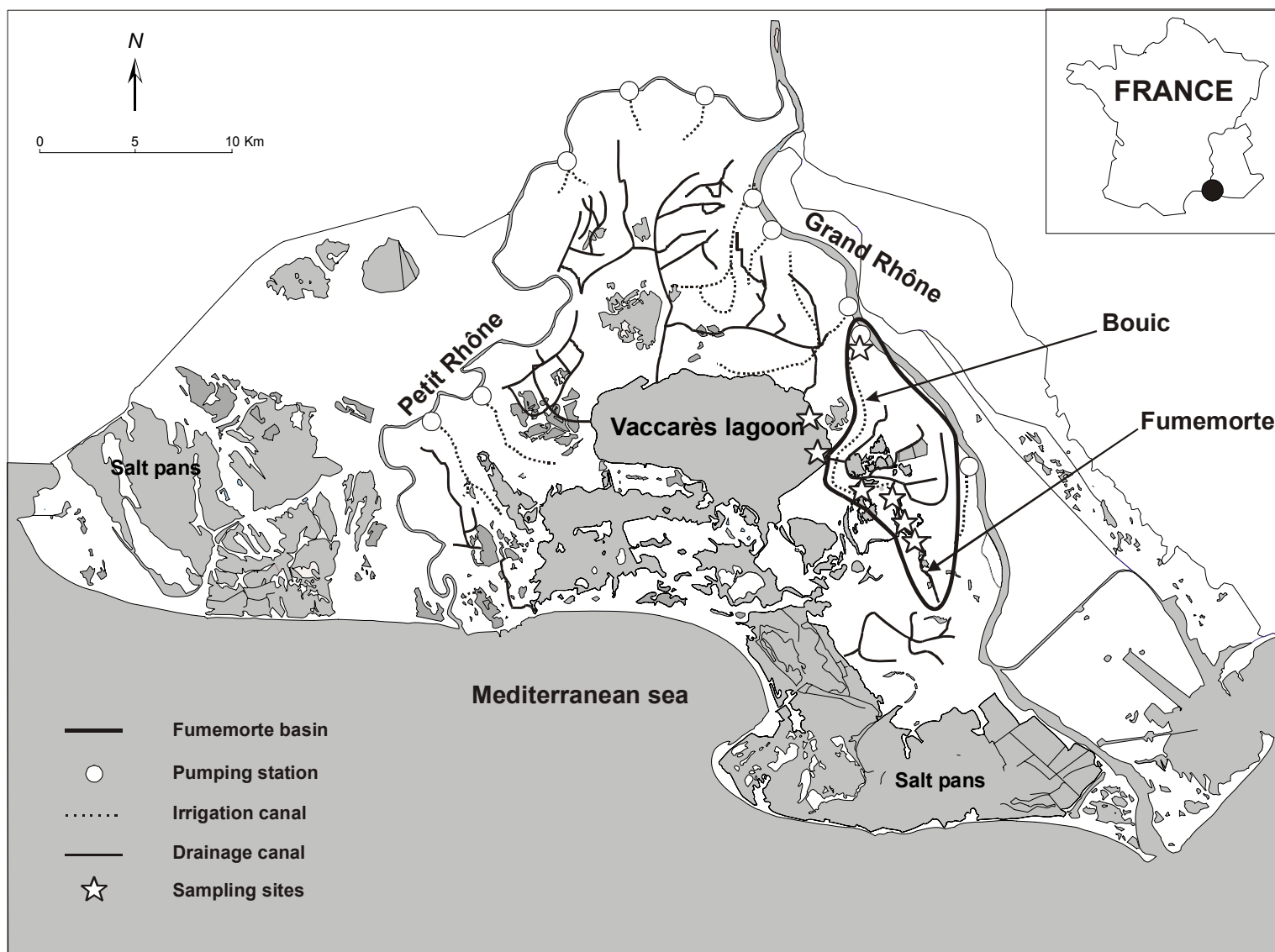


Figure 1.

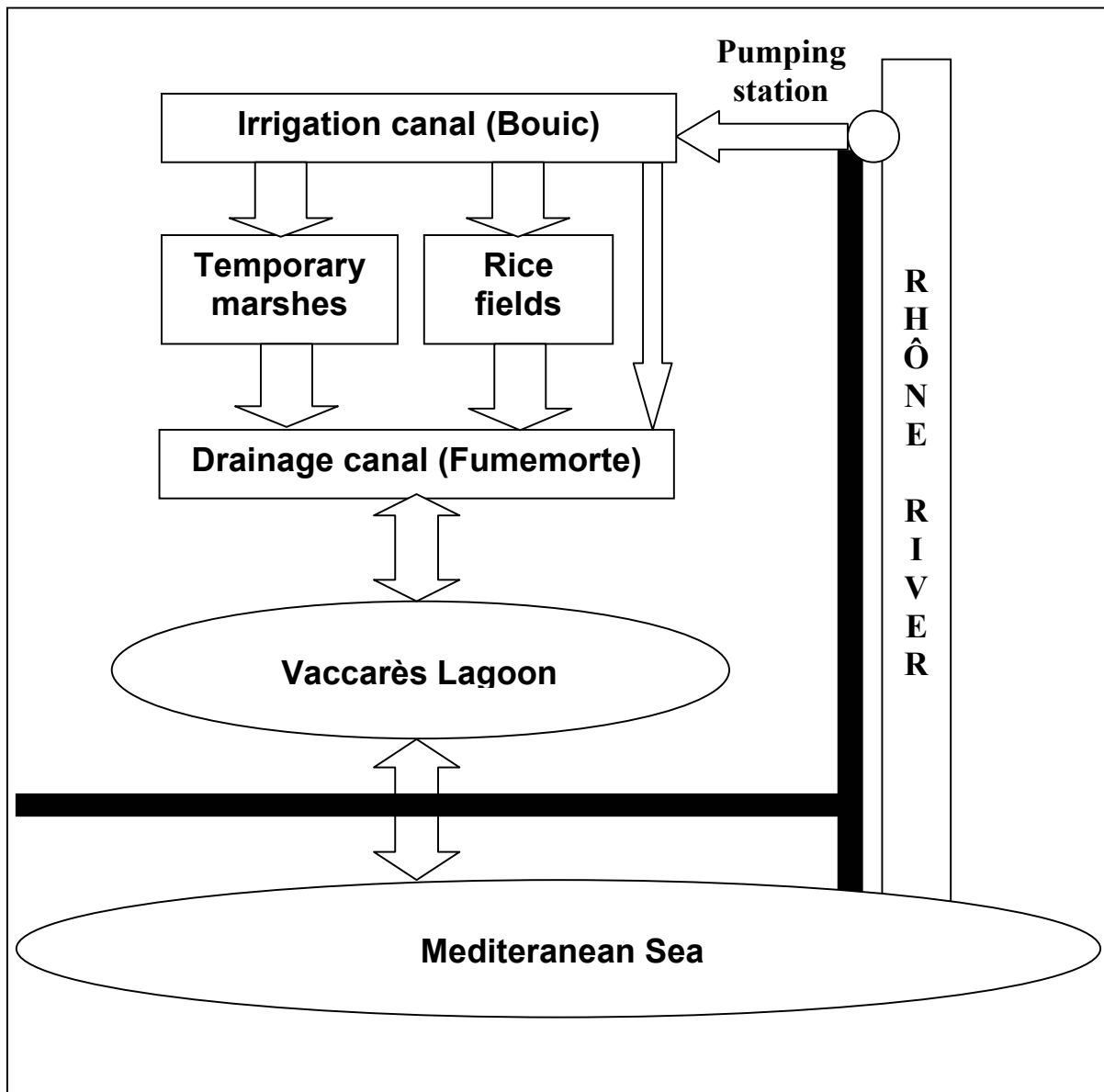


Figure 2.

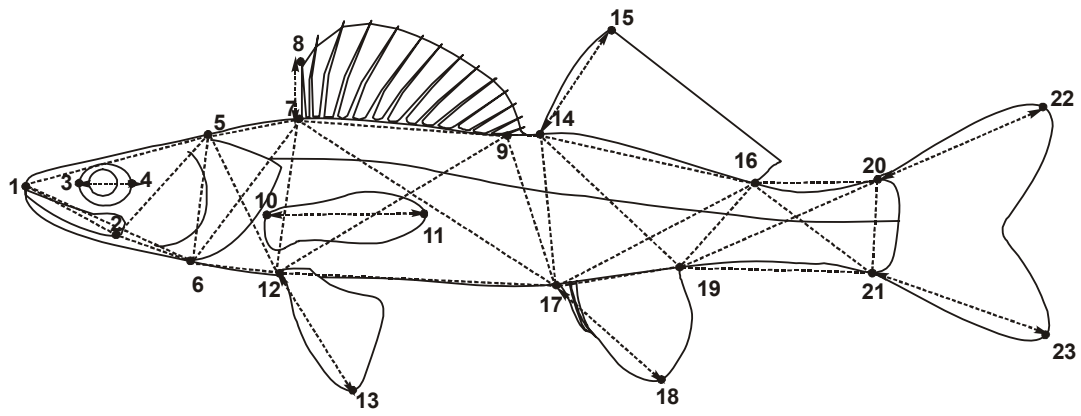


Figure 3.

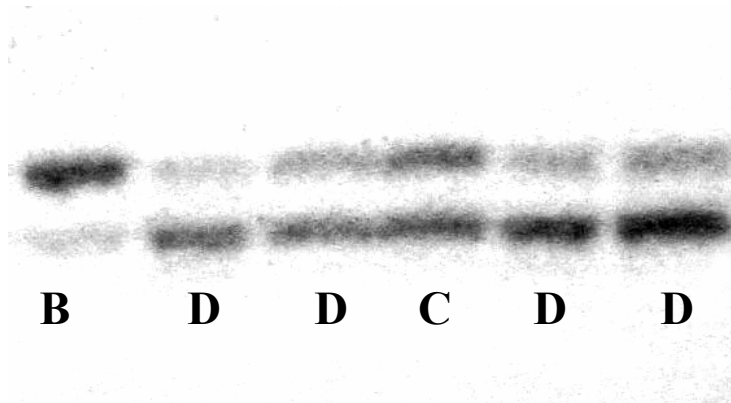


Figure 4.

List of tables:

Table 1. Characteristics of each Camargue compartment. Mean temperature and salinity were calculated from the monthly data between 1993 and 2000.

| | Bouic Canal (irrigation) | Fumemorte Canal (drainage) | Vaccarès Lagoon |
|-----------------------|-----------------------------|-------------------------------|-----------------|
| Length (km) | 10 | 14.6 | 6600 Ha |
| Width (m) | 2.5 | 15 | |
| Depth (m) | <1 | 1 | 1.5 |
| Mean Temperature (°C) | 14.5°C ± 6.7 | 14.5°C ± 6.9 | 14.6°C ± 6.5 |
| Mean salinity (g/L) | <0.1 | 0.97 ± 0.7 | 8.25 ± 3.8 |

Table 2. Pikeperch mean fork length and sample size (\pm standard error) for the four methods.

| Method | Site | Fork length (mm) | Numbers |
|---------------|-------------|-------------------------|----------------|
| Genetics | Rhône | 62 (\pm 15) | 24 |
| | Bouic | 214 (\pm 18) | 36 |
| | Fumemorte | 306 (\pm 27) | 30 |
| | Vaccarès | 219 (\pm 5) | 5 |
| Meristics | Bouic | 258 (\pm 23) | 41 |
| | Fumemorte | 301 (\pm 22) | 31 |
| | Vaccarès | 213 (\pm 5) | 4 |
| Landmarks | Bouic | 218 (\pm 14) | 41 |
| | Fumemorte | 305 (\pm 23) | 38 |
| | Vaccarès | 215 (\pm 15) | 5 |
| Otolith shape | Bouic | 210 (\pm 4) | 33 |
| | Fumemorte | 311 (\pm 20) | 43 |
| | Vaccarès | 231 (\pm 9) | 7 |

Table 3. Loci and protein investigated; organs and buffers used.

Resolution: Good: clear spot; Fair: light spot; Poor: too light or missing spot; N.D.: Not determined.

| Protein | E.C. number | Locus | Tissue | TC8 | TCB |
|------------------------------------|------------------------|-----------------|---------------|------------|------------|
| Alcohol dehydrogenase | 1.1.1.1 | <i>ADH*</i> | L | N.D. | Good |
| Glycerol-3-phosphate dehydrogenase | 1.1.1.8 | <i>G3PDH*</i> | L | Fair | N.D. |
| Sorbitol dehydrogenase | 1.1.1.14 | <i>SDH*</i> | L,M,E | N.D. | Poor |
| Lactate dehydrogenase | 1.1.1.27 | <i>LDH-C1*</i> | E | Good | N.D. |
| Malate dehydrogenase | 1.1.1.37 | <i>MDH-1*</i> | L,E | Good | N.D. |
| | | <i>MDH-2*</i> | L,E | Good | N.D. |
| Malic enzyme | 1.1.1.40 | <i>ME*</i> | M | Good | N.D. |
| Isocitrate dehydrogenase | 1.1.1.42 | <i>IDHP-1*</i> | L | Good | N.D. |
| | | <i>IDHP-2*</i> | E,M | Good | N.D. |
| 6-phosphogluconate dehydrogenase | 1.1.1.44 | <i>6PGDH-2*</i> | L,M,E | Poor | N.D. |
| Glucose-6-phosphate dehydrogenase | 1.1.1.49 | <i>G6PD*</i> | L,M,E | Poor | N.D. |
| Superoxide dismutase | 1.15.1.1 | <i>SOD*</i> | L,M,E | Poor | N.D. |
| Asparate aminotransferase | 2.6.1.1 | <i>AAT-1*</i> | M | N.D. | Fair |
| Creatine kinase | 2.7.3.2 | <i>CK-1*</i> | E | Good | N.D. |
| Adenylate kinase | 2.7.4.3 | <i>AK-1*</i> | L,M,E | Poor | N.D. |
| Phosphoglucomutase | 2.7.5.1 | <i>PGM-1*</i> | L,M,E | Good | N.D. |
| Esterase | 3.1.1.1 | <i>EST-1*</i> | L | N.D. | Good |
| Aconitase | 4.2.1.3 | <i>ACO*</i> | L,M,E | N.D. | Poor |
| Mannose phosphate isomerase | 5.3.1.8 | <i>MPI-2*</i> | L,E | Good | N.D. |
| Glucose-6-phosphate isomerase | 5.3.1.9 | <i>GPI-B1*</i> | L,M,E | Good | N.D. |
| | | <i>GPI-B2*</i> | M,E | Good | N.D. |
| Muscle protein | ---- | <i>PROT-1*</i> | M | Good | N.D. |
| | | <i>PROT-2*</i> | M | Good | N.D. |
| | | <i>PROT-3*</i> | M | Good | N.D. |

Table 4. Meristic variables used

| N° | Meristic count |
|-----------|------------------------------------|
| 1 | Spiny rays of the first dorsal fin |
| 2 | Spiny ray of the second dorsal fin |
| 3 | Soft ray of the second dorsal fin |
| 4 | Spiny ray of the left pelvic fin |
| 5 | Soft ray of the left pelvic fin |
| 6 | Spiny ray of the right pelvic fin |
| 7 | Soft ray of the right pelvic fin |
| 8 | Ray of the anal fin |
| 9 | Ray of the left pectoral fin |
| 10 | Ray of the right pectoral fin |

Table 5. Allele frequencies for each locus. H_o : observed heterozygosity, H_{nb} : unbiased heterozygosity (Nei, 1978) (\pm standard error). NS $p>0.05$, * $p<0.05$; ** $p<0.01$; *** $p<0.001$. P_{95} is the proportion of polymorphic loci by the 0.95 criterion (a locus is considered polymorphic if the most frequent allele does not exceed 95%). As *LDH-C1** was interpreted using patterns (see text and Fig 4), it was not taken into account to calculate H_o , H_{nb} and F_{is} (see text for details).

| Locus | Rhône | Bouic | Fumemorte | Vaccarès |
|-----------------|-------|-------|-----------|----------|
| <i>ADH</i> * | 4 | 22 | 18 | 5 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| <i>G3PDH</i> * | 3 | 29 | 10 | 0 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | ----- |
| <i>LDH-C1</i> * | 24 | 31 | 30 | 5 |
| A | 0.00 | 0.00 | 0.03 | 0.00 |
| B | 0.17 | 0.16 | 0.40 | 0.00 |
| C | 0.42 | 0.26 | 0.37 | 0.00 |
| D | 0.42 | 0.55 | 0.20 | 1.00 |
| E | 0.00 | 0.03 | 0.00 | 0.00 |
| <i>MDH-1</i> * | 4 | 31 | 20 | 5 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| <i>MDH-2</i> * | 3 | 24 | 5 | 0 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | ----- |
| <i>ME</i> * | 4 | 31 | 19 | 5 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| <i>IDHP-1</i> * | 4 | 31 | 20 | 5 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| <i>IDHP-2</i> * | 4 | 31 | 20 | 5 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| <i>AAT-1</i> * | 0 | 4 | 11 | 5 |
| 100 | ----- | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| <i>CK-1</i> * | 4 | 10 | 18 | 5 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| <i>PGM-1</i> * | 4 | 36 | 30 | 5 |
| 100 | 1.00 | 0.75 | 0.68 | 0.9 |
| 120 | 0.00 | 0.25 | 0.32 | 0.1 |
| <i>EST-1</i> * | 4 | 31 | 18 | 5 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| <i>MPI-2</i> * | 2 | 34 | 28 | 5 |
| 100 | 0.25 | 0.87 | 0.68 | 0.8 |
| 120 | 0.75 | 0.13 | 0.32 | 0.2 |
| <i>GPI-B1</i> * | 4 | 29 | 20 | 5 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| <i>GPI-B2</i> * | 4 | 10 | 20 | 5 |

| | | | | |
|----------------|----------------------|----------------------|----------------------|----------------------|
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| <i>PROT-1*</i> | 4 | 31 | 20 | 5 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| <i>PROT-2*</i> | 4 | 11 | 20 | 5 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| <i>PROT-3*</i> | 4 | 27 | 20 | 5 |
| 100 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |
| P_{95} | 0.12 | 0.17 | 0.17 | 0.19 |
| H_o | 0.031 (± 0.12) | 0.035 (± 0.12) | 0.042 (± 0.12) | 0.013 (± 0.05) |
| H_{nb} | 0.035 (± 0.14) | 0.036 (± 0.10) | 0.052 (± 0.15) | 0.037 (± 0.10) |
| F_{is} | 0.143 | 0.042 | 0.189* | 0.670*** |

Table 6. Pairwise comparisons of each compartments for *PGM-1** and *MPI-2** using permutation test on F_{st} (see text for details) and for *LDH-CI** patterns using Chi² test.

Chi² values are noted in the below the diagonal and F_{st} values above.

NS: non significative, $p > 0.05$, * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

| | Rhône | Bouic | Fumemorte | Vaccarès |
|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|
| Rhône | | 0.20* | 0.06 (NS) | 0.00 (NS) |
| Bouic | 1.76 (NS) | | 0.04* | -0.03 (NS) |
| Fumemorte | 5.21 (NS) | 10.01** | | 0.00 (NS) |
| Vaccarès | 5.64 (NS) | 3.28 (NS) | 12.7** | |

Table 7. Discriminant analysis results of the landmarks method and the otolith shape method. For both methods, the table presents the number of individual (and the %) classified in each group (irrigation and drainage canals) from the original matrix and from the cross validation procedure (see text for details).

| Method | Matrix | Observed group | Predicted group membership | | Total |
|---------------|------------------|----------------|----------------------------|------------|-------|
| | | | Bouic | Fumemorte | |
| Landmarks | Original | Bouic | 33 (80.5%) | 8 (19.5%) | 41 |
| | | Fumemorte | 6 (15.8%) | 32 (84.2%) | 38 |
| | Cross validation | Bouic | 31 (75.6%) | 10 (24.4%) | 41 |
| | | Fumemorte | 8 (21.1%) | 30 (78.9%) | 38 |
| Otolith shape | Original | Bouic | 29 (90.6%) | 3 (9.4%) | 32 |
| | | Fumemorte | 9 (20.5%) | 35 (79.5%) | 44 |
| | Cross validation | Bouic | 29 (90.6%) | 3 (9.4%) | 32 |
| | | Fumemorte | 9 (20.5%) | 35 (79.5%) | 44 |

Annexe 2

Poulet N, Arzel C, Messad S, Lek, S and Argillier, C. Diel activity of adult pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in a drainage canal in the Mediterranean basin during spring. *Hydrobiologia*. Sous presse.

Diel activity of adult pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in a drainage canal in the Mediterranean basin during spring

Nicolas Poulet¹, Céline Arzel¹, Samir Messad², Sovan Lek³ & Christine Argillier¹

¹ Fish Resources Management Research Group, Cemagref, 361, Rue JF Breton, BP 5095, Montpellier Cedex 01 34033, France.

² CIRAD-EMVT, Campus international de Baillarguet, BP 5035, 34032 Montpellier Cedex 1, France.

³ LADYBIO (CNRS-UPS) Laboratoire Dynamique de la Biodiversité, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne 31062 Toulouse cedex 4, France.

Abstract

Pikeperch (*Sander lucioperca*) is a broadly distributed fish species in Europe but little is known about its ecology in the southern part of its distribution area in warm climatic conditions. The aim of this study was to analyse pikeperch rate of movement and to assess whether it displayed a diel pattern related to temperature. Thus acoustic telemetry was used to track adult pikeperch in a drainage canal located in south of France. The survey was carried out in spring, during the spawning period.

The results showed that females were more active than males. This is in accordance with previous data on the nest guardian behaviour of the males. For both genders, the activity rates increased during the study period as water temperature rose. Males and females displayed the same diel activity with a maximum at dusk, thereby confirming many indirect observations. Nevertheless, inter-individuals variations were observed. Thus, these results on diel activity

are rather a general trend than a strict rule and suggest the involvement of other factors than light intensity in the control of diel activity. This diel rhythm is positively correlated to water temperature for females. Pikeperch activity may be the result of a trade-off between physiological requirements of temperature and light, satisfaction of energy needs and avoidance of predators.

Introduction

The pikeperch (*Sander lucioperca* L.) is a large piscivorous Percid fish broadly distributed in Europe. Its range extends from the Caspian Sea to the Iberian Peninsula and from the Scandinavian waters to the Mediterranean basin, as well as in the United Kingdom. Nevertheless, most of the information about its ecology and its demography comes from the northern and the eastern parts of its distribution area (e.g. Dahl, 1984; Nyberg et al., 1996) where it has an important commercial and recreational value.

Previous studies using mark-recapture methods (Goubier, 1975; Fickling et al., 1985) have shown that pikeperch could travel over relatively long distances (10-30 km and exceptionally > 200 km). Some of these movements correspond to seasonal migrations associated with stages of its life cycle. In early spring, adults migrate to reach spawning areas (Lehtonen, 1983; Lehtonen et al., 1988; Koed et al., 2000) which are used every year, revealing a spawning site fidelity (Puke, 1952; Lehtonen et al., 1988; Jepsen et al., 1999). In autumn, when water temperature decreases, pikeperch migrate to deeper overwintering areas (Lind, 1977; Lehtonen, 1983). Furthermore, some of these migrations (over 10 km) were attributed to the search for prey fish (Lind, 1977; Lehtonen, 1983; Fickling et al., 1985; Koed et al., 2000). Although the migratory behaviour of the pikeperch is generally well understood, its diel activity pattern is still poorly documented. Pikeperch is a predator considered as active during crepuscular and nocturnal periods. This was deduced from physiological considerations (Ali et al., 1977) or from other indirect observations (i.e. diet analysis see

Fedorova et al., 1982). Indeed, the pikeperch's retina possesses a *tapetum lucidum* (layer of cells reflecting and intensifying light) that enables it to navigate in turbid waters an low light conditions (Ali et al., 1977). Studies of the stomach contents at different periods of the day have shown that pikeperch exhibited crepuscular feeding patterns (Fedorova et al., 1982). Various anecdotal observations made by anglers generally support these results (Linfield et al., 1979; Pollet, 1959) but some high capture rates have also been reported in summer during periods when the daily light intensity was highest (Tarragnat, 2001).

However, this is all based on indirect evidence (i.e. tagging, diet contents, angling). To our knowledge, no studies using techniques providing direct evidence and aiming at describing the diel activity of pikeperch have been conducted or published. Using radio-telemetry, Jepsen et al. (1999) localised pikeperch every 6 hours, a frequency that is suffisant neither to highlight a diel pattern nor to link it to environmental factors (Baras, 1998; Ovidio et al., 2000).

Our study lasted from March to June 2002 (i.e. during the spawning period) in a drainage canal located in the southern part of the pikeperch distribution area. We used acoustic telemetry to investigate the activity of adult pikeperch during the spawning period. The aim of the present paper was i) to assess whether pikeperch gross rate of movement varied among month or gender and ii) to assess whether the pikeperch displayed a diel activity rhythm and if so if this rhythm could be related to temperature conditions.

Material and methods

Study site

The study site was located in the Rhône delta, southern France (43°34 N, 4°34 E) (Fig. 1). The Fumemorte canal collects water from a complex canal network spreading over 68 km² (Chauvelon, 1998). The main channel is 14.6 km long but if the largest tributaries are

included, it forms a 32.5 km canal network (Fig. 1). The canal is shallow (1 m) and around 14 m wide. Its drains freshwater from marshes and rice fields and flows into the Vaccarès lagoon. At its outlet, the Fumemorte canal has a raisable barrier designed to limit entrance of salt water. The barrier being submerged; most of the mobile aquatic organisms can move between the canal and the lagoon (Rosecchi et al., 1995). The Vaccarès lagoon is brackish (salinity > 10 ppt), and the salinity in the Fumemorte canal varies from 0.1 ppt in summer to 5 ppt in winter depending on the agricultural activities and on the strength and direction of the wind. The water remains highly turbid throughout the year (Secchi depth < 40 cm). The mean monthly water temperature ranges from 6.5°C in January (with minima at 1.0°C) to 23.5°C in July (with maxima up to 27°C). A more detailed description of the study site is provided in Poulet et al. (2004).

Pikeperch is the most abundant piscivorous fish in the Fumemorte canal. The fish community is mainly composed of topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva* L.), bleak (*Alburnus alburnus* L.), sand smelt (*Atherina boyeri* R.), eel (*Anguilla anguilla* L.), crucian carp (*Carassius gibelio* L.), common carp (*Cyprinus carpio* L.), pumpkinseed (*Lepomis gibbosus* L.), mullet (*Mugil cephalus* and *Liza* spp), rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.), black bullhead (*Ameiurus melas* L.), wells catfish (*Silurus glanis* L.) and pike (*Esox lucius* L.). A total of 34 species occurs in the Fumemorte basin (Crivelli, com. Pers.).

Capture and tagging

Thirteen pikeperch were captured in the Fumemorte canal (Table 1) with fyke nets (mesh size 6 mm) and gill nets (mesh size 40, 55 and 80 mm). Most of fish were captured from late January to early March, except three in late March and one in April. Only the latter had spawned. At this period of the year, external features allow a visual determination of the gender: males exhibit a dark abdomen while that of females is white and bigger (Deelder et al., 1964).

Because of the high water conductivity ($>1000 \mu\text{S}/\text{cm}$), we used acoustic transmitters (Lotek CAFT 11_3, 40 mm x 11 mm, 9.2g in air, 4.5g in water) identifiable by individual code and operated at 76.8 kHz. Their life span was theoretically at least 172 days with a pulse rate of 1 beat every 5 seconds.

Fish were anaesthetised in a bath containing 5ml.l^{-1} of 2-phenoxyethanol, measured (fork length) and weighed. Internal implantation of transmitters was preferred to external attachment because Koed & Thorstad (2001) had shown that it did not influence the swimming speed of pikeperch and the method had been employed in previous studies on pikeperch without any trouble (Koed et al., 2001; Koed et al., 2000; Jepsen et al., 1999). The anaesthetised fish were placed in a V-shaped support. The transmitters were disinfected (Hibitan) and then surgically implanted into the body cavity through a ventral 20 mm incision posterior to the pelvic girdle. Antibiotic (Duphaphen LA, 0.1 ml.kg^{-1}) was injected in the body cavity to prevent post-surgery infections. The incision was closed with three independent sutures (Ethicon Vicryl 2/0). These sutures were absorbable, but should have lasted for about one month. Fish were also marked with coloured spots on the pelvic girdle using Alcian blue injected with a dermojet. This enabled anglers to identify and release them in case of capture. Each operation took about 5 min and the fish were returned to an oxygenated recovery tank. Recovery time was about 5 to 10 min but fish were maintained one night in observation and released the following morning near their capture point.

Tracking

The Fish were tracked from boat using a directional hydrophone connected to a receiver (Lotek model SRX_400). Their locations were determined according to the signal strength. When a signal was first received, the motor was turned off to approach as quietly as possible. Tracking session took place monthly from March to June over 24h with positions recorded every two hours beginning at 06.00 h. The time reference was according to the Universal

Time Coordinated (UTC) that also corresponds to the Greenwich Mean Time (GMT). The positions were recorded using a GPS receiver. Due to the length of the canal and the number of tracked individuals, tracking all of them in a single session would not have allowed a two hours time lapse between consecutive locations. Thus, a preliminary survey was carried out the day before each session in order to choose the individuals to be tracked. Only those within a 5 km reach were tracked the next day (even if they left this perimeter). A second 24h session was performed one week later (other tracking experiments for different purpose occurred in this lapse of time) to track the remaining fish. Those fish that had not been tracked by the end of the second session were considered missing for the month. Thus the selection of the tracked fish did not depend either on their activity or the easiness of positioning but on their position the day before the session. So there was no bias leading to an underestimation of the fish movements (Gowan et al., 1994).

Analysis

We used Mapinfo 6.5 (Mapinfo, 2000) to report fish position on a digitised map of the Fumemorte basin. The distance covered by a fish between two consecutive positions (i.e. 2 hours interval) was assessed. This distance represented the minimal distance covered since we did not know if the fish swam in a straight-line. Then, the rate of movement was calculated by dividing this minimal distance by the time separating the two consecutive fish positions and expressed in m.h^{-1} . Although this method clearly underestimates fish activity, it does provide some relevant insights into the patterns of gross activity (Cooke et al., 2001).

First of all, Pearson correlations were used to assess the relationship between mean rate activity and fish length.

The distances travelled in 24 hours (i.e. for a given fish, the sum of the distances measured between the successive positions), daily ranges (i.e. for a given fish, the distance between the most upstream and the most downstream positions) and rates of movement were then

compared between months and between genders using non-parametric tests (Mann-Whitney U and Kruskal-Wallis tests). Diel patterns were studied graphically using Lowess fitting. In order to assess the link between activity and temperature, Spearman correlations were performed between mean rates of movement by gender and by 2h interval and mean temperature by 2h interval.

Results

Tracking and survival of tagged fish

Thirteen fish were tagged (Table 1) during this experiment. Three individuals (N°46, 156 & 162) disappeared before the beginning of the tracking experience. Transmitter N°46 was found in the water beneath a great cormorant (*Phalacrocorax carbo*) resting place located on the canal bank. Fish N°156 and 162 were never found. Pikeperch N°143 was lost in late April. Another pikeperch (N°170) was captured by an angler in June. Fish N°110 became stationary from mid April until the battery ran out. Attempts to make it move failed: it could have died or lost its transmitter. As the transmitter was in woody debris, we were unable to recuperate it. The battery of N°73 ran out of power during the June session.

All the fish have not been tracked each month and/or in a same 24h session. Indeed, the canal network was very large and pikeperch did not necessarily remain in the main canal (Poulet, unpublished data). Thus in order to position fish every two hours, a maximum of four fishes per 24h has been tracked.

Pikeperch N°74 was recaptured on 10th July: it had a 516mm fork length for 1370g that is a growth of 64mm and 449g since its initial capture (20th of February). The scar due to transmitter implantation was completely healed and hardly visible. Pikeperch N°96 was caught by an angler on late May 2004. Its size at this time was about 800mm i.e. the double of its size at the tagging time, a year and a half earlier. The other individuals were not recaptured

either because their transmitters were running out of power or because they were located in private parts of the canal where we did not have fishing authorisation.

Activity

There was no correlation between the mean daily rate of movement ($\text{m}\cdot\text{h}^{-1}$) and the length of pikeperch either for males (Pearson correlation, $R=-0.41$, $p=0.585$, $n=4$) or for females (Pearson correlation, $R=0.79$, $p=0.11$, $n=5$) or both genders combined (Pearson correlation, $R=0.3$, $p=0.43$, $n=9$). Thus, all statistical analyses were performed on all the individuals, regardless of the size.

The three highest daily ranges were 3410m, 2917m and 2394m performed by three different females. For all months pooled, the daily range was larger for females than for males (Mann-Whitney test, $U=26.5$, $p=0.007$). Although the mean daily range was shorter in March (Table 2), there was no difference between months regardless of the gender (Kruskal-Wallis Test, $p=0.460$).

The three highest distances travelled in 24 hours were 7561m, 5284m and 4945m, corresponding to the three females having the largest daily home ranges. Fifty-four percent of the daily distances travelled were over 1000m and 33% over 2000m.

Both daily range and distance travelled displayed high standard variation suggesting an important individual variability (Table 2).

The highest rate of movement recorded in a 2-hour interval was $2640\text{m}\cdot\text{h}^{-1}$ moved by a female in March. This speed represents 1.62 body lengths per second ($\text{bl}\cdot\text{s}^{-1}$). All the other rates of movement recorded were below $775\text{m}\cdot\text{h}^{-1}$. The highest movement was an outlier and therefore excluded from further analysis. During the study, the daily mean water temperature increased from 8.6°C to 25.7°C (Fig. 2). The males significantly increased their rate of movement from March to June whereas females displayed more constant rate apart for June (Table 3 & Fig.

3). Within each month, males exhibited a lower rate of movement than females except in June (Table 4 & Fig. 3).

Diel pattern

An important individual variability in the diel pattern was observed (Fig. 4). For example, fish N°86 moved preferentially in the morning whereas N°74 and 128 were mostly active at dusk. All of the males have remained still during at least one whole session. Several individuals, both males and females, displayed similar diel patterns among months when they were moving (N°73, 74, 86). Conversely, pikeperch N°50, for example, displayed diurnal activity in April and May but later shifted to activity peaks in the morning and early night.

Water temperature was significantly correlated to the diel activity for female ($n=11$, $R=0.62$, $P=0.04$) but not for males ($n=11$, $R=0.28$, $P=0.52$) (Fig. 5).

Discussion

Tracking protocol

From the 13 fish tagged initially, nine were successfully tracked. One of these pikeperch has probably been predated by a great cormorant, which is not surprisingly since it is able to swallow an adult pikeperch (Santoul et al., 2004). Indeed, many of our marked pikeperch displayed scars obviously caused by these birds. The fate of the three other missing tagged fish remained unknown. During and after the study, two pikeperch were caught by anglers and one by a fisherman: this gives some indications on the predators of pikeperch in the Fumemorte canal and on the disappearance of the other tagged fishes.

In our study, the tag to body mass ratios were close to the values of former successful studies on this species which did not show any trouble (Jepsen et al., 1999; Jepsen, 2003; Koed et al., 2001). The two individuals recaptured after 4 and 29 months displayed a growth in

accordance with previous results for this population (Poulet et al., 2004) which confirms that pikeperch have well bear the transmitter implantation.

General behaviour

In the Fumemorte canal, pikeperch can move over quite long distances in 24 hours: the majority of the observations were over 1 km with a maximum of 7.5 km. Comparison with the daily distance travelled in spring and in similar water temperature by female shows it is higher (over 3.5 km) in the Fumemorte canal than in the Bygholm reservoir (Jepsen et al., 1999) or in the River Gudena (Koed et al., 2000) (both 2 km) in Denmark. This could reflect a difference in the tracking protocol. Precision of positioning differed according the method and the frequency of positioning could have a major influence on the estimation of the distance travelled (Baras, 1998; Ovidio et al., 2000). When calculating the daily distance travelled on a 6-hour interval basis, we found that females travel on average 2.7 km which is not so different from the results of Jepsen et al. (1999) and Koed et al. (2000). Overall, our results suggest that the pikeperch is able to exploit a large part of the Fumemorte network.

Although pikeperch is a slow swimmer like the majority of Percids (Peake et al., 2000; Craig, 2000) we observed some fast movement (1.6 bl.s^{-1}). On a 6h-interval basis, our fastest movement becomes 0.28 bl.s^{-1} and the second fastest movement, 0.16 bl.s^{-1} which is in the same range than the results of Jepsen et al. (1999). With an interval of 0.5h, we might have found values as high as those found by Kelso (1976) for walleye (i.e. up to 3 bl.s^{-1}).

Unlike in Jepsen et al. (1999), neither the mean rate of movements nor the mean daily range were significantly correlated to fish length. However, as far as females are concerned, the relationship between length and rate of movement displayed a high ($R=0.79$) but not significant correlation coefficient due to the low size of the sample ($n=5$). Thus the absence of significant correlation on the whole sample can be explained by the fact that our study was performed during the spawning period when males are less active whatever their size.

Spring activity

In March and April, males displayed a significantly lower rate of movement and daily range than females. This is consistent with the spawning behaviour previously described (Jepsen et al., 1999; Koed et al., 2000). The male prepares the nest and takes care of the eggs and the young fry (Sonesten, 1991; Craig, 2000). In this nest guarding species, although the male is less mobile, it also spends energy since parental care is costly (Cooke et al., 2002). Indeed, the males have less opportunity to feed when guarding the nest (Goncalves et al., 1997). On the contrary, the females spend very little time on the nest (Erm, 1981; Lappalainen et al., 2003) but invest much energy in vitellogenesis since the species displays a high fecundity (about 200 000 eggs per kg). Consequently, high female activities during the spawning period could respond to an increase in the food needs (Schlumberger et al., 1996; Jepsen et al., 2000) in order to maintain energetic reserves and ensure metabolic functions.

The activity of both genders increased from March to May as the water temperature rose and day length increased. Indeed, water temperature in the Fumemorte canal had still not reached 27°C, i.e. the physiological optimum temperature for pikeperch (Hokanson, 1977) by the end of the study in May. Therefore, we could assume that the activity will increase until the water temperature is around 27°C. This positive relationship between temperature and pikeperch activity is consistent with previous results obtained on an annual scale (Jepsen *et al*, 1999; Koed *et al*, 2000). Nevertheless, rate of movement seemed to stabilise or even decrease in June. This suggests that other factors (e.g. dissolved oxygen) influence the activity before temperature reach pikeperch optimum. Nevertheless, too few fish have been tracked in June to be affirmative.

Diel activity

Pikeperch displayed a diel activity rhythm in the Fumemorte canal during spring. Nevertheless this diel activity was more obvious for females than for males, most of them

being stationary on the nests. Our direct observations showed that during the spawning period pikeperch were mainly crepuscular, which is consistent with its status of low-light hunter (Ali et al., 1977) and confirmed the many indirect observations suggesting activity peaks during the dark hours (Fedorova et al., 1982; Craig, 2000). We also observed inter-individual variations: some pikeperch were rather diurnal, which has already been observed (Jepsen et al., 1999; Tarragnat, 2001). Hence, the maximum activity at dusk is rather a general trend than a strict rule. These results suggest the involvement of other factors than light intensity in the control of the activity rates. We showed that temperature was an important factor driving female diel activity. Water temperature plays a major role in swimming speed of fish (Hergentrader et al., 1967) and as the water temperature in spring was below the pikeperch physiological optimum, perhaps this explains why pikeperch moved more during the warmest hours. Like many predators, pikeperch may adapt its behaviour to increase the probability of meeting its prey (e.g. Jepsen et al., 2000). The peak of water temperature occurs at dusk and most fish activity depends on temperature. Fish behaviour may also depend on predator avoidance (Metcalf et al., 1999). The Rhône delta is an important wintering or nesting area for many piscivorous birds and this may influence fish behaviour (e.g. Allouche et al., 2001). As the Great Cormorant is diurnal (Cramp et al., 1980), it could be less risky for pikeperch to move during the dark hours.

To conclude, in the Fumemorte canal, the rate of movement increased from March to May, with the females being more active than the males, travelling over quite long distances in 24 hours. Both sexes displayed the same diel activity pattern between months with a maximum activity at dusk and a minimum at dawn. The diel rhythm of pikeperch may be driven by the trade-off between its physiological requirements of temperature and light, satisfying its energy needs and avoiding predators. The influence of these factors in the overall behavioural patterns of pikeperch could be assessed with telemetry experiment performed in controlled

conditions (e.g. with or without predator) and using electromyogram (EMG) transmitters to quantify the activity (Cooke et al., 2004).

Acknowledgements:

We thank all the people who helped us during the tracking sessions and in particular: Madeleine Sagliocco, Augustin Luxin, Olivier Schlumberger, Martial Derivaz and Yoann Perrot. Many thanks to Alain J. Crivelli for providing field facilities and to Philippe Chauvelon for providing us with environmental variables and to Marc Pichaud for his help on MapInfo. Special thanks to Pascal Irz, Rodolphe E. Gozlan, Jyrki Lappalainen and the two anonymous referees for their helpful comments on earlier drafts of the manuscript.

Bibliography

Ali, M. A., R. A. Ryder & M. Ancil, 1977. Photoreceptors and visual pigments as related to behavioural responses and preferred habitats of perches (*Perca* spp.) and pikeperches (*Stizostedion* spp.). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1475-1480.

Allouche, S. & P. Gaudin, 2001. Effects of avian predation threat, water flow and cover on growth and habitat use by chub, *Leuciscus cephalus*, in an experimental stream. *Oikos* 94: 481-492.

Baras, E., 1998. Selection of optimal positioning intervals in fish tracking: an experimental study on *Barbus barbuis*. *Hydrobiologia* 372: 19-28.

Cooke, S. J., D. P. Philipp & P. J. Weatherhead, 2002. Parental care patterns and energetics of smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*) and largemouth bass (*Micropterus salmoides*) monitored with activity transmitters. *Canadian Journal of Zoology* 80: 756-770.

Cooke, S. J., E. B. Thorstad & S. G. Hinch, 2004. Activity and energetics of free-swimming fish: insights from electromyogram telemetry. *Fish and Fisheries* 5: 21-52.

Cooke, S. J., C. M. Bunt, J. F. Schreer & D. H. Wahl, 2001. Comparison of several techniques for mobility and activity estimates of smallmouth bass in lentic environments. *Journal of Fish Biology* 58: 573-587.

Craig, J., 2000, Percid fishes: systematics, ecology and exploitation. Blackwell Science, Oxford, 352 pp.

Cramp, S. & K. E. L. Simmons, 1980, The Birds of the Western Palearctic. University Press, Oxford.

Dahl, J., 1984. A century of Pikeperch in Denmark. EIFAC Techn. Pap., Suppl. 2: 344-352.

Deelder, C. & J. Willemsen, 1964, Synopsis of biological data on pike-perch *Lucioperca lucioperca* (Linnaeus 1758). Rome, 52 pp.

Erm, V., 1981, Koha. Valgus, Tallinn, 128 pp.

Fedorova, G. V. & K. S. Drozzhina, 1982. Daily feeding rhythm of pike-perch, *Stizostedion lucioperca*, and perch, *Perca fluviatilis*, from Lake Ladoga. Journal of Ichthyology 22: 52-60.

Fickling, N. J. & R. L. G. Lee, 1985. A study of the movements of the zander, *Lucioperca lucioperca* L., population of two lowland fisheries. Aquaculture and Fisheries Management 16: 377-393.

Goncalves, E. J. & V. C. Almada, 1997. Sex differences in resource utilization by the peacock blenny. Journal of Fish Biology 51: 624-633.

Goubier, J., 1975. Biogéographie, biométrie et biologie du Sandre, *Stizostedion lucioperca* (L.), Osteichthyen, Percidé. University Lyon-I: 259.

Gowan, C., M. K. Young, K. D. Fausch & S. C. Riley, 1994. Restricted movement in resident stream Salmonids - a paradigm lost. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 51: 2626-2637.

Hergenrader, G. L. & A. D. Hasler, 1967. Seasonal changes in swimming rates of yellow perch in lake Mendota as measured by sonar. Transactions of the American Fisheries Society 96: 373-382.

Hokanson, K. E. F., 1977. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1524-1550.

Jepsen, N., 2003. Long-term retention of surgically implanted radio transmitters in pikeperch. *Journal of Fish Biology* 63: 260-262.

Jepsen, N., A. Koed & F. Okland, 1999. The movements of pikeperch in a shallow reservoir. *Journal of Fish Biology* 54: 1083-1093.

Jepsen, N., S. Pedersen & E. Thorstad, 2000. Behavioural interactions between prey (trout smolts) and predators (pike and pikeperch) in an impounded river. *Regulated Rivers: Research & Management* 16: 189-198.

Kelso, J. M. R., 1976. Diel movement of walleye, *Stizostedion vitreum vitreum*, in West Blue Lake, Manitoba, as Determined by Ultrasonic Tracking. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 33: 2070-2072.

Koed, A. & E. B. Thorstad, 2001. Long-term effect of radio-tagging on the swimming performance of pikeperch. *Journal of Fish Biology* 58: 1753-1756.

Koed, A., P. Mejlhede, K. Balleby & K. Aarestrup, 2000. Annual movement and migration of adult pikeperch in a lowland river. *Journal of Fish Biology* 57: 1266-1279.

Lappalainen, J., H. Dörner & K. Wysujack, 2003. Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) - a review. *Ecology of Freshwater Fish* 12: 95-106.

Lehtonen, H., 1983. Stocks of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) and their management in the Archipelago Sea and the Gulf of Finland. *Finnish Fisheries Research* 5: 1-16.

- Lehtonen, H. & J. Toivonen, 1988. Migration of pike-perch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in different coastal waters in the Baltic Sea. Finnish Fisheries Research 7: 24-30.
- Lind, E. A., 1977. A review of pikeperch (*Stizostedion lucioperca*), Eurasian perch (*Perca fluviatilis*), and ruffe (*Gymnocephalus cernua*) in Finland. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34: 1684-1695.
- Linfield, R. S. J. & R. B. Rickards, 1979. The zander in perspective. Fisheries Management 10: 1-16.
- Mapinfo, 2000, Mapinfo R software. Mapinfo corporation, New York.
- Metcalf, N. B., N. H. C. Fraser & M. D. Burns, 1999. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. Journal of Animal Ecology 68: 371-381.
- Nyberg, P., E. Degerman & B. Sers, 1996. Survival after catch in trap-nets, movements and growth of the pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) in Lake Hjaelmaren, central Sweden. Annales Zoologici Fennici 33: 569-575.
- Ovidio, M., J. C. Philippart & E. Baras, 2000. Methodological bias in home range and mobility estimates when locating radio-tagged trout, *Salmo trutta*, at different time intervals. Aquatic Living Resources 13: 449-454.
- Peake, S., R. S. McKinley & D. A. Scruton, 2000. Swimming performance of walleye (*Stizostedion vitreum*). Canadian Journal of Zoology 78: 1686-1690.
- Pollet, M., 1959, Poisson royal, le Sandre. Paris, 119 pp.
- Poulet, N., S. Forgeois, A. J. Crivelli, S. Lek & C. Argillier, 2004. Life history traits of the pikeperch (*Sander lucioperca* L.) in the southern outskirts of its distribution area. In Barry, T.

P. & J. A. Malison (eds.), Proceedings of Percis III: The Third International Percid Fish Symposium. University of Wisconsin Sea Grant Institute, Madison, Wi.

Puke, C., 1952. Pike-perch studies in Lake Vänern. Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm 3: 168-178.

Rosecchi, E. & A. J. Crivelli, 1995. Sand smelt (*Atherina boyeri*) migration within the water system of the Camargue, Southern France. *Hydrobiologia* 301: 289-298.

Santoul, F., J.-B. Hougas, A. J. Green & S. Mastrorillo, 2004. Diet of great cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* wintering in Malause (South-West France). *Archiv für hydrobiologie* 160: 281-287.

Schlumberger, O. & J.-P. Proteau, 1996. Reproduction of pike-perch (*Stizostedion lucioperca*) in captivity. *Journal of Applied Ichthyology* 12: 149-152.

Sonesten, L., 1991. The biology of pikeperch - a literature review. *Information fran Sotvattens-laboratoriet Drottningholm* 1: 68-71.

Tarragnat, M., 2001. Pêcher le sandre en surface. *La pêche et les poissons*: 51-57.

Figures captions

Figure 1. Study site. A) The Rhône delta in Southern France. B) The Fumemorte basin.

Figure 2. Water temperature in the Fumemorte canal basin within the study period. The shaded parts indicate the tracking sessions.

Figure 3. Pikeperch mean rate of movement (+ 1 standard deviation) from March to June in the Fumemorte canal.

Figure 4. Rate of movement ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) of each tracked pikeperch (number and gender are indicated with M for male and F for female) during each 24h session fitted according a lowess curve. The shaded parts represent low light periods.

Figure 5. Diel pattern of hourly mean (\pm standard deviation) rate of movement ($\text{m}\cdot\text{s}^{-1}$) of male and female pikeperch and mean of water temperature ($^{\circ}\text{C}$).

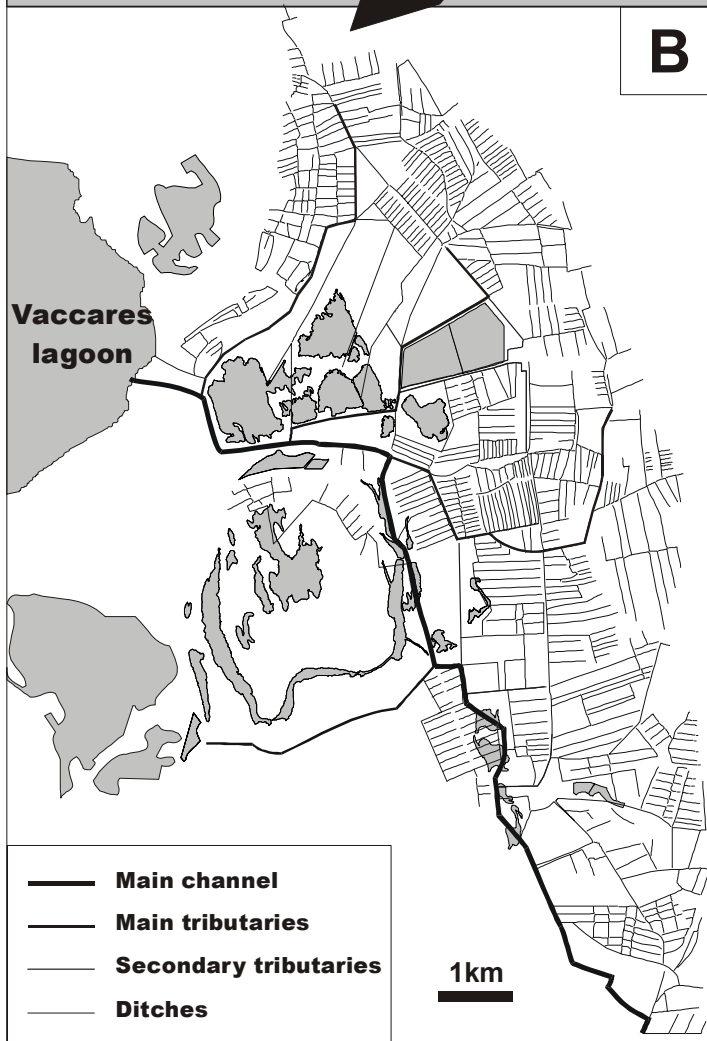
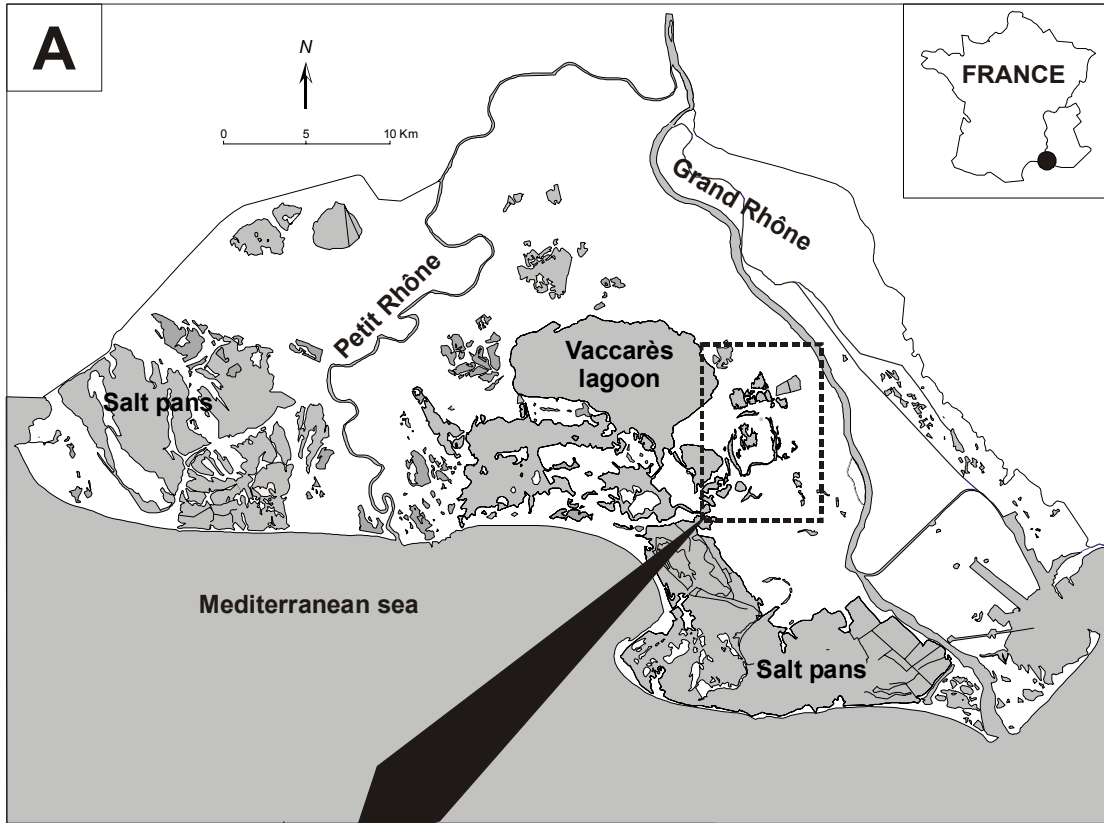


Figure 1.

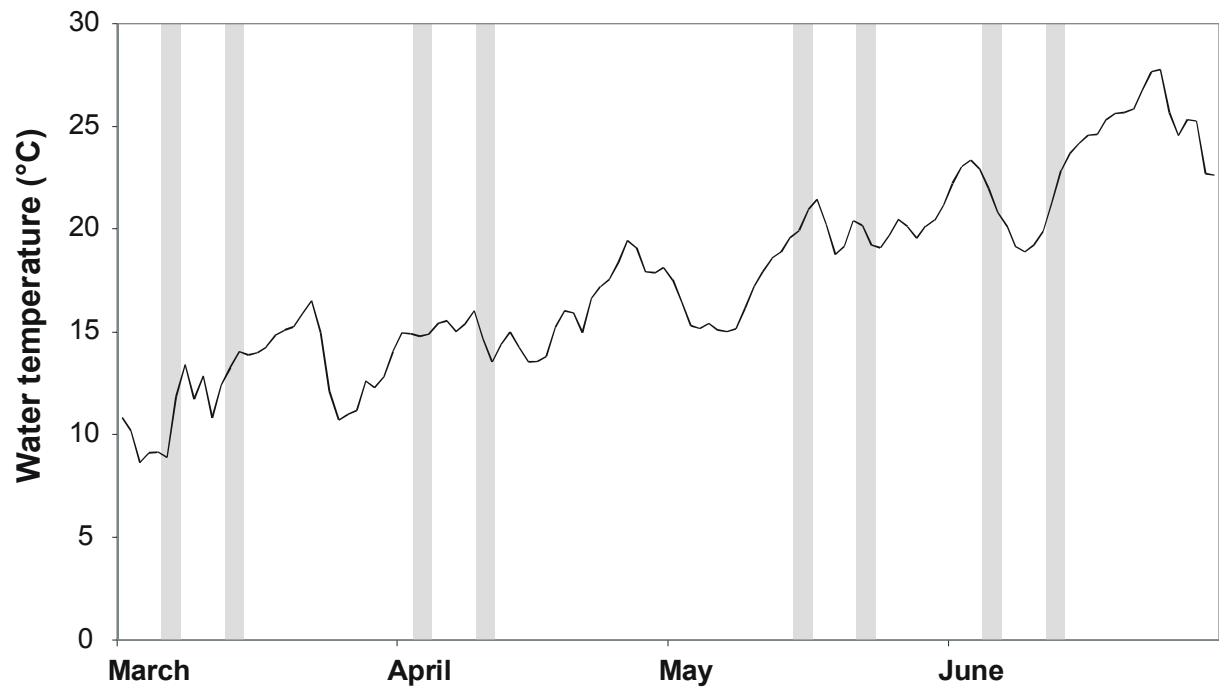


Figure 2.

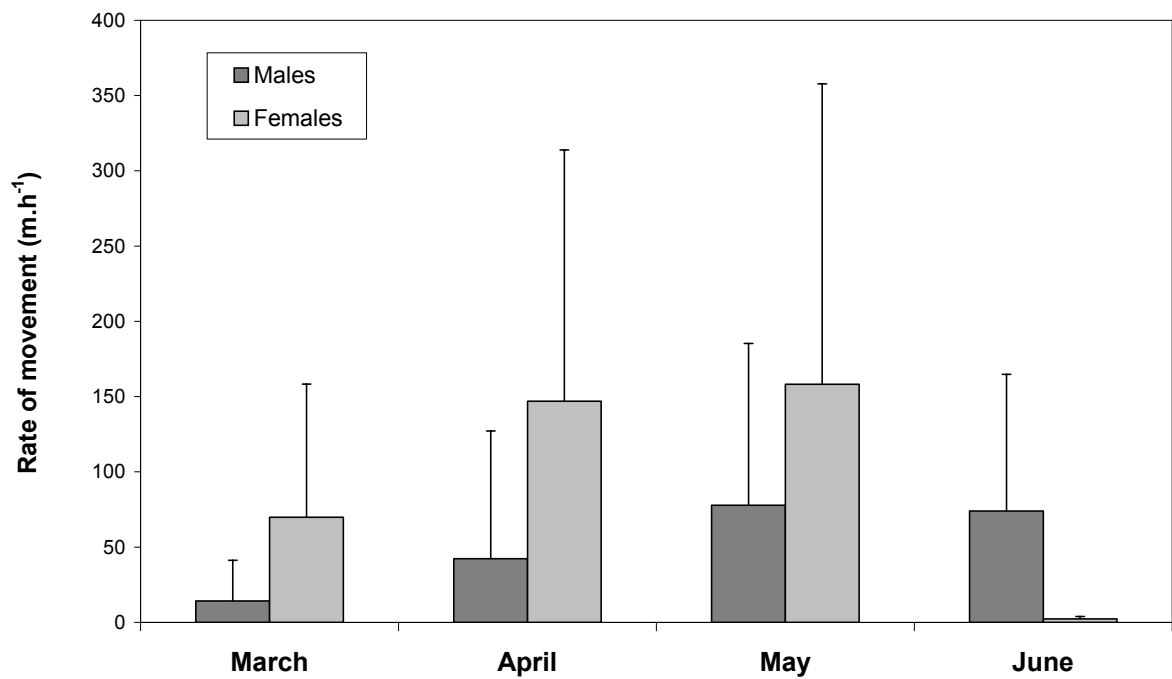


Figure 3.

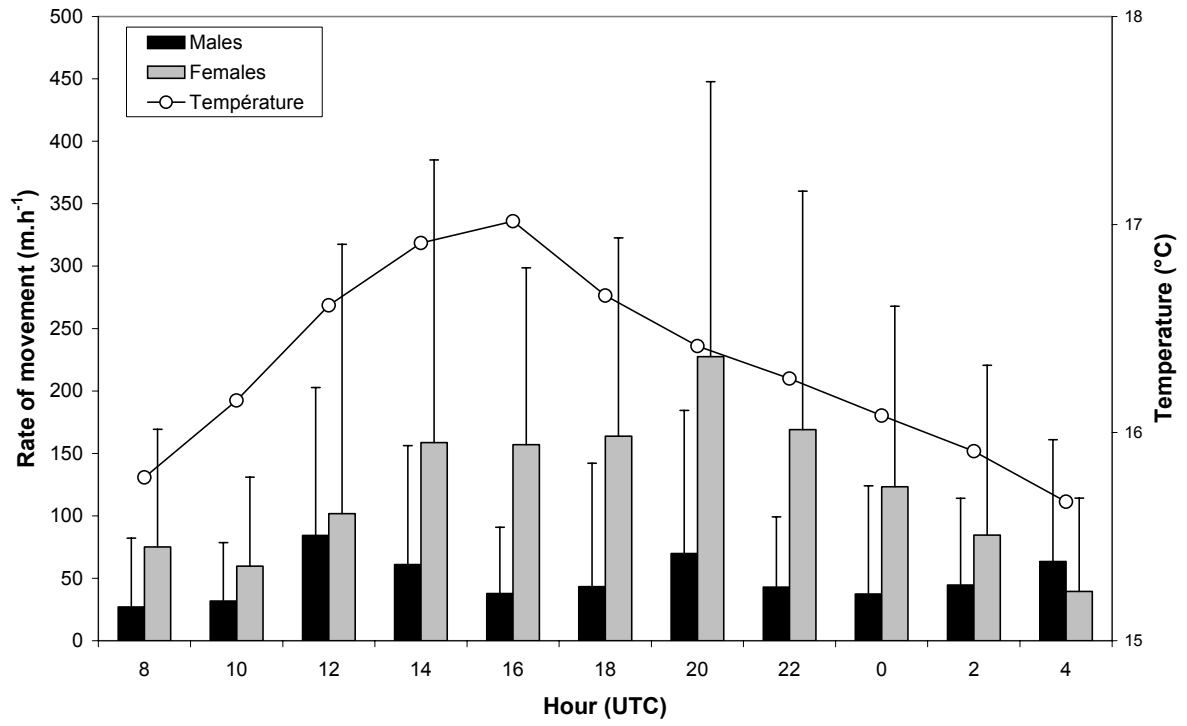


Figure 4

| Code | FL (mm) | W (g) | Tag:Fish mass ratio (%) | Gender | Tagging date | End of tracking date | Fate | 24h tracking sessions | | | | | | | | |
|------------------------|------------|-------------|-------------------------------|--------|-----------------|----------------------------|------------|-----------------------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|----------|---|
| | | | | | | | | 06/03 | 13/03 | 04/04 | 11/04 | 15/05 | 22/05 | 05/06 | 12/06 | |
| 46 | 386 | 509 | 1.8 | M | 08/02 | 11/02 | Cormorant | | | | | | | | | |
| 50 | 451 | 770 | 1.2 | M | 19/02 | 09/07 | Unknown | ■ | | ■ | | ■ | | ■ | | |
| 62 | 472 | 1057 | 0.9 | F | 26/04 | 28/06 | Unknown | | | | | | | | | |
| 73 | 624 | 2800 | 0.3 | F | 25/02 | 13/06 | Unknown | | ■ | | ■ | | ■ | | | ? |
| 74 | 452 | 921 | 1.0 | F | 20/02 | 09/07 | Recaptured | | ■ | | ■ | | ■ | | | ■ |
| 86 | 474 | 1186 | 0.8 | F | 06/02 | 09/07 | Fisherman | ■ | | ■ | | | ■ | | | |
| 96 | 395 | 567 | 1.6 | F | 08/02 | 28/06 | Angler | | | | | ■ | | | | |
| 110 | 605 | 3600 | 0.3 | F | 22/03 | 03/05 | Dead? | | | | ■ | | | | | |
| 128 | 390 | 619 | 1.5 | M | 28/01 | 09/07 | Unknown | ■ | | ■ | | ■ | | ■ | | |
| 143 | 629 | 3150 | 0.3 | M | 08/02 | 26/04 | Unknown | ■ | | ■ | | | | | | |
| 152 | 414 | 612 | 1.5 | M | 08/02 | 11/02 | Unknown | | | | | | | | | |
| 162 | 385 | 528 | 1.7 | M | 06/02 | 11/02 | Unknown | | | | | | | | | |
| 170 | 491 | 1209 | 0.8 | M | 29/03 | 28/05 | Angler | | | | ■ | | ■ | | | |
| <i>Mean /Total</i> | <i>474</i> | <i>1348</i> | <i>1.0</i> | | | | | <i>4</i> | <i>2</i> | <i>4</i> | <i>4</i> | <i>3</i> | <i>4</i> | <i>2</i> | <i>1</i> | |

Table 1. Fork Length, weight, tag/fish mass in air ratio (%), gender and tracking session of the 13 adult pikeperch tracked. Black square: fish tracked and ? : fish lost due to battery failure.

Table 2. Mean (\pm standard deviation) of daily range (DR, m) and daily distance travelled (DT, m) of pikeperch in the Fumemorte canal among genders and months.

| Month | Gender | Nb. of pikeperch tracked | DR | DT |
|-------|--------|--------------------------|-----------------|-----------------|
| March | Male | 3 | 168 \pm 116 | 313 \pm 155 |
| | Female | 3 | 905 \pm 1111 | 1769 \pm 749 |
| April | Male | 4 | 547 \pm 852 | 954 \pm 1416 |
| | Female | 4 | 2010 \pm 1111 | 3932 \pm 3020 |
| May | Male | 3 | 426 \pm 450 | 1476 \pm 1626 |
| | Female | 4 | 1531 \pm 1077 | 2820 \pm 1674 |
| June | Male | 2 | 598 \pm 554 | 1104 \pm 685 |
| | Female | 1 | 22 | 53 |

Table 3. Pair wise comparisons of the rate of movement between months for both gender using Mann-Whitney test. U values are above the diagonal and p values below.

** p<0.01; * p<0.05; ns: not significant

| Sex | Males | | | | Females | | | |
|-------|-------|-------|-------|-------|---------|-------|-------|-------|
| | March | April | May | June | March | April | May | June |
| March | | 688.5 | 373.5 | 189.5 | | 544.0 | 560.0 | 70.0 |
| April | ns | | 570.5 | 308.5 | ns | | 961.0 | 85.0 |
| May | * | ns | | 337.5 | ns | ns | | 102.0 |
| June | ** | * | ns | | ** | ** | * | |

Table 4. Pair wise comparisons of the rate of movement between genders for each month using Mann-Whitney test.

** p<0.01; * p<0.05; ns: not significant

| Month | U | p |
|-------|-------|-----|
| March | 313.5 | ** |
| April | 554.0 | *** |
| May | 575.0 | ns |
| June | 30.0 | *** |

Annexe 3

Poulet N, Lek, S and Argillier, C. Habitat use of the pikeperch (*Sander lucioperca* L.) within a canal network in spring. En révision à *Journal of fish biology*

1 **HABITAT USE OF THE PIKEPERCH**
2 **WITHIN A CANAL NETWORK IN SPRING**

3
4
5 N. Poulet¹, S. Lek² and C. Argillier^{1*}

6 ¹ *Cemagref, Unité de Recherche RIPE, 361, rue JF Breton BP 5095 34 033 Montpellier Cedex,*

7 *France ;* ² *LADYBIO (CNRS-UPS) Laboratoire Dynamique de la Biodiversité, Université*

8 *Paul Sabatier, 118 route de Narbonne 31062 Toulouse cedex 4, France*

9
10
11 Running headline: Habitat use of pikeperch

12
13
14

* Author to whom correspondence should be addressed: tel.: (33) 4 67 04 63 60 ; Fax.: (33) 4
67 63 57 95; email : christine.argillier@montpellier.cemagref.fr

ABSTRACT

15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27
28
29
30
31
32
33
34
35

This study focused on the habitat preferences of the pikeperch in a drainage canal connected to a brackish lagoon located in the Rhône delta, France (a southern area of pikeperch distribution). Thirteen pikeperch (*Sander lucioperca*) were implanted with acoustic transmitters and ten were successfully tracked twice a week from March to early July. Pikeperch was found in the main canal and in narrow tributaries, but never in the lagoon. Pikeperch avoided shallow parts of the canal and selected areas with high riparian vegetation (mainly trees). No between sexes differences occurred in habitat selection. At the network scale, while both sexes remained in the upstream part of the canal during the spawning period, after spawning, females migrated downstream and also into the tributaries. This migration may be induced by the movement of prey while males remained guarding the nests. This study provides guidelines for increasing habitat suitability within artificial hydrosystems, particularly by the development of riparian vegetation.

Keywords: Habitat use; *Sander lucioperca*; canal; predator; Rhône Delta.

INTRODUCTION

36

37

38

39 At the beginning of the 1990's, irrigated lands occupied about 250 million hectares worldwide
40 (Anonymous, 2003). In spite of this importance, few studies have analysed the role of
41 irrigation canals and drainages as fishways, permanent or temporary habitats for freshwater or
42 diadromous fish (Townsend & Peirson, 1988).

43

44

45 Most artificial habitats, especially canals, lack the riffle-pool sequences that are typical of
46 rivers, their slope is low or null and their substratum is generally homogenous and comprises
47 essentially fine sediments (mainly silt and clay). These traits make irrigation/drainage canals
48 unsuitable for most species from the upper reaches of rivers, especially the lithophilous ones.
49 Nevertheless, these habitats might be near-optimal or acceptable for a broad series of species
50 that are typical of lowland rivers. This view is supported by several findings that such artificial
51 habitats host a high density of fish (e.g. Townsend & Peirson, 1988; Arlinghaus *et al.*, 2002;
52 Borcharding *et al.*, 2002).

53

54

55 The pikeperch (*Sander lucioperca* L.) is a typical predator of European lowland rivers and
56 lakes, but also of artificial habitats (Deelder & Willemsen, 1964; Linfield & Rickards, 1979).
57 This large percoid (max size = *c.* 130 cm) is important in the functioning of these ecosystems
58 and contributes to inland commercial and recreational fisheries. Its recent extension throughout
59 European watersheds (Craig, 2000) has been attributed to its ability to colonise artificial

60 watersheds, which enable the subsequent colonisation of other drainages. Since pikeperch is a
61 top predator, the impact of its spreading beyond the borders of its natural distribution area
62 might be greater than for other, non-predatory species. A better knowledge of how pikeperch
63 adapts to these artificial, homogenous watersheds is essential to the understanding of its
64 colonising abilities. There is limited knowledge on the habitat preferenda of pikeperch. Only
65 the influences of the depth and the water velocity on habitat use in a reservoir have been
66 described (Vehanen & Lahti, 2003). Other studies on pikeperch behaviour deal with migration
67 and movement (Lehtonen & Toivonen, 1988; Jepsen *et al.*, 1999; Koed *et al.*, 2000; Koed *et*
68 *al.*, 2002). Habitat use in artificial habitats, and especially artificial canals, is almost unknown.

69

70

71 This study investigated the movements and habitat utilisation patterns in spring of pikeperch
72 tagged with acoustic transmitters in a canal network in the Camargue region (River Rhone
73 delta, Southern France), in the south of the species distribution.

74

75

76

77

78

79

80

81

82

83

MATERIAL AND METHODS

STUDY SITE

The study site was located in the Rhône delta, southern France (43°34 N, 4°34 E) (Fig. 1). The Fumemorte canal collects water from a complex canal network spreading over 68 km² (Chauvelon, 1998). The main channel is 14.6 km long and a total of 32.5 km is reached when the largest tributaries are added (Fig. 1). The canal is shallow (1 m), around 14 m wide and has a rectangular section. At its outlet, the Fumemorte canal is equipped with a raisable barrier designed to limit entrance of salt water; the water flows to the Vaccarès lagoon and most aquatic organisms can freely pass from the canal to the lagoon and vice versa as the water flows over the barrier (Rosecchi & Crivelli, 1995). The Vaccarès lagoon is a permanently brackish habitat (salinity > 10 g L⁻¹), while the salinity in the canal varies from 0.1 g L⁻¹ in summer to 5 g L⁻¹ in winter depending on agricultural activities. The water remains highly turbid throughout the year (Secchi depth < 40 cm). Water temperature ranges from 6.5°C to 23.5°C (mean monthly values; daily minima and maxima of 1.0 and 27°C, respectively). Banks are colonised by trees, bushes, reeds and grass, but some parts are bare. Except for some narrow ditches, most canals are devoid of aquatic vegetation.

107 CAPTURE AND TAGGING

108

109

110 Thirteen pikeperch were captured in spring, most of them before the spawning period (i.e.
111 March-April according to Poulet *et al.* (2004) in the Fumemorte canal (Table I) with fyke nets
112 (mesh size 6 mm) and gill nets (mesh size 40, 55 and 80 mm).

113

114

115 Because of the high water conductivity ($>1000 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) of the canal, acoustic rather than radio
116 transmitters were used. The transmitters (Lotek CAFT[®] 11_3) were cylindrical, 40 mm in
117 length, 11 mm in diameter, weighing 9.2 g in air and 4.5 g in water. Transmitters were coded
118 units, tuned on 76.8 KHz and identified with individual codes that enabled the identification of
119 each tagged fish. The pulse rate was set to once every 5 seconds, giving a theoretical
120 operational life of 172 days.

121

122

123 Fish were anaesthetised in $0.5 \text{ mL}\cdot\text{L}^{-1}$ of 2-phenoxyethanol, measured (L_F , nearest millimetre)
124 and weighed (nearest gram). Internal implantation of transmitters was preferred to external
125 attachment after (Koed & Thorstad, 2001) showed that this method did not influence the
126 swimming speed of pikeperch and the other telemetry studies in which no adverse effect was
127 detected (Jepsen *et al.*, 1999; Koed *et al.*, 2000; Koed & Thorstad, 2001). The transmitters
128 were disinfected and surgically implanted into the body cavity through a 20-mm ventral
129 incision posterior to the pelvic girdle. Antibiotic (Duphapan LA[®], $0.1 \text{ mL}\cdot\text{kg}^{-1}$) was injected
130 into the body cavity. The incision was closed with three absorbable sutures, using Ethicon

131 Vicryl[®] 2/0. Surgery took about 5 min and all fish recovered their balance and spontaneous
132 swimming within 5 to 10 minutes. They were held overnight in a large tank so as to allow a
133 more complete recovery, then released at the exact places where they were captured.

134

135

136 **TRACKING**

137

138

139 Fish were tracked from a boat using a directional hydrophone connected to a receiver (Lotek
140 model SRX_400). When a fish was detected (at distance of up to 170 m), the engine was
141 turned off and the fish was approached as quietly as possible until the boat stood above the
142 signal's source. The position of the fish was then recorded as latitude/longitude coordinates
143 with a Global Positioning System (Garmin[®] GPS 72) receiver installed on the boat's bow.
144 Preliminary tests using hidden transmitters in the canal showed that mean (\pm SD) localisation
145 error was 28 cm \pm 28 cm when boat was near of the signal source. In practice, such a high
146 accuracy cannot be obtained with live fish, but this suggests that very accurate estimates can be
147 obtained for an undisturbed fish.

148

149

150 From late February to early July fish were tracked twice a week (on Tuesdays and Fridays).
151 Tracking sessions started at *c.*0900 hours and lasted until all fish were detected; this usually
152 took the morning but sometimes longer, until 1700 hours especially in June and July. Fish
153 positions were separated by three or four days. Since pikeperch can travel over more than 1 km

154 in 24 hours (Poulet *et al.*, In press), autocorrelation can be considered as being avoided, i.e. the
155 habitat used at location n+1 is deemed independent from that corresponding to location n.

156

157

158 **HABITAT DESCRIPTION**

159

160

161 The habitat description was performed at the end of the study (July 2002). Four features
162 displaying spatial heterogeneity and likely influencing the fish position were selected: water
163 depth, type of riparian vegetation, height of the vegetation and presence/absence of woody
164 debris. These habitat features were coded into categorical variables (Table II). The survey was
165 done from a boat, using a GPS system for measuring the latitudinal and longitudinal
166 coordinates of points of depth measurements and/or places where vegetation (type and/or
167 height) varied on each bank. The length of the bank was measured for each categorical
168 variable.

169

170

171 Fish positions were later plotted on the digitised maps produced from these data. Habitat
172 availability was calculated for each fish by reference to its home range, which is expressed as
173 the distance between the upstreammost and downstreammost locations over the tracking study.

174

175

176 The habitat at each fish localisation was noted. Depth and the presence of woody debris were
177 recorded and the bank vegetation was characterised noting the height and percentage of cover
178 of the different types of vegetation.

179

180

181 The availability of a habitat type was estimated as the total length for the habitat type within
182 the home range (*i.e.* the distance between the most upstream and the most downstream
183 localisation) divided by the total length of the home range. The use of a habitat type was
184 estimated as the number of localisation in a habitat type divided by the total number of
185 localisations.

186

187

188 **ANALYSIS**

189

190

191 *HABITAT USED*

192

193

194 The Friedman test (Friedman, 1937; Iman & Davenport, 1980) was used to assess the habitat
195 preferences of pikeperch in the Fumemorte canal (Alldredge & Ratti, 1986). For each fish and
196 each habitat features (*i.e.* depth, vegetation type...), the difference between the utilisation of
197 each habitat categorical variables and its availability over the fish's home range was calculated.
198 Thereafter, these differences were ranked and compared with Friedman's test. In a first step,
199 the test examines whether the differences between habitat use and availability are

200 homogeneous for all habitats categorical variables (hypothesis H1). To test for this, a T2-value
201 is computed and compared with an F value with (k-1) and (b-1)(k-1) df, where k is the number
202 of animals and b, the number of habitats categorical variables. If H1 is rejected, then pairwise
203 comparisons are performed, using a Fisher's Least Significant Difference (LSD) procedure on
204 ranks (Alldredge & Ratti, 1986).

205

206

207 *TEMPORAL CHANGES IN HABITAT USE*

208

209

210 Habitat selection by fish being a multivariate process, a Principal Component Analysis on
211 Instrumental Variables (PCAIV) (Rao, 1964; Sabatier *et al.*, 1989) was used to i) test for the
212 variability of habitat use according to the period (month) taking into account the individual
213 dimension and ii) test for the variability of habitat use according to the individual taking into
214 account the period. PCAIV is a combination of conventional multivariate ordination and
215 multiple regression analysis. Significance was tested by a permutation test: 1000 random
216 permutations between the rows (*i.e.* a row being an individual *i* at a day *j*) from all groups
217 (depending on the factor tested) were performed and the PCAIV variance was calculated for
218 each case. The *p*-value is given by the frequency of simulated variance greater than or equal to
219 the observed variance. Multivariate analyses were performed using ADE-4 software
220 (Thioulouse *et al.*, 1997).

RESULTS

221

222

223

224 SURVIVAL OF TAGGED FISH

225

226

227 Contact with three individuals (N°46, 156 and 162) was lost shortly before the beginning of the
228 tracking programme. Transmitter N°46 was subsequently found in the water under a great
229 cormorant (*Phalacrocorax carbo*) resting place sited on the bank of the Fumemorte canal.
230 Pikeperch N°170 was captured by an angler in the Fumemorte canal in June and N°86 was
231 caught by a fisherman in the Vaccarès lagoon in October. As a result, the movements of 10 fish
232 were analysed (Table I).

233

234

235 MOVEMENTS AND POSITIONS IN THE FUMEMORTE NETWORK

236

237

238 From March to early July, no pikeperch was detected in the Vaccarès lagoon. The distribution
239 of pikeperch within the Fumemorte network was not homogeneous (Fig. 2). Some places were
240 occupied by a single tagged fish whereas several others were used by many tracked fish of both
241 sexes. In June-early July, many pikeperch were localised near the water inlet. Over the entire
242 tracking session, the home ranges of females and males overlapped, but males occurred more
243 frequently in the upper part of the Fumemorte canal, whereas females were more frequently
244 located in its lower section and in tributaries (Fig. 3). Overlaps between home ranges varied

245 substantially during the season, being maximal during the spawning season and decreasing
246 progressively thereafter, as females ranged further downstream during the flow increase in
247 spring while males remained within or close to their early spring range. This general trend did
248 not apply to all females, since for example, female N°73 showed a consistent fidelity to a
249 specific place and homed to this place, in contrast to female N°96, which exhibited the most
250 frequent and longest movements.

251

252

253 **DRAINAGE NETWORK OCCUPATION AND HABITAT PREFERENCES**

254

255

256 Pikeperch avoided depths less than 1 m and showed a preference for depth between 1 and 1.5
257 m ($T_{2,18}=33.9$, $p<0.001$; Table III, Fig. 4). Significant differences were also found for the type
258 ($T_{3,27}=5.6$, $p<0.05$) and height of riparian vegetation ($T_{2,18}=6.7$, $p<0.05$). Pikeperch
259 significantly preferred places with trees and vegetation higher than 3 m and avoided areas
260 where vegetation height was between 0.5 and 1.49 m (Table III, Fig. 4). On average, forty nine
261 percent (± 7 S.E.) of the localisations of the tracked fish were in or close to woody debris.

262

263

264 **HABITAT COMPARISON BETWEEN SPRING PERIODS AND TAGGED FISH**

265

266

267 Habitat utilisation patterns varied slightly but significantly between the months of the study
268 (variance = 5.3 %; $p<0.001$; Fig. 5). In March, pikeperch were located in the parts of the canal

269 where the bank vegetation was dominated by bushes. In April and May, pikeperch occurred in
270 shallower parts with trees (or high vegetation) or without vegetation but with woody debris.
271 During June and early July, they were frequently found in deeper parts in tributaries with bank
272 vegetation of grass and reed. The PCAIV revealed significant between-individual differences
273 (variance = 8.4 %; $p < 0.001$; Fig. 6). Some fish were localised near trees and/or high vegetation
274 and woody debris mainly whereas others were found near banks with grass and reeds. Some
275 individuals were distributed along the second axis which contrasts depth with bushes. There
276 were no obvious between-sex differences (Fig. 6).

277

278

279 **DISCUSSION**

280

281

282 Out of thirteen tagged fish, ten were successfully tracked. One pikeperch was probably taken
283 by a great cormorant, which has already been reported to consume adult pikeperch (Santoul *et*
284 *al.*, 2004). During and after the study, two pikeperch were caught by anglers and another one
285 by a professional fisherman. The fate of the other tagged fish is unknown, but there is no
286 evidence that the tagging protocol adversely affected the fish.

287

288

289 On several occasions, many tagged pikeperch were localised within the same stretch of the
290 canal ($c. < 50\text{m}$), thereby suggested some form of aggregative behaviour. This hypothesis was
291 supported empirically by the capture of 11 pikeperch ranging from 10 to 74 cm L_F during the
292 recapture of pikeperch N°74, within a stretch of no more than 30 m in a small tributary. This

293 behaviour is consistent with earlier studies which described pikeperch clumped at particular
294 places (Deelder & Willemsen, 1964; Jepsen *et al.*, 1999). Clumping of captures or acoustic
295 locations is not synonymous with schooling behaviour. It might merely reflect the
296 correspondence between the habitat preferenda of fish and the scarcity of preferred habitats.
297 The observation of aggregation suggests that even though only 10 fish were tracked during this
298 study, the information on behaviour and habitat preferences collected during this study is
299 probably valid for many other pikeperch in the Fumemorte network.

300

301

302 No pikeperch was detected in the Vaccarès lagoon during spring and early summer. The
303 Vaccarès lagoon provides a suitable substratum (sand, macrophytes) for spawning but its
304 salinity ($>10 \text{ g.l}^{-1}$) is probably too high for the reproduction of pikeperch (Lappalainen *et al.*,
305 2003). This does not preclude the possibility that pikeperch colonise the Vaccarès lagoon at
306 other times of the year which is seemingly the case since a tagged fish was recaptured by a
307 fisherman in the lagoon in October after a high flow period.

308

309

310 Despite an apparent homogeneity of habitats in the canal, pikeperch displayed significant
311 habitat selection preferences in term of depth and riparian vegetation. However, in the
312 Fumemorte network, places deeper than 1 m and sited under trees or high vegetation amount to
313 no more than 10% of the network's surface investigated. This suggests that the carrying
314 capacity for adult pikeperch is low in the Fumemorte network. The habitat preferenda
315 highlighted here are in accordance with the observation made by Koed *et al.* (2000). Deep,
316 structured habitats below trees or among roots, log jams and woody debris represent natural

317 shelter against predation (Wesche *et al.*, 1987; Inoue & Nakano, 1998; Crook & Robertson,
318 1999; Allouche, 2002) especially avian predation (Crook & Robertson, 1999; Allouche &
319 Gaudin, 2001). Fish predators of adult pikeperch are not numerous, however, the Camargue is
320 an important wintering and nesting area for many piscivorous birds such as the great
321 cormorant. Note that before tagging, six of the tracked pikeperch displayed scars that were
322 assumed to have been caused by cormorants.

323

324

325 In March, at the peak of the spawning period (Poulet *et al.*, 2004), males and females were
326 both upstream in the main canal, near banks with bushes indicating a putative spawning area.
327 Spawning takes place in a nest that is previously prepared by the male. The eggs are sensitive
328 to low oxygen concentrations and require a clean spawning substratum even though the male
329 also takes care of the eggs and young fry (Deelder & Willemsen, 1964; Sonesten, 1991; Craig,
330 2000). In the Fumemorte canal, the bottom is composed of clay and silt, which are unsuitable
331 for pikeperch spawning. The sole substratum that can be used for spawning in the Fumemorte
332 canal are roots and other woody debris (Jepsen *et al.*, 1999; Koed *et al.*, 2000). This may also
333 account for the marked preference of pikeperch for debris, at least during the spawning season.

334

335 The downstream movements of females and their entry into tributaries, which occurred after
336 spawning, can be viewed as a trophic migration. In the Fumemorte canal the main prey for
337 adult pikeperch is sandsmelt (*Atherina boyeri* R.) (Poulet *et al.*, 2004). The sandsmelt start
338 colonizing the Fumemorte canal in November, they spawn from April to June both in the
339 tributaries and in the marshes, and from June onwards adults and young-of-the year return to
340 the Vaccarès lagoon (Rosecchi & Crivelli, 1995). It is likely that pikeperch track the

341 migrations of its prey as it was observed by Koed *et al.* (2000) in a Danish river. Further data,
342 in particular on sandsmelt abundance and movement, are needed to validate this hypothesis.

343

344

345 While females moved downstream, males remained upstream in the main canal. Such gender-
346 dependent differences in spatial behaviour has already been observed (Jepsen *et al.*, 1999;
347 Koed *et al.*, 2000) and attributed to the parental care that is displayed by males pikeperch
348 (Lappalainen *et al.*, 2003), while females display an increasing feeding activity after spawning
349 (Jepsen *et al.*, 2000). In the Fumemorte network, some females were more active and had a
350 longer home range than others. These observations agree with those of Fickling & Lee (1985)
351 that pikeperch populations comprise two components with contrasting mobility patterns.

352

353

354 In June and July, three tagged pikeperch occupied regularly sections with turbulent water
355 movement and two others visited these places punctually (three among the ten having been lost
356 before this date). Fish sampling in these habitats revealed other untagged pikeperch and a low
357 concentration of potential fish prey, thereby suggesting that these places were appreciated but
358 not for foraging purposes. In the Fumemorte canal, oxygen concentration drops regularly under
359 3 mg.L^{-1} during summer (Crivelli, Unpub. data) which is much lower than the critical threshold
360 for pikeperch (around 7 mg.L^{-1} at 20°C , according to Dolinin (1974)). Consequently, these
361 turbulent places might be important refuges during periods of critically low oxygen
362 concentration as it was observed by Jepsen *et al.* (1999) in a Danish reservoir.

363

364 This study demonstrated that pikeperch in an artificial, seemingly homogeneous environment,
365 display habitat preferenda and select deep or structured habitats, either for spawning or refuge
366 purposes. Provided that such habitats be present, which is likely in artificial channels,
367 pikeperch might colonise these channels and probably establish viable populations, which
368 promotes their spread through water drainages, even though the connecting network is long
369 and largely exceeds their annual home range. As a corollary, resident pikeperch populations in
370 artificial channel networks will be strongly affected by the management of riparian vegetation
371 and debris. Pikeperch display a plastic behaviour which allows it to adapt to difficult
372 hydrosystems. This study provides some guidelines to increase habitat suitability within
373 artificial hydrosystems, particularly by favouring the development of the riparian vegetation
374 and woody debris.

375

376

377

ACKNOWLEDGEMENTS

378

379

380 Many thanks to C. Arzel for her invaluable help during this study. We thank all the people who
381 helped us during the tracking sessions and in particular: M. Sagliocco, A. Luxin, O.
382 Schlumberger, A. Acou, P. Contournet, N. Guilpain, N. Leclainche and Y. Perrot. Many thanks
383 to A. J. Crivelli for providing advices and facilities on the ground, to P. Chauvelon for
384 providing environmental variables and to M. Pichaud and D. Laffage for their help with GIS.
385 Great thanks to J. Lappalainen and E. Baras for their helpful comments. The experimental
386 procedures used in this study conforms the Guidelines for the Use of Animals in Research
387 (Anonymous, 1998).

REFERENCES

- 388
- 389
- 390
- 391 Alldredge, J. R. & Ratti, J. T. (1986). Comparison of some statistical techniques for analysis of
392 resource selection. *Journal of Wildlife Management* **50**, 157-165.
- 393 Allouche, S. (2002). Nature and functions of cover for riverine fish. *Bulletin Français de*
394 *Pêche et de Pisciculture* **365-66**, 297-324.
- 395 Allouche, S. & Gaudin, P. (2001). Effects of avian predation threat, water flow and cover on
396 growth and habitat use by chub, *Leuciscus cephalus*, in an experimental stream. *Oikos*
397 **94**, 481-492.
- 398 Anonymous (1998). Guidelines for the treatment of animals in behavioural research and
399 teaching. *Animal Behaviour* **55**, 251-257.
- 400 Anonymous (2003). Eau (notions de base). *Encyclopaedia Universalis* 9th ed. Encyclopaedia
401 Universalis: Paris.
- 402 Arlinghaus, R., Engelhardt, C., Sukhodolov, A. & Wolter, C. (2002). Fish recruitment in a
403 canal with intensive navigation: implications for ecosystem management. *Journal of*
404 *Fish Biology* **61**, 1386-1402.
- 405 Borcherdig, J., Bauerfeld, M., Hintzen, D. & Neumann, D. (2002). Lateral migrations of
406 fishes between floodplain lakes and their drainage channels at the Lower Rhine: diel
407 and seasonal aspects. *Journal of Fish Biology* **61**, 1154-1170.
- 408 Chauvelon, P. (1998). A wetland managed for agriculture as an interface between the Rhone
409 river and the Vaccares lagoon (Camargue, France): transfers of water and nutrients.
410 *Hydrobiologia* **374**, 181-191.

- 411 Craig, J. (2000). *Percid fishes: systematics, ecology and exploitation*. Blackwell Science:
412 Oxford.
- 413 Crook, D. A. & Robertson, A. I. (1999). Relationships between riverine fish and woody debris:
414 implications for lowland rivers. *Marine and Freshwater Research* **50**, 941-953.
- 415 Deelder, C. & Willemsen, J. (1964). Synopsis of biological data on pike-perch *Lucioperca*
416 *lucioperca* (Linnaeus 1758). *FAO Fisheries Synopsis* **28**, 1-52.
- 417 Dolinin, V. A. (1974). Environmental dependence of the main parameters of the respiratory
418 function in fishes in their activity and oxygen requirement. *Journal of Ichthyology* **14**,
419 122–132.
- 420 Fickling, N. J. & Lee, R. L. G. (1985). A study of the movements of the zander, *Lucioperca*
421 *lucioperca* L., population of two lowland fisheries. *Aquaculture and Fisheries*
422 *Management* **16**, 377-393.
- 423 Friedman, M. (1937). The use of ranks to avoid the assumption of normality implicit in the
424 analysis of variance. *Journal of American Statistical Association* **32**, 675-701.
- 425 Iman, R. & Davenport, J. M. (1980). Approximations to the critical region of the Friedman
426 statistic. *Communications in Statistics* **A9**, 571-595.
- 427 Inoue, M. & Nakano, S. (1998). Effects of woody debris on the habitat of juvenile masu
428 salmon (*Oncorhynchus masou*) in northern Japanese streams. *Freshwater Biology* **40**,
429 1-16.
- 430 Jepsen, N., Koed, A. & Okland, F. (1999). The movements of pikeperch in a shallow reservoir.
431 *Journal of Fish Biology* **54**, 1083-1093.
- 432 Jepsen, N., Pedersen, S. & Thorstad, E. (2000). Behavioural interactions between prey (trout
433 smolts) and predators (pike and pikeperch) in an impounded river. *Regulated Rivers:*
434 *Research & Management* **16**, 189-198.

- 435 Koed, A. & Thorstad, E. B. (2001). Long-term effect of radio-tagging on the swimming
436 performance of pikeperch. *Journal of Fish Biology* **58**, 1753-1756.
- 437 Koed, A., Balleby, K. & Mejlhede, P. (2002). Migratory behaviour of adult pikeperch
438 (*Stizostedion lucioperca*) in a lowland river. *Hydrobiologia* **483**, 175-184.
- 439 Koed, A., Mejlhede, P., Balleby, K. & Aarestrup, K. (2000). Annual movement and migration
440 of adult pikeperch in a lowland river. *Journal of Fish Biology* **57**, 1266-1279.
- 441 Lappalainen, J., Dörner, H. & Wysujack, K. (2003). Reproduction biology of pikeperch
442 (*Sander lucioperca* (L.)) - a review. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 95-106.
- 443 Lehtonen, H. & Toivonen, J. (1988). Migration of pike-perch, *Stizostedion lucioperca* (L.), in
444 different coastal waters in the Baltic Sea. *Finnish Fisheries Research* **7**, 24-30.
- 445 Linfield, R. S. J. & Rickards, R. B. (1979). The zander in perspective. *Fisheries Management*
446 **10**, 1-16.
- 447 Poulet, N., Forgeois, S., Crivelli, A. J., Lek, S. & Argillier, C. (2004). Life history traits of the
448 pikeperch (*Sander lucioperca* L.) in the southern outskirts of its distribution area In
449 *Proceedings of Percis III: The Third International Percid Fish Symposium* (Barry, T. P.
450 & Malison, J. A. eds.), p. 149. Madison, Wisconsin: University of Wisconsin Sea Grant
451 Institute.
- 452 Poulet, N., Arzel, C., Messad, S., Lek, S. & Argillier, C. (In press). Diel activity of adult
453 pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in a drainage canal in the Mediterranean basin during
454 spring. *Hydrobiologia*.
- 455 Rao, C. R. (1964). The use and interpretation of principal component analysis in applied
456 research. *Sankhya* **A**, 329-359.
- 457 Rosecchi, E. & Crivelli, A. J. (1995). Sand smelt (*Atherina boyeri*) migration within the water
458 system of the Camargue, Southern France. *Hydrobiologia* **301**, 289-298.

- 459 Sabatier, R., Lebreton, J. D. & Chessel, D. (1989). Principal component analysis with
460 instrumental variables as a tool for modelling composition data. In *Multiway data*
461 *analysis* (Coppi, R. & Bolasco, S., eds.), pp. 341-352. Elsevier Science Publishers:
462 North-Holland.
- 463 Santoul, F., Hougas, J.-B., Green, A. J. & Mastrorillo, S. (2004). Diet of great cormorants
464 *Phalacrocorax carbo sinensis* wintering in Malause (South-West France). *Archiv für*
465 *hydrobiologie* **160**, 281-287.
- 466 Sonesten, L. (1991). The biology of pikeperch - a literature review. *Information fran*
467 *Sotvattens-laboratoriet Drottningholm* **1**, 68-71.
- 468 Thioulouse, J., Chessel, D., Dolédec, S. & Olivier, J. M. (1997). ADE-4 : A multivariate
469 analysis and graphical display software. *Statistics and Computing* **7**, 75-83.
- 470 Townsend, C. R. & Peirson, G. (1988). Fish community structure in lowland drainage
471 channels. *Journal of Fish Biology* **32**, 283-295.
- 472 Vehanen, T. & Lahti, M. (2003). Movements and habitat use by pikeperch (*Stizostedion*
473 *luciperca* (L.)) in a hydropeaking reservoir. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 203-215.
- 474 Wesche, T. A., Goertler, C. M. & Frye, C. B. (1987). Contribution of riparian vegetation to
475 trout cover in small streams. *North American Journal of Fisheries Management* **7**, 151-
476 153.
- 477

1 **Captions of figures**

2

3

4 **Fig. 1** Study site. A) The Rhône delta in Southern France. B) The Fumemorte network.

5

6

7 **Fig. 2** Localisation of the 10 tracked pikeperch (four males and six females) in the
8 Fumemorte network from March to early July 2002.

9

10

11 **Fig. 3** Localisations of the ten pikeperch (identified by their code and gender: M = male, F
12 = female) with respect to the Vaccarès Lagoon sited at 0 on the Y axis. Star: Release site;
13 full circle: localisation in the main canal; open square: localisation in one of the main
14 tributaries; open triangle: localisation in a secondary tributary.

15

16

17 **Fig. 4** Comparison between habitat availability (open bars) and habitat utilisation (closed
18 bars) by the 10 tracked pikeperch in the Fumemorte canal using box-plot. See Table III for
19 the complete list of pair-wise tests between modalities.

20

21

22 **Fig. 5** Habitat differences between tracking periods as calculated by a PCAIV. A)
23 Percentage inertia of each axis; B) Projection of the dependent variables on the first two
24 axes; C) Projection of the scores on the first two axes with a circle representing the inertia
25 centre of a given period (A: March, B: April, C: May and D: June-early July).

26 **Fig. 6** Habitat differences between individuals resulting as calculated by a PCAIV. A)
27 Percentage inertia of each axis; B) Projection of the dependent variables on the first two
28 axes; C) Projection of the scores on the first two axes with a circle representing the inertia
29 centre of a given individual (named by its transmitter code, see Table I); D) Projection of
30 the scores on the first two axes with a circle representing the inertia centre of a given
31 gender (M: Male and F: Female)

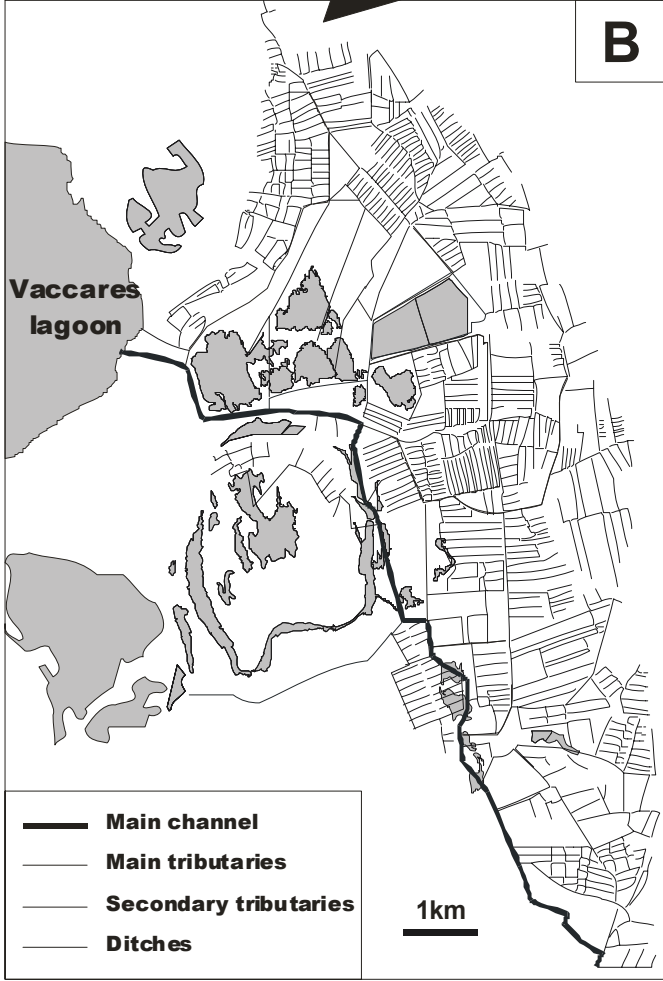
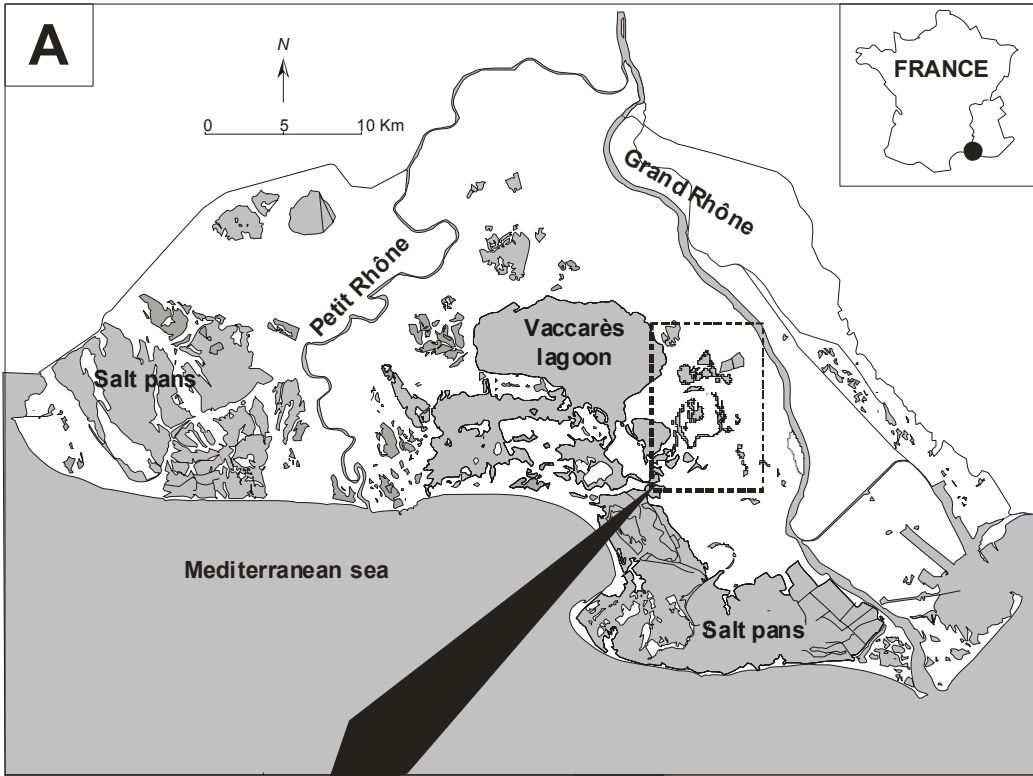


Fig. 1

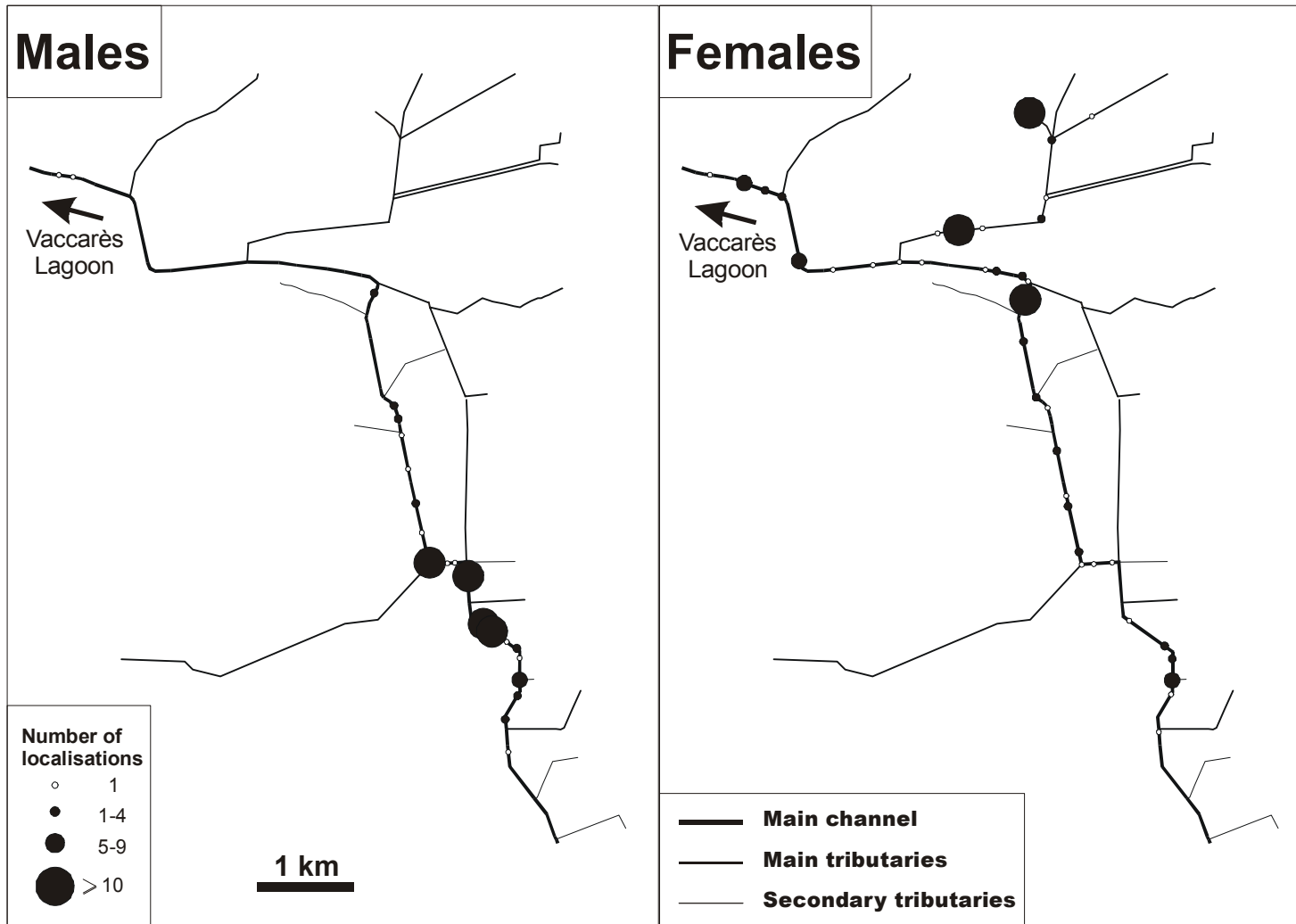


Fig. 2

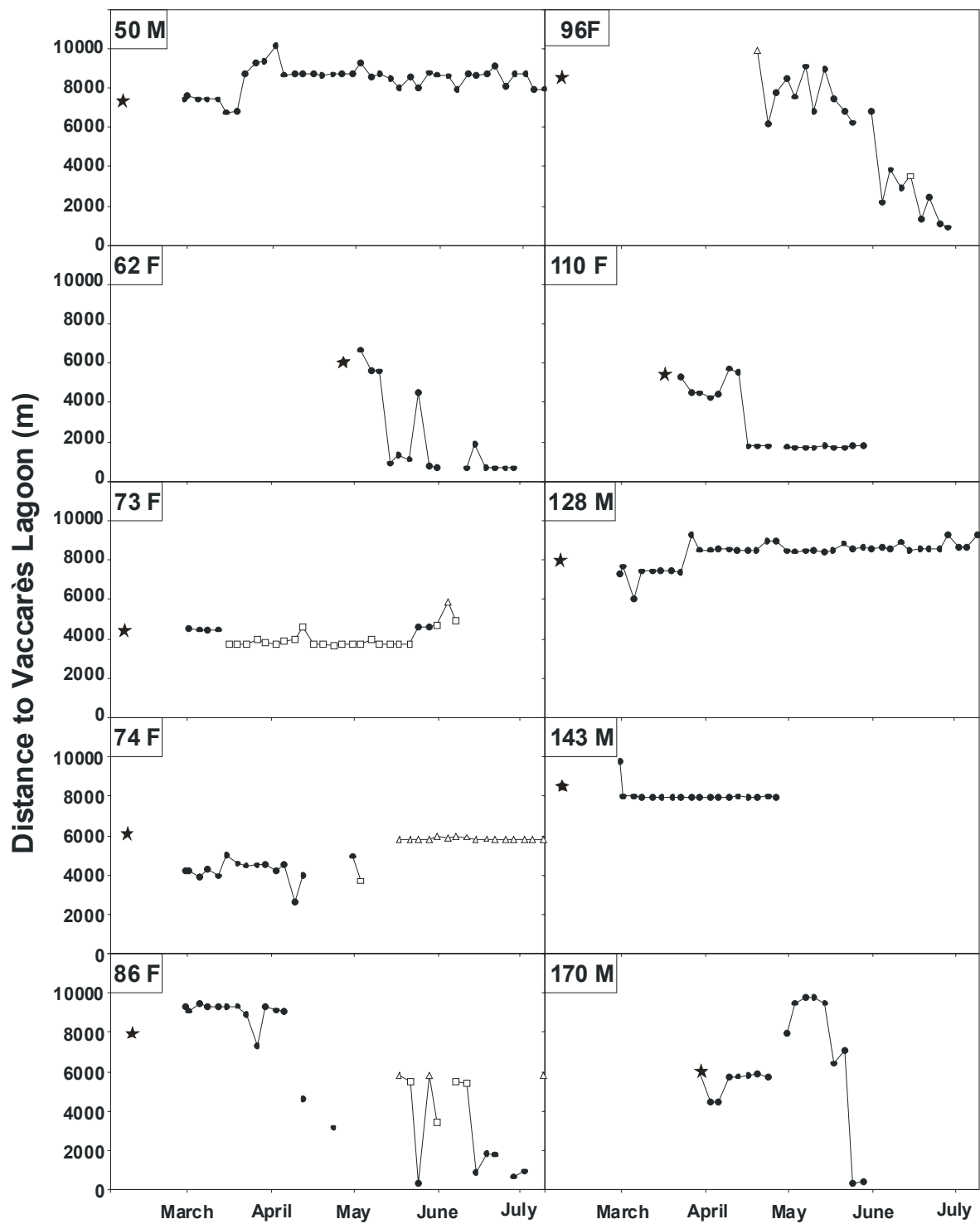


Fig. 3

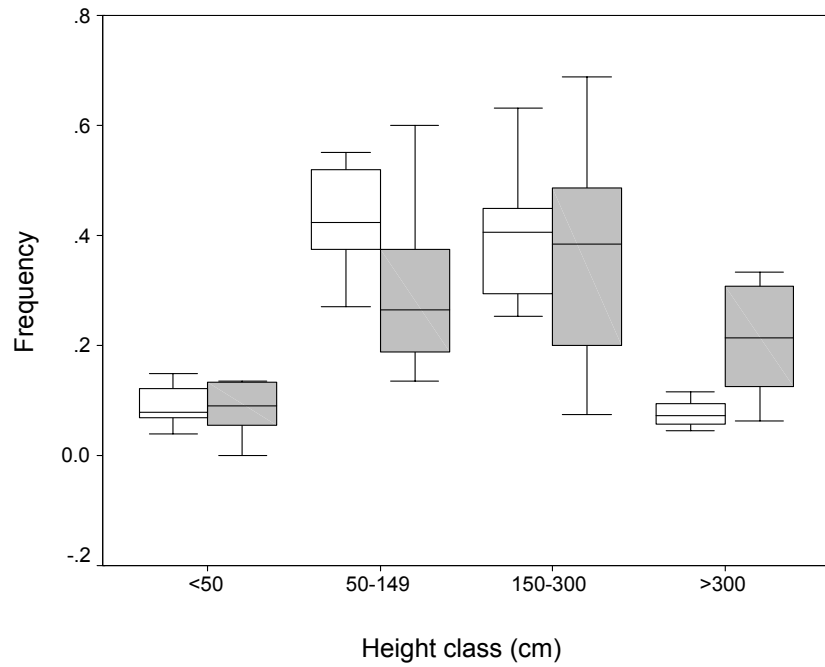
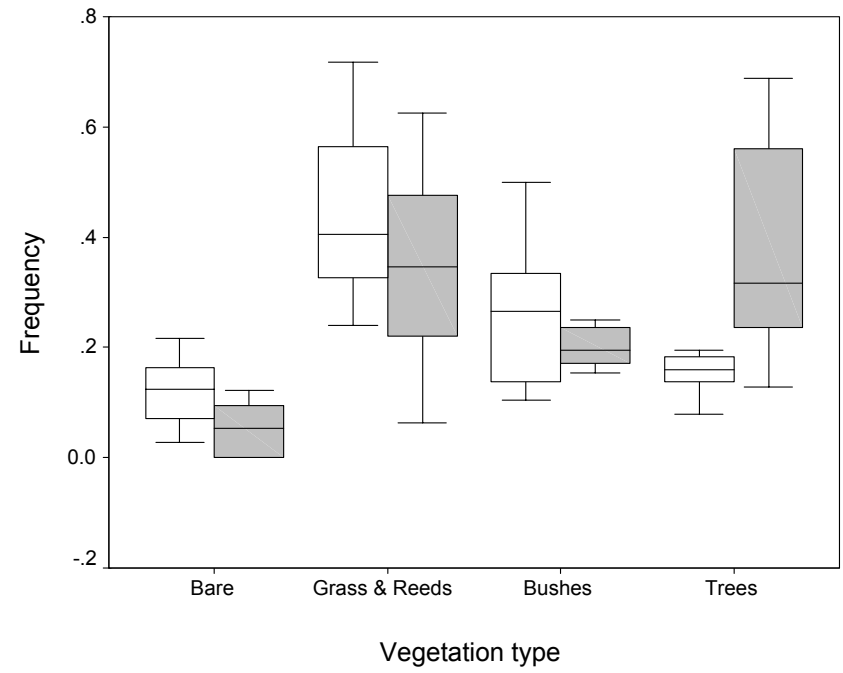
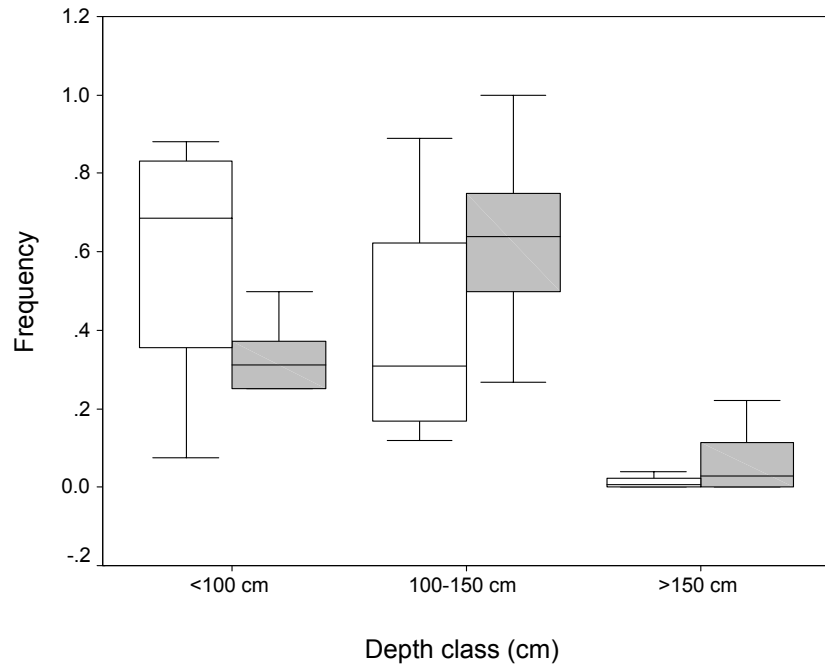


Fig. 4

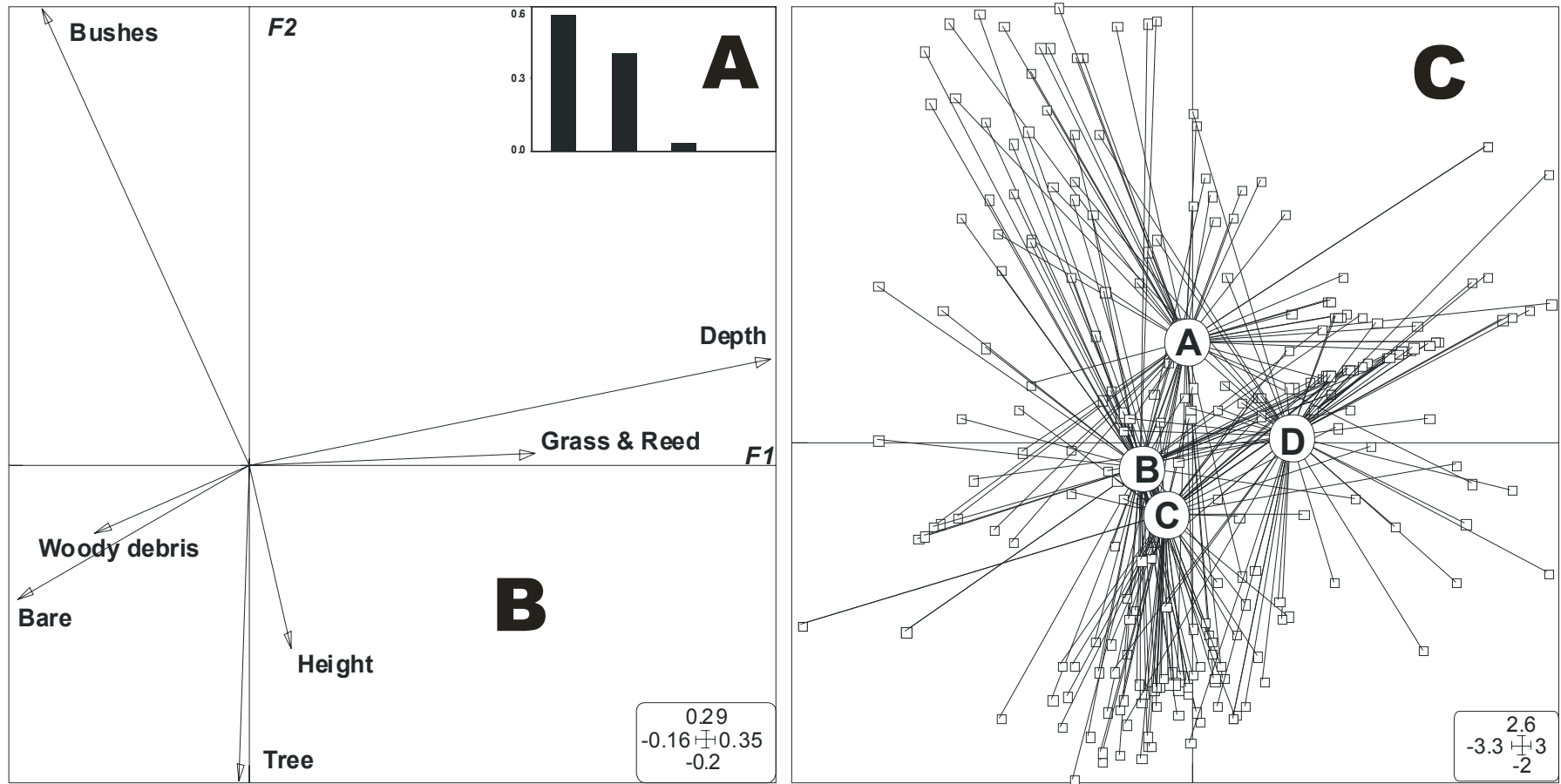


Fig. 5

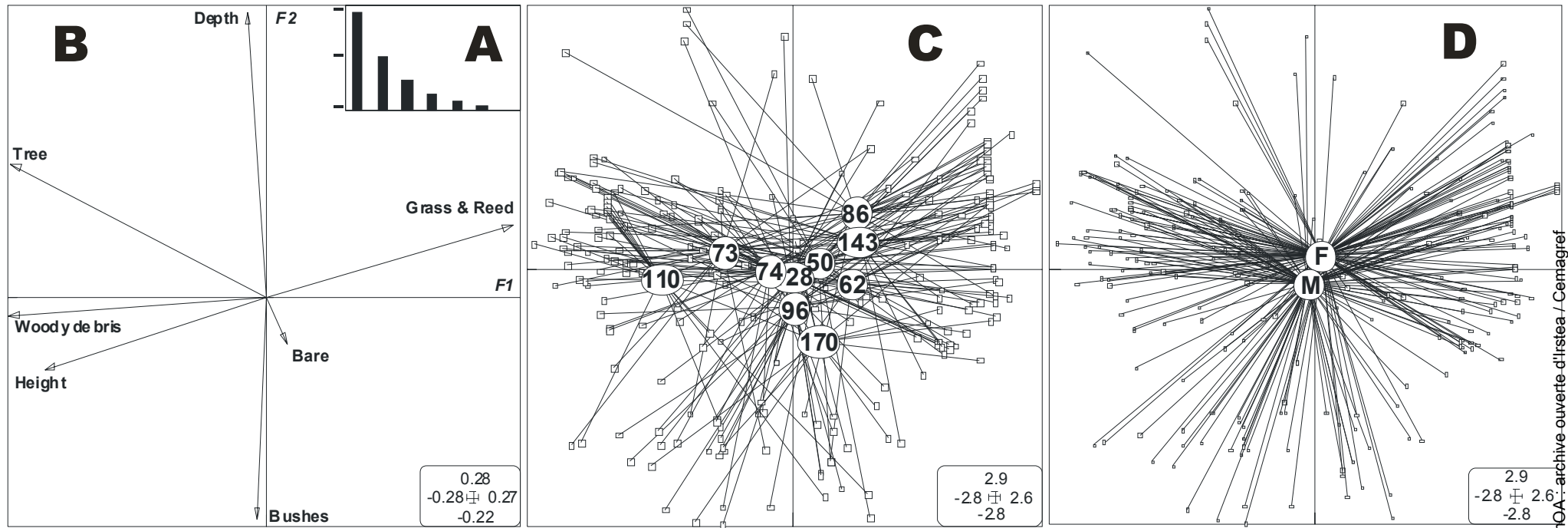


Fig. 6

Table I. Length, weight, sex and tracking details of the 13 adult pikeperch tagged. Tag mass in air.

| Code | Fork length L_F (mm) | Mass (g) | Tag:Fish mass ratio (%) | Sex | Tagging Date 2002 | End of tracking date | Number of localisation | Fate |
|-------------------|---------------------------|-------------|-------------------------------|-----|-------------------------|-------------------------|---------------------------|------------|
| 128 | 390 | 619 | 1.5 | M | 28 Jan | 09 July | 39 | Unknown |
| 86 | 474 | 1186 | 0.8 | F | 06 Feb | 09 July | 27 | Fisherman |
| 162 | 385 | 528 | 1.7 | M | 06 Feb | 11 Feb | 0 | Unknown |
| 46 | 386 | 509 | 1.8 | M | 08 Feb | 11 Feb | 0 | Cormorant |
| 96 | 395 | 567 | 1.6 | F | 08 Feb | 28 June | 20 | Angler |
| 143 | 629 | 3150 | 0.3 | M | 08 Feb | 26 Apr | 18 | Unknown |
| 152 | 414 | 612 | 1.5 | M | 08 Feb | 11 Feb | 0 | Unknown |
| 50 | 451 | 770 | 1.2 | M | 19 Feb | 09 July | 39 | Unknown |
| 74 | 452 | 921 | 1.0 | F | 20 Feb | 09 July | 32 | Recaptured |
| 73 | 624 | 2800 | 0.3 | F | 25 Feb | 13 June | 28 | Unknown |
| 110 | 605 | 3600 | 0.3 | F | 22 Mar | 03 May | 18 | Unknown |
| 170 | 491 | 1209 | 0.8 | M | 29 Mar | 28 May | 16 | Angler |
| 62 | 472 | 1057 | 0.9 | F | 26 Apr | 28 June | 15 | Unknown |
| <i>Total/Mean</i> | <i>474</i> | <i>1348</i> | <i>1.0</i> | | | | <i>252</i> | |

Table II. Habitat features and categorical variables used to describe the habitat within the Fumemorte canal.

| Habitat feature | Categorical variable |
|-------------------------------|---|
| Depth | [0;50cm[, [50;100cm[, [100;150cm[, [150cm; inf[|
| Riparian vegetation | <p>Grass and reed: single stem (e.g. <i>Phragmites australis</i>, <i>Juncus maritimus</i>, <i>Arundo donax</i>...);</p> <p>Bush: mass of stems or small branches with or without a small trunk (e.g. <i>Phillyrea angustifolia</i>, <i>Rubus fruticosus</i>...);</p> <p>Tree: large trunk (<i>i.e.</i> over <i>c.</i> 20cm in diameter) and branches (e.g. <i>Tamarix gallica</i>, <i>Ulmus minor</i>...);</p> <p>Bare bank: no vegetation.</p> |
| Woody debris | Presence/absence of log jams, trunks and branches, according to Allouche (2002) |
| Height of riparian vegetation | [0;50cm[, [50;150cm[, [150;300cm[, [300cm; inf[|

Table III. Pairwise comparisons between habitat modalities for the difference between used and available frequency using Fisher's LSD test. P values are noted under the diagonal and significance above, noted as follows:

ns, non significant; * p<0.05; ** p<0.01 and *** p<0.001.

| <i>Depth</i> | <100 | 100-149 | >150 | | <i>Vegetation</i> | Bare | G & R | Bush | Tree |
|---------------|------|---------|---------|------|-------------------|------|-------|------|------|
| <100 | | | | | Bare | | | | |
| 100-149 | *** | | | | G & R | ns | | | |
| >150 | *** | * | | | Bush | ns | ns | | |
| | | | | | Tree | *** | *** | *** | |
| <i>Height</i> | <50 | 50-149 | 150-299 | >300 | | | | | |
| <50 | | | | | | | | | |
| 50-149 | * | | | | | | | | |
| 150-299 | ns | ns | | | | | | | |
| >300 | * | *** | *** | | | | | | |

Annexe 4

Poulet N, Forgeois S, Crivelli AJ, Lek S, and Argillier C. 2004. Life history traits of the pikeperch (*Sander lucioperca* L.) in the southern outskirts of its distribution area. *In* Barry TP and Malison JA, eds. Proceedings of Percis III: The Third International Percid Fish Symposium. Madison, WI: University of Wisconsin Sea Grant Institute.

LIFE HISTORY TRAITS OF THE PIKEPERCH *Sander lucioperca* (L.) IN THE SOUTHERN OUTSKIRT OF ITS DISTRIBUTION AREA

Nicolas Poulet¹, Stéphane Forgeois¹, Alain J. Crivelli², Sovan Lek³ & Christine Argillier¹

¹ Cemagref, 361, rue JF Breton BP 5095 34033 Montpellier Cedex France.

christine.argillier@cemagref.fr

² La Tour du Valat, 13200 Arles, France.

³ LaDyBio, 118 route de Narbonne 31062 Toulouse cedex 4, France.

Introduction. In 1948 the pikeperch colonised the sandy Vaccarès lagoon, in the Mediterranean delta of the Rhône River (Goubier 1972). Very few data are available about the life history traits of pikeperch in the southern part of its distribution area. Yet, such information is crucial for the species management. We investigated growth, maturity, fecundity and the diet of one of the Rhône delta population.

Methods. The study area was located in the Rhône delta (Fig. 1), southern France (43°34 N, 4°34 E). The Fumemorte canal collects water from a complex canal network spreading over 68 km². It was shallow (1 m), around 14 m wide and flowed into the brackish Vaccarès lagoon. The salinity in the canal varied from 0.1 gl⁻¹ in summer to 5 gl⁻¹ in winter depending mainly on the agricultural activities. The water remained highly turbid all over the year.

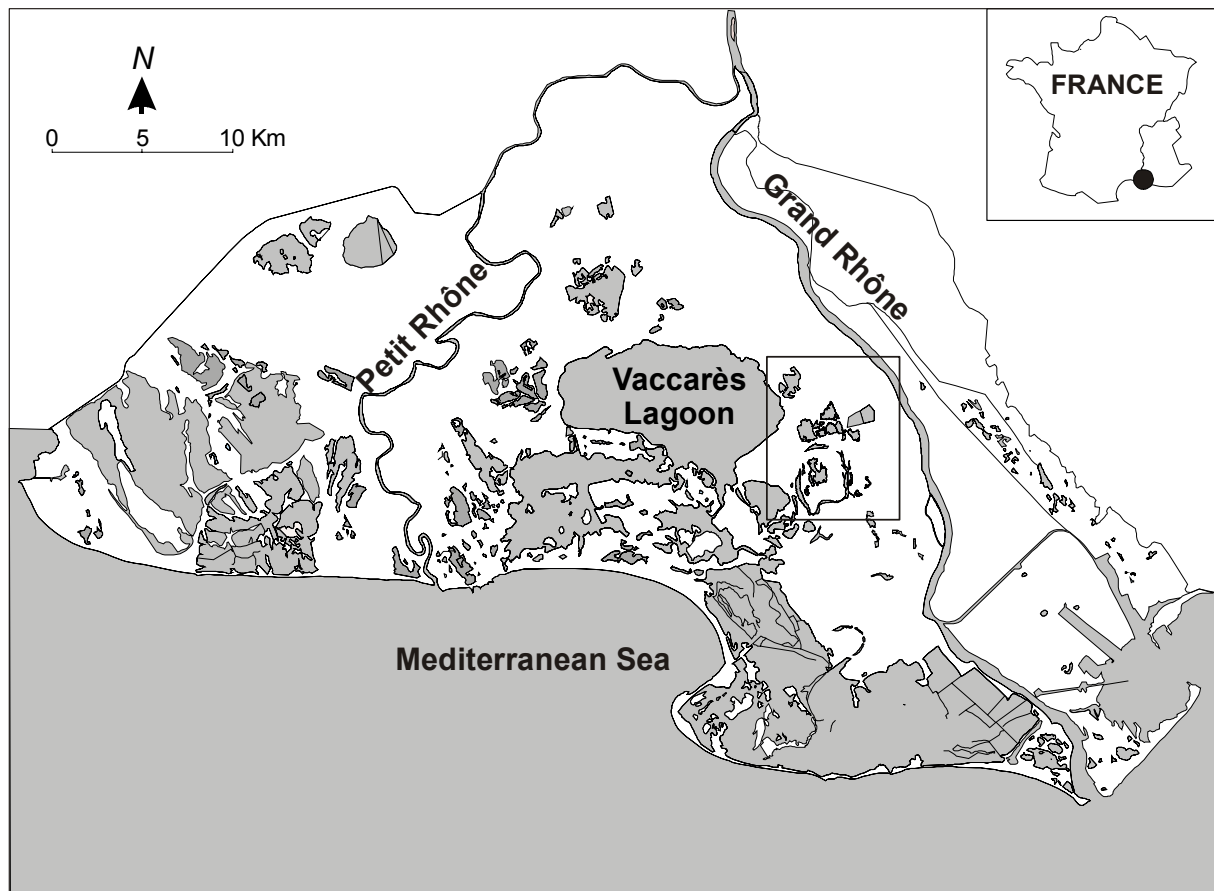


Figure 1. The Rhône delta (the Camargue). The rectangle delimites the Fumemorte basin.

Age readings were performed on scales and otoliths of 30 males and 46 females captured from 2000 to 2002. The growth curve was fitted using the Schnute (1981) model which includes numerous historical models as special cases and the fitting was processed by non-linear regression based on the least squared errors. Sexual cycle was determined by monitoring the Gonadosomatic Index (i.e. weight of ovaries*100/total weight). Length at first maturity was considered as the length at which 50% of the individuals were mature using a logistic regression. Both sexual cycle and maturity were studied using pikeperch collected since 1982 (more than 300 fish). The fecundity was measured on 17 females captured between January and March 2000 and was estimated by weighting 500 eggs to the nearest 1/10 mg in a tarred water volume. As the weight of the eggs changed among month, its relation with the fork length was tested using a covariance analyse where the length was the covariable and the month the fixed factor. Diet

analysis was performed on 194 pikeperch caught between 1982 and 2002. The occurrence of each prey was registered.

Results. No growth difference between sexes was observed (ANCOVA, $F_1=1.28$, $p=0.26$). Richards growth model was the best to fit pikeperch growth in the Fumemorte canal, both sexes pooled (Fig. 2; $n=76$, $r^2=0.94$; $p<0.001$). The estimated fork length at 1 year was 258mm, 2: 404mm, 3: 568mm, 4: 689mm and 5 years: 747mm. The estimated L_{inf} was 779mm.

The spawning occurred from mid-March to late April, at a temperature of 12°C-15°C (Fig. 3). A sexual rest occurred in summer and the ovaries maturation took place from September to March.

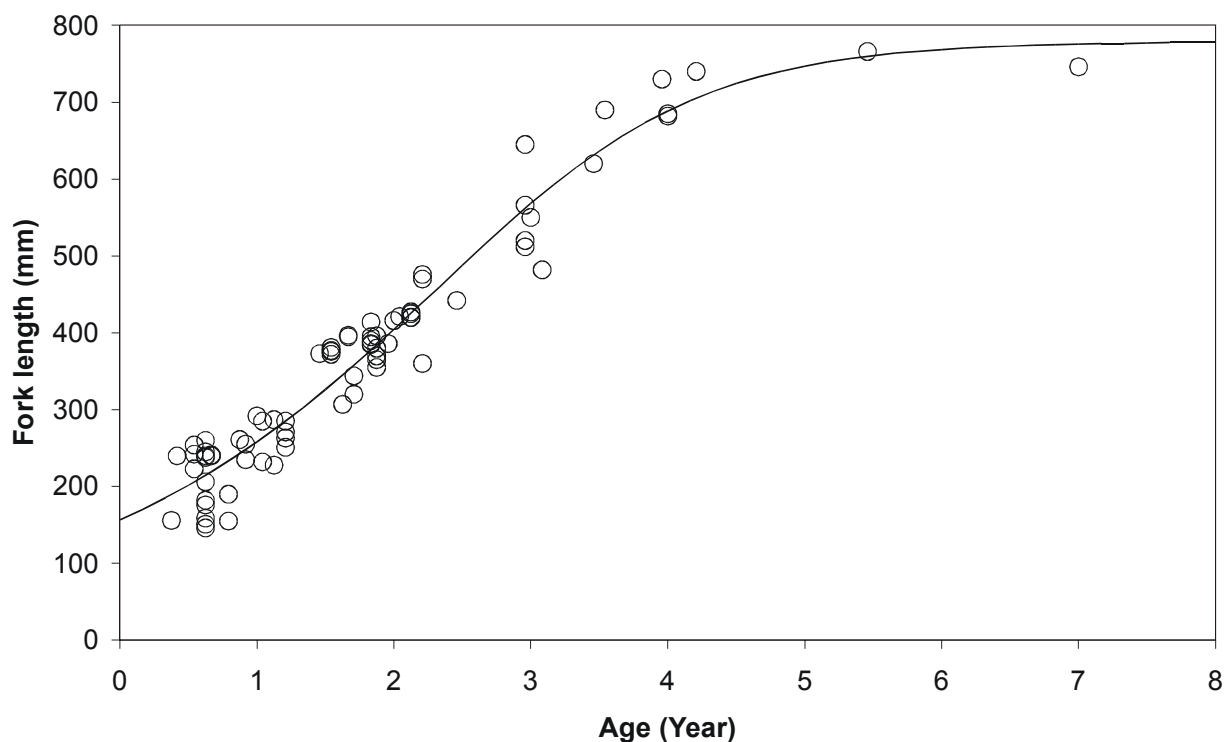


Figure 2. Growth of the pikeperch fitted according to the Richard growth model.

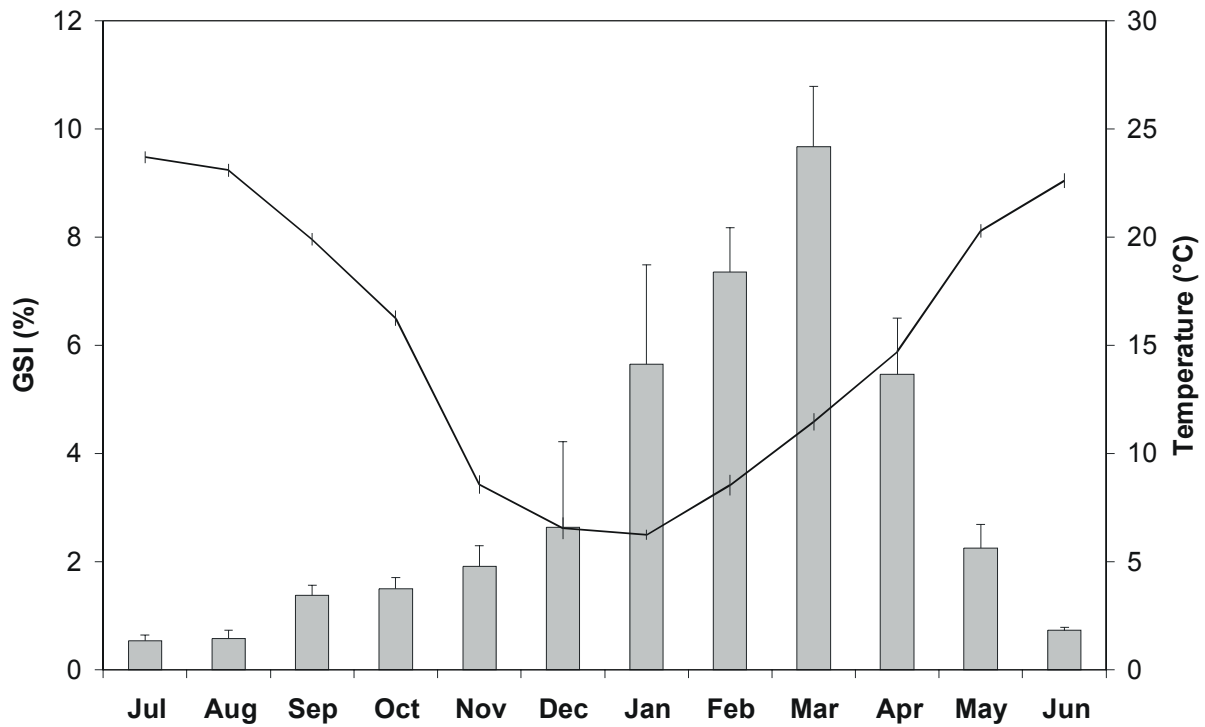


Figure 3. Monthly mean (\pm S.E.) Gonadosomatic Index development (bars) and monthly mean (\pm S.E.) temperature between 1988 and 2000 (solid line).

Fifty percent of the males reached their sexual maturity at 246mm (11 months) and 50% of the female at 322mm (18 months) (Fig. 4). The smallest mature male and female were 215mm and 242mm long respectively.

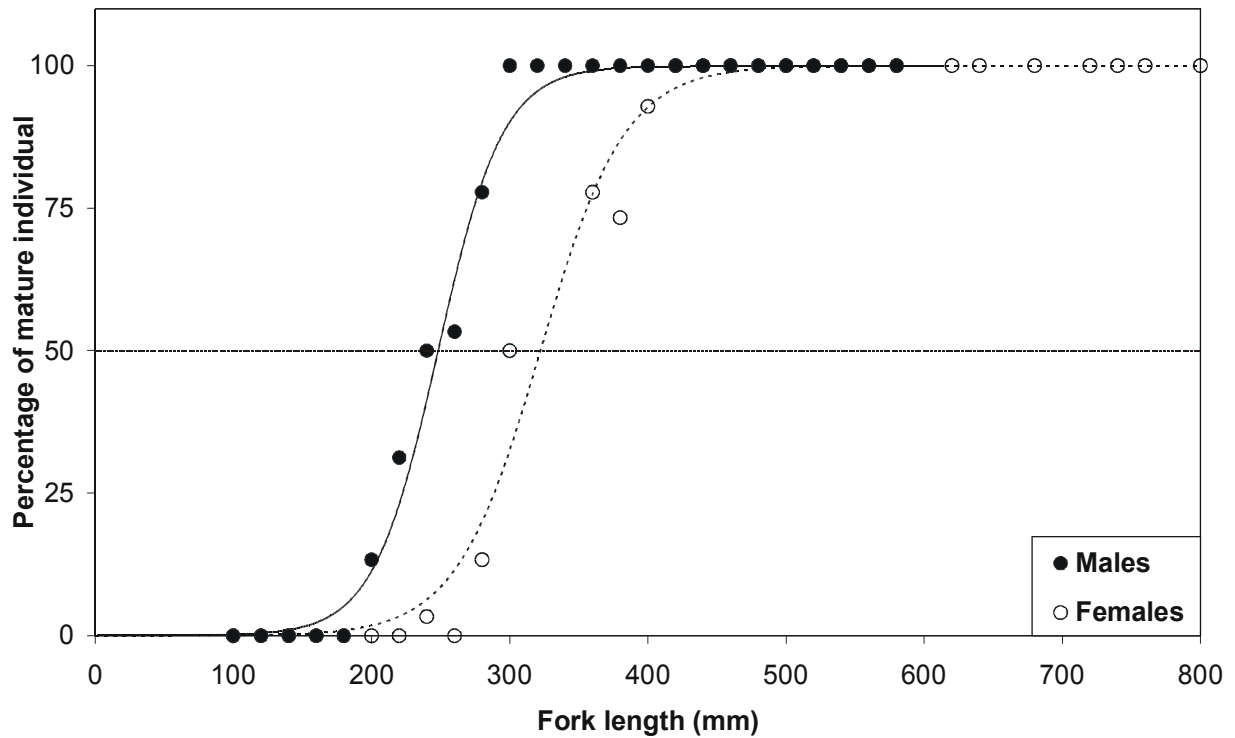


Figure 4. Length at first maturity of the male (solid line) and the female pikeperch (broken line).

The mean relative fecundity was 255412 (\pm 16710) eggs/kg. The absolute fecundity increased significantly with the fork length according to a power function ($n=17$, $r^2=0.77$, $p<0.001$), while the relative fecundity decreased significantly according to a linear function ($n=17$, $r^2=0.46$, $p=0.002$) (Fig. 5). The egg weight ($n=17$, mean= $0.53\text{mg} \pm 0.06$) increased significantly with the fork length (ANCOVA, $F_1=9.8$, $p=0.008$).

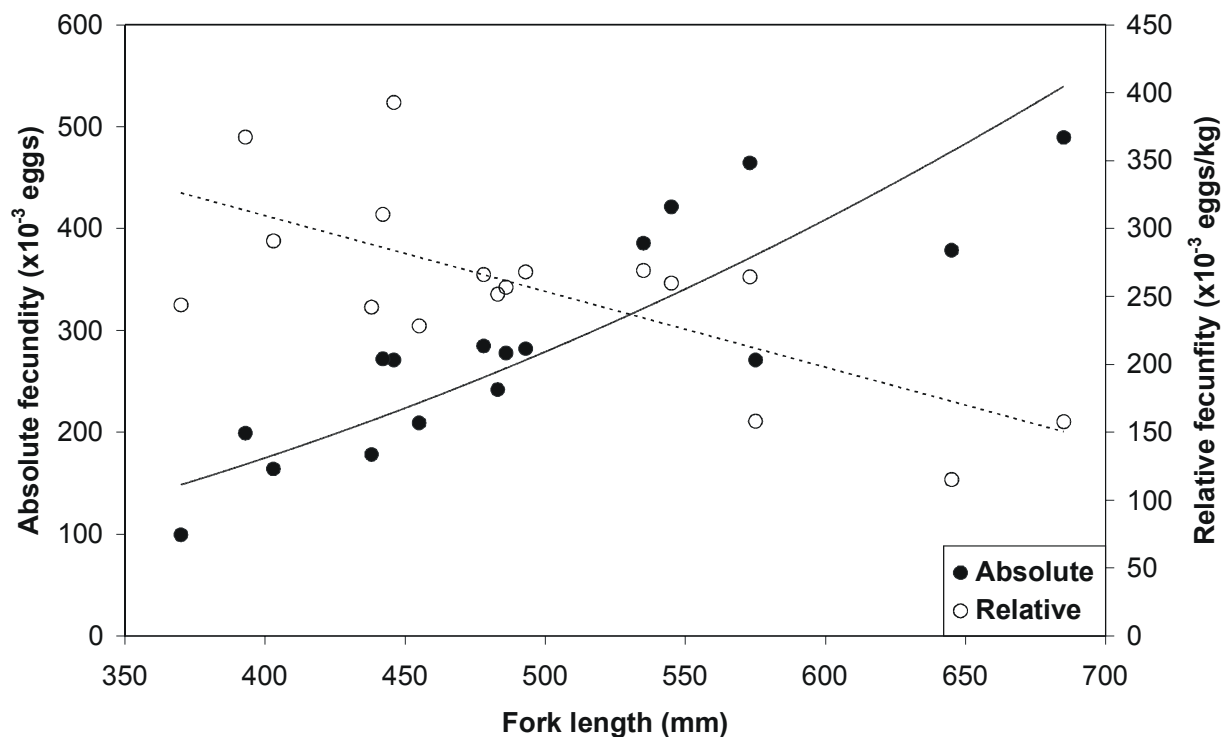


Figure 5. Regression of absolute (solid line) and relative fecundity (broken line) on the fork length.

On 194 stomachs investigated, 107 were full and 89.7%, 11.2% and 2.8% contained fish, crustacean and other preys, respectively. Among the 64 stomachs displaying identifiable species 58% contained *Atherina boyeri*, 19% shrimp and 14% *Mugil* spp. Other species as *Lepomis gibbosus*, *Carassius gibelio*, *Alburnus alburnus*, *Abramis* spp. and *Pseudorasbora parva* were also found. No cannibalism was observed.

Discussion. The growth of the pikeperch in the Fumemorte canal was one of the fastest observed for this species. This might be due to the geographical location: summer water temperatures at this latitude are close to the pikeperch physiological optimum (i.e. 27°C, Hokanson 1977). Thus 0+ become piscivorous early which speeds up their growth. The age at first maturity was also among the earliest reported but the usual difference between males and females was still observed. As for growth, the acquisition of the sexual maturity probably depended on the latitude: earlier maturity is related to fastest growth rate at lower latitudes (Lappalainen et al. 2003). The power function fitting the absolute fecundity and length was congruent with an early sexual maturity (Zivkov & Petrova 1993). Smaller females had a greater relative fecundity which

was seldom observed for this species (Lappalainen et al. 2003). This may be due to the short lifespan of the pikeperch in the Fumemorte canal bringing the females to express their full fecundity potential at their youngest age. However, older females displayed heaviest eggs: this is commonly observed for teleost fish. Further data on fecundity and egg size would be necessary to confirm these results. In the Fumemorte canal, adult pikeperch fed on fish but also on shrimp. Sandsmelt and mullet were only abundant in winter. Nevertheless, other species abundant all over the year also provide suitable preys. This fact associated with the low density of pikeperch could explain why no cannibalism occurred. Environmental conditions in the Rhône delta bring the pikeperch to adapt its life history traits thereby proving its plasticity.

Acknowledgements. Great thanks to P. Contournet for the sampling and to J. Lappalainen and P. Irz for their valuable comments.

References.

- Goubier, J. 1972. Acclimatation du Sandre (*Lucioperca lucioperca* L.) dans les eaux françaises. Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlung 18: 1147-1154.
- Hokanson, K.E.F. 1977. Temperature requirements of some percids and adaptations to the seasonal temperature cycle. Journal of the Fisheries Research Board of Canada 34: 1524-1550.
- Lappalainen, J., Dörner, H. & Wysujack, K. 2003. Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) - a review. Ecology of Freshwater Fish 12: 95-106.
- Schnute, J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 38: 1128-1140.
- Zivkov, M. & Petrova, G. 1993. On the pattern of correlation between the fecundity, length, weight and age of pikeperch *Stizostedion lucioperca*. Journal of Fish Biology 43: 173-182.

Le sandre (*Sander lucioperca* (L.)) : Biologie, comportement et dynamique des populations en Camargue (Bouches du Rhône, France)

Résumé

Le sandre est un Percidé largement répandu en Europe. Le fonctionnement de ses populations méridionales est cependant mal connu. L'objectif de ce travail est d'apporter des connaissances nouvelles sur l'écologie du sandre par l'étude de la population d'un réseau de canaux en Camargue (sud de la France). Différentes techniques ont été mises en œuvre pour étudier l'isolement de la population (génétique, morphométrie), l'utilisation de l'habitat (télémétrie), la biologie (traits de vie) et la dynamique dans le système. Le fonctionnement de cette population dépend plus de facteurs biotiques qu'abiotiques (contrairement à ce qui est observé sur les populations septentrionales), ainsi que de facteurs anthropiques (agriculture...).

Mots clés : *Sander lucioperca*, génétique, morphométrie, télémétrie, migration, habitat, croissance, traits d'histoire de vie, recrutement, dynamique de population, canal, irrigation, drainage.

The pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)): Biology, behaviour and populations dynamics in Camargue (Bouches du Rhône, France)

Abstract

Pikeperch is a Percid fish widely distributed in Europe, but little is known about the ecology of its most southern populations. The aim of this study was to provide new ecological knowledge on pikeperch by studying a population dwelling a canal network in Camargue (Southern France). A variety of methods were used to assess the isolation of the population (genetics, morphometrics), habitat use (telemetry), biology (life history traits) and dynamics in the system. The population's functioning is more dependent upon biotic than abiotic factors, which contrasts with the observations made on the Northern populations, and displays anthropogenic impacts (agriculture...).

Key words: *Sander lucioperca*, genetic, morphometric, telemetry, migration, habitat, growth, life history traits, recruitment, population dynamics, canal, irrigation, drainage.