



HAL
open science

Variabilité des traits d’histoire de vie de poissons d’eau douce Européens à différentes échelles spatiales et niveaux biologiques (population et espèce)

A. Blanck

► **To cite this version:**

A. Blanck. Variabilité des traits d’histoire de vie de poissons d’eau douce Européens à différentes échelles spatiales et niveaux biologiques (population et espèce). Sciences de l’environnement. Thèse de doctorat, Université Claude Bernard Lyon I, 2007. Français. NNT : . tel-02589353

HAL Id: tel-02589353

<https://hal.inrae.fr/tel-02589353>

Submitted on 15 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.

THESE

présentée

devant l'UNIVERSITE CLAUDE BERNARD - LYON 1

pour l'obtention

du DIPLOME DE DOCTORAT

(arrêté du 7 août 2006)

par

Aurélie BLANCK

Variabilité des traits d'histoire de vie de poissons d'eau douce Européens à différentes échelles spatiales et niveaux biologiques (population et espèce)

Soutenue le 29 Mai 2007

JURY :	S. DOLEDEC	(Président)
	J.M. GAILLARD	(Examineur)
	N. LAMOUREUX	(Directeur)
	M.J. ROCHET	(Rapporteur)
	A. VILA-GISPERT	(Rapporteur)

Travaux réalisés dans le Laboratoire d'Hydroécologie Quantitative
Cemagref – Unité de Recherche Biologie des Ecosystèmes Aquatiques

UNIVERSITE CLAUDE BERNARD – LYON I

Président de l'Université

Vice-Président du Conseil Scientifique

Vice-Président du Conseil d'Administration

Vice-Président du Conseil des Etudes et de la Vie Universitaire

Secrétaire Général

M. le Professeur L. COLLET

M. le Professeur J.F. MORNEX

M. le Professeur J. LIETO

M. le Professeur D. SIMON

M. G. GAY

SECTEUR SANTE

Composantes

UFR de Médecine Lyon R.T.H. Laënnec

UFR de Médecine Lyon Grange-Blanche

UFR de Médecine Lyon-Nord

UFR de Médecine Lyon-Sud

UFR d'Odontologie

Institut des Sciences Pharmaceutiques et Biologiques

Directeur : M. le Professeur D. VITAL-DURAND

Directeur : M. le Professeur X. MARTIN

Directeur : M. le Professeur F. MAUGUIERE

Directeur : M. le Professeur F.N. GILLY

Directeur : M. O. ROBIN

Directeur : M. le Professeur F. LOCHER

Institut Techniques de Réadaptation

Directeur : M. le Professeur MATILLON

Département de Formation et Centre de Recherche en Biologie Humaine

Directeur : M. le Professeur P. FARGE

SECTEUR SCIENCES

Composantes

UFR de Physique

UFR de Biologie

UFR de Mécanique

UFR de Génie Electrique et des Procédés

UFR Sciences de la Terre

UFR de Mathématiques

UFR d'Informatique

UFR de Chimie Biochimie

UFR STAPS

Observatoire de Lyon

Institut des Sciences et des Techniques de l'Ingénieur de Lyon

IUT A

IUT B

Institut de Science Financière et d'Assurances

Directeur : M. le Professeur A. HOAREAU

Directeur : M. le Professeur H. PINON

Directeur : M. le Professeur H. BEN HADID

Directeur : M. le Professeur A. BRIGUET

Directeur : M. le Professeur P. HANTZPERGUE

Directeur : M. le Professeur M. CHAMARIE

Directeur : M. le Professeur M. EGEA

Directeur : Mme. Le Professeur H. PARROT

Directeur : M. le Professeur R. MASSARELLI

Directeur : M. le Professeur R. BACON

Directeur : M. le Professeur J. LIETO

Directeur : M. le Professeur M. C. COULET

Directeur : M. le Professeur R. LAMARTINE

Directeur : M. le Professeur J.C. AUGROS

Remerciements

Ce travail n'aurait pas pu être réalisé sans l'aide précieuse de plusieurs personnes au niveau humain, scientifique, logistique et financier.

Je remercie en premier lieu le **Cemagref** de m'avoir accordé un financement durant 3 ans et demi. J'espère avoir apporté au laboratoire d'Hydroécologie Quantitative des avancées qui leur seront profitables dans leurs thématiques de recherche, notamment en dynamique des populations et en écologie des communautés.

Nicolas Lamouroux est à l'origine de ce sujet de thèse. Merci à toi Nico pour la liberté et la confiance que tu as su m'accorder tout au long de cette thèse, pour tes critiques et suggestions toujours pertinentes, mais aussi pour ton incontournable rigueur et lucidité.

Merci à **Marie-Joëlle Rochet** et **Anna Vila-Gispert** d'avoir accepté d'être rapporteurs de ce travail et à **Sylvain Dolédec** et **Jean-Michel Gaillard** pour leur participation au Jury.

Je souhaite remercier l'ensemble des membres de mon comité de thèse : **Hervé Capra**, **Jean-Michel Gaillard**, **Bernard Hugueny** et **Bernhard Statzner** pour leur soutien et apports scientifiques. Merci également aux co-auteurs des articles : **Pierre Sagnes** et **Pablo Tedesco** pour leur disponibilité, nombreux conseils avisés et important soutien.

Le travail de cette thèse est basé sur un important jeu de données bibliographiques qui n'aurait pas abouti sans l'aide et l'efficacité du **service de documentation** du Cemagref.

Une autre partie des données concerne un important travail de terrain mené sur l'Ain, l'Ardèche et le Rhône, mais aussi en Espagne, qui n'aurait jamais vu le jour sans l'aide et le dynamisme précieux de **Pascal Roger**. Merci à toi Pascal d'avoir bien voulu me suivre dans cette mystérieuse épopée espagnole en bravant vent, neige, froid et rivières gelées !! Je remercie également toutes les personnes du Cemagref (et elles sont nombreuses !) qui se sont portées volontaires et enthousiastes à participer à ce travail de terrain périlleux effectué sur le bassin Rhodanien.

Je voudrais remercier toute l'équipe de "poètes" du laboratoire d'Hydroécologie Quantitative pour leur soutien, leurs nombreux coups de main, pour m'avoir permis de travailler dans une ambiance sereine et agréable et m'avoir ouvert au monde de l'hydrobiologie qui il y'a encore 3

ans et demi m'était totalement étranger. Merci donc à **Hervé C.** et **Yves** pour vos précieux conseils et pour m'avoir soutenu tout au long de cette période. Merci aussi à **Arnaud, Béa, Bertrand, Dédé, Didier, Edwige, Gaby, Hervé P., Jeremy, Nico M., Thibaut** et **Ton** pour votre disponibilité, vos coups de mains, votre bonne humeur, votre sens de l'humour que j'adore, et les moments incontournables vécus avec vous sur le terrain. Ma thèse n'aurait sûrement pas été la même sans votre accueil chaleureux dont je garderai un excellent souvenir. Je remercie également mes anciens collègues de bureau dont **Martin** et **Claire** avec qui j'ai passé d'excellents moments.

Enfin, merci à **Bertrand, Delphine, Noémi** et **Sophie**, mes stagiaires qui m'ont fait gagner un temps précieux.

De façon plus personnelle, une très grande pensée pour :

- **Alexia, Audrey, Christophe** et **Inès**, qui même à plus de 700 km d'ici, n'ont pas cessé au cours de ces trois années de me faire rêver et de m'apporter leur précieuse amitié.
- **Julien**, merci pour ton amour, ton humour, ta folie et ta patience !
- **Mes parents** qui ont toujours été présents tout au long de ce chemin parcouru depuis "la ferme de la Mollière"...

Et puis, comment ne pas remercier mon petit coin de Paradis nommé la **baie de Somme** et mes périples dans les îles bretonnes, notamment **Ouessant** et **Molène** qui par leur beauté sauvage, m'ont aidé à remettre de l'ordre dans ma tête et dans ma thèse !

*Aux souvenirs de mon grand-père paternel
et de ma grand-mère maternelle,*

Résumé

Un objectif récurrent en écologie concerne la connaissance des traits d'histoire de vie et de leur variabilité. En eau douce, les contraintes environnementales sont omniprésentes pour les poissons et jouent un rôle important dans la variabilité des traits d'histoire de vie des organismes. Dans ce cadre, l'objectif principal de cette thèse consiste à étudier les liens entre les traits des poissons d'eau douce européens et l'environnement en privilégiant une approche à plusieurs niveaux biologiques (population et espèce) et échelles spatiales (continentale, régionale et locale).

Grâce à une importante somme de données biologiques et environnementales acquises à la fois par une vaste recherche bibliographique à l'échelle de l'Europe et un important travail de terrain sur le bassin Rhodanien, ce travail illustre (1) un effet de la température à l'échelle continentale et régionale sur plusieurs traits de populations, qui ne se confirme cependant pas pour toutes les espèces et (2) un effet très faible de l'hydraulique à l'échelle continentale et régionale sur les traits des populations. A l'opposé, au niveau de l'espèce, les relations entre les traits et l'hydraulique semblent prédominer sur les relations entre les traits et la température. L'hydraulique à l'échelle du micro-habitat joue un rôle d' "habitat template" pour les stratégies des espèces, les milieux peu profonds et rapides sélectionnant les espèces à stratégie démographique opportuniste. La comparaison entre la variabilité intraspécifique et la variabilité interspécifique des traits illustre la pertinence d'utiliser dans les approches comparatives interspécifiques et inter-communautés des traits d'espèces mesurés à l'échelle régionale et des traits d'espèces issus de la littérature comme la fécondité et les traits liés à la taille, et cela malgré leur variabilité intraspécifique.

En intégrant la variabilité de nombreux traits à plusieurs niveaux biologiques et échelles spatiales, ma thèse apporte des éléments de réflexion aux écologues de différentes disciplines telles que la dynamique et la biologie des populations, la biologie des espèces, l'écologie des communautés et l'écologie évolutive.

Mots-clés : Traits d'histoire de vie - poissons d'eau douce - variabilité intraspécifique - variabilité interspécifique - plasticité phénotypique - "habitat template" - Europe - Bassin Rhodanien - hydraulique - température - oxygène

Abstract

The objective of improving understanding of life-history traits of organisms and their variation is recurrent in ecology. It is now widely accepted that environmental constraints in freshwaters play a key role in life-history trait variations in fish. In this context, this work aims to study the relationships between life-history traits of European freshwater fish and their environment focusing on different biological levels (population and species) and different spatial scales (continental, regional and local scales).

Using biological and environmental data from published sources at the European scale and from field work in the Rhone river basin, this work illustrates (1) the effect of temperature at the continental and regional scales on several population traits, that are not confirmed for all species and (2) the weak effect of hydraulics at the continental and regional scales on population traits. By contrast, this work identifies more important relationships between hydraulics and traits than between temperature and traits at the species level. Microhabitat hydraulics seems to provide a template for species ecological strategies with fast-flowing and shallow microhabitats (riffles) selecting opportunistic species. The comparison between the intraspecific variation in traits and the interspecific variation in traits illustrates the relevance of using traits estimated at the species level and at the regional scale, and traits such as fecundity and traits associated with body size estimated at the species level from literature, in interspecific and inter-communities comparative approaches.

By integrating variation of multiple traits in different biological levels and at different spatial scales, my thesis provides interesting elements for ecologists of different disciplines such as population biology and dynamics, species biology, community ecology and evolutionary ecology.

Keywords: Life-history traits - freshwater fish - intraspecific variation - interspecific variation - phenotypic plasticity - "habitat template" - Europe - Rhone river basin - hydraulics - temperature - oxygen

PREMIERE PARTIE : SYNTHESE

1.	Introduction générale	7
1.1	Contexte de l'étude	7
1.2	Problématique et organisation du mémoire	11
2.	Variabilité intraspécifique des traits d'histoire de vie	17
2.1	Echelle continentale (Europe)	19
2.2	Echelle régionale (bassin Rhodanien)	25
3.	Variabilité interspécifique des traits d'histoire de vie	36
3.1	Les stratégies d'histoire de vie des espèces de poissons d'eau douce	36
3.2	Liens entre les stratégies d'histoire de vie des espèces et leurs préférences d'habitat locales	39
4.	Comparaison entre la variabilité intraspécifique et la variabilité interspécifique des traits d'histoire de vie	45
4.1	Quelle est la pertinence de définir des traits d'espèces ?	45
4.2	Influence de l'hydraulique et de la température sur la variabilité des traits d'histoire de vie	50
5.	Conclusions	54
6.	Références	57

DEUXIEME PARTIE : ARTICLES

P1 Large-scale intraspecific variation in life-history traits of European freshwater fish.

Blanck, A. and Lamouroux, N. (2007) *Journal of Biogeography*, **34**, 862-875.

P2 Relationships between life-history strategies of European freshwater fish and their habitat preferences.

Blanck, A. , Tedesco, P.A. and Lamouroux, N. (2007) *Freshwater Biology*, **52**, 843-859.

P3 Variation in biological traits of riverine fish populations in the Rhône basin, France.

Blanck, A, Sagnes, P. and Lamouroux, N. (in preparation for *Journal of Fish Biology*)

TROISIEME PARTIE : ANNEXES

A1 Synthèse bibliographique de traits d'histoire de vie (D1) :

A1.1 Quels jeux de données pour quels objectifs à atteindre ?

A1.2 Limites méthodologiques dans l'estimation des traits d'histoire de vie en partie responsables de la variabilité intraspécifique des traits

A1.3 Principales faiblesses du jeu de données bibliographiques et limites sous-jacentes dans les analyses

A2 Jeu de données biologiques sur le bassin Rhodanien (D3) :

A2.1 "Du prélèvement d'écailles au modèle de croissance"

A2.2 Mesures et estimations des traits morphologiques

A3 Références bibliographiques utilisées dans D1

Avant propos

Cette thèse comporte une synthèse en français de travaux s'intéressant aux liens entre les traits d'histoire de vie des poissons d'eau douce et leur environnement, en se focalisant au niveau biologique de la population et de l'espèce. Suite à cette synthèse, se trouvent 3 articles nommés P1, P2 et P3 publiés (P1 et P2) ou en préparation (P3).

La synthèse réfère largement aux articles P1, P2 et P3. Afin d'aider le lecteur à une meilleure compréhension du texte, j'ai choisi d'alléger la synthèse d'un ensemble de précisions méthodologiques (ex : méthodes et limites dans l'estimation des traits, analyses statistiques) qui sont détaillées dans les articles et parfois même dans les annexes.

Le "nous" et le "je" sont tous les deux utilisés dans le texte en faisant référence respectivement à l'ensemble des co-auteurs des articles et à des observations et interprétations personnelles.

Dans cette synthèse, je fais référence à quelques termes qui méritent d'être définis au préalable pour les 'non-spécialistes' :

Micro-habitat : conditions physiques observées au niveau de l'individu.

Tronçon : Portion de cours d'eau de quelques centaines de mètres à quelques kilomètres. Un changement de tronçon peut être défini par la confluence d'un tributaire, des modifications de la morphologie du lit ou de la vallée ou par des changements de la végétation riveraine.

Type d'habitat : milieu de vie des organismes défini à une échelle "macro-écologique" : rivière, lac, mer, estuaire,... Dans la synthèse, le terme type d'habitat fait référence aux milieux lotiques (rivières) et aux milieux lenticules (lacs, réservoirs et étangs).

Je fais également référence dans l'ensemble de ce mémoire à trois échelles spatiales que je définis comme suit :

Echelle continentale : échelle spatiale d'étude basée uniquement à l'échelle de l'Europe dans le texte.

Echelle régionale : échelle spatiale d'étude couvrant plusieurs cours d'eau au sein d'un même bassin versant (ex : bassin Rhodanien).

Echelle locale : échelle spatiale d'étude intra cours d'eau (ex : micro-habitat, tronçon).

Les articles :

L'article P1 traite de la variabilité intraspécifique des traits d'histoire de vie à l'échelle de l'Europe pour plusieurs espèces. Il met l'accent sur la quantification de la variabilité intraspécifique des traits, les liens entre les traits des populations et la latitude et le type d'habitat, et l'identification de traits de populations et traits d'espèces.

L'article P2 s'intéresse à la variabilité des traits d'histoire de vie entre espèces, en reliant les typologies de traits d'espèces aux préférences d'habitat locales des espèces.

Dans l'article P3, nous étudions la variabilité intraspécifique des traits d'histoire de vie et traits morphologiques entre sites du bassin Rhodanien pour plusieurs espèces, en mettant l'accent sur les liens entre les traits des populations et les conditions de température et d'hydrologie des sites du bassin Rhodanien.

PREMIERE PARTIE : SYNTHESE

1. Introduction

1.1 Contexte de l'étude

Les organismes vivants allouent leurs ressources d'une multitude de façons à la croissance, au métabolisme et à la reproduction, définissant ainsi leur "histoire de vie". Les **traits d'histoire de vie** décrivent donc toutes les caractéristiques biologiques des organismes en relation avec leur cycle de vie. Un réel engouement est né concernant l'utilisation des traits en écologie. Les traits permettent en effet de décrire le fonctionnement des populations et des espèces, les compromis entre différentes "fonctions" et constituent également les paramètres des modèles de dynamique des populations.

Les cours d'eau étant des systèmes aux contraintes environnementales (physiques, thermiques, chimiques) omniprésentes pour les poissons, les traits d'histoire de vie sont utilisés en eau douce pour comprendre les réponses des organismes à l'environnement, et cela dans différentes disciplines de l'écologie : en **dynamique des populations** pour comprendre et prédire la démographie des populations en fonction de leur environnement (Daufresne & Renault, 2006), en **écologie des communautés** pour comprendre et prédire la distribution des communautés dans leur environnement (Lamouroux *et al.*, 2002), en **bio-indication** pour évaluer l'impact de perturbations anthropiques sur les communautés de poissons par la mise en place d'un outil d'évaluation de la qualité du cours d'eau en analysant le peuplement piscicole (indice poisson, Oberdorff *et al.*, 2002), en **modélisation des préférences hydrauliques** des espèces pour comprendre les réponses individuelles des espèces au stress physique des rivières (Lamouroux & Souchon, 2002), en **écologie évolutive** pour comprendre la plasticité phénotypique des populations et l'adaptation des espèces à répondre à l'environnement (Abdoli *et al.*, 2007).

L'ensemble de ces études traitent de la variabilité des traits (inter-communautés, interspécifiques ou inter-populations) et s'intègrent dans différents cadres théoriques, parmi lesquels, le contexte de la **théorie d'histoire de vie** qui suppose que les associations entre traits se sont mises en place au cours de l'évolution par sélection naturelle (Stearns, 1976), et le concept de l'"**habitat template**" (Southwood, 1977 ; Southwood, 1988) qui met l'accent sur la variabilité spatio-temporelle de l'habitat comme facteur structurant majeur des communautés en fonction de leurs caractéristiques biologiques.

Ma démarche consiste à étudier la **variabilité intraspécifique et interspécifique** des traits d'histoire de vie de poissons d'eau douce en me situant à l'interface entre ces 2 cadres

théoriques. Avant de présenter les objectifs principaux de mon travail de thèse, je souhaite décrire ces deux "écoles" (appelées "école évolutive" et "habitat template"), les études s'y rapportant en hydrobiologie, ainsi que leurs limites.

Le contexte de la **théorie d'histoire de vie** suppose que les traits d'histoire de vie d'un organisme, associés entre eux par de nombreux compromis, sont favorisés au cours de **l'évolution** par **sélection naturelle**, sous un ensemble donné de pressions environnementales (Stearns, 1976). Une autre approche vient à considérer que les traits d'histoire de vie d'un organisme ne représentent pas nécessairement une "solution" pour un problème écologique donné, mais plutôt un héritage d'une population ou d'un taxon ancestral (Coddington, 1988). Selon ce contexte théorique de la théorie d'histoire de vie, les différences de traits entre espèces résultent de différences **phylogénétiques** entre espèces (ex : adaptation des espèces à leur environnement passé), de **l'adaptation** des espèces à des conditions écologiques actuelles différentes, et/ou de **contraintes** morphologiques, physiologiques différentes entre espèces. Les différences de traits entre populations résultent quant à elles de la **plasticité phénotypique** des individus à vivre dans des conditions écologiques différentes et/ou des différences génétiques entre populations. Les traits d'espèces dépendent donc à la fois des contraintes morphologiques, physiologiques des espèces, de l'histoire phylogénétique des espèces, de l'adaptation des espèces à leur environnement actuel se traduisant par la plasticité des populations et les différences génétiques entre populations, et des compromis existant entre traits (Fig. 1).

Dans ce contexte, de nombreuses études ont démontré la flexibilité des traits d'histoire de vie chez les **populations** de poissons d'eau douce (Golspink, 1978; Mann *et al.*, 1984 ; L'Abée-Lund *et al.*, 1989 ; Lobon-Cervia *et al.*, 1996 ; Lobon-Cervia & Rincon, 1998), en mettant notamment en évidence le rôle important de la température dans la **variabilité intraspécifique** des traits (Mann *et al.*, 1984; Sanström *et al.*, 1995 ; Abdoli *et al.*, 2007). Ces études se heurtent cependant à plusieurs limites. Tout d'abord, elles restent bien souvent descriptives sans quantifier la variabilité intraspécifique des traits. De plus, elles ne s'intéressent généralement qu'à l'étude d'une seule espèce en regardant la variabilité intraspécifique de un ou plusieurs traits (Mills, 1988; L'Abée-Lund *et al.*, 1989; Heibo *et al.*, 2005) ou à plusieurs espèces en regardant la variabilité intraspécifique d'un seul trait (Belk & Houston, 2002). Nous ignorons donc si les réponses des populations aux facteurs environnementaux se confirment pour plusieurs espèces et sont identiques dans leur sens de variation entre espèces.

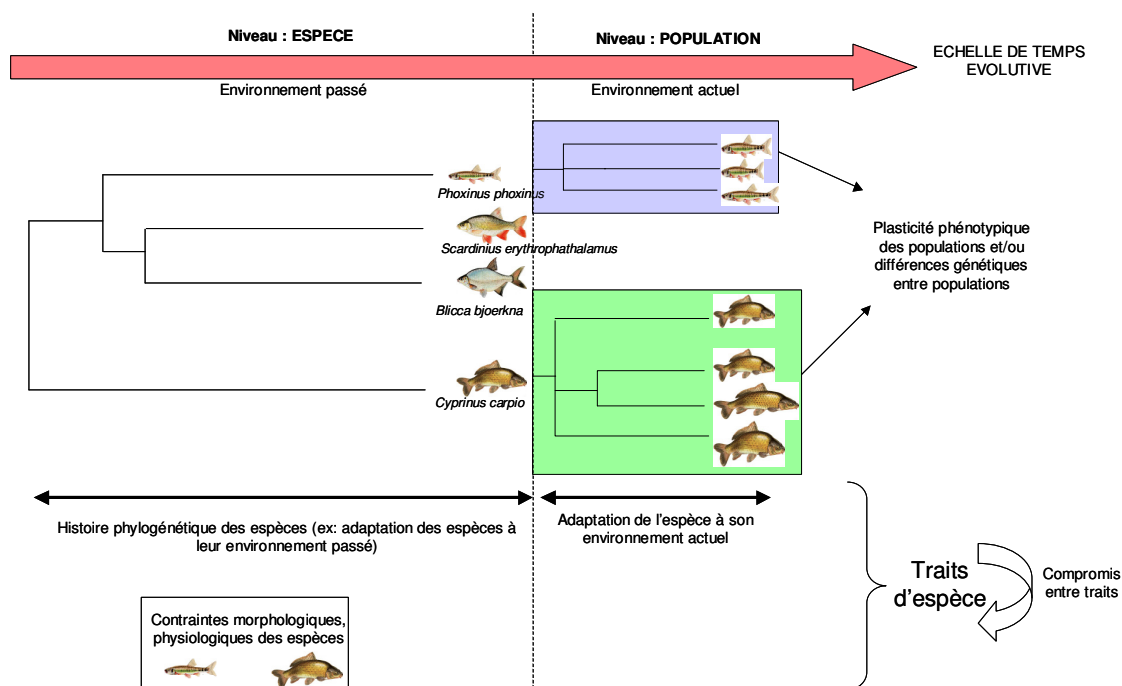


Figure 1 Présentation schématique du contexte de la théorie d'histoire de vie selon 2 niveaux biologiques (espèce et population). A gauche est représenté un arbre phylogénétique des espèces et à droite les différences de traits entre populations d'une même espèce. Les traits d'espèce dépendent alors de l'histoire phylogénétique des espèces, de l'adaptation des espèces à leur environnement actuel et/ou des contraintes morphologiques, physiologiques de l'espèce, ainsi que des compromis entre traits. Les échelles de temps ne sont pas respectées sur ce schéma. Les échelles de taille des poissons varient selon les espèces.

Le contexte théorique de l'"habitat template" considère, quant à lui, les traits des espèces comme un ensemble de caractéristiques qui permettent ou non aux espèces d'être présentes dans un habitat donné. Il suggère que l'habitat fournit un cadre dans lequel les caractéristiques environnementales varient à la fois dans le temps et dans l'espace, le maintien ou l'élimination des espèces dans ce cadre étant dicté par l'adéquation entre leurs traits biologiques et les caractéristiques de l'habitat. Cette approche des liens entre habitat et organismes peut être appréhendée à plusieurs échelles spatiales. Concernant les traits biologiques et les milieux aquatiques, Poff (1997) définit un ensemble de variables d'habitat structurantes à différentes échelles comme une série de "**filtres**" sélectionnant les espèces en fonction de l'adéquation de leurs traits aux contraintes imposées par les différents filtres (Fig. 2). Chez les poissons, de nombreuses études basées au niveau de la **communauté** se sont inspirées de ces hypothèses théoriques (Mérigoux *et al.*, 2001 ; Lamouroux *et al.*, 2002 ;

Goldstein & Meador, 2004 ; Tedesco, 2006) et révèlent notamment le rôle de l'hydraulique (Lamouroux *et al.*, 2002), de la variabilité hydrologique (Tedesco, 2006) sur la structure des communautés. Par exemple, les communautés de poissons se trouvant dans les mouilles (habitats profonds et peu rapides) comptent plus de grands individus à fécondité et à longévité élevées que les communautés de poissons se trouvant dans les radiers (habitats peu profonds et rapides) (Lamouroux *et al.*, 2002). L'intérêt d'étudier, dans ce contexte, les relations entre les traits des communautés et l'habitat est de développer par exemple des modèles de prédiction de réponses des communautés face à un changement de conditions hydrauliques dans un cours d'eau (Lamouroux *et al.*, 2006). Cependant, plusieurs limites viennent remettre en cause la pertinence de telles études. Tout d'abord, nous pouvons nous demander si les liens observés entre les traits des communautés et l'habitat se confirment pour plusieurs espèces. Il se peut également que des espèces possèdent des traits identiques, non pas parce qu'elles se trouvent dans un même habitat, mais plutôt parce qu'elles partagent un patrimoine génétique commun en étant phylogénétiquement proches ou parce qu'elles possèdent de mêmes contraintes morphologiques, physiologiques. On doit alors se demander si les liens entre les traits des communautés et l'habitat reflètent réellement les adaptations des espèces à leur environnement actuel ou simplement les contraintes morphologiques, physiologiques, historiques des espèces. De plus, la plupart de ces études s'appuient sur des analyses univariées testant les liens entre les traits et l'habitat, sans prendre en compte la covariation des traits entre eux, les traits étant liés entre eux par de nombreux trade-offs (Stearns, 1976). L'ensemble de ces limites suggère donc l'importance de s'intéresser aux réponses individuelles des espèces aux contraintes de l'habitat, en terme de stratégies d'histoire de vie. Chez les plantes, Ackerly *et al.* (2002) montrent un lien négatif observé au niveau de la communauté entre la taille de la feuille et le degré d'insolation qui n'est plus détectable au niveau de l'espèce, suggérant donc que le lien entre les traits fonctionnels des communautés et l'habitat surestime les capacités d'adaptation des espèces. Chez les poissons, il n'existe à ma connaissance aucune étude comparative sur les liens traits – habitat entre communautés et espèces. De plus, la plupart des études relatives au niveau de l'**espèce** s'attachent bien souvent à décrire des typologies de traits d'espèces de poissons d'eau douce, indépendamment de la notion d'habitat (Vila-Gispert & Moreno-Amich, 2002) ou liées uniquement aux préférences d'habitat à l'échelle continentale voir inter-continentale des espèces telles que leur rang latitudinal, leur distribution géographique ou encore leur type d'habitat (Winemiller & Rose, 1992 ; Vila-Gispert *et al.*, 2002).

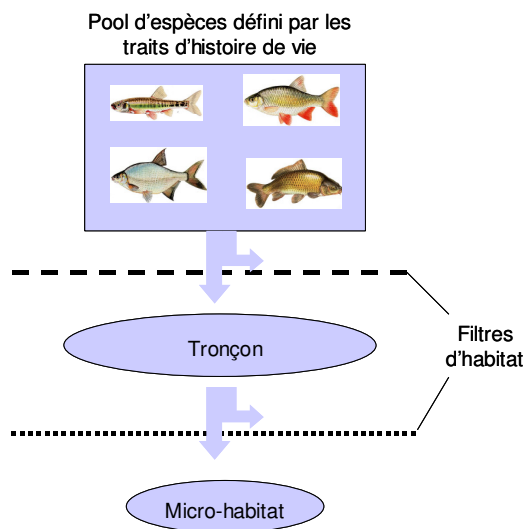


Figure 2 Présentation synthétique du modèle classique des filtres écologiques (Poff, 1997) selon lequel la présence d'une espèce à une échelle spatiale dépend de la possession des traits qui lui ont permis de franchir les filtres d'habitat (lignes pointillées).

L'"école évolutive" et l'"habitat template" traitent tous les deux des relations entre les traits et l'habitat à deux échelles de temps différentes (évolutive pour la théorie d'histoire de vie et écologique pour l'"habitat template"). A mon sens, elles constituent simplement des "visions d'esprit" différentes dans lesquelles les écologues de différentes disciplines s'intègrent, sans être pour autant exclusives.

1.2 Problématique et organisation du mémoire

La **problématique** de ma thèse consiste à étudier les liens entre les traits des poissons d'eau douce européens et l'environnement au niveau de la population et de l'espèce, en me plaçant dans les cadres respectifs de la théorie d'histoire de vie et de l'"habitat template" et en répondant aux 3 objectifs ci-dessous (Fig. 3) :

Variabilité intraspécifique des traits d'histoire de vie, P1 et P3 (Objectif 1) : Nous abordons une approche comparative de la variabilité intraspécifique des traits entre plusieurs espèces en identifiant les traits des populations répondant de façon générale (pour plusieurs espèces) aux facteurs environnementaux, à l'échelle continentale (latitude, type d'habitat) et à l'échelle régionale (température, hydraulique).

Variabilité interspécifique des traits d'histoire de vie, P2 (Objectif 2) : Dans un premier temps, nous identifions les stratégies d'histoire de vie des espèces de poissons d'eau douce européennes, et cela en éliminant la composante taxonomique des traits d'espèces. Dans un deuxième temps, nous testons les liens existant entre les stratégies d'histoire de vie des espèces et leurs préférences d'habitat locales (préférences hydrauliques et d'oxygène variant à l'échelle du micro-habitat et préférence de température variant à l'échelle du tronçon). Nous confrontons nos résultats obtenus aux liens observés dans la littérature entre les traits des communautés et l'habitat, afin de discuter de la force et de la généralité des réponses des communautés à l'habitat.

Comparaison entre la variabilité intraspécifique et la variabilité interspécifique des traits d'histoire de vie (Objectif 3) : Nous discutons dans un premier temps de la pertinence de définir des traits d'espèces mesurés à l'échelle régionale et continentale, compte-tenu de la variabilité des traits existant entre populations (en partie exploité dans **P1** et **P3**). Puis, nous confrontons les réponses des populations aux réponses des espèces à l'environnement (réponses basées à la fois sur nos propres résultats issus de **P1**, **P2** et **P3** et sur des observations provenant de la littérature), afin de discuter de l'influence de l'hydraulique et de la température sur la variabilité des traits d'histoire de vie.

Je me dois de préciser que mon travail de thèse ne me permet en aucun cas d'expliquer les causes de variabilité des traits en comparant les réponses des espèces aux réponses des populations à l'environnement. Il serait ambitieux, voir utopique de vouloir, dans mon cas, différencier la part de la variabilité des traits des espèces due aux contraintes morphologiques, physiologiques des espèces, à l'histoire phylogénétique des espèces, à la plasticité des populations et aux différences génétiques entre populations. Ce genre d'approche appartient exclusivement au domaine de l'écologie évolutive, où des études expérimentales sont notamment nécessaires afin de tester la signification adaptative de la variabilité des traits entre populations, ainsi que des études de génétique quantitative pour connaître la part de la variabilité environnementale et génétique dans la variabilité des traits.

J'ai fait le choix dans ce mémoire de m'intéresser à la problématique de la variabilité des traits d'histoire de vie de poissons d'eau douce en intégrant de multiples traits, différents niveaux d'organisation biologique et plusieurs échelles spatiales, et cela dans l'optique de *proposer des éléments de discussion aux écologues qui utilisent les traits d'histoire de vie*

dans leurs études sans parfois avoir analysé suffisamment les fondements mêmes de la notion de "trait". A travers les 3 objectifs cités, on s'interrogera par exemple sur la pertinence d'utiliser des traits d'espèces issus de la bibliographie en bio-indication et en écologie des communautés compte-tenu de leur variabilité intraspécifique ou encore sur la pertinence de transférer des modèles de dynamique des populations dans différents contextes géographiques sans que les paramètres des modèles (traits) en soient biaisés. C'est réellement selon ce point de vue que j'ai choisi d'orienter mon mémoire plutôt que dans l'adoption d'une voie de recherche plus spécifique, comme il aurait été possible (ex : Rôle de l'habitat physique sur la variabilité des traits).

L'ensemble de ce travail est rendu possible par une importante somme de *données acquises* au cours de cette thèse résultant à la fois d'une vaste recherche bibliographique de données biologiques et environnementales à l'échelle de l'Europe, et d'un important travail de terrain réalisé sur le bassin Rhodanien (Tableau I).

Le jeu de données biologiques bibliographiques (**D1**) est utilisé pour répondre à plusieurs objectifs : l'étude des réponses des populations à l'échelle continentale (Objectif 1 exploité dans **P1**), l'étude des réponses individuelles des espèces aux filtres d'habitat locaux (Objectif 2 exploité dans **P2**) et l'étude de la comparaison entre la variabilité intraspécifique et la variabilité interspécifique des traits (Objectif 3 exploité en partie dans **P1**). **D1** n'est pas utilisé en tant que tel pour répondre à ces 3 objectifs : les différents sous jeux de données de **D1** utilisés sont donc présentés dans **A1.1**. Réaliser une synthèse bibliographique suppose se confronter à un ensemble de problèmes et limites méthodologiques dans l'estimation des traits entre les différentes études, responsables en partie de la variabilité intraspécifique des traits. J'ai donc choisi de présenter dans **A1.2** un certain nombre de limites méthodologiques dans l'estimation des traits, et notre manière de s'en affranchir dans certains cas. Outre les limites méthodologiques, répondre à ces 3 objectifs en utilisant différents jeux de données issus de **D1**, suppose se confronter dans les analyses à un ensemble de limites statistiques et problèmes de représentativité des données dû à ce jeu de données bibliographiques "déséquilibré" (ex : traits estimés sur des populations différentes, nombre de populations différent entre espèces). Nous discutons ainsi dans **A1.3** des principales faiblesses de **D1** et des limites sous-jacentes dans les analyses.

Le jeu de données biologiques estimé sur 3 sites du bassin Rhodanien (**D3**) est utilisé à la fois dans l'étude des réponses des populations à l'échelle régionale (Objectif 1 exploité dans **P3**) et dans l'étude de la comparaison entre la variabilité intraspécifique et la variabilité

interspécifique des traits (Objectif 3 exploité en partie dans **P3**). J'ai choisi de présenter dans **A2** notre méthodologie utilisée pour estimer le taux de croissance (**A2.1**) et les traits morphologiques (**A2.2**) des poissons sur chacun des sites du bassin Rhodanien.

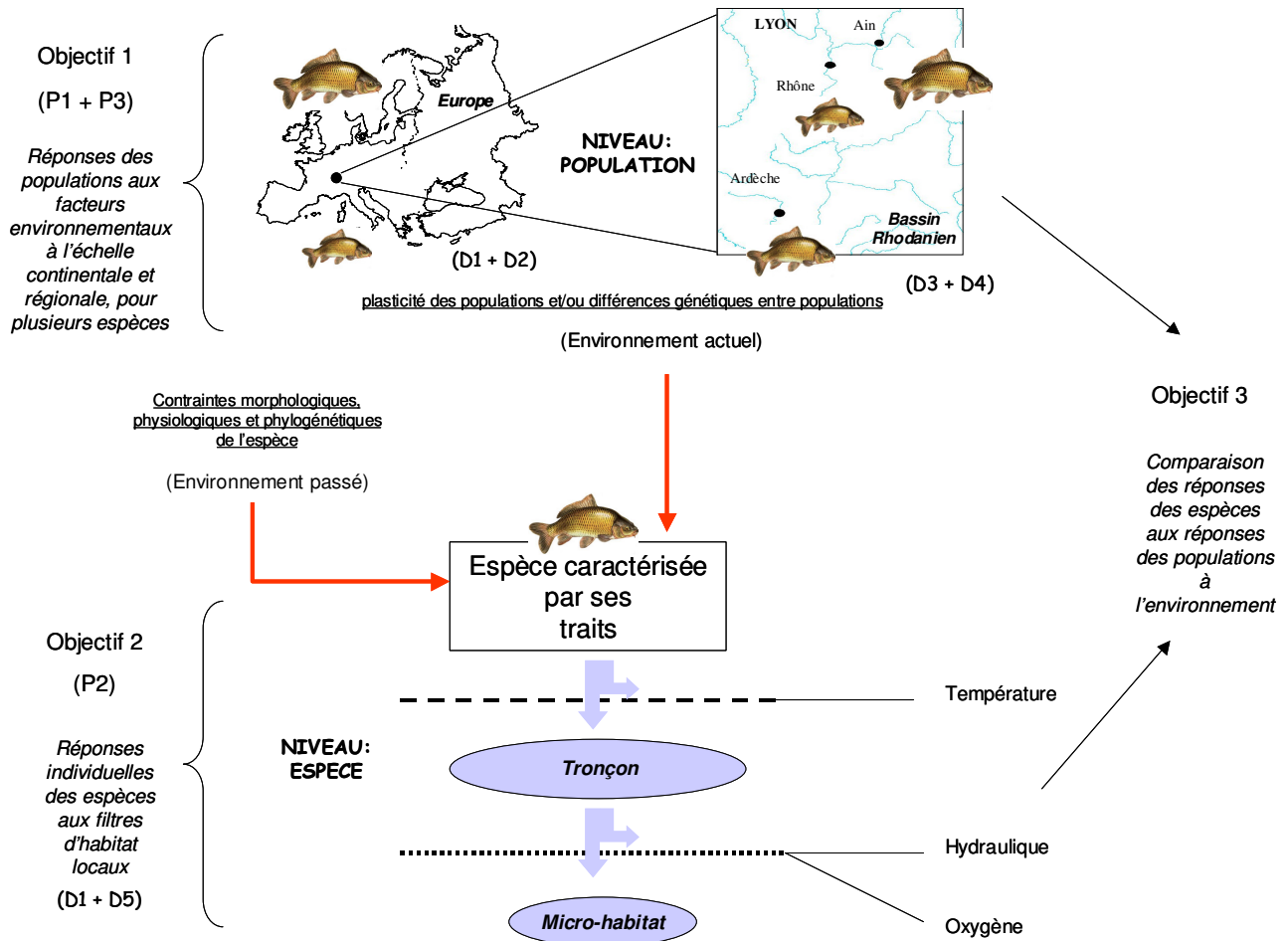


Figure 3 Présentation synthétique des objectifs exposés dans ce mémoire concernant l'étude de la variabilité des traits d'histoire de vie des poissons d'eau douce à 2 niveaux biologiques (population et espèce) et 3 échelles spatiales (continentale, régionale et locale). Les codes correspondent à ceux des publications (voir articles) et ceux des données utilisées (Tableau I).

Tableau I : Jeux de données utilisés au cours de la thèse : leur description, leur échelle, leur source, les articles et objectifs concernés

Niveau biologique	Données biologiques : description - échelle spatiale - source - articles - objectifs concernés	Données environnementales : description - échelle spatiale - source - articles - objectifs concernés
Population	<p>D1 : (accessible sur http://www.lyon.cemagref.fr/bea/lhq/anciens.shtml)</p> <p><i>Description :</i> Données quantitatives sur 11 traits d'histoire de vie pour 1089 populations de 25 espèces de poissons d'eau douce européennes (Fig. 4)</p> <p><i>Echelle :</i> Europe</p> <p><i>Source :</i> Synthèse bibliographique : consultation de plus de 200 références (A3)</p> <p><i>Articles :</i> Concerne P1</p>	<p>D2 :</p> <p><i>Description :</i> Recensement de la latitude pour 844/1089 populations et du type d'habitat (rivière ou lac) pour 739/1089 populations</p> <p><i>Echelle :</i> Europe</p> <p><i>Source :</i> Synthèse bibliographique</p> <p><i>Articles :</i> Concerne P1</p>
	OBJECTIF 1 – ECHELLE CONTINENTALE	
	<p>D3 :</p> <p><i>Description :</i> Données quantitatives sur 4 traits d'histoire de vie et 9 traits morphologiques, estimées pour 13 espèces de poissons d'eau douce (Fig. 4) sur 3 sites du bassin Rhodanien</p> <p><i>Echelle :</i> Bassin Rhodanien</p> <p><i>Source :</i> Campagne de terrain réalisée en Avril et Juin 2004 sur l'Ain, l'Ardèche et le Rhône + base de données "campagnes de pêche par point" répétées sur plusieurs années</p> <p><i>Articles :</i> Concerne P3</p>	<p>D4 :</p> <p><i>Description :</i> Caractéristiques moyennes inter-annuelles des 3 sites du bassin Rhodanien, concernant la température et l'hydrologie</p> <p><i>Echelle :</i> Bassin Rhodanien</p> <p><i>Source :</i> Compilation de données provenant de la banque HYDRO et de la Compagnie Nationale du Rhône (hydrologie) et du réseau national de bassin (température)</p> <p><i>Articles :</i> Concerne P3</p>
OBJECTIF 1 – ECHELLE REGIONALE		
Espèce	<p>D1 : (accessible sur http://www.lyon.cemagref.fr/bea/lhq/anciens.shtml)</p> <p><i>Articles :</i> Concerne P2</p>	<p>D5 :</p> <p><i>Description :</i> Classification de 24 espèces selon leurs préférences d'habitat locales : hydraulique, température et oxygène (cf. Box 3)</p> <p><i>Echelle :</i> Tronçon (température) et micro-habitat (oxygène et hydraulique)</p> <p><i>Source :</i> Classifications basées sur des données publiées : hydraulique (Lamouroux <i>et al.</i>, 1999a), température (Philippart & Vranken, 1983 et Küttel <i>et al.</i>, 2002) et oxygène (Küttel <i>et al.</i>, 2002)</p> <p><i>Articles :</i> Concerne P2</p>
OBJECTIF 2		



Figure 4 Espèces de poissons d'eau douce européennes utilisées dans les différentes études de cette thèse à l'échelle continentale (C) et régionale (R). Les échelles de taille des poissons varient selon les espèces.

2. Variabilité intraspécifique des traits d'histoire de vie

Depuis plus de 50 ans, de nombreuses études s'intéressent à recueillir des informations sur les traits des populations de poissons d'eau douce (taille et âge maximaux, croissance, mortalité, relation taille-poids) qui sont cruciales dans des perspectives de gestion des pêches. Ces traits étant sensibles à l'environnement, l'influence de facteurs abiotiques sur les traits d'histoire de vie de populations fait l'objet de nombreuses études, plus récentes et basées à différentes échelles spatio-temporelles. Ces dernières révèlent l'influence à la fois directe et indirecte de facteurs environnementaux sur les traits de populations. Le Tableau II présente une série d'exemples non exhaustifs de la variabilité intraspécifique des traits pour quelques espèces en révélant notamment l'importance de facteurs variant avec la latitude dans la variabilité de nombreux traits d'histoire de vie de populations, et l'importance de la température et de l'hydraulique sur les traits biologiques des populations. Ces réponses des populations correspondent à une plasticité phénotypique ou à une réponse adaptative aux facteurs environnementaux. L'intérêt de ces études vise à analyser le rôle de facteurs environnementaux dans la variabilité des traits entre populations, et cela dans la perspective d'un changement de conditions environnementales où il est nécessaire de disposer d'éléments qui permettront d'évaluer les capacités de réponses des populations. Nous ignorons cependant si les réponses des populations aux facteurs environnementaux se confirment pour plusieurs espèces et si elles sont identiques dans leur sens de variation entre espèces. Nous ignorons également si les réponses des populations varient entre des échelles de temps et d'espace différentes.

Dans ce contexte, l'intérêt de notre étude à l'échelle de la population est d'aborder :

- (1) Une approche comparative de la variabilité des traits de populations **entre plusieurs espèces**. L'intérêt est d'identifier les traits des populations qui répondent de façon générale (pour plusieurs espèces) à l'environnement actuel : à la latitude et au type d'habitat à l'échelle continentale (**P1**) et à la température et à l'hydraulique à l'échelle régionale (**P3**).
- (2) Une approche comparative de la variabilité des traits de populations **entre 2 échelles spatio-temporelles** très différentes (Europe et Bassin Rhodanien). L'intérêt est de pouvoir identifier l'échelle de variation des traits de populations.

Tableau II : Exemples de relations entre la variabilité intraspécifique des traits et les facteurs biotiques et abiotiques, à l'échelle continentale et régionale, pour quelques espèces de poissons d'eau douce.

Echelle de l'étude	Facteurs biotiques ou abiotiques	Réponses des traits de populations	Espèces	Références
Echelle continentale	Facteurs variant avec la latitude (température, photopériode, durée de la saison de croissance)	- lien négatif entre la latitude et la croissance	Perche, Vandoise, Truite	Heibo <i>et al.</i> , 2005 ; Lobon-Cervia <i>et al.</i> , 1996* ; Jonsson & L'Abée-Lund, 1993
		- lien positif entre la latitude et la longévité et négatif entre la latitude et la mortalité	Perche, Truite,	Heibo <i>et al.</i> , 2005 ; Jonsson & L'Abée-Lund, 1993
		- lien positif entre la latitude et l'âge à maturité	Perche, Truite, Anguille, Vairon	Heibo <i>et al.</i> , 2005 ; L'Abée-Lund <i>et al.</i> , 1989 ; Vollestad, 1992 ; Mills, 1988
		- lien négatif entre la latitude et l'investissement à la reproduction	Perche, Vandoise	Heibo <i>et al.</i> , 2005 ; Lobon-Cervia <i>et al.</i> , 1996*
Echelle régionale	Température	- lien positif avec la croissance	Chabot, Truite, Omble de fontaine	Abdoli <i>et al.</i> , 2007 ; Lobon-Cervia & Rincon 1998 ; Larsson & Berglund, 2005
		- lien négatif avec la longévité et positif avec la mortalité	Chabot, Perche	Abdoli <i>et al.</i> , 2007 ; Sandström <i>et al.</i> , 1995
		- lien négatif avec l'âge à maturité	Chabot, Saumon, Perche	Abdoli <i>et al.</i> , 2007 ; Baum <i>et al.</i> , 2005 ; Sandström <i>et al.</i> , 1995
		- lien positif avec la fécondité	Chabot, Perche	Abdoli <i>et al.</i> , 2007 ; Sandström <i>et al.</i> , 1995
		- lien positif avec la taille des oeufs	Chabot	Abdoli <i>et al.</i> , 2007
		- lien positif avec le coefficient allométrique de croissance	Chabot, Perche	Abdoli <i>et al.</i> , 2007 ; Sandström <i>et al.</i> , 1995
	Productivité	- lien positif avec la croissance	Grémille	Kangur <i>et al.</i> , 2003
		- lien positif avec le coefficient allométrique de croissance	Plusieurs espèces européennes	Mendes <i>et al.</i> , 2004
	Hydraulique	- vitesse élevée : forme du corps hydrodynamique, pédoncule caudale plus fin, position de la hauteur maximale plus en avant du corps	Ombles de fontaine, Truite arc-en-ciel,	McLaughlin & Grant, 1994 ; McGuigan <i>et al.</i> , 2003
		- croissance et survie juvénile supérieures en lac qu'en rivière, maturité plus précoce en lac qu'en rivière	Plusieurs espèces de la famille des Salmonidae	Klemetsen <i>et al.</i> , 2003
Densité	- lien négatif avec la croissance	Truite	Vollestad <i>et al.</i> , 2002	

* Note : Etude basée à l'échelle de la Sibérie

2.1 Echelle continentale (Europe, **P1**)

Les données utilisées

Dans ce chapitre, nous nous intéressons aux jeux de données **D1** et **D1.1** basés sur l'estimation de 11 traits d'histoire de vie d'après une synthèse bibliographique, pour 1089 populations de 25 espèces de poissons d'eau douce. Les 11 traits recueillis sont les suivants : taille maximale, longévité, taux de croissance et taille infinie du modèle de croissance de Von Bertalanffy, taux de mortalité, âge et taille à maturité, fécondité, taille des œufs, indice gonadosomatique (GSI) et durée de la saison de reproduction. Ces traits sont précisément définis dans **A1.2**. Entreprendre une approche comparative de la variabilité intraspécifique de plusieurs traits pour plusieurs espèces nécessite de se confronter à plusieurs limites :

- Des limites méthodologiques dans l'estimation des traits. Les traits peuvent par exemple dépendre de l'efficacité de pêche qui peut être très différente entre les études. Ces limites méthodologiques peuvent en partie être responsables de la variabilité intraspécifique des traits. Cependant, nous avons donc tenté de réaliser une base de données bibliographiques en réduisant au mieux la variabilité méthodologique existant entre populations, et cela compte-tenu à la fois des informations disponibles dans chacune des références et de notre connaissance sur les biais possibles dans l'estimation des traits. Dans **A1.2** je discute des limites méthodologiques possibles dans l'estimation des traits et de notre manière de s'en affranchir dans certains cas.
- Les traits sont bien souvent estimés sur des populations différentes, ce qui laisse place à un jeu de données "déséquilibré" où nous disposons d'un nombre de populations différent entre les combinaisons trait × espèce. De plus, toute analyse intraspécifique multivariée est rendue impossible dans ce chapitre car le nombre de populations pour lesquels plusieurs traits sont estimés de façon simultanée est extrêmement réduit. Ces limites sont détaillées dans **A1.3**.

Concernant les données environnementales, nous recensons la latitude et le type d'habitat pour chacune des populations lorsque ces informations sont disponibles (**D2**). La latitude et le type d'habitat sont recensés simultanément pour 609/1089 populations. Le type d'habitat est considéré lotique lorsque les poissons sont échantillonnés en rivière et lentique lorsqu'ils sont échantillonnés en lacs, réservoirs ou étangs. Nous nous sommes assurés que le rang latitudinal des populations de chaque espèce est représentatif de l'extension géographique de l'espèce.

Quantification de la variabilité intraspécifique des traits

Il est dans l'intérêt de tous les écologues des populations se penchant sur l'étude des relations entre les traits et l'environnement, de s'interroger sur l'ordre de grandeur de la variabilité intraspécifique des traits étudiés. Or, étonnamment, il n'existe à ma connaissance aucune étude chez les poissons **quantifiant la variabilité des traits existant entre populations**. A l'échelle continentale, nous montrons dans **P1** que les coefficients de variation des traits varient de l'ordre de 50 à 70% pour les traits associés à la fitness des individus tels le **taux de croissance**, le **taux de mortalité**, la **fécondité** et de l'ordre de 20 à 30% pour les traits liés à la morphologie et à la physiologie des organismes tels la taille des oeufs et les traits liés à la taille du corps des individus (Fig. 5). A l'échelle de l'Europe, cette variabilité intraspécifique des traits est liée à la fois à une variabilité environnementale, génétique et méthodologique (**A1.2**) entre populations. Bien que nous ne puissions pas discriminer ces 3 grands "types" de variabilité au sein de la variabilité intraspécifique d'un trait, l'importante variabilité du taux de croissance, du taux de mortalité et de la fécondité entre populations peut très probablement s'expliquer par la très forte influence directe de plusieurs facteurs abiotiques et biotiques sur ces traits (ex : température, productivité, teneur en oxygène, degré de compétition, densité de population), non pris en compte dans notre étude car malheureusement non disponibles. Quantifier la variabilité intraspécifique des traits permet donc de valider la pertinence de l'utilisation des traits tels que la croissance, la mortalité et la fécondité dans les études de réponses des populations aux facteurs biotiques et abiotiques à large échelle spatiale.

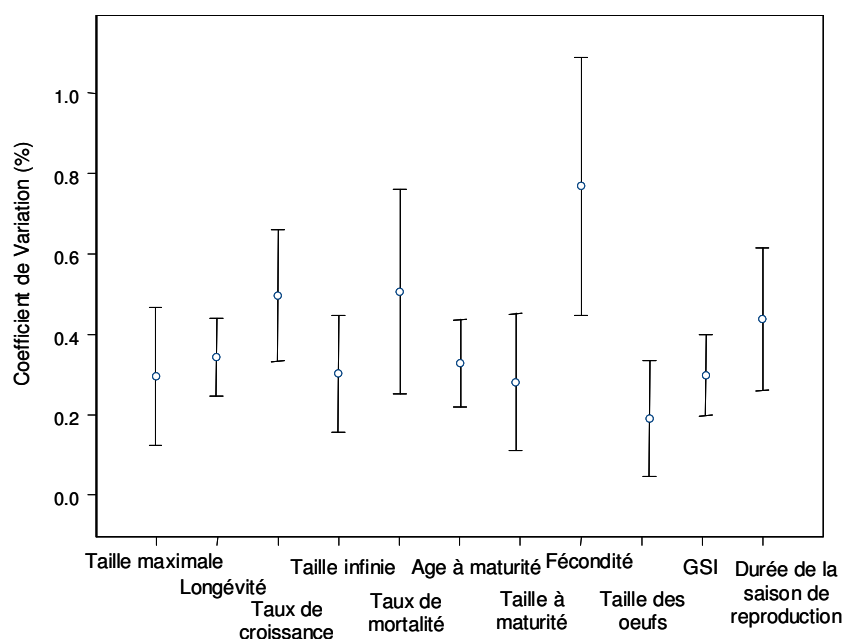


Figure 5 Coefficient de Variation (CV) moyen (moyenne des CV de chaque espèce) de chacun des traits d'histoire de vie, et leur écart-type.

Liens entre la latitude et la variabilité intraspécifique des traits d'histoire de vie

En se focalisant sur la variabilité environnementale responsable de la variabilité des traits existant entre populations, les facteurs (température, photopériode, durée de la saison de croissance) variant avec la **latitude** sont certainement les plus importants pour expliquer l'importante variabilité géographique des traits d'histoire de vie de la plupart des poissons d'eau douce d'Europe, distribués largement sur le continent. Dans ce mémoire, je ne ferai bien souvent allusion uniquement au facteur **température** variant négativement avec la latitude. Les études de populations à ce sujet montrent pour quelques espèces, une **diminution de la croissance** avec la latitude due à l'effet direct et positif de la température sur le métabolisme et la physiologie des poissons (Beverton, 1987), une **augmentation de la longévité** et par conséquent une **diminution de la mortalité** avec la latitude due théoriquement à une covariation positive entre taux de croissance et taux de mortalité (Charnov & Berrigan, 1991 ; Wootton, 1992), une **augmentation de l'âge à maturité** avec la latitude due théoriquement à une covariation positive entre taux de croissance et âge à maturité (Roff, 1984 ; Stearns & Koella, 1986 ; Charnov & Berrigan, 1991) et une **diminution de l'investissement à la reproduction** avec la latitude s'expliquant par un effet direct et positif de la température sur la fécondité et/ou un compromis entre croissance et fécondité chez les poissons (Stearns, 1992) (Tableau II). Bien que le sens de variation des traits en fonction de la latitude soit identique entre plusieurs espèces, nous montrons dans **P1** que certains traits de populations varient avec la latitude pour un grand nombre d'espèces alors que d'autres traits de populations varient avec la latitude pour une minorité d'espèces (**Table 3 dans P1**).

Il semble que la variabilité intraspécifique de la **longévité** et de **l'âge à maturité** soit reliée positivement à la latitude de façon générale (pour une grande partie des espèces) (Fig. 6). L'absence de covariation entre taux de croissance et longévité et entre taux de croissance et âge à maturité (**Table 4 dans P1**) suggère l'influence directe des facteurs variant avec la latitude, notamment la température, sur la variabilité intraspécifique de la longévité et l'âge à maturité. Dans un contexte régional, Pauly (1980) et Griffiths & Harrod (2007) montrent l'existence d'effets directs de la température sur la mortalité et par conséquent sur la longévité des poissons. Pauly (1980) suggère que la présence de prédateurs à plus forts besoins énergétiques dans les eaux chaudes dus à leur taux métabolique plus élevé, diminuerait la longévité des poissons proies. Cette hypothèse peut s'étendre à l'échelle continentale où les populations de basse latitude seraient sujettes à une pression de prédation plus forte que les populations de haute latitude.

P1 suggère un lien négatif entre le **taux de croissance** et la latitude, pouvant s'expliquer par un effet direct et négatif de la température sur la croissance, mais pour une minorité d'espèces seulement (Fig. 6). L'effet direct de la température sur la croissance à l'échelle continentale pour une faible proportion d'espèces s'explique très probablement par (1) la forte variabilité méthodologique dans l'estimation du taux de croissance entre populations (**A1.2**) et/ou par (2) des différences génétiques entre populations dans la norme de réaction entre le taux de croissance et la température. Cette seconde hypothèse est mise en évidence dans les études expérimentales où des individus de populations provenant de différentes latitudes sont élevés dans des environnements identiques, suggérant une base génétique dans les différences de croissance entre populations (Conover, 1990 ; Schultz *et al.*, 1996 ; Conover *et al.*, 1997). Bien que la règle de Bergmann (Bergmann, 1847), prédisant une augmentation de la taille avec la latitude, soit approuvée pour plusieurs groupes biologiques au niveau de la population, chez les poissons aucune étude n'a jusqu'à présent montré explicitement un lien positif entre la taille des individus des populations et la latitude (Belk & Houston, 2002). Notre étude dans **P1** suggère une augmentation de la **taille maximale** avec la latitude pour plusieurs espèces (Fig. 6), mais cette relation semble plutôt s'expliquer par la forte covariation existant entre la taille maximale et la longévité pour ces espèces.

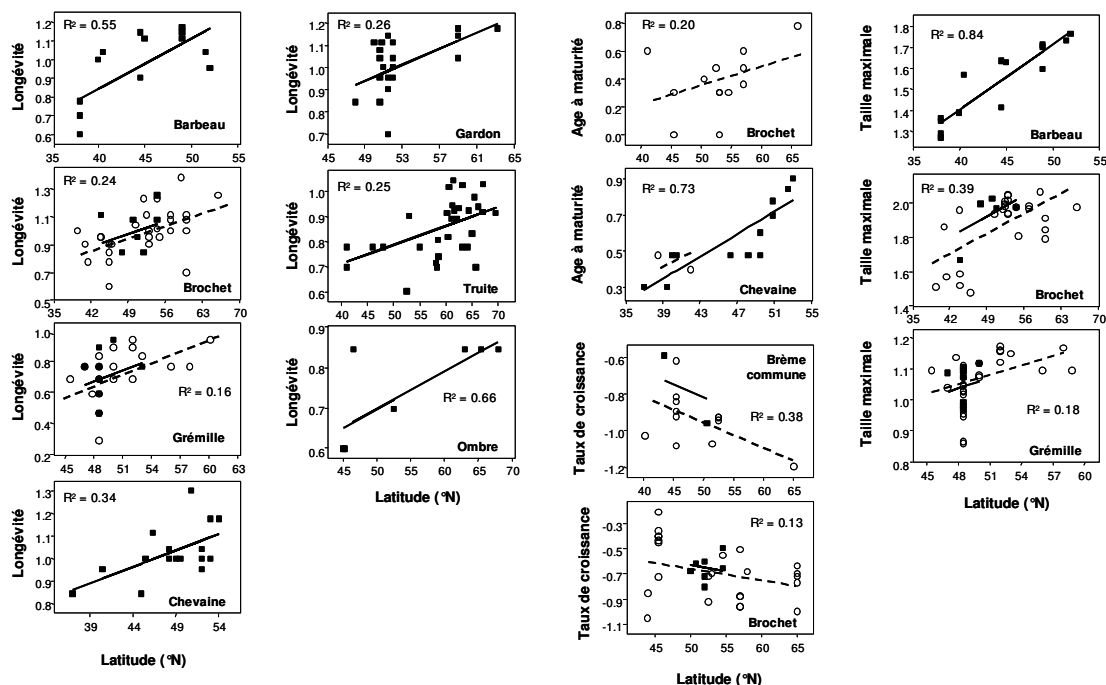


Figure 6 Liens entre la latitude et la variabilité intraspécifique des traits (en logarithme) à l'échelle continentale, avec un effet significatif de la latitude dans chacune de ces combinaisons trait × espèce ($P < 0.05$). Chaque carré correspond à une population en rivière et chaque rond à une population en milieu lentique. Les droites continues et discontinues correspondent aux droites de régression entre le trait et la latitude pour les populations en rivières et en milieux lenticques, respectivement. La longévité et l'âge à maturité sont exprimés en années, le taux de croissance en années⁻¹ et la taille maximale en mm (d'après **P1**).

Liens entre le type d'habitat et la variabilité intraspécifique des traits d'histoire de vie

Les traits d'histoire de vie et traits morphologiques variant également avec le stress hydraulique (Tableau II), nous pouvons supposer que les traits de populations diffèrent entre **types d'habitat** (ex : entre milieux lotiques et milieux lentiques), à l'échelle continentale. Cette dernière hypothèse a été vérifiée dans la littérature pour plusieurs espèces de **Salmonidae** qui montrent une croissance et survie juvénile plus importantes et une maturité plus précoce en lac qu'en rivière (Tableau II), mais aucunement pour les autres espèces de poissons d'eau douce (Griffiths *et al.*, 2004) où elle reste peu testée. Nous indiquons dans **P1** que peu d'espèces montrent une variabilité de traits entre populations de milieux lentiques et populations de rivière, excepté la truite *Salmo trutta* qui croît plus rapidement, se reproduit plus tardivement et à une taille plus élevée en milieu lentique qu'en rivière (Fig. 7). L'absence de liens entre la variabilité intraspécifique des traits et le type d'habitat pour une majorité d'espèces peut s'expliquer à la fois par la dominance de facteurs variant avec la latitude, et notamment la température, influençant directement les traits des populations dans les milieux lotiques et lentiques, mais également par l'importante diversité des caractéristiques hydrauliques des lacs et des rivières qui affecte les traits d'une multitude de façons (Lytle & Poff, 2003).

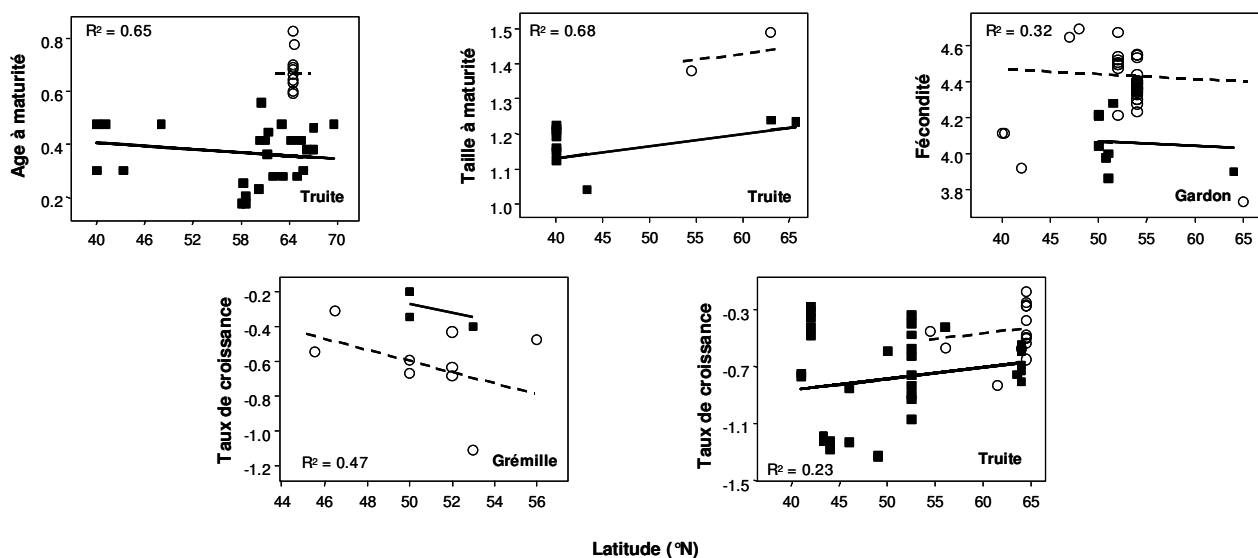


Figure 7 Liens entre le type d'habitat et la variabilité intraspécifique des traits (en logarithme) à l'échelle continentale, avec un effet significatif du type d'habitat dans chacune de ces combinaisons trait × espèce ($P < 0.05$). Dans chacun de ces cas, il n'existe pas d'effet de l'interaction latitude × type d'habitat sur la variabilité intraspécifique des traits. Chaque carré correspond à une population en rivière et chaque rond à une population en milieu lotique. Les droites continues et discontinues correspondent aux droites de régression entre le trait et la latitude pour les populations en rivières et milieux lentiques, respectivement. L'âge à maturité est exprimé en années, le taux de croissance en années⁻¹, la taille à maturité en mm et la fécondité en nombre d'œufs (d'après **P1**).

Implications

L'ensemble de mes résultats à l'échelle continentale implique la prise en compte de la latitude (température) dans les **études de comparaison des réponses des populations** à l'échelle continentale, et la possibilité de négliger, dans ces études, le type d'habitat dans lequel se trouvent les populations, excepté pour la truite. De la même manière, afin de rendre transférables et valides les modèles de **dynamique des populations** dans des cours d'eau appartenant à différents contextes géographiques, il est important de tenir compte de la température des sites d'étude qui influence à l'échelle continentale des paramètres pouvant être importants dans les modèles tels que la longévité, l'âge à maturité, la taille et la croissance des individus. Nous supposons que ces modèles peuvent être utilisés dans plusieurs types d'habitat sans que les paramètres du modèle deviennent biaisés (sauf pour la truite).

Perspectives : Une meilleure connaissance de la variabilité environnementale et génétique des traits de populations d'après D1, à l'échelle continentale...

Il n'est pas possible de discriminer la part de la variabilité génétique et environnementale dans la variabilité intraspécifique de chacun des traits à l'échelle continentale. Par contre, étudier plus précisément les facteurs responsables de la variabilité intraspécifique de chacun des traits est envisageable et devrait constituer un intérêt majeur pour de nombreux écologues ayant désormais accès à notre base de données **D1**. En effet, avec les coordonnées géographiques de chacune des populations, il sera possible de les spatialiser et d'estimer grâce à une base de données S.I.G. (Système d'Information Géographique), une température et altitude moyenne pour chacune des populations étudiées dans **D1**. Cette information devrait donc permettre de tester l'importance de la température et de l'altitude réelle des sites d'étude dans la plasticité des populations, pour plusieurs espèces à l'échelle continentale. D'autre part, il sera également envisageable de tester des différences de traits entre populations en lien avec une histoire génétique différente entre populations. Peut-on identifier par exemple des différences de traits entre populations de poissons d'eau douce se trouvant dans les aires de distribution ayant été colonisées par les glaciations au quaternaire et les populations de poissons d'eau douce se trouvant dans les zones refuges méridionales ? Cette question a déjà été posée au niveau de l'espèce par Griffiths (2006) qui suggère des caractéristiques différentes entre espèces appartenant à ces aires différentes. Il sera donc possible d'identifier les traits semblant être plus sensibles à une variabilité environnementale entre populations de ceux semblant être plus influencés par la variabilité génétique entre populations. Ce nouveau jeu de données

complété devrait donc permettre de satisfaire nombre d'écologues de différentes disciplines telles que la biologie et dynamique des populations, l'écologie évolutive mais aussi la biogéographie.

2.2 Echelle régionale (Bassin Rhodanien, **P3**)

Les données utilisées

Notre seconde approche comparative concerne l'étude de la variabilité intraspécifique des traits de 13 espèces de poissons d'eau douce au sein de 3 sites du bassin Rhodanien. 4 traits d'histoire de vie et 9 traits morphologiques sont estimés suivant une méthodologie comparable entre sites et entre espèces (**D3**). Le taux de mortalité est un trait estimé pour chacune des populations (espèce \times site) d'après une base de données de campagnes de pêche par point répétées sur plusieurs années et saisons. Les campagnes de pêche par point consistent à échantillonner par pêche électrique des poissons dans des unités d'habitat de plusieurs mètres carré choisis dans des radiers, mouilles, chenaux et berges. Une des principales limites de cette base de données de campagnes de pêche par point réside dans le fait que dans les grands cours d'eau (ex : Ain, Ardèche et Rhône) l'obtention d'échantillons quantitatifs sur de très grandes surfaces est très difficile, et ces pêches sont souvent d'une efficacité restreinte. Le taux d'échantillonnage par rapport à la surface totale est au maximum de l'ordre de 4/1000 sur les 3 sites du bassin Rhodanien. De plus, le taux de mortalité étant estimé à partir de campagnes de pêche inter-annuelles, ce trait de population peut montrer une variabilité entre populations due en partie à une variabilité inter-annuelle des conditions environnementales. D'autres traits comme le coefficient allométrique de croissance (exposant de la relation taille-poids), le taux de croissance et la taille infinie issus du modèle de croissance de Von Bertalanffy ainsi que des traits morphologiques sont estimés, pour chacune des populations, d'après des données individuelles résultant d'un important travail de terrain effectué sur le bassin Rhodanien en Avril et Juin 2004. Compte-tenu du coût d'un tel travail de terrain pour mener à bien cette approche comparative, ces traits de population sont estimés sur un nombre limité d'individus (en moyenne 16 individus), avec pour objectif d'échantillonner pour chaque population à la fois des petits, moyens et grands individus. Malgré ces limites, ces traits sont considérés comme représentatifs de la population dans l'environnement actuel. Nous vérifions dans **P3** que les estimations de ces traits de population ne sont pas affectées par la variabilité temporelle (pour le taux de mortalité) ou individuelle

(pour les autres traits). Les méthodes employées pour estimer l'ensemble de ces traits sont détaillées dans **P3**. La méthodologie utilisée pour estimer les paramètres de croissance et les traits morphologiques est détaillée dans **A2.1** et **A2.2**, respectivement.

Les trois sites étudiés du bassin Rhodanien ont été choisis pour appartenir à des contextes **climatiques** et **hydrauliques** différents (Box 1, Fig. 8). La variabilité de la température de l'eau est de l'ordre de 2 à 3°C au printemps et à l'été, le site du Rhône ayant une température moyenne de l'eau supérieure à celle du site de l'Ardèche et du site de l'Ain (Box 1). Le site de l'Ain présente de fortes contraintes physiques avec une vitesse moyenne deux fois supérieure à la vitesse moyenne du site de l'Ardèche et quatre fois supérieure à la vitesse moyenne du site du Rhône (Box 1).

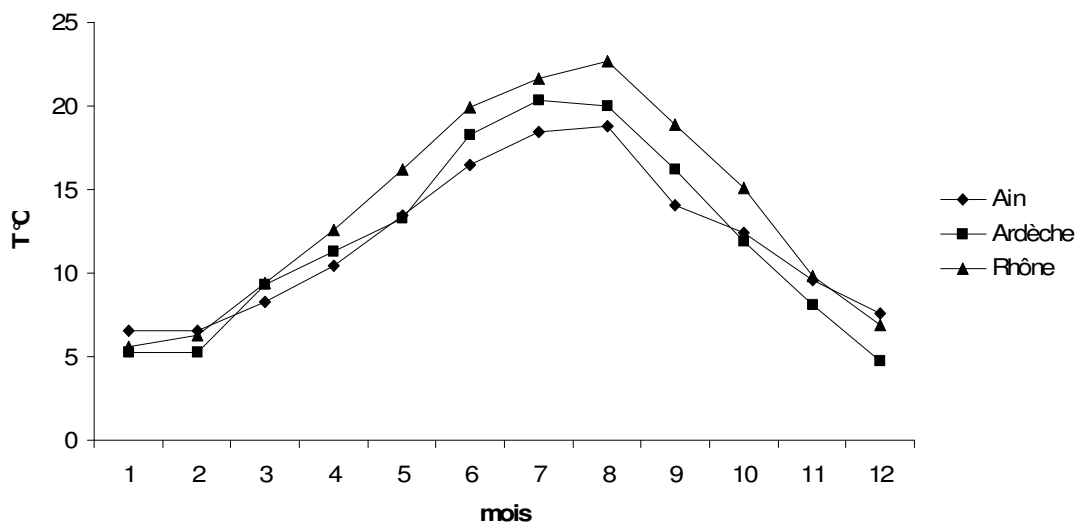
Box 1 : Les caractéristiques des sites du Bassin Rhodanien (D4)

Caractéristiques hydrauliques inter-annuelles des 3 sites du bassin Rhodanien :

	Ain	Ardèche	Rhône Court Circuité
Q_{80} ($m^3 s^{-1}$)*	36.00	4.12	12.56
Hauteur d'eau moyenne (m) à Q_{80}	0.87	0.50	1.37
Largeur moyenne (m) à Q_{80}	68.61	25.64	103.86
Vitesse moyenne ($m s^{-1}$) à Q_{80}	0.60	0.32	0.09

* Q_{80} = Débit dépassé de 80% du temps

Température moyenne inter-annuelle sur les 3 sites du bassin Rhodanien :





Ain (Saint Maurice de Gourdan)



Ain (Saint Maurice de Gourdan)



Ardèche (Voguë)



Ardèche (Lanas)



Rhône (Rhône Court Circuité)



Rhône (Rhône Court Circuité)

Figure 8 Photographies des 3 sites d'étude du bassin Rhodanien appartenant aux rivières de l'Ain, l'Ardèche et du Rhône.

Variabilité intraspécifique des traits d'histoire de vie

Parmi les traits de populations étudiés, la **croissance** est un des traits les plus sollicités par les écologues des populations, car elle semble être reliée à une multitude de facteurs biotiques et abiotiques, à l'échelle régionale. Parmi les facteurs influençant la croissance des individus d'une population, la température est certainement le principal facteur à considérer. Comme pour les autres ectothermes, elle agit directement et positivement sur le métabolisme et la physiologie des poissons (Coutant, 1987), et donc sur l'allocation des ressources et la croissance (Tableau II). La productivité, les conditions hydrauliques des sites d'étude ainsi que la densité intraspécifique apparaissent comme d'autres facteurs secondaires mais importants à considérer dans la variabilité intraspécifique de croissance de plusieurs espèces de poissons à l'échelle régionale (Tableau II). Nous montrons dans **P3**, l'importance d'un autre facteur environnemental dans la variabilité de croissance entre populations, rarement pris en compte car difficile à quantifier : la **disponibilité en habitat hydraulique favorable** à l'espèce. Je définis dans mon étude cette disponibilité comme l'habitat hydraulique local préféré par l'espèce en terme de vitesse et de hauteur d'eau sur un site donné. Pour chaque espèce montrant des différences de croissance entre sites, les populations se trouvant dans des sites aux conditions d'habitat hydraulique qui leur sont plus favorables ont tendance à avoir une croissance réduite par rapport aux populations qui se trouvent dans des sites aux conditions d'habitat hydraulique moins favorables pour elles (Exemple pour le Hotu, Fig. 9). Bien que nous définissions la disponibilité en habitat favorable à l'espèce dans notre étude en fonction des préférences hydrauliques des espèces et non des préférences de température des espèces, ce résultat est en accord avec le "concept de l'équilibre thermal". Ce concept suggère que les populations qui vivent dans des habitats loin de leur optimum thermique se caractérisent par une faible densité et des individus à faible fécondité, la fécondité étant maximisée dans des conditions plus optimales (Vannote & Sweeney, 1980). Cela suppose une diminution de la croissance pour les populations vivant dans des conditions d'habitat qui leur sont plus favorables, due à un compromis négatif entre reproduction et croissance et/ou à une compétition intraspécifique plus élevée. A cette échelle régionale, la croissance des individus de la population semble donc pour quelques espèces, étonnamment plus sensible à la qualité de l'habitat du site qu'aux variations de température. Cette dernière observation concorde avec l'étude à l'échelle régionale de Abdoli *et al.* (2007) qui ne montre aucun lien entre le taux de croissance issu du modèle de Von Bertalanffy et la température chez le chabot.

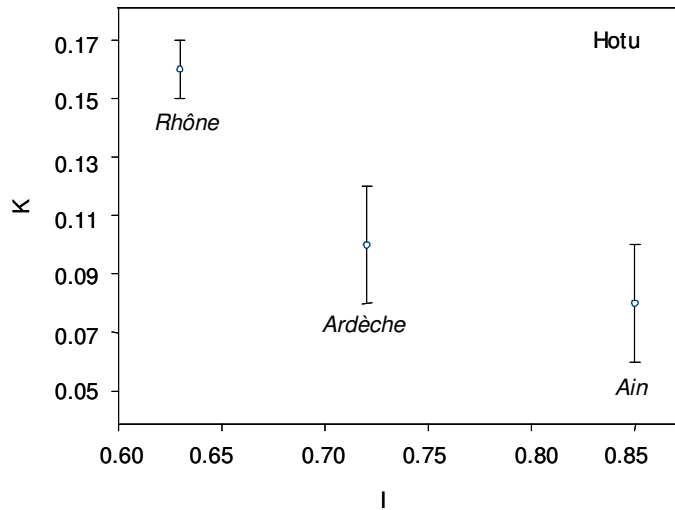


Figure 9 Lien entre le taux de croissance K (années^{-1}) et l'indice de densité I , pour le Hotu sur chacun des sites du Bassin Rhodanien. I reflète la disponibilité en habitat hydraulique favorable à l'espèce. Les barres d'erreur correspondent aux erreurs standard de K (d'après **P3**).

La **mortalité** est également un trait faisant l'objet de plusieurs études de populations à l'échelle régionale en étant souvent relié indirectement à la température, dû aux covariations existantes entre le taux de croissance et le taux de mortalité (Charnov & Berrigan, 1991 ; Wootton, 1992). Des différences de mortalité entre populations à l'échelle régionale peuvent également s'expliquer par des conditions hydrauliques très différentes entre sites (Tableau II). Ce trait ne semble néanmoins pas répondre dans **P3** à l'environnement à l'échelle du bassin Rhodanien pour une majorité d'espèces. Nous montrons un lien positif entre le taux de mortalité et la **température** qui ne semble concerner qu'une minorité d'espèces (Exemple pour la Perche Soleil, Fig. 10). L'absence de covariation entre le taux de croissance et le taux de mortalité dans **P3** suggère l'influence directe de la température sur la mortalité pour ces quelques espèces. Notre résultat concorde avec l'hypothèse de Pauly (1980) selon laquelle la température favoriserait la présence de prédateurs aux besoins énergétiques plus importants (dus à leur taux métabolique plus élevé), accentuant ainsi la mortalité des poissons proies.

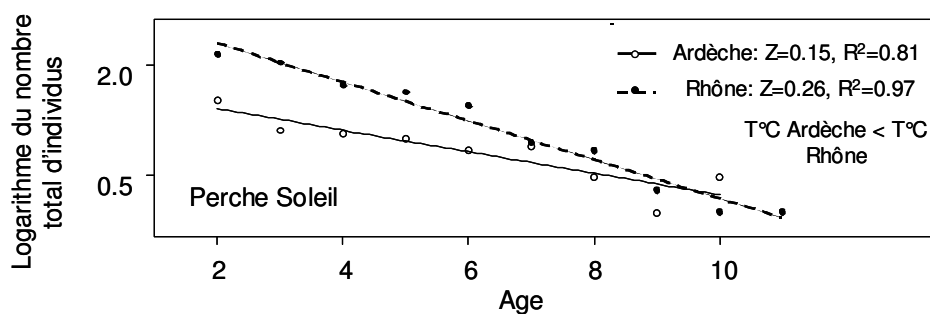


Figure 10 Différences du taux de mortalité Z entre sites pour la Perche Soleil (Z est la pente de la régression linéaire entre le logarithme du nombre total d'individus et les classes d'âge) (d'après **P3**).

Le **coefficient allométrique de croissance** défini comme l'exposant b de la relation taille-poids ($W = a L^b$, où W = poids en g et L = taille en mm) et reflétant la "robustesse" des individus, est un trait variant entre populations à l'échelle régionale en fonction de facteurs tels que la température et la productivité (Tableau II). Au sein du bassin Rhodanien, ce trait semble dans **P3** être positivement relié à la **température** des sites, mais pour une minorité d'espèces seulement. Pour quelques espèces, les individus du Rhône (site le plus chaud) sont plus robustes que les individus des autres sites. Cela s'explique probablement par l'effet direct et positif de la température pendant la période de croissance sur certains paramètres physiologiques des jeunes poissons comme la capacité de recherche de nourriture et d'alimentation, l'ingestion et l'assimilation des ressources, le taux de digestion, l'efficacité de digestion et/ou le taux métabolique.

Bien que des variations de température entre sites de l'ordre de 2 à 3°C pendant le printemps et l'été semblent avoir un effet positif sur le taux de mortalité et le coefficient allométrique de croissance des populations en accord avec la littérature, nous montrons dans **P3** que les liens entre les traits de populations et la température dans ce contexte régional ne se confirme que pour une minorité d'espèces. Une variabilité de température de l'ordre de 3°C correspond à l'ordre de grandeur de l'anomalie thermique positive prédite par les modèles de changements global de température (IPCC, 2001). Dans la perspective d'un **réchauffement global**, il est nécessaire de disposer d'éléments qui permettent d'évaluer les capacités de réponses des populations. Au vu des résultats évoqués à cette échelle régionale, nous supposons que les régimes thermiques ne modifient pas les traits de toutes les espèces et que seules certaines espèces vont répondre au réchauffement global en modifiant leur stratégie de vie. De plus, je pense que des traits de croissance, autre que le taux de croissance issu du modèle de Von Bertalanffy, seraient certainement plus pertinents à utiliser dans les études de réponses des populations à la température (ex : taux de croissance annuels).

Variabilité intraspécifique des traits morphologiques

La variabilité des **traits morphologiques** entre populations peut être attribuée à différents facteurs explicatifs comme la prédation, la productivité, mais aussi l'hydraulique. Plusieurs études ont démontré par exemple que la vitesse du courant est corrélée, pour quelques espèces, à plusieurs traits morphologiques des populations, comme le ratio de finesse (la hauteur du corps divisée par la taille du corps), la largeur du pédoncule caudal, la position de la hauteur maximale le long du corps (Tableau II). On s'attend donc à ce que les individus des populations se trouvant dans des milieux à forte vitesse soient de forme plus hydrodynamique,

avec un pédoncule caudal plus fin et une position de la hauteur maximale plus en avant du corps, que les individus des populations situés dans des milieux à vitesse plus faible. L'Ain et l'Ardèche présentant des vitesses moyennes plus élevées que le Rhône (Box 1), nous aurions pu supposer d'après ces prédictions hydrodynamiques que les populations de l'Ain et/ou de l'Ardèche soient caractérisées par des individus aux formes plus hydrodynamiques que les populations du Rhône. Or ces prédictions hydrodynamiques ne se confirment pas dans **P3** (Exemple pour le Goujon, Fig. 11). Les différences de morphologie observées entre populations pour une majorité d'espèces semblent plutôt être attribuées à des **différences génétiques** entre populations. En effet, les goujons que nous observons en Ardèche semblent correspondre à une nouvelle espèce de goujon (*Gobio alverniade*) décrite en France par Kottelat & Persat (2005). Il semble donc probable que nous soyons en présence de goujons qui appartiennent à des morphs différents ou des espèces différentes, au sein du bassin Rhodanien. L'absence de lien entre la morphologie des populations et les conditions hydrauliques moyennes des sites, peut s'expliquer par le fait que les traits morphologiques sont moins sensibles à la variabilité environnementale et plus sensibles à la variabilité génétique que les traits d'histoire de vie. Mousseau & Roff (1987) et Roff (2001) suggèrent que les traits morphologiques présentent une plus forte héritabilité (variabilité génétique/variabilité environnementale) que les traits d'histoire de vie. Cette hypothèse confirmerait les relations observées dans notre étude entre la variabilité intraspécifique des traits d'histoire de vie et l'environnement des sites, et les relations présumées entre la variabilité intraspécifique des traits morphologiques et la variabilité génétique entre populations.

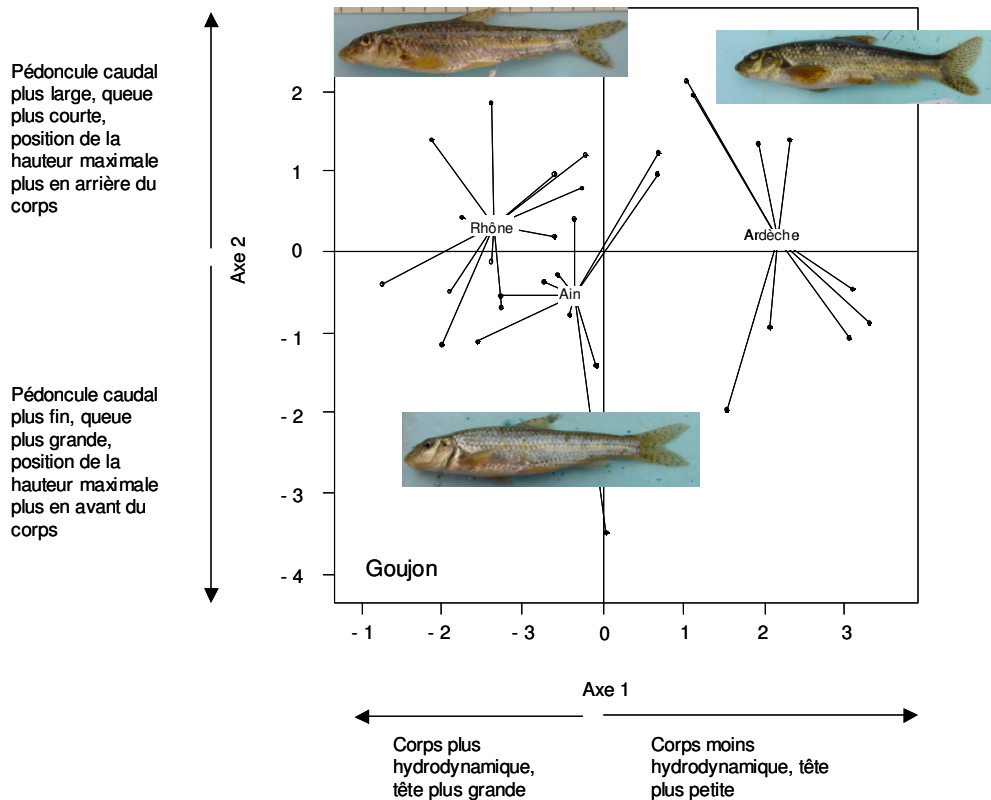


Figure 11 Carte factorielle d'une ACP représentant des différences de forme du corps entre les individus des 3 sites, chez le Goujon (d'après P3).

Différences de variabilité intraspécifique des traits entre espèces

Notre approche comparative suggère que **la variabilité des traits** (traits d'histoire de vie et traits morphologiques) **entre sites ne se confirme pas pour toutes les espèces**. Il est reconnu que la diversité des traits d'espèces diminue lorsque les contraintes environnementales sont fortes (Statzner *et al.*, 2001). Dans ce contexte, nous pouvons supposer que les conditions physiques stressantes (ex : vitesses fortes) sélectionnent les espèces adaptées de façon très proche à leur environnement voir les espèces spécialistes, et les environnements avec des pressions de sélections moins fortes sélectionnent les espèces pour leur plasticité phénotypique. Dans P3, nous indiquons que toutes les espèces préférant les micro-habitats à faible vitesse (milieux peu contraignants) montrent globalement des différences significatives de traits entre sites, alors que les espèces préférant les micro-habitats à forte vitesse (milieux contraignants) montrent soit une très forte, soit une très faible variabilité de leurs traits entre sites (**Tables 3 et 6 dans P3**). Une autre hypothèse suppose que les espèces eurythermes aient tendance à présenter une plus grande variabilité dans leurs traits que les espèces sténothermes, plus spécialisées. Nous montrons en effet que toutes les espèces eurythermes présentent des différences globalement significatives de traits entre sites, à l'exception de la loche franche, alors que toutes les espèces sténothermes présentent des différences non significatives de

leurs traits entre sites, à l'exception du barbeau (**Table 1 dans P1 et Table 6 dans P3**). L'utilisation de l'habitat hydraulique des espèces et/ou leurs préférences de variabilité de température pourraient donc en partie expliquer les différences de variabilité intraspécifique des traits entre les espèces.

Perspectives : liens entre les taux annuels de croissance et la température

Plusieurs auteurs ont montré que l'effet de la température sur la croissance des individus des populations de poissons varie en fonction de la classe d'âge considérée (Brander, 1995 ; Kjellman & Eloranta, 2002 ; Abdoli *et al.*, 2007). Par exemple, Abdoli *et al.* (2007) montrent une relation positive entre la température et la croissance pour les chabots les plus jeunes, et une relation négative entre la température et la croissance pour les chabots les plus âgés. Pour les individus matures, ce lien négatif s'expliquerait par l'effet positif de la température sur l'allocation des ressources à la reproduction, ce qui réduirait de fait l'allocation d'énergie dévouée à la croissance. Dans ce contexte, il est envisagé de poursuivre notre étude en quantifiant pour chaque espèce sur chacun des sites, leurs taux annuels de croissance à différents âges successifs, et de tester pour plusieurs espèces, le lien entre taux annuels de croissance et température des sites.

Perspectives : comprendre les différences de variabilité intraspécifique des traits entre espèces et les différences de variabilité intraspécifique entre traits

La variabilité intraspécifique des traits en fonction de facteurs environnementaux à l'échelle régionale ne se confirme pas pour l'ensemble des espèces dans notre étude. Après avoir identifié quels traits des populations répondent à l'environnement actuel dans la perspective d'évaluer les réponses des populations à un changement d'environnement, il semble important de connaître quelles sont les espèces concernées. Les différences de variabilité intraspécifique des traits entre espèces peuvent s'expliquer par (1) des différences dans l'utilisation de l'habitat hydraulique et thermique des espèces et/ou par (2) des histoires phylogénétiques différentes entre espèces (on suppose les espèces ayant divergé depuis longtemps avoir une variabilité intraspécifique de leurs traits plus importante que les espèces ayant divergé plus récemment). Afin de tester ces hypothèses de façon pertinente, il est nécessaire de quantifier les coefficients de variation de chacun des traits et de chacune des espèces, et de comparer les coefficients de variation des traits entre espèces. Cette perspective nécessite de compléter notre jeu de données en estimant les traits sur plus de 3 sites, pour plusieurs espèces. Lier les coefficients de variation des traits d'espèces aux préférences environnementales des espèces

et à leur histoire phylogénétique, nous permettrait donc de comprendre pourquoi certaines espèces présentent une variabilité intraspécifique de leurs traits plus importante que d'autres, et de prédire les changements dans la structure de communautés de poissons à long terme suite à une modification environnementale.

Il serait également très intéressant de comparer les coefficients de variation obtenus entre traits, en réalisant une typologie de la variabilité intraspécifique des traits. Cette étude nous permettrait d'émettre des hypothèses sur les mécanismes des pressions de sélection agissant sur la variabilité des traits.

Comparaison de la variabilité intraspécifique des traits entre l'échelle continentale et régionale

Notre étude de la variabilité intraspécifique des traits à 2 échelles spatiales différentes nous suggère que la mortalité (liée à la longévité) est un trait répondant à la température à la fois à l'échelle continentale pour une majorité d'espèces et à l'échelle régionale pour une minorité d'espèces. Cette relation positive entre la **mortalité** et la **température** semble dans les deux cas refléter une influence directe de la température sur ce trait. La mortalité étant un paramètre important pris en compte dans les **modèles de dynamique des populations**, le transfert de ces modèles, intégrant la mortalité, dans un cours d'eau différent d'une même région ou dans un contexte géographique complètement différent suppose la prise en compte dans ces modèles de la température des sites d'étude. Nous montrons également que le taux de **croissance** issu du modèle de Von Bertalanffy est un trait répondant à la température pour des **gammes de température au moins supérieures à 3°C**, et cela pour quelques espèces. En dessous de cette gamme, la variabilité de la croissance entre populations semble être attribuée, pour quelques espèces, à un facteur rarement pris en compte dans les études de populations : la **disponibilité en habitat hydraulique favorable** à l'espèce. La croissance étant également un paramètre important pris en compte dans les modèles de dynamique des populations, le transfert de ces modèles, intégrant le taux de croissance des individus, dans un cours d'eau différent aux variations de température $\leq 3^\circ\text{C}$ suppose la prise en compte dans ces modèles de la disponibilité en habitat hydraulique favorable à l'espèce. Le transfert de ces modèles dans un cours d'eau appartenant à un contexte géographique différent aux variations de température $> 3^\circ\text{C}$ suppose, quant à lui, la prise en compte dans ces modèles de la température des sites d'étude et de la disponibilité en habitat hydraulique favorable à l'espèce. Enfin, dans

la mesure où nous mettons en évidence **un effet faible de l'hydraulique** variant entre sites d'étude sur les traits des populations à l'échelle continentale et régionale, excepté pour la truite, nous supposons que les modèles de dynamique des populations de différentes espèces (hormis la truite), sont valables dans des cours d'eau à hydraulique variable.

*Perspectives : l'étude de la variabilité de la croissance et de la mortalité entre populations appartenant à différents contextes géographiques, chez la truite *Salmo trutta**

Dans ce contexte d'approche comparative de la variabilité intraspécifique des traits entre échelles spatiales différentes, il est envisagé de tester la variabilité de la croissance et de la mortalité entre populations de truite appartenant à des groupes géographiques différents et à des contextes hydrologiques et climatiques différents : populations du nord ouest de l'Espagne, du centre de l'Espagne, du sud de la France et du nord ouest de la France. L'idée est à la fois d'identifier les facteurs environnementaux responsables de la variabilité intraspécifique des traits, mais également de comparer la quantification de la variabilité intraspécifique de ces traits entre échelles géographiques différentes : entre cours d'eau d'une même région, entre régions d'un même pays et entre pays ; et cela afin d'identifier quelle est l'échelle de variabilité des traits. En effet, dans le cadre des études concernant les relations entre la variabilité temporelle de l'habitat hydraulique et la structure des populations de truite (Cattanéo *et al.*, 2002), il semblerait intéressant d'avoir une idée sur la validité du développement de tels modèles dans différents cours d'eau, différentes régions, voir différents pays. Dans ce contexte, nous avons rassemblé des données biologiques de populations de truite dans plusieurs cours d'eau français et espagnols, ainsi que des données de description de l'habitat physique et de température de ces cours d'eau, et cela grâce en partie à la collaboration avec plusieurs partenaires scientifiques espagnols et français, dans le partage des données.

3. Variabilité interspécifique des traits d'histoire de vie (P2)

3.1 Les stratégies d'histoire de vie des espèces de poissons d'eau douce

En se basant sur la théorie des stratégies adaptatives et sur des patterns de traits d'histoire de vie observés chez les poissons, plusieurs études comparatives de traits d'histoire de vie ont identifié trois grandes stratégies démographiques chez les poissons, toutes identiques entre les différentes études mais avec des appellations différentes (Kawasaki, 1980 ; Baltz, 1983 ; Wootton, 1984; Winemiller, 1989; Winemiller & Rose, 1992). Winemiller (1989) et Winemiller & Rose (1992) sont les auteurs des études les plus récentes à ce sujet, et proposent trois **stratégies démographiques** (équilibre, opportuniste et périodique) suivant un continuum triangulaire de réponses adaptatives des poissons nord américains et tropicaux à la prévisibilité des variations environnementales du milieu (Fig. 12). Des continua triangulaires aboutissant à trois stratégies optimales ont aussi été proposés pour interpréter les patterns observés chez les plantes et les insectes (Grime, 1977 ; Southwood, 1977 ; Greenslade, 1983). Chez les poissons nord américains et tropicaux, des attributs associés à une taille moyenne à grande, une fécondité faible et un important investissement à la ponte (soins parentaux, oeufs de grande taille) caractérisent la **stratégie d'équilibre**. La **stratégie opportuniste** regroupe des espèces de très petite taille à longévité réduite et à maturité précoce, présentant une longue saison de reproduction, une fécondité faible et produisant des petits œufs. La **stratégie périodique** est caractérisée par des espèces de taille relativement importante, produisant un grand nombre de petits œufs, avec une absence de soins parentaux, une maturité tardive et présentant une courte saison de reproduction.

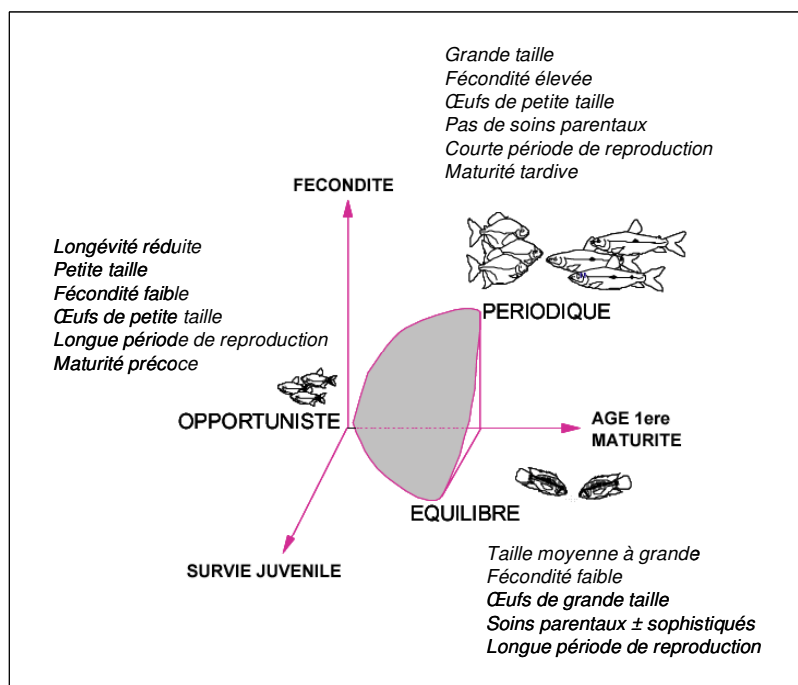


Figure 12 Stratégies démographiques des poissons (adaptée d'après Winemiller & Rose, 1992)

Concernant les espèces européennes, Vila-Gispert & Moreno-Amich (2002) identifient clairement des espèces aux stratégies opportunistes et périodiques, ainsi que des espèces aux caractéristiques intermédiaires. L'absence d'espèces européennes à stratégie d'équilibre s'explique très probablement par la diversité réduite des espèces européennes comparativement aux espèces nord américaines et tropicales.

Quelle que soit l'origine géographique des espèces (Nord américaines, tropicales ou européennes), d'importantes différences de corrélations entre traits apparaissent entre espèces appartenant à des ordres différents ; suggérant l'existence de **contraintes phylogénétiques** des espèces. Par exemple, les espèces de Salmoniformes présentent une forte corrélation négative entre la fécondité et la taille des œufs, par opposition aux espèces de Cypriniformes et Perciformes (Vila-Gispert & Moreno-Amich, 2002). Des biais taxonomiques peuvent donc interférer dans la comparaison interspécifique des stratégies.

Nous effectuons dans **P2** une analyse comparative de la variabilité interspécifique des traits en utilisant les traits moyens d'espèces du jeu de données bibliographiques **D1.2**. Les limites sur l'utilisation de traits moyens d'espèces dans cette étude sont discutées dans **A1.3**. En enlevant la contrainte taxonomique des traits de reproduction et des traits démographiques entre les 24 espèces européennes considérées (Box 2), notre typologie de traits d'espèces confirme l'existence d'espèces aux stratégies opportunistes, périodiques et intermédiaires (Fig. 13). En plus des caractéristiques des stratégies des espèces européennes décrites par Vila-Gispert *et al.* (2002), les espèces opportunistes se caractérisent dans notre étude par une croissance rapide et une longévité réduite, par opposition aux espèces périodiques à croissance lente et durée de vie élevée (Fig. 13). Les traits allométriques, que je définis comme égaux à $\text{trait} / (\text{taille maximale})^\beta$ où β est la pente de la régression log linéaire entre le trait et la taille maximale, sont projetés en variables supplémentaires sur l'ACP de la figure 13. Ils laissent apparaître l'existence probable d'une troisième stratégie se caractérisant par une fécondité réduite, des œufs de grande taille et une durée de vie longue (Axe 2 négatif). Cette stratégie ressemble fortement à la stratégie d'équilibre décrite par Winemiller (1989) et Winemiller & Rose (1992), mais ne semble concerner qu'une minorité d'espèces européennes dans notre étude où le nombre d'espèces prises en compte est faible. Cette étude confirme que les stratégies observées par Winemiller ne sont pas essentiellement des stratégies liées à la phylogénie des espèces et/ou aux contraintes morphologiques des espèces, mais probablement des réponses adaptatives des espèces à leur environnement.

Box 2 : Méthode de régression phylogénétique d'élimination de la composante taxonomique

Les analyses comparatives interspécifiques considèrent généralement toutes les espèces comme indépendantes les unes des autres. Or l'histoire évolutive des espèces (la contrainte phylogénétique) est en partie responsable de la variabilité des traits existant actuellement entre espèces. Des biais phylogénétiques peuvent interférer dans les analyses comparatives interspécifiques. Il semble donc judicieux lorsqu'on souhaite comparer les traits entre espèces indépendamment de leur histoire évolutive, d'éliminer la composante phylogénétique des traits d'espèces.

Faute de phylogénie disponible sur l'ensemble des 24 espèces (connaissance de toutes les longueurs des branches), la composante taxonomique est éliminée des traits d'espèces. Nous utilisons, pour se faire, la méthode de régression phylogénétique décrite par Diniz-Filho *et al.* (1998). Conceptuellement, cette approche partage la valeur d'un trait d'une espèce en une valeur phylogénétique et une valeur résiduelle résultante de l'évolution adaptative indépendante de chaque espèce. Elle utilise un modèle de décomposition de la variance totale d'un trait entre un groupe d'espèces pour séparer l'influence de l'auto-corrélation phylogénétique de caractéristiques spécifiques aux espèces. Pour des analyses comparatives, elle utilise une analyse en coordonnées principales sur la matrice $n \times n$ de distances phylogénétiques (ou taxonomiques). Chaque trait est régressé sur les axes de cette analyse. La valeur résiduelle de ce modèle représente la variabilité du trait considéré qui est indépendante de la proximité phylogénétique entre espèces. Cette valeur résiduelle est utilisée dans notre approche comparative interspécifique (**P2**). Le faible nombre d'espèces dans notre jeu de données, ainsi que leur appartenance majeure à une seule famille (16/24 espèces appartiennent à la famille des cyprinidés) justifient l'emploi de cette méthode. Cette méthode est plus souple qu'une méthode similaire développée par Cheverud *et al.* (1985), car elle ne fait pas d'hypothèse sur la forme de la relation entre auto-corrélation phylogénétique et distance phylogénétique.

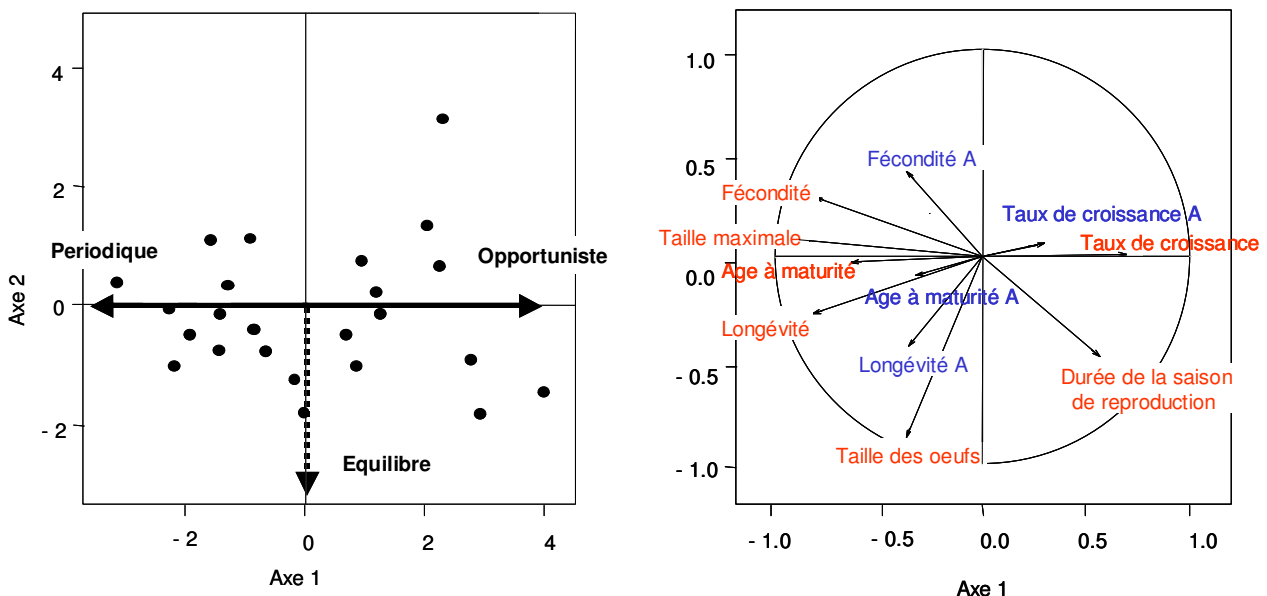


Figure 13 Résultat d'une ACP basée sur l'étude de 7 traits démographiques et de reproduction moyens (en rouge) pour 24 espèces de poissons européennes, pour lesquels la composante taxonomique a été éliminée des traits (Box 2). Cette typologie de traits reflète l'existence de trois stratégies démographiques. En bleu sont représentés les traits allométriques (traits A) projetés en variables supplémentaires sur l'ACP (d'après **P2**).

3.2 Liens entre les stratégies d'histoire de vie des espèces et leurs préférences d'habitat locales

Les études s'intéressant aux liens entre ces stratégies démographiques et l'habitat des espèces sont rares. Elles identifient essentiellement des relations entre les stratégies des espèces et leur préférences d'habitat à l'échelle continentale voir inter-continentale comme leur rang latitudinal, leur type d'habitat ou encore leur distribution géographique (Winemiller & Rose, 1992 ; Vila-Gispert *et al.*, 2002). Les travaux de Tedesco (2006) sont les seuls à ma connaissance à tester réellement les prédictions de Winemiller, à savoir l'existence de relations entre les stratégies démographiques des poissons et la variabilité environnementale du milieu. Dans le cadre du "**river habitat templet**" (Townsend & Hildrew, 1994), Tedesco (2006) montre que des stratégies spécifiques des espèces de poissons de l'Afrique de l'Ouest sont sélectionnées en fonction de la saisonnalité hydrologique du milieu. Par exemple, dans les milieux à forte saisonnalité, les espèces à stratégie périodique sont prépondérantes au sein des **communautés** de poissons, alors que dans les milieux à faible saisonnalité les espèces à stratégie d'équilibre sont majoritaires au sein des communautés. Dans ce même cadre, l'étude de Lamouroux *et al.* (2002) révèle le rôle de **l'hydraulique à l'échelle du micro-habitat** et du tronçon sur plusieurs traits des communautés de poissons. Par exemple, les communautés de poissons se trouvant dans les mouilles (habitats profonds et peu rapides) comptent plus de grands individus à fécondité et à longévité importantes que les communautés de poissons se trouvant dans les radiers (habitats peu profonds et rapides) (Lamouroux *et al.*, 2002). Bien que focalisées au niveau de la communauté, ces études révèlent le rôle important de l'hydraulique comme filtre d'habitat sélectionnant les espèces en fonction de leurs traits.

Dans ce contexte, nous testons dans **P2** les liens existants entre les stratégies démographiques des espèces et leurs préférences hydrauliques locales (Box 3). Les micro-habitats peu profonds à vitesse élevée (**radiers**) semblent sélectionner les espèces à **stratégie opportuniste** par rapport aux autres micro-habitats (Fig. 14). **P2** suggère que la taille maximale, la longévité, la croissance, la croissance relative à la taille, la fécondité et la fécondité relative à la taille sont des traits contribuant fortement à cette importante relation. En effet, les radiers ont souvent été identifiés comme de potentiels refuges pour les petits poissons contre la prédation (Schlosser & Ebel, 1989), sélectionnant de petites espèces dont leur courte durée de vie s'explique essentiellement par leur contrainte de taille. Ces milieux très stables sont fortement oxygénés et peuvent donc sélectionner des espèces lithophiles dont

leur faible fécondité est compensée par une survie importante de leurs œufs. Les fortes contraintes énergétiques des radiers se doivent également de sélectionner des espèces capables de recoloniser rapidement le milieu, expliquant la forte croissance des espèces présentes dans ces milieux rapides et peu profonds dans **P2**. L'ensemble de nos résultats concernant les relations entre les traits d'histoire de vie des espèces et l'utilisation de leur habitat hydraulique local valide pour plusieurs espèces les faits observés au niveau de la communauté, opposant par quelques traits les communautés de poissons utilisant les radiers à celles utilisant les mouilles (Lamouroux *et al.*, 2002). En effet, nos résultats suggèrent que de telles observations au niveau de la communauté se confirment pour plusieurs espèces et sont indépendantes de l'histoire phylogénétique des espèces. Nous confirmons donc le rôle important de l'hydraulique à l'échelle du micro-habitat comme un **filtre écologique** sélectionnant les espèces aux traits appropriés.

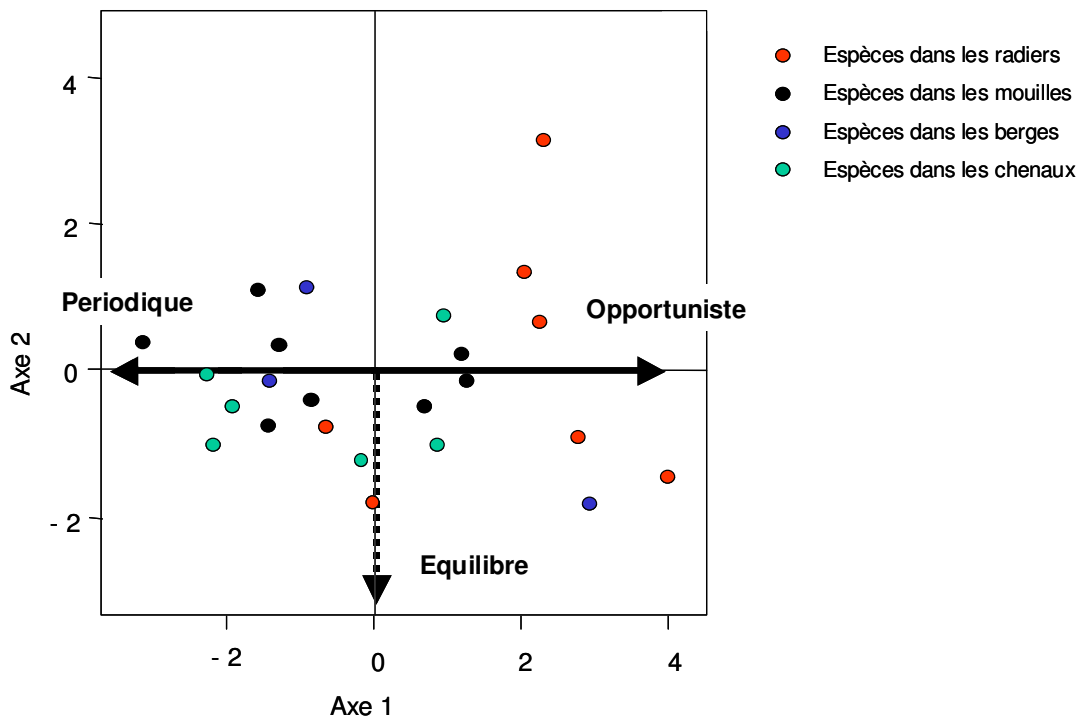


Figure 14 Positionnement sur l'ACP de la figure 13 des groupes de préférences hydrauliques locales (Box 3) des 24 espèces étudiées, suggérant un lien entre stratégies démographiques des espèces et hydraulique à l'échelle du micro-habitat (d'après **P2**).

Box 3 : Classification des espèces selon leurs préférences d'habitat locales (D5)

- Préférences hydrauliques

Les espèces sont classées selon leurs préférences hydrauliques locales après plusieurs campagnes de pêche électrique effectuées sur différentes rivières du Sud de la France (Lamouroux *et al.*, 1999a), permettant d'estimer sur chaque rivière la densité de chaque espèce en fonction de paramètres hydrauliques locaux (vitesse, hauteur, substrat). Lamouroux *et al.* (1999a) montrent la pertinence d'utiliser pour chaque espèce des modèles de préférences hydrauliques basées sur l'ensemble des rivières étudiées (modèles régionaux). Notre classification utilisée est celle de Lamouroux & Cattaneo (2006) qui identifient 4 guildes d'espèces selon leurs préférences hydrauliques locales pour la vitesse et hauteur d'eau, observées à l'échelle du micro-habitat : les espèces préférant les micro-habitats peu profonds à vitesse élevée (radiers), les espèces préférant les micro-habitats profonds à faible vitesse (mouille), les espèces préférant les micro-habitats peu profonds à faible vitesse (berge) et les espèces préférant les micro-habitats profonds à vitesse élevée (chenal). Cette classification offre l'avantage très précieux de pourvoir une étude comparative de l'habitat de différentes espèces. Dans **P2**, nous testons les liens entre les stratégies démographiques des espèces et leurs préférences hydrauliques à l'échelle du micro-habitat, décrites ci-dessus.

- Préférences de température

Par opposition aux espèces américaines, il n'existe aucune revue bibliographique recensant les préférences de température de plusieurs espèces européennes selon une méthodologie commune (d'après des études quantitatives en laboratoire). Nous nous sommes donc penchés sur les classifications de Philippart & Vranken (1983) et Küttel *et al.* (2002) qui proposent une classification des espèces selon leur optimum de température pour la croissance, estimée d'après des études en laboratoire ou des observations de terrain. Ils identifient 3 guildes : les espèces préférant les eaux froides (optimum de température entre 7 et 17°C), les espèces préférant les eaux tièdes (optimum de température entre 14 et 23°C) et les espèces préférant les eaux chaudes (optimum de température entre 20 et 28°C). En plus de cette classification, Philippart & Vranken (1983) proposent une classification des espèces selon leur caractère eurytherme ou sténotherme, scindant donc en deux la deuxième guilde d'espèces décrite ci-dessus, les espèces d'eaux froides étant plutôt sténothermes et celles d'eaux chaudes plutôt eurythermes. La variabilité des conditions de température préférées par les espèces (espèces eurythermes/sténothermes) pouvant être reliée aux stratégies des espèces, nous avons compilé ces 2 informations (optimum de température de croissance et variabilité des préférences de température) dans **P2** en utilisant les 4 guildes. Ces 4 guildes semblent refléter la distribution des espèces selon un gradient amont/aval de conditions thermiques dans un tronçon de cours d'eau (en amont, l'eau est plus froide et l'hétérogénéité de l'habitat plus faible alors qu'en aval, l'eau est plus chaude et les conditions d'habitat plus diversifiées). Nous avons donc testé dans **P2** des différences de stratégies entre ces 4 guildes de préférences, afin de détecter de potentielles relations entre traits des espèces et leur position dans le gradient amont/aval de conditions thermiques. Une analyse testant des différences de stratégies entre uniquement les 3 guildes décrites par Philippart & Vranken (1983) et Küttel *et al.* (2002) est également effectuée afin d'identifier des liens entre stratégies des espèces et leurs préférences de température.

- Préférences en oxygène

Les espèces sont classées selon leurs préférences en oxygène d'après la classification de Philippart & Vranken (1983) qui proposent trois guildes d'espèces selon le niveau en oxygène dissous auquel les espèces sont capables de survivre : les espèces tolérant une forte concentration en oxygène et qui sont capables de vivre dans des milieux où la concentration tombe périodiquement à 2.5 – 3 mg/l, les espèces tolérant une concentration plus faible en oxygène et qui sont capables de vivre dans des milieux où la concentration tombe périodiquement à 1.5 – 3 mg/l, et les espèces tolérant une faible concentration en oxygène et capables de vivre et de se maintenir dans des milieux où la concentration est continuellement inférieure à 2 mg/l. Dans **P2**, nous testons les liens entre les stratégies des espèces et leurs préférences en oxygène, décrites ci-dessus.

L'importance de la **température** variant principalement à l'échelle du tronçon de cours d'eau, et de l'**oxygène** variant à l'échelle du micro-habitat dans la structure des communautés de poissons, laisse à penser que les contraintes de température et d'oxygène constituent des filtres, à ces 2 échelles respectives, sélectionnant elles aussi les espèces aux traits appropriés. Cependant, nous ne détectons dans **P2** aucune association générale entre les stratégies démographiques des espèces et la distribution des espèces selon un gradient amont/aval de conditions thermiques, ainsi qu'entre les stratégies démographiques des espèces et leurs préférences de température. (Box 3). Le seul lien remarquable concerne la fécondité et la taille : les espèces préférant les eaux chaudes sont plus fécondes (et cela indépendamment de la contrainte de taille des espèces) et de plus grande taille que les espèces préférant les eaux froides. La température variant à une échelle plus large que celle du micro-habitat, je soupçonne de nombreux autres facteurs abiotiques variant à l'échelle du tronçon (productivité, variabilité hydrologique, taille du tronçon) de masquer les liens probables entre les stratégies des espèces et la température. L'étude de Santoul *et al.* (2005) révèle une augmentation de la fécondité, de la taille et de la longévité des espèces dans les communautés de poissons, de l'amont vers l'aval des cours d'eau, probablement associée à cet ensemble de facteurs abiotiques variant le long de ce gradient longitudinal. Nous ne montrons dans **P2** aucune association générale entre les stratégies démographiques des espèces et leurs préférences en oxygène à l'échelle du micro-habitat (Box 3). Le seul lien remarquable concerne la fécondité : les espèces préférant les eaux peu oxygénées sont plus fécondes que les espèces préférant les eaux oxygénées, et cela indépendamment de la contrainte de taille des espèces. Ces faibles associations entre traits d'espèces et oxygène s'expliquent, à mon sens, par le fait que les contraintes liées à l'oxygène devraient sélectionner plus fortement les espèces selon d'autres critères bien particuliers et non pris en compte dans notre étude, tels que leur morphologie et/ou leur physiologie. Il est en effet reconnu que certaines espèces possédant des traits morphologiques et physiologiques leur permettant de respirer directement l'oxygène atmosphérique, soient capables de vivre dans des milieux appauvris en oxygène (Jobling, 1994).

L'hydraulique à l'échelle du micro-habitat joue donc un rôle d'"**habitat template**" plus important que la température et l'oxygène pour les stratégies démographiques des espèces. Nos résultats rentrent dans le cadre des préoccupations du laboratoire d'Hydroécologie Quantitative du Cemagref où j'ai effectué ma thèse. Ces préoccupations s'orientent vers le développement de modèles cherchant à quantifier et à prédire les

conséquences écologiques (ex : structure des communautés de poissons) suites à des **modifications hydrauliques** et/ou des **modifications de la morphologie du tronçon**, pour par exemple mettre en place des modèles de gestion des cours d'eau. Jusqu'à maintenant des modèles de préférences d'habitat hydraulique locales développés pour plusieurs espèces de poissons d'eau douce (Lamouroux *et al.*, 1999a) ont été couplés à des modèles hydrauliques statistiques (qui décrivent la distribution des vitesses, hauteurs, contraintes locales dans un tronçon de cours d'eau en fonction du débit) afin de prédire les changements de structure de communautés de poissons suite à un changement hydraulique (Lamouroux *et al.*, 1999b). La validation de ces modèles concerne par exemple des études de cas comme le suivi de l'incidence de l'augmentation du débit minimum du vieux Rhône (Lamouroux *et al.*, 2006). Afin de répondre à des demandes d'études d'impacts de restauration hydraulique, ces modèles de prédiction nécessitent l'obtention de "courbes de préférences locales" pour chaque espèce. Le développement de modèles testant les relations entre les traits des communautés et l'hydraulique présente donc un atout majeur : celui de s'affranchir du contexte taxonomique. De plus, les travaux de Lamouroux *et al.* (2002) montrent une validation à l'échelle intercontinentale du rôle de l'hydraulique sur les traits des communautés, suggérant que ces modèles peuvent être développés dans différents contextes géographiques. Ils permettent donc de prédire l'organisation fonctionnelle des communautés de poissons en cas de changement de la morphologie du tronçon et/ou de changement hydraulique. Notre étude, couplée à celle de Lamouroux *et al.* (2002) vise donc à prédire une diminution des espèces à stratégie opportuniste dans les communautés de poissons suite à une modification de la morphologie du tronçon (ex : barrages) se traduisant par une diminution du nombre de radiers dans le tronçon.

Perspectives : Vers une description plus pertinente des relations entre les traits des communautés et l'habitat hydraulique

Grâce à notre synthèse bibliographique, de nombreux traits sont désormais quantifiés pour plusieurs espèces de poissons d'eau douce (Table 2 dans **P2**), rendant possible une description de liens entre les traits des communautés et l'habitat plus pertinente que celle entreprise par Lamouroux *et al.* (2002) utilisant un codage qualitatif des traits. Notre étude suggère l'intérêt de tester les liens entre les covariations de traits et l'habitat en éliminant la composante taxonomique et allométrique des traits d'espèces. En prenant en compte l'ensemble de ces éléments, il serait très intéressant de tester d'autres relations traits – hydraulique au niveau de la communauté en utilisant des descripteurs physiques des sites des communautés autre que le

nombre de Froude reflétant la proportion de radiers et mouilles dans un cours d'eau (ex : variabilité hydraulique des sites).

Perspectives : Une connaissance approfondie des préférences d'habitat des espèces à l'échelle du tronçon

Nous avons mis en évidence l'intérêt de connaître les relations entre les traits d'espèces et leurs préférences d'habitat pour valider les liens pouvant être établis au niveau de la communauté, et par conséquent pour développer des modèles de prédiction des réponses des communautés aux changements environnementaux. Cependant, la manière dont les combinaisons de traits d'espèces de poissons diffèrent en fonction de filtres environnementaux à différentes échelles spatiales est encore peu étudiée. Or, on connaît l'importance de nombreux facteurs variant à l'échelle du tronçon comme la productivité, la variabilité hydraulique, la taille du tronçon qui pourraient jouer un rôle d'"habitat template" important pour les stratégies démographiques des espèces comme le suggère nos résultats. Il serait donc très intéressant de connaître quel(s) est (sont) le (s) filtre(s) écologique(s) à l'échelle du tronçon sélectionnant les espèces en fonction de leurs traits et quelles sont les combinaisons de traits sélectionnées. Malheureusement, il n'existe pas de travaux recensant les préférences d'habitat des espèces pour ces facteurs environnementaux. Nos résultats encourageants concernant les liens entre les traits d'espèces et l'utilisation de leur habitat hydraulique locale devraient donc orienter les recherches futures vers une quantification approfondie des préférences d'habitat des espèces, en terme notamment de variabilité environnementale qui semble jouer un rôle de filtre d'habitat important (Tedesco, 2006).

Perspectives : Relier les traits des espèces à leurs préférences d'habitat, en estimant les traits et les préférences d'habitat à la même échelle spatiale

Les traits étudiés dans notre étude sont estimés à large échelle spatiale, comparativement aux préférences d'habitat locales des espèces, validées régionalement. L'établissement de liens entre traits et préférences d'habitat, mesurés à des échelles spatiales différentes, constitue une limite à notre étude. Afin d'obtenir une meilleure représentativité des stratégies d'espèces à l'échelle régionale, nous pensons poursuivre les mêmes analyses, en utilisant le jeu de données **D3**, qui concerne l'estimation de traits biologiques pour 13 espèces sur 3 rivières du bassin Rhodanien. Ce jeu de données s'étend en réalité à 21 espèces sur le Rhône. Relier les traits de plusieurs espèces mesurés sur le Rhône aux préférences régionales des espèces

devrait donc nous permettre de tester des relations entre traits d'espèces et préférences d'habitat plus pertinentes.

4. Comparaison entre la variabilité intraspécifique et la variabilité interspécifique des traits d'histoire de vie

4.1 Quelle est la pertinence de définir des traits d'espèces ?

Un grand nombre d'analyses comparatives interspécifiques (Winemiller & Rose, 1992 ; Vila-Gispert & Moreno-Amich, 2002 ; King & McFarlane, 2003 ; **P2**) et inter-communautés (Lamouroux *et al.*, 2002) définissent des traits d'espèces comme une moyenne de traits estimés sur plusieurs populations, sans quantifier la variabilité intraspécifique des traits. Or la variabilité intraspécifique est parfois très importante pour certains traits comme nous l'avons montrée dans **P1** et dans un chapitre précédent (Fig. 5), elle peut donc être une "source de bruit" possible pour de telles analyses comparatives. Dans ce contexte, il est très important de se demander s'il est pertinent de définir et d'utiliser des traits d'espèces dans les approches comparatives interspécifiques et inter-communautés, compte-tenu de la variabilité intraspécifique des traits.

Pour ce faire, nous quantifions pour chacun des traits à l'échelle régionale et continentale leur **variabilité intraspécifique relative à leur variabilité totale**, toute espèce confondue (**RIV**). Le RIV des traits indique si les traits varient plus entre espèces ou entre populations (Fig. 15).

Nous montrons dans **P3** qu'à l'échelle régionale, les traits d'histoire de vie et traits morphologiques varient plus entre espèces qu'entre populations (Fig. 15). Cette observation suggère la pertinence (1) d'utiliser des traits d'espèces estimés à l'échelle régionale et mesurés selon une méthodologie comparable entre populations, dans les approches comparatives interspécifiques et inter-communautés et (2) d'étudier les relations entre les traits des communautés ou traits d'espèces et l'habitat à l'échelle locale ou régionale (Lamouroux *et al.*, 2002 ; Sagnes & Statzner, submitted ; **P2**), en négligeant la plasticité des populations à répondre à l'habitat à cette même échelle spatiale.

Nous montrons dans **P1** qu'à l'échelle continentale seuls la **fécondité et les traits liés à la taille** du corps varient plus entre espèces qu'entre populations (Fig. 15). Nous pouvons supposer que ces traits présentent une **variabilité génétique** plus importante que les traits variant plus entre populations qu'entre espèces. Suivant la loi de Cope (Simpson, 1944), la taille du corps est un trait qui s'accroît au cours de l'histoire phylogénétique des espèces, et cela probablement dû au fait que la sélection naturelle tend à augmenter la taille au cours de l'évolution chez les ectothermes parce qu'elle permet aux femelles de porter plus d'œufs (dans Gotelli & Pyron, 1991). Cette hypothèse confirme le fait que la fécondité et les traits liés à la taille apparaissent comme des traits plus contraints phylogénétiquement. Ces traits sont donc particulièrement intéressants à utiliser dans les approches comparatives interspécifiques et inter-communautés basées sur l'estimation de traits d'espèces d'après analyse bibliographique à l'échelle continentale. A l'opposé, les traits tels que la **longévité**, le **taux de croissance**, le **taux de mortalité**, l'**âge à maturité**, l'**indice gonadosomatique** et la **durée de la saison de reproduction** varient plus entre populations qu'entre espèces (Fig. 15). Ils semblent donc plus sujets à la **variabilité environnementale** qu'à la variabilité génétique, comparativement aux traits variant plus entre espèces qu'entre populations. Ils doivent être particulièrement privilégiés pour les écologues des populations. Cependant, la variabilité génétique et environnementale dans la variabilité des traits ne sont absolument pas exclusives. En effet, nous indiquons dans **P1** et dans un chapitre précédent (Fig. 5), que la fécondité montre un coefficient de variation très important (77%), s'expliquant en partie par la très forte "plasticité" de ce trait (forte influence de facteurs environnementaux abiotiques influençant directement la fécondité des populations). La **fécondité** est donc un trait variant plus entre espèces qu'entre populations mais présentant une forte variabilité intraspécifique à l'échelle continentale. Elle peut donc être utilisée de façon pertinente dans différents domaines de l'écologie : à la fois pour tester les liens entre les traits des populations et leur environnement, et dans les approches comparatives interspécifiques et inter-communautés. Les études mesurant l'héritabilité des traits entre individus d'une même population au sein de différents groupes biologiques viennent à confirmer l'ensemble de ces résultats, en suggérant que les traits liés à la fitness des individus (croissance, reproduction, survie) présentent une héritabilité moindre comparativement aux traits morphologiques et physiologiques (variabilité génétique < variabilité environnementale) (Mousseau & Roff, 1987 ; Roff, 2001). Cela s'explique par le fait que les traits liés à la fitness des individus sont des traits plus sujets à la variabilité environnementale (Price and Shluter 1991, Glazier 2002), et également des traits

plus fortement sélectionnés, la sélection forte opérant sur ces traits érodant leur variabilité génétique (Roff, 2001).

L'importante différence de RIV des traits entre l'échelle régionale et continentale s'explique probablement par la variabilité méthodologique, génétique et environnementale réduite dans l'estimation de la variabilité des traits entre sites du bassin Rhodanien. Cette observation suggère l'intérêt de minimiser ces facteurs lorsqu'on estime des traits d'espèces d'après une analyse bibliographique, et cela en estimant par exemple des traits d'espèces sur un ensemble de populations appartenant à un rang latitudinal réduit (traits estimés dans l'aire de distribution centrale de l'espèce), et dont les traits sont mesurés de façon comparable.

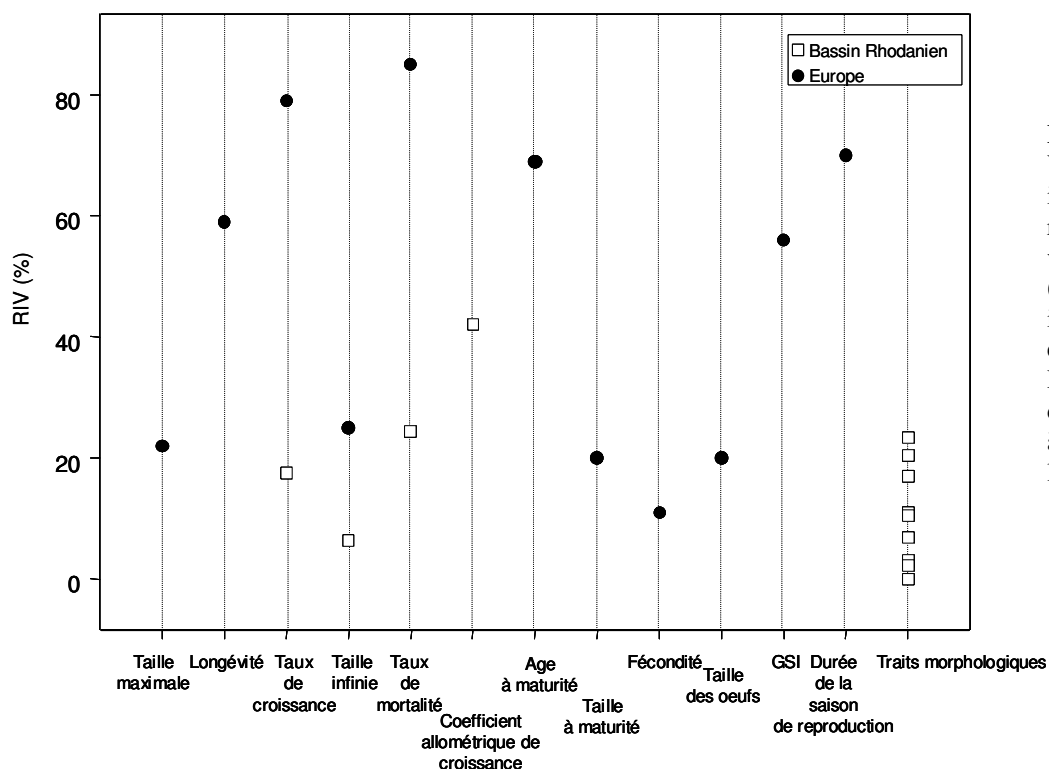


Figure 15
Variabilité intraspécifique relative à la variabilité totale (RIV, %) des traits issus de **D3** (traits estimés sur le bassin Rhodanien) et issus de **D1** (traits estimés à l'échelle de l'Europe).

Après avoir identifié si les traits varient plus entre espèces ou entre populations à l'échelle régionale et continentale, nous nous interrogeons sur la pertinence d'utiliser des traits qui varient plus entre populations qu'entre espèces dans les analyses comparatives interspécifiques et inter-communautés. Les traits variant plus entre populations qu'entre espèces ont-ils un réel sens biologique lorsqu'ils sont estimés au niveau de l'espèce sur une moyenne de populations ? Pour répondre à cette question, nous comparons le taux de mortalité et le taux de croissance d'espèces issus de **D1.2** (traits bibliographiques estimés à l'échelle de l'Europe) au taux de mortalité et taux de croissance d'espèces estimés d'après **D3** (traits estimés sur le bassin Rhodanien) en faisant l'hypothèse qu'un trait d'espèces estimé

d'après une analyse bibliographique à l'échelle continentale a un réel sens biologique s'il est corrélé au trait d'espèces estimé à l'échelle régionale. Les traits d'espèces à l'échelle du bassin Rhodanien sont estimés selon la méthodologie décrite dans **P3**.

Le **taux de mortalité** d'espèces issu de **D1.2** est très peu corrélé au taux de mortalité d'espèces estimé d'après **D3** (Fig. 16). Cela suggère qu'il est très difficile d'estimer un taux de mortalité d'espèces d'après une revue bibliographique, compte-tenu de la variabilité méthodologique importante dans l'estimation de ce trait entre populations décrite dans **A1.2**, mais également de la variabilité environnementale importante entre populations influençant directement ce trait (ex : température, densité intraspécifique, hydrologie). Le taux de mortalité est donc un trait variant plus entre populations qu'entre espèces et pour lequel estimer une moyenne sur des populations à l'échelle continentale n'a aucun sens biologique, ce qui justifie pleinement **l'absence de ce trait dans la plupart des analyses comparatives interspécifiques** (Winemiller & Rose, 1992 ; Vila-Gispert & Moreno-Amich, 2002 ; King & McFarlane, 2003). Il est préférable d'utiliser la longévité dans de telles analyses.

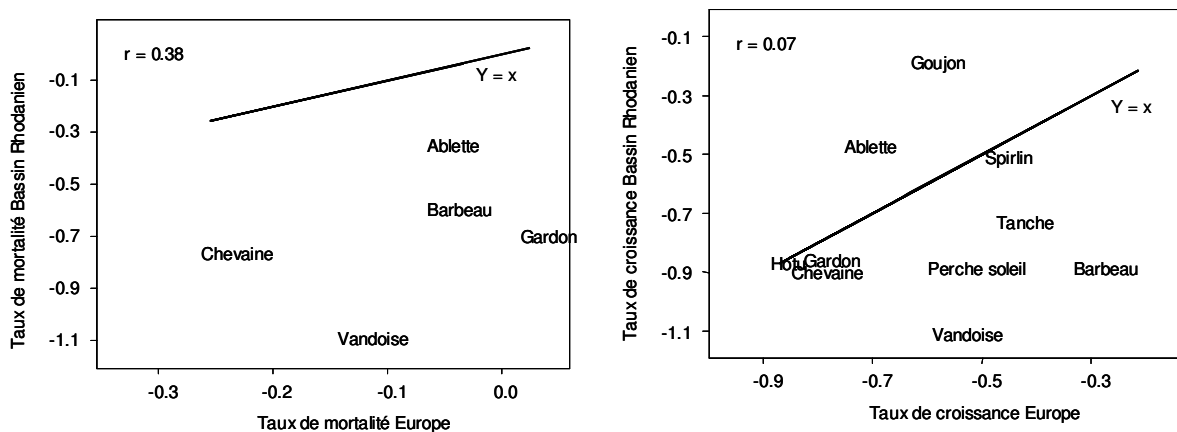


Figure 16 Relations (échelle log-log) entre les traits d'espèces issus de **D1.2** (estimés à l'échelle de l'Europe) et les traits d'espèces estimés d'après **D3** (estimés sur le bassin Rhodanien). r = coefficient de corrélation. Le taux de croissance et le taux de mortalité sont exprimés en années⁻¹.

Le **taux de croissance** d'espèces issu de **D1.2** est également très peu corrélé au taux de croissance d'espèces estimé d'après **D3** (Fig. 16). Cette observation s'explique par le fait qu'il est très difficile d'estimer un taux de croissance d'espèces d'après une revue bibliographique, compte-tenu (1) de la variabilité méthodologique importante dans l'estimation de ce trait entre populations (**A1.2**) biaisant la valeur de ce trait (**A2.1**) et (2) de la variabilité environnementale importante entre populations influençant directement ce trait (ex : température, disponibilité en habitat favorable, productivité, densité intraspécifique). De plus,

dans certains cas, il s'avère que le modèle de Von Bertalanffy n'est pas réellement adapté aux données, la taille infinie du modèle pouvant être irréaliste (taille infinie < taille maximale) (A2.1). Malgré ces limites dans l'estimation d'un taux de croissance d'espèces, ce trait semble avoir une réelle signification biologique lorsqu'il est estimé sur des groupes d'espèces aux mêmes préférences hydrauliques locales (Box 3). En effet, la figure 17 suggère que les espèces utilisant les milieux rapides et peu profonds (radiers) ont un taux de croissance nettement plus élevé que les espèces se trouvant dans d'autres contextes hydrauliques, et cela quelle que soit l'origine des données. En résumé, le taux de croissance issu du modèle de Von Bertalanffy est avant tout un trait variant plus entre populations qu'entre espèces, qui n'a de réelle signification biologique dans les approches comparatives inter-populations que lorsqu'il est estimé suivant une méthodologie comparable entre populations, car c'est un trait très sensible à la méthode de paramétrage du modèle de croissance (A2.1). Estimer un taux de croissance d'espèces d'après une analyse bibliographique à l'échelle continentale n'a pas de réelle signification biologique, ce qui justifie pleinement **l'absence de ce trait dans la plupart des descriptions de stratégies démographiques des espèces** (Winemiller & Rose, 1992 ; Rochet, 2000 ; Vila-Gispert & Moreno-Amich, 2002 ; King & McFarlane, 2003). Néanmoins, le taux de croissance semble être un **trait relié à l'utilisation de l'habitat physique des espèces**, ce qui suggère l'intérêt et la pertinence d'utiliser ce trait dans les études testant les relations entre les traits d'espèces ou les traits des communautés et leur environnement hydraulique à l'échelle du micro-habitat.

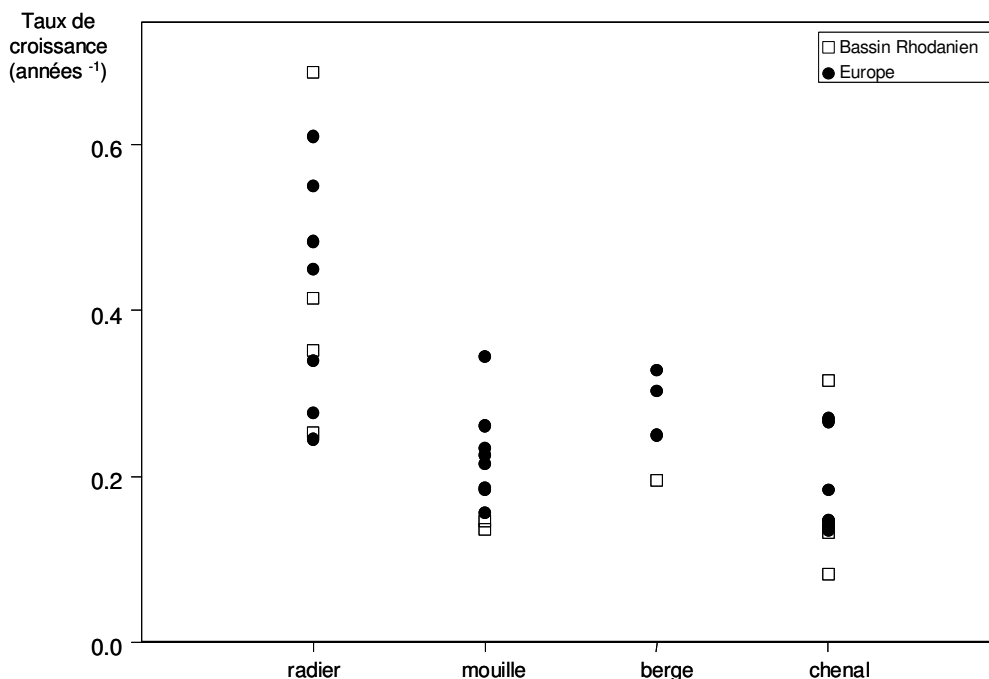


Figure 17 Taux de croissance d'espèces estimé dans chaque groupe de préférence hydraulique des espèces (Box 3), d'après D1.2 (traits estimés à l'échelle de l'Europe) et D3 (traits estimés à l'échelle du bassin Rhodanien).

4.2 Influence de l'hydraulique et de la température sur la variabilité des traits d'histoire de vie

Comparer la variabilité des traits entre populations à la variabilité des traits entre espèces permet d'identifier si la variabilité des traits est liée à un changement adaptatif (réponses des populations et des espèces à l'environnement), à la plasticité des populations (réponses uniquement des populations à l'environnement), ou aux contraintes phylogénétiques de l'espèce (réponses uniquement des espèces à l'environnement, dans la mesure où la composante phylogénétique des traits d'espèces n'a pas été éliminée). Cette comparaison n'est pertinente que si elle est basée à une échelle spatiale identique entre les différents niveaux biologiques. Dans ce contexte, en comparant les réponses des populations aux réponses des espèces à l'hydraulique et à la température (en se basant à la fois sur nos propres résultats et sur des observations provenant de la littérature), nous discutons du rôle de ces facteurs environnementaux dans l'évolution et/ou la plasticité des traits d'histoire de vie. Rappelons que cette partie du mémoire est plutôt une synthèse des parties 2 et 3 qu'un réel avancement scientifique sur la question du rôle de l'environnement dans l'évolution des traits. Ma thèse n'offre en effet pas les éléments nécessaires pour répondre directement à cette question.

Influence de l'hydraulique sur la variabilité des traits d'histoire de vie

Sagnes & Statzner (submitted) mettent en évidence une adaptation morphologique des espèces à résister à la vitesse locale des cours d'eau, en diminuant leur force de traînée (Tableau III). Dans **P2**, les liens que nous observons entre les stratégies des espèces de poissons d'eau douce et leur habitat physique à l'échelle du micro-habitat peuvent également être interprétés comme une adaptation des espèces dans l'utilisation de leur habitat hydraulique local actuel (Tableau III), et cela dans la mesure où nous nous sommes affranchis de la contrainte morphologique et historique de l'espèce. Le taux de **croissance** (allométrique), la **fécondité** (allométrique), la **taille** maximale, mais également les **traits morphologiques** liés à la performance hydrodynamique des poissons semblent donc être des **traits sélectionnés par l'hydraulique locale**.

A une échelle spatiale supérieure, l'hydraulique variant entre sites d'étude semble avoir une influence très faible sur la variabilité des traits d'histoire de vie et traits morphologiques (Tableau III) à la fois au niveau de la population (**P1**, **P3**) et de l'espèce (Winemiller & Rose, 1992 ; Vila-Gispert *et al.*, 2002). Cette absence de plasticité des populations et d'adaptation

des espèces à répondre aux conditions hydrauliques variant entre sites d'étude se justifie à mon sens par l'interaction de l'hydraulique avec de nombreux autres facteurs abiotiques variant entre sites d'étude aux échelles continentales et régionales (ex : température, altitude, productivité). L'ensemble de ces facteurs abiotiques a probablement un rôle important dans l'évolution ou la plasticité des traits d'histoire de vie et masque par conséquent les liens entre les traits et l'hydraulique seule à l'échelle des sites. A l'échelle régionale, nous montrons cependant dans **P3** que les populations allouent leurs ressources préférentiellement à la croissance, pour quelques espèces, lorsqu'elles se trouvent dans des conditions hydrauliques qui leur sont moins favorables (Tableau III). Notre étude est donc la première, à ma connaissance, à illustrer l'importance, chez les poissons, du **taux de croissance** comme un trait d'histoire de vie lié à la fois à l'évolution et à la plasticité des phénotypes en fonction des pressions de sélection de l'hydraulique des cours d'eau.

Influence de la température sur la variabilité des traits d'histoire de vie

A l'échelle inter-continentale et continentale, Vila-Gispert *et al.* (2002) et Griffiths (2006) identifient des réponses d'espèces à la température : les espèces de haute latitude se reproduisent plus tardivement, produisent des œufs plus gros (Vila-Gispert *et al.*, 2002) et sont de plus grande taille (Griffiths, 2006) comparativement aux espèces de basse latitude (Tableau III). La confrontation de ces dernières observations à notre étude dans **P1** semble démontrer que les réponses des espèces à la température à l'échelle continentale ne sont pas uniquement liées aux contraintes phylogénétiques de l'espèce mais semblent bien liées à un **changement adaptatif**, puisque nous montrons que l'âge à maturité et la taille maximale varient également avec la latitude au niveau de la population (Tableau III). **L'âge à maturité** et la **taille maximale** sont donc **sélectionnés par la température à l'échelle continentale**. La variabilité intraspécifique de la **longévité** et du **taux de croissance** est également **reliée à la latitude** pour plusieurs espèces dans **P1** (Tableau III), suggérant que la variabilité de la longévité et du taux de croissance à l'échelle continentale est liée soit à un changement adaptatif en fonction de la température soit à la plasticité des populations (non sélectionnée) à répondre à la température. Des études expérimentales sont nécessaires pour identifier s'il existe une base génétique dans la variabilité de ces traits entre populations. Il semble que ce soit le cas pour la croissance (Conover, 1990 ; Schultz *et al.*, 1996 ; Conover *et al.*, 1997). Pour quelques espèces, nous montrons dans **P3** une plasticité des populations (sélectionnée ou non) à répondre à la température moyenne des sites à l'échelle régionale (Tableau III). Lorsque la température varie entre différents sites d'étude, elle semble donc jouer un rôle

important dans l'évolution ou la plasticité des traits (taille maximale, longévité, taux de croissance, taux de mortalité, âge à maturité, coefficient allométrique de croissance) de façon d'ailleurs plus importante que l'hydraulique.

A l'opposé, à l'échelle spatiale du tronçon, nous identifions dans **P2** une adaptation locale très faible des espèces à la température (Tableau III). Nous pouvons supposer que l'interaction de plusieurs facteurs abiotiques variant à l'échelle du tronçon (température, variabilité hydraulique, taille du tronçon, productivité) soit la résultante probable de l'organisation fonctionnelle des communautés observée à l'échelle du tronçon (Santoul *et al.*, 2005), et probablement de l'adaptation des espèces au gradient longitudinal. Selon une seconde hypothèse, nous pouvons envisager l'existence de limites méthodologiques dans notre étude entreprise au niveau de l'espèce, le nombre d'espèces par groupe de préférence thermique pouvant en effet être trop faible pour observer des liens traits – température bien marqués.

Tableau III Influence de l'hydraulique et de la température sur la variabilité intraspécifique des traits pour plusieurs espèces et sur la variabilité interspécifique des traits, à différentes échelles spatiales. Ce tableau renvoie à nos propres résultats issus de **P1**, **P2** et **P3** ainsi qu'aux références citées dans le texte.

Facteurs environnementaux	Echelle de variation des facteurs abiotiques	POPULATION – variabilité intraspécifique des traits	ESPECE – variabilité interspécifique des traits
HYDRAULIQUE	SITE (Echelles d'étude = continentale et inter-continentale)	FAIBLE PLASTICITE Effet faible de l'hydraulique (type d'habitat) à l'échelle continentale	FAIBLE VARIABILITE DES TRAITS Effet faible de l'hydraulique (type d'habitat) à l'échelle inter-continentale
	SITE (Echelle d'étude = régionale = Bassin Rhodanien)	FAIBLE PLASTICITE Effet nul de l'hydraulique MAIS effet pour quelques espèces de la disponibilité en habitat hydraulique favorable des sites sur le taux de croissance (plasticité sélectionnée ou non)	
	MICRO-HABITAT		ADAPTATION Effet de l'hydraulique locale sur la taille maximale , le taux de croissance , la fécondité , et sur la performance hydrodynamique du poisson
TEMPERATURE	SITE (Echelles d'étude = continentale et intercontinentale)	FORTE PLASTICITE (sélectionnée ou non) Effet pour quelques espèces de la température (variant avec la latitude) sur la taille maximale , la longévité , le taux de croissance et l' âge à maturité	FORTE VARIABILITE DES TRAITS Effet de la température (variant avec la latitude) sur la taille maximale , l' âge à maturité et la taille des œufs
	SITE (Echelle d'étude = régionale = Bassin Rhodanien)	PLASTICITE (sélectionnée ou non) Effet pour quelques espèces de la température sur le taux de mortalité et le coefficient allométrique de croissance	
	TRONCON		FAIBLE ADAPTATION Effet faible de la température

5. Conclusions

Intégrer plusieurs approches de l'écologie générale, diverses échelles d'espace et de temps, différents niveaux d'organisation biologiques est un exercice très stimulant auquel je me suis prêtée tout au long de ma thèse, et qui me semble essentiel pour mieux comprendre la variabilité des traits d'histoire de vie des poissons d'eau douce européens dans son ensemble. Par le biais d'approches comparatives, les résultats discutés dans les différentes parties de ce mémoire tentent d'illustrer les liens entre la variabilité des traits de poissons d'eau douce et leur environnement, à différentes échelles spatiales, et aux niveaux de la population et de l'espèce. Il en ressort plusieurs tendances devant susciter l'intérêt des écologues de différentes disciplines : dynamique et biologie des populations, biologie des espèces, écologie des communautés, écologie évolutive (Fig. 18). Dans ce sens, j'espère que ma thèse pourra modestement contribuer à ouvrir un certain nombre de portes répondant aux exigences actuelles des disciplines de l'écologie.

Un point crucial émergeant de l'ensemble des résultats de ma thèse concerne **la pertinence de l'utilisation des traits dans différentes disciplines de l'écologie**. Notre étude révèle la pertinence d'utiliser la longévité, le taux de croissance, le taux de mortalité, l'âge à maturité, la fécondité, l'indice gonadosomatique, la durée de la saison de reproduction dans les études de réponse des populations aux facteurs biotiques et abiotiques à large échelle spatiale. Nous mettons également en avant la pertinence d'utiliser (1) des traits d'espèces mesurés à l'échelle régionale (avec une méthodologie d'estimation des traits semblable entre populations) et (2) des traits d'espèces estimés d'après la littérature comme la fécondité et les traits liés à la taille du corps, dans les approches comparatives interspécifiques et inter-communautés, mais également dans les études de bio-indication. Nous mettons en garde toute étude visant à utiliser un taux de mortalité d'espèces et un taux de croissance d'espèces (issu du modèle de Von Bertalanffy), définis tous deux d'après une analyse bibliographique à l'échelle continentale. Enfin, nos résultats nous permettent de mettre en avant l'intérêt d'utiliser le taux de croissance dans les études testant les relations entre les traits d'espèces ou les traits des communautés et l'hydraulique locale.

Un deuxième point important émergeant des résultats de ma thèse concerne la prise en compte de la température et de la disponibilité en habitat hydraulique favorable des sites dans les cas

de **transférabilité des modèles de dynamique des populations** (prenant en compte la mortalité et la croissance des individus), dans un cours d'eau différent d'une même région ou appartenant à un contexte géographique différent. Nos résultats mettent également en avant la pertinence d'utiliser ces modèles dans des cours d'eau à hydrologie variable (excepté pour les modèles de dynamique des populations de truite).

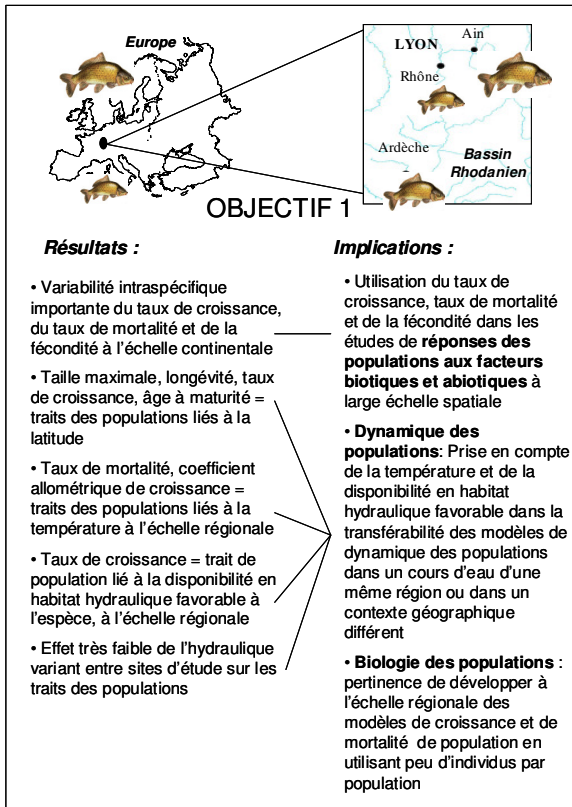
Ma thèse a permis l'amélioration des connaissances de la **biologie des espèces** par la création d'une importante base de données bibliographiques, qui j'espère sera très largement utilisée et complétée par la suite, afin de répondre à des problématiques de différents ordres.

Par le développement d'une approche comparative de la variabilité de la croissance et de la mortalité des populations entre sites du bassin Rhodanien, pour plusieurs espèces de poissons, ma thèse illustre la pertinence de développer de tels **modèles de croissance et de mortalité** en utilisant un nombre limité d'individus par population.

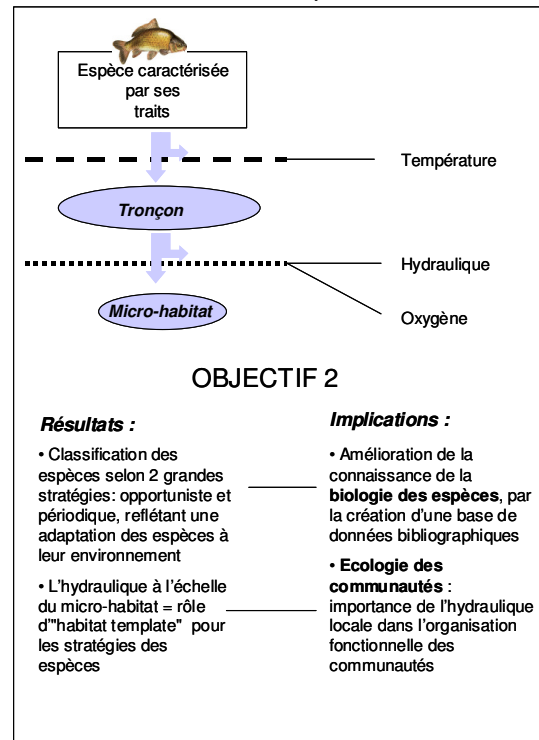
En **écologie des communautés**, les résultats de ma thèse valident le rôle de l'hydraulique à l'échelle du micro-habitat dans l'organisation fonctionnelle des communautés. Ces résultats peuvent être utilisés dans des modèles de prédiction des réponses des communautés aux changements de morphologie des cours d'eau.

En **écologie évolutive**, les résultats de ma thèse permettent de mettre en évidence le rôle de l'hydraulique locale dans l'évolution des traits (taille maximale, taux de croissance, fécondité) et le rôle de la température variant entre sites d'étude dans l'évolution ou la plasticité des traits (taille maximale, longévité, taux de croissance, taux de mortalité, âge à maturité, coefficient allométrique de croissance). Ces résultats doivent être complétés par des études expérimentales et ou de génétique quantitative pour être pleinement informatives.

Niveau : population



Niveau : espèce



Niveau : population versus espèce

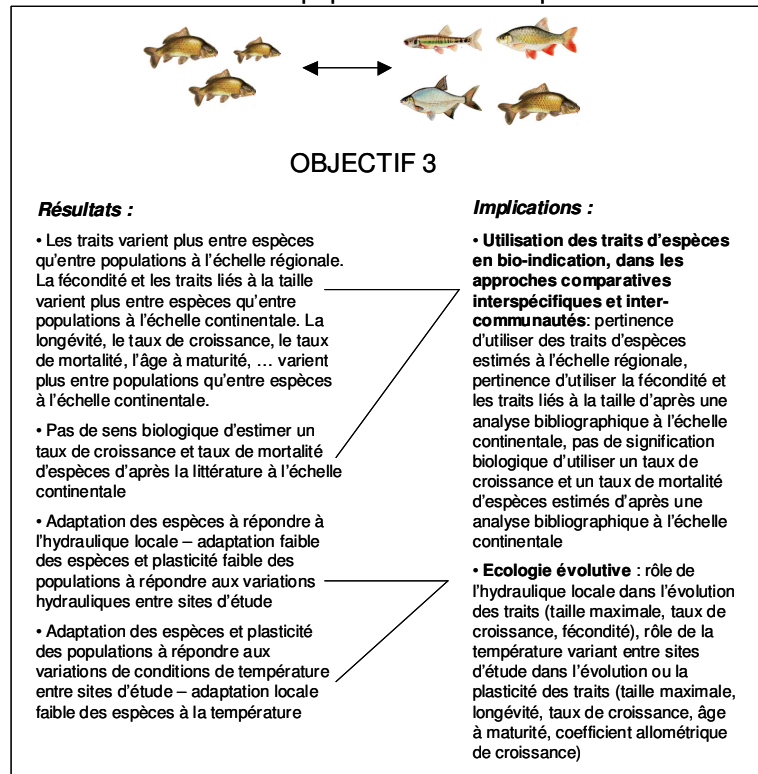


Figure 18 Principales conclusions des résultats obtenus aux 3 objectifs de cette thèse. Implications des résultats dans différents domaines de l'écologie.

Références

- Abdoli A., Pont D. & Sagnes P. (2007) Intrabassin variations in age and growth of bullhead: the effects of temperature. *Journal of Fish Biology*, **70**, 1-15.
- Ackerly D. D., Knight C. A., Weiss S. B., Barton K. & Starmer K. P. (2002) Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, **130**, 449-457.
- Baltz D. M. (1984) Life history variation among female surfperches (Perciformes:Embiotocidae). *Environmental Biology of fishes*, **10**, 159-171.
- Baum D., Laughton R., Armstrong J. D. & Metcalfe N. B. (2005) The effect of temperature on growth and early maturation in a wild population of Atlantic salmon parr. *Journal of Fish Biology*, **67**, 1370-1380.
- Belk M. C. & Houston D. D. (2002) Bergmann's rule in ectotherms: a test using freshwater fishes. *The American Naturalist*, **160**, 803-808.
- Bergmann C. (1847) Uber die verhaltnisse der warmeokonomie der thiere zu ihrer grosse. *Gottinger Studien*, **1**, 595-708.
- Beverton R. J. H. (1987) Longevity in fish: some ecological and evolutionary considerations. In *Evolution of longevity in animals* (ed. A. D. Woodhead & K. H. Thompson), pp. 161-185. New York: Plenum Press.
- Brander K. M. (1995) The effect of temperature on growth of Atlantic Cod (*Gadus morhua*). *ICES Journal of Marine Science*, **52**, 1-10.
- Cattaneo F., Lamouroux N., Breil P. & Capra H. (2002) The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **59**, 12-22.
- Charnov E. L. & Berrigan D. (1991) Evolution in life history parameters in animals with indeterminate growth, particularly fish. *Evolutionary Ecology*, **5**, 63-68.
- Cheverud J. M., Dow M. M. & Leutenegger W. (1985) The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution*, **39**, 1335-1351.
- Coddington J. A. (1988) Cladistic tests of adaptational hypotheses. *Cladistics*, **4**, 3-22.
- Conover D. O. (1990) The relation between capacity for growth and length of growing season: evidence for and implications of countergradient variation. *Transactions of the American Fisheries Society*, **119**, 416-430.
- Conover D. O., Brown J. J. & Ehtisham A. (1997) Countergradient variation in growth of young striped bass (*Morone saxatilis*) from different latitudes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **54**, 2401-2409.
- Coutant C. C. (1987) Thermal preference: when does an asset become a liability? *Environmental Biology of fishes*, **18**, 161-172.
- Daufresne M. & Renault O. (2006) Population fluctuations, regulation and limitation in stream-living brown trout. *Oikos*, **113**, 459-468.
- Diniz-Filho J. A. F., Ramos De Saint Ana C. E. & Mauricio Bini L. (1998) An eigenvector method for estimating phylogenetic inertia. *Evolution*, **52**, 1247-1262.
- Glazier D. S. (2002) Resource-allocation rules and the heritability of traits. *Evolution*, **56**, 1696-1700.

- Goldspink C. R. (1978) Comparative observations on the growth rate and year class strength of roach *Rutilus rutilus* L. in two Cheshire lakes, England. *Journal of Fish Biology*, **12**, 421-433.
- Goldstein R. M. M., M.R. (2004) Comparisons of fish species traits from small streams to large rivers. *Transactions of American Fisheries Society*, **133**, 971-983.
- Gotelli N. J. & Pyron M. (1991) Life history variation in North American freshwater minnows: effects of latitude and phylogeny. *Oikos*, **62**, 30-40.
- Greenslade P. J. M. (1983) Adversity selection and the habitat templet. *The American Naturalist*, **122**, 352-365.
- Griffiths D. (2006) Patterns and process in ecological biogeography of European freshwater fish. *Journal of Animal Ecology*, **75**, 734-751.
- Griffiths D. & Harrod C. (2007) Natural mortality, growth parameters, and environmental temperature in fishes revisited. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **64**, 249-265.
- Griffiths R. W., Newlands N. K., Noakes D. L. G. & Beamish F. W. H. (2004) Northern pike (*Esox lucius*) growth and mortality in a northern Ontario river compared with that in lakes: influence of flow. *Ecology of Freshwater Fish*, **13**, 136-144.
- Grime J. P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary ecology. *The American Naturalist*, **111**, 1169-1194.
- Heibo E., Magnhagen C. & Vollestad L. A. (2005) Latitudinal variation in life-history traits in Eurasian perch. *Ecology*, **86**, 3377-3386.
- IPCC. (2001) *Climate change 2001*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Jobling M. (1994) *Fish Bioenergetics*. Chapman and Hall. London.
- Jonsson B. & L'Abée-Lund J. H. (1993) Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology*, **44**, 1-16.
- Kangur P., Kangur A., Kangur K. & Mols T. (2003) Condition and growth of ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) in two large shallow lakes with different fish fauna and food recourse. *Hydrobiologia*, **506**, 435-441.
- Kawasaki T. (1980) Fundamental relations among the selections of life history in the marine teleosts. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, **46**, 289-293.
- King J. R. & McFarlane G. A. (2003) Marine fish life history strategies: applications to fishery management. *Fisheries Management and Ecology*, **10**, 249-264.
- Kjellman J. & Eloranta A. (2002) Field estimation of temperature-dependent processes: case growth of young burbot. *Hydrobiologia*, **481**, 187-192.
- Klemetsen A., Amundsen P. A., Dempson J. B., Jonsson B., Jonsson N., O'Connell O. & Mortensen E. (2003) Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*, **12**, 1-59.
- Kottelat M. & Persat H. (2005) The genus *Gobio* in France, with redescription of *G.gobio* and description of two new species (Teleostei: Cyprinidae). *Cybium*, **29**, 211-234.
- Küttel S., Peter A. & Wüest A. (2002) Temperaturpräferenzen und limiten von Fischarten Schweizer Fliessgewässer.
- L'Abée-Lund J. H., Jonsson B., Jensen A. J., Saettem L. M., Heggberget T. G., Johnsen B. O. & Naesje T. F. (1989) Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology*, **58**, 525-542.

- Lamouroux N. & Souchon Y. (2002) Simple predictions of instream habitat model outputs for fish habitat guilds in large streams. *Freshwater Biology*, **47**, 1531-1542.
- Lamouroux N. & Cattaneo F. (2006) Fish assemblages and stream hydraulics: consistent relations across spatial scales and regions. *River Research and Applications*, **22**, 727-737.
- Lamouroux N., Poff N. L. & Angermeier P. L. (2002) Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology*, **83**, 1792-1807.
- Lamouroux N., Capra H., Pouilly M. & Souchon Y. (1999a) Fish habitat preferences in large streams of southern France. *Freshwater Biology*, **42**, 673-687.
- Lamouroux N., Olivier J. M., Persat H., Pouilly M., Souchon Y. & Statzner B. (1999b) Predicting community characteristics from habitat conditions: fluvial fish and hydraulics. *Freshwater Biology*, **42**, 275-299.
- Lamouroux N., Olivier J. M., Capra H., Zylberblat M., Chandesris A. & Roger P. (2006) Fish community changes after minimum flow increase: testing quantitative predictions in the Rhône River at Pierre-Bénite, France. *Freshwater Biology*, **51**, 1730-1743.
- Larsson S. & Berglund I. (2005) The effect of temperature on the energetic growth efficiency of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) from four Swedish populations. *Journal of Thermal Biology*, **30**, 29-36.
- Lobon-Cervia J. & Rincon P. A. (1998) Field assessment of the influence of temperature on growth rate in a brown trout population. *Transactions of the American Fisheries Society*, **127**, 718-728.
- Lobon-Cervia J., Dgebuadze Y., Utrilla C. G., Rincon P. A. & Grandi-Lorenci C. (1996) The reproductive tactics of dace in central Siberia: evidence for temperature regulation of the spatio-temporal variability of its life-history. *Journal of Fish Biology*, **48**, 1074-1087.
- Lytle D. A. & Poff N. L. (2003) Adaptation to natural flow regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 94-100.
- Mann R. H. K., Mills C. A. & Crisp D. T. (1984) Geographical variation in the life-history tactics of some species of freshwater fish. In *Fish reproduction: Strategies and tactics*, vol. 10 (ed. G. Potts & R. J. Wootton), pp. 171-186. London: Academic Press.
- McGuigan K., Franklin C. E., Moritz C. & Blows M. W. (2003) Adaptation of rainbow fish to lake and stream habitats. *Evolution*, **57**, 104-118.
- McLaughlin R. L. & Grant J. W. A. (1994) Morphological and behavioural differences among recently-emerged brook charr, *Salvelinus fontinalis*, foraging in slow-vs. fast-running water. *Environmental Biology of fishes*, **39**, 289-300.
- Mendes B., Fonseca P. & Campos A. (2004) Weight-length relationships for 46 fish species of the Portuguese west coast. *Journal of Applied Ichthyology*, **20**, 355-361.
- Mérigoux S., Dolédec S. & Statzner B. (2001) Species traits in relation to habitat variability and state: neotropical juvenile fish in floodplain creeks. *Freshwater Biology*, **46**, 1251-1267.
- Mills A. C. (1988) The effect of extreme northerly climatic conditions on the life history of minnow, *Phoxinus phoxinus*. *Journal of Fish Biology*, **33**, 545-561.
- Mousseau T. A. & Roff D. A. (1987) Natural selection and the heritability of fitness components. *Heredity*, **69**, 181-197.
- Oberdorff T., Pont D., Hugueny B. & Porchet J. P. (2002) Development and validation of a fish-based index for the assessment of 'river health' in France. *Freshwater Biology*, **47**, 1720-1734.

- Pauly D. (1980) On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour l'Exploitation de la Mer*, **39**, 175-192.
- Philippart J. C. & Vranken M. (1983) *Atlas des poissons de Wallonie. Distribution, ecologie, éthologie, pêche, conservation*. Cahiers d'éthologie appliquée.
- Poff N. L. (1997) Landscape filters and species traits: towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, **16**, 391-409.
- Price T. & Schluter D. (1991) On the low heritability of life-history traits. *Evolution*, **45**, 853-861.
- Rochet M. J. (2000) A comparative approach to life-history strategies and tactics among four orders of teleost fish. *ICES Journal of Marine Science*, **57**, 228-239.
- Roff D. A. (1984) The evolution of life history parameters in teleosts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **41**, 989-1000.
- Roff D. A. (2001) *Life History Evolution*: Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Sagnes P., Statzner B. & Champagne J. Y. (submitted) Hydrodynamic abilities of riverine fish: a functional link between morphology and physical habitat use.
- Sandström O., Neuman E. & Thoresson G. (1995) Effects of temperature on life history variables in perch. *Journal of Fish Biology*, **47**, 652-670.
- Santoul F., Cayrou J., Mastrorillo S. & Cereghino R. (2005) Spatial patterns of the biological traits of freshwater fish communities in south-west France. *Journal of Fish Biology*, **66**, 301-314.
- Schlösser I. J. & Ebel K. K. (1989) Effects of flow regime and cyprinid predation on a headwater stream. *Ecological Monographs*, **59**, 41-57.
- Schultz C. B., Reynolds K. E. & Conover D. O. (1996) Countergradient variation in growth among newly hatched *Fundulus heteroclitus*: geographic differences revealed by common-environment experiments. *Functional Ecology*, **10**, 366-374.
- Simpson G. G. (1944) *Tempo and mode in evolution*. Columbia University Press. New York.
- Southwood T. R. E. (1977) Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, **46**, 337-365.
- Southwood T. R. E. (1988) Tactics, strategies and templets. *Oikos*, **52**, 3-18.
- Statzner B., Bis B., Dolédec S. & Usseglio-Polatera P. (2001) Perspectives for biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology*, **2**, 73-85.
- Stearns S. C. (1976) Life-history tactics: A review of the ideas. *Quarterly Review of Biology*, **51**, 3-47.
- Stearns S. C. (1992) *The evolution of life histories*: Oxford University Press.
- Stearns S. C. & Koella J. C. (1986) The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of reaction norms for age and size at maturity. *Evolution*, **40**, 893-913.
- Tedesco P. (2006) *Ecologie des communautés de poissons intertropicaux: diversité, traits d'histoire de vie et gradients environnementaux*. Th. Villeurbanne: Université Claude-Bernard, Lyon 1.
- Townsend C. R. & Hildrew A. G. (1994) Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwater Biology*, **31**, 265-275.

- Vannote R. L. & Sweeney B. W. (1980) Geographic analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. *The American Naturalist*, **115**, 667-695.
- Vila-Gispert A. & Moreno-Amich R. (2002) Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of fishes*, **65**, 387-400.
- Vila-Gispert A., Moreno-Amich R. & Garcia-Berthou E. (2002) Gradients of life-history variation: an intercontinental comparison of fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **12**, 417-427.
- Vollestad L. A. (1992) Geographic variation in age and length at metamorphosis of maturing European Eel - environmental effects and phenotypic plasticity. *Journal of Animal Ecology*, **61**, 41-48.
- Vollestad L. A., Olsen E. M. & Forseth T. (2002) Growth-rate variation in brown trout in small neighbouring streams: evidence for density-dependence? *Journal of Fish Biology*, **61**, 1513-1527.
- Winemiller K. O. (1989) Patterns of variation in life-history among South American fishes in periodic environments. *Oecologia*, **81**, 225-241.
- Winemiller K. O. & Rose K. A. (1992) Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 2196-2218.
- Wootton R. J. (1984) Reproduction. In *Ecology of Teleost Fishes*, vol. 24 (ed. R. J. Wootton), pp. 141-175: Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Wootton R. J. (1992) Constraints in the evolution of fish life histories. *Netherlands Journal of Zoology*, **42**, 291-303.

DEUXIEME PARTIE : ARTICLES

25 **Abstract**

26

27 The aim of this study was to investigate a comparative approach of the variation in
28 population life-history traits and population morphological traits in the Rhône river basin, for
29 several freshwater fish species. For this general comparative approach, this paper presents
30 estimates of biological traits of 13 European freshwater fish species in three river sites within
31 the Rhône river basin (Ain, Ardèche and Rhône rivers) that differed in their temperature and
32 hydraulic conditions, using the same methodology for trait estimations among species and
33 sites. All traits varied significantly between species, except the exponent of the weight-length
34 relationship. All traits varied more between species than between populations, supporting the
35 use of species or community traits for studying relationships with local environmental
36 conditions. Life-history traits differed significantly between sites, but in some species only,
37 and variations between sites were not always consistent among species (e.g. for growth rate).
38 Fish populations in the warmest site exhibited a higher mortality and had a higher weight-
39 length relationship exponent than populations in other sites. Populations sampled in sites with
40 higher habitat suitability often grew slower than fish in sites where habitat suitability was
41 lower. Variability in morphology among populations was not related to variations in hydraulic
42 conditions among sites and may be due to genetic differences within species. Comparing trait
43 variations at large scale (from literature studies) and at local spatial scale (the present study),
44 where genetic variations and methodological differences are potentially reduced, should help
45 to understand spatial scale effects on intraspecific variation in traits.

46

47 Key words: life-history traits; morphology; intraspecific variation; Rhône river basin;
48 temperature; hydraulics

49 **INTRODUCTION**

50

51 Phenotypic differences in life-history traits observed among populations can result
52 from genetic differentiation of local populations and/or the effect on a plastic phenotype of
53 variation in the environment. Genotypic differences can arise as a result of adaptation to local
54 selective pressures that vary among populations or may be an epigenetic manifestation of the
55 environmental setting. However, in environments where selective pressures are variable in
56 direction and in magnitude, plastic phenotypes that respond to the immediate environment can
57 be favored selectively (Stearns, 1992).

58 Examples of intraspecific variation in traits of freshwater fish at large spatial scales
59 have often focused on responses of populations to latitudinal clines (L'Abée-Lund *et al.*,
60 1989; Jonsson & L'Abée-Lund, 1993). Blanck & Lamouroux (2007) found a consistent effect
61 of latitude on a number of life-history traits on European populations, that is not confirmed
62 for all species. They also noted that despite significant trait differences among species, some
63 traits (e.g. growth rate, length of breeding season, adult mortality rate) varied more between
64 populations than between species. By contrast, fecundity and traits associated with body size
65 (e.g. length at maturation) varied more between species than between populations, and can
66 thus be considered as reflecting distinct species' life histories (Blanck & Lamouroux, 2007).

67 At local spatial scales, several studies have reported relationships between trait
68 variations among fish populations and local environmental factors, focusing on a single or
69 few species (Golspink, 1978; Lobon-Cervia & Rincon, 1998; Abdoli *et al.*, 2007). Such
70 population studies are difficult to compare among species because they are often conducted at
71 various spatial and temporal scales and generally use different methods. A comparison of the
72 variation in multiple population traits of several species at the local scale would complement
73 our understanding of population trait variations, by (1) detecting if population trait responses

74 to local environmental factors are consistent among species, and by (2) identifying if traits
75 varied more between species than between populations at the local spatial scale. In addition,
76 comparing trait variations at large and at local spatial scales, where genetic variations and
77 methodological differences are potentially reduced, should help to understand spatial scale
78 effects on intraspecific variation in traits.

79 Among local environmental factors influencing population life history traits,
80 temperature is the main factor determining the metabolic rate (i.e. cost of living) of fish and
81 influences a variety of physiological variables, consequently growth rate. Brett (1979)
82 analysed the effects of biotic and abiotic factors on fish growth and identified temperature as
83 the only controlling factor governing the rate of feeding, assimilation, metabolism,
84 transformation and excretion. Populations in warmer sites should thus grow faster due to the
85 positive effect of temperature on growth processes (Beverton, 1987; Lobon-Cervia *et al.*,
86 1996). Populations in warmer sites should also exhibit a higher mortality rate (Sanström *et al.*,
87 1995) due to a positive relationship between growth and mortality (Charnov & Berrigan,
88 1991; Wootton, 1992) or due to the direct and positive effect of temperature on adult
89 mortality (Pauly, 1980; Griffiths & Harrod, 2007). Fish in warmer sites should also exhibit a
90 higher weight-length relationship exponent (i.e. allometric growth coefficient) because
91 temperature may favor some important physiological parameters like foraging efficiency and
92 success, digestive rate, digestive efficiency during growth period (Abdoli *et al.*, 2007).

93 Habitat suitability defined as the availability of the preferred local habitat of species is
94 another abiotic factor, which may influence growth rate. Populations living in more suitable
95 habitats may be expected to face high intraspecific competition due to high population
96 density, which leads to a decrease in growth rate (Vollestad *et al.*, 2002).

97 Among local environmental factors influencing population morphological traits,
98 several studies revealed the importance of flow constraints (McLaughlin & Grant, 1994;

99 Pakkasmaa & Piironen, 2001; McGuigan *et al.*, 2003). Following intra- or interspecific
100 studies, flow velocity was shown to be correlated to morphological traits such as fineness
101 ratio (i.e. body length divided by maximal body height), caudal peduncle width, aspect ratio
102 of the caudal fin or relative shoulder position (i.e. position of the maximal body height along
103 the body) (Webb, 1984; Sagnes *et al.*, 2000). Fish living in high current velocities conditions
104 are expected to be more streamlined with narrower caudal peduncles than fish living in low
105 current velocities (McLaughlin & Grant, 1994; Pakkasmaa & Piironen, 2001; McGuigan *et al.*,
106 2003). In addition, an adaptation for fish to resist flow is to reduce their drag (i.e. the force
107 parallel to their displacement and acting against them) (Vogel, 1994). For example, Sagnes &
108 Statzner (submitted) showed that species using high current velocities had a high
109 hydrodynamic potential (i.e. low drag force), except for benthic species. On the other hand,
110 the use of low current velocities by fish did not clearly depend on their hydrodynamic
111 potential. In this context, fish populations living in high current velocities may be expected to
112 exhibit a higher hydrodynamic potential (i.e. lower drag force) than populations living in low
113 current velocities conditions.

114 The aim of the present study was to compare variation in population life-history traits
115 and population morphological traits of several freshwater fish species in the Rhône river
116 basin. The paper includes estimates of growth rate, ultimate length, mortality rate, weight-
117 length relationship exponent and morphological traits reflecting body shape of fish and their
118 hydrodynamic performance for 13 European freshwater fish species in three river sites within
119 the Rhône river basin (Ain, Ardèche and Rhône rivers). The first objective of this study was
120 to quantify the magnitude of intraspecific versus interspecific variability in traits in order to
121 detect if traits varied more between species than between sites in this local context, and to
122 compare the magnitude of intraspecific versus interspecific variability in traits at continental
123 (Blanck & Lamouroux, 2007) and at local (the present study) spatial scales. The second

124 objective was to test trait variations between sites for several species, and to relate for each
125 species, growth rate variation to both temperature and habitat suitability of sites, mortality rate
126 and allometric growth coefficient to temperature of sites and morphological traits to hydraulic
127 conditions of sites. This last objective allowed (1) the assessment of whether population trait
128 responses to local environmental factors are consistent among species, and (2) the comparison
129 of trait – environment relationships between continental (Blanck & Lamouroux, 2007) and
130 local (the present study) spatial scales. For the two objectives, traits were estimated using
131 exactly the same methodology among sites and among species, which was necessary for a
132 realistic comparative approach.

133

134

135 **MATERIALS AND METHODS**

136

137 **STUDY SITES**

138

139 The study involved three river sites (Ain river at Blyes, Ardèche river at Saint Sernin
140 and Rhône river at Pierre Bénite) in Southern France, situated in the Rhône River basin (Fig.
141 1). A site is defined as a stream reach long enough to include several pool-riffle sequences.
142 The Ain, Ardèche and Rhône sites in stream reaches were 11400, 5600 and 5300 meters long,
143 respectively. The Ain and the Ardèche rivers are tributaries of the Rhône river. The three sites
144 are localised in different hydrologic and climatic contexts (Table I).

145 Though all sites have a quasi-natural morphology, they have varying degrees of discharge
146 regulation. In particular, the Rhône site is a regulated section of the Rhône river by-passed by
147 artificial channels where discharge rate alternates between a reduced minimum discharge and
148 high flows. Daily discharge rates recorded from gauging stations (Fig. 1) from 1988 to 2004

149 in the three rivers, confirmed that discharge rate at low flows (Q_{80} , exceeded 80% of the
150 time), is nine and three times higher in the Ain site than in the Ardèche and Rhône sites,
151 respectively (Table I). Depth-discharge and width-discharge relationships were estimated in
152 the three study sites in previous work (Lamouroux *et al.*, 1999). For example, average flow
153 velocity at Q_{80} is twice and four times higher in the Ain than in the Ardèche and Rhône sites,
154 respectively (Table I).

155 Water temperature was recorded daily in the Ain and Rhône sites (near the gauging stations,
156 Fig. 1) from 1988 to 2005 and from 1996 to 2005, respectively. Water temperature was
157 recorded punctually in the Ardèche site (near the gauging station, Fig. 1) each month between
158 1988 and 2005, and daily from 2001 to 2004 in summer period. No differences in temperature
159 in the Ain site were found between years ≤ 1995 and years ≥ 1996 , which justifies the
160 relevance of estimating temperature characteristics on periods that differ between the Ain and
161 the Rhône sites. Mean inter-annual characteristics of temperature were estimated for each site
162 (Table I). The characteristics were annual temperature, spring temperature (from 21 March to
163 21 June), summer temperature (from 21 June to 21 September), autumn temperature (from 21
164 September to 21 December) and winter temperature (from 21 December to 21 March). In the
165 Ardèche site, the weighted mean temperature was estimated for each month as the mean
166 temperature weighted by the number of temperature measurements in each year. Then, the
167 mean annual temperature was estimated as the mean of the monthly weighted mean
168 temperatures described above. The same method was applied to estimate the mean spring,
169 summer, autumn and winter temperature for the Ardèche site. Important thermal differences
170 occurred between the Ain and Rhône sites (Table I), especially during fish growth period (i.e.
171 the Rhône site is warmer in spring and in summer than the Ain and Rhône sites).

172

173

174 DESCRIBING HABITAT SUITABILITY OF SPECIES IN THE SITES

175

176 Habitat suitability of species in the sites may be identified as a potential selective
177 pressure on traits and particularly growth. This study used therefore habitat suitability
178 information to interpret potential growth variations among sites. Habitat suitability for a given
179 species in a site was estimated in a previous study (Lamouroux *et al.*, 1999), using instream
180 habitat models calibrated at each site. The principle of the instream habitat model, not detailed
181 here, is to couple hydraulic models of the sites with models of species preferences for their
182 hydraulic microhabitat (velocity, depth). Combination of these models provides estimates of
183 density indices (which are related to the expected density of species based on the hydraulic
184 conditions) that reflect the site's hydraulic suitability for the species at low flow (Q_{80}). Density
185 indices at the sites calculated by Lamouroux *et al.* (1999) are given in Table III, as well as
186 synthetic information on species hydraulic preferences.

187

188 FISH TRAITS: DATA SETS

189

190 Fish trait data were estimated for 13 freshwater fish species in the Ain, Ardèche and Rhône
191 sites (Table II), when possible, by two methods.

192 A first data set (called repeated population surveys) consisted of repeated fish surveys
193 made in the different sites, between 1989 and 2004 in different seasons (See Table II for
194 details). On each survey, fish were collected by electro fishing method in independent habitat
195 units of several square meters using an open-sampling technique. These were subunits of
196 sites, chosen in pools, runs, riffles, and at the channel centre or its margins. Within each
197 habitat unit, fish were identified to species, counted and measured (total length). This data set
198 was used to estimate mortality rate.

199 A second data set (called complementary field work) was collected in April and June
200 2004. During this field work, several individuals (between 5 and 38, average = 16 individuals)
201 of each species were electro-fished in the different sites, with the objective of catching at the
202 same time small, medium length and large individuals (approximate target sizes were derived
203 from the first source of data). Each individual (see numbers in Table II) was measured,
204 weighted, and up to 5 scales were taken for age determination. Photographs were taken of the
205 large individuals (see numbers in Table II) to measure morphological variables, which are
206 important for hydrodynamic considerations (see below). This data set was used to estimate
207 growth rate, ultimate length, weight-length relationship and morphological traits.

208

209 *Fish traits: estimating population traits*

210

211 Estimates of 4 life-history traits and 9 additional traits describing fish body shape
212 (called hereafter morphological traits) were obtained for each species × site combination,
213 when possible, using the two data sets (Table II). A total of 39 species × site combinations
214 were sampled. When a species trait could only be estimated on one site due to particular
215 conditions required for trait estimations, trait estimation on this particular species × site
216 combination was excluded from the study. Population is defined in this present paper as a
217 group of individuals of the same species that are capable of interacting with each other in a
218 localised area. According to this definition, the term ‘population’ will be used hereafter in the
219 text for each species × site combination.

220

221

222

223

224 *Note on population trait estimations*

225

226 Because of the large number of populations involved in this comparative approach, the
227 population trait estimations involved inevitably fewer individuals than generally used in
228 studies focusing on trait variations within a single species (Golspink, 1978; Lobon-Cervia &
229 Rincon, 1998; Abdoli *et al.*, 2007). Growth model, weight-length relationship and
230 morphological traits estimated in each population of this study often involved only a dozen
231 individuals (Table II). Mortality rate, which essentially rely on inter-annual repeated
232 population surveys is estimated over different time periods depending of the species and the
233 site. Because of differences in environmental conditions among years, mortality rate may
234 potentially exhibit high variability within populations.

235 Despite these limitations on population traits, they will be considered as representative of the
236 population in the existing environment, i.e. over ~ the last 10 years and comparably across
237 species. A posteriori controls specific to each trait will be used to check that these trait
238 estimates enabled a comparison of traits among sites and that trait estimates were not affected
239 by individual or temporal variability in population traits.

240

241 *Life-history traits*

242

243 1. K: growth rate (year^{-1})

244 K was estimated by fitting a Von Bertalanffy growth model using the length-at-age
245 data estimated from scale readings in each population from the complementary
246 field work (Table II). Before fitting the model, back-calculated lengths were
247 estimated in each individual, using the most readable individual scale. For this
248 purpose, the scale radius (R_s) from the centre of the ossification to the edge of the

249 scale, and the radius of the different age rings (S_t) were measured on each
 250 individual collected scale (Bagenal, 1978). A general regression between the
 251 length of individuals at the time of the capture, L , and R_s was fitted on all observed
 252 scales in the population as $L = a + bR_s$. For each population, scale radius and fish
 253 length showed a positive and significant linear relation ($R^2 > 0.79$ and $P < 0.001$ in
 254 all populations). Therefore, for each individual, back-calculated lengths at age t
 255 (L_t , mm) were estimated from one scale by: $L_t = a + [S_t (L - a) / R_s]$ (Bagenal,
 256 1978). After length back-calculations on all individuals, the Von Bertalanffy
 257 model $L_t = L_\infty [1 - \exp(-K(t - t_0))]$ was fitted for each population both on
 258 length-at-age and back-calculated length-at-age data using non-linear least squares
 259 model. The parameters of the model are L_∞ (asymptotic length estimate, mm), K
 260 (year^{-1}) and t_0 (age at which length is theoretically zero, year). A growth model
 261 was fitted only for populations with a number of age classes ≥ 4 . K was not
 262 calculated for *Barbatula barbatula* because scales of this species were unreadable.

- 263 2. L_∞ : asymptotic length according to the Von Bertalanffy growth model (mm).
 264 This trait was estimated simultaneously with K as described above and is highly
 265 statically correlated with K .
- 266 3. Z : Mean instantaneous mortality rate (year^{-1}).
 267 Following Ricker (1975), estimates of Z was obtained by regressing for each
 268 population the logarithm of the total number of individuals of each age group
 269 against age classes, for ages $> 0+$ and for populations with a number of age classes
 270 > 4 . Z was subsequently determined as the slope of the regression line. Only
 271 populations with a total number of individuals ($>0+$) ≥ 50 were used in Z
 272 estimation. Length frequency distributions given by the repeated population

273 surveys for each population were thus transformed into age frequency distribution
274 according to the Von Bertalanffy growth model (see above).

275 4. a and b parameters of the weight-length relationship

276 The weight-length relationship was fitted to a power law $W = a L^b$, where W is
277 total weight (g) and L is total length (mm), using data from the complementary
278 field work. Parameters a and b were estimated by linear regression of the log₁₀-
279 transformed equation: $\log_{10}(W) = \log_{10} a + b [\log_{10}(L)]$. b is the allometric growth
280 coefficient. Theoretically, when b equals 3, it corresponds to an isometric growth
281 of fish, which is rarely the case. The term ‘robust’ will be used hereafter in the text
282 in order to define fish that exhibit high values of b. Thus values of $b < 3$ and $b > 3$
283 represent fish that become less or more robust respectively, as body length
284 increased. The relationship was fitted for populations with ≥ 10 individuals (Table
285 II).

286 All life-history traits were log₁₀-transformed in subsequent analyses to approximate normality.

287

288 *Morphological traits*

289

290 Eight morphological traits reflecting body shape of fish that are of potential
291 importance for fish hydrodynamics and little correlated between each other within the studied
292 species (Sagnes & Statzner, submitted) were measured in each individual using photographs
293 taken of large individuals during the complementary field work (using ImageJ software 1.36,
294 National Institutes of Health, USA, free available at <http://rsb.info.nih.gov/ij/>). In order to
295 avoid size effects, all variables were expressed relative to the Standard Length (SL) of the
296 fish, which was measured jointly. Averages of these morphological traits among individuals
297 of each species \times site combination were considered as population traits:

298 (1) Maximal body height divided by SL (h_{ma}) (the reciprocal value of the fineness
299 ratio, characterizing streamlining),

300 (2) Maximal body width divided by SL (w_{ma}) (the reciprocal value of a lateral
301 fineness ratio),

302 (3) Length to the maximal body height divided by SL (lh_{ma}) (the relative shoulder
303 position from a lateral view),

304 (4) Length to the maximal body width divided by SL (lw_{ma}) (the relative shoulder
305 position from a dorsal view),

306 (5) Length to the anterior insertion of caudal fin divided by SL (l_{ca}),

307 (6) Length of caudal peduncle divided by SL (l_{cp}),

308 (7) Length to posterior edge of operculum divided by SL (l_{op}),

309 (8) Width of caudal peduncle at the posterior insertion of anal fin divided by SL (w_{cp}).

310 A last morphological trait related to body shape concerned the drag coefficient (C_d) of fish.

311 The drag coefficient (C_d) is usually defined from the Drag force D (N) undergone by a fish of

312 frontal area S (m^2) in a flow velocity U ($m.s^{-1}$) by $D = 0.5\rho S U^2 C_d$, where ρ ($kg.m^{-3}$) is the

313 water density (Vogel, 1994). C_d depends on body shape and on flow conditions around the

314 body, which can be defined for fish as the Reynolds Number scaled to Standard Length (Re_{SL}).

315 Re_{SL} can be calculated as $Re_{SL} = (SL \times U) / \nu$ where SL = Standard length in m and ν is fluid

316 viscosity in $m^2.s^{-1}$. Theoretically a plot of C_d against Re_{SL} should converge toward a minimum

317 value of C_d . The latter was called C_{dmin} by Sagnes & Statzner (submitted), who considered

318 C_{dmin} as a new biological trait, useful to describe the functional link between fish morphology

319 and habitat use through hydrodynamic abilities. C_{dmin} was calculated in each individual as a

320 combination of some of the traits described above, following the equation given in Sagnes &

321 Statzner (submitted):

322 (9) $C_{dmin} = -0.521 + 0.693(l_{ca}) + 0.430(l_{op})$

323 + 0.569 (wma) + 0.294 | [(lhma) - 0.464] |

324 - 0.936 (wcp)

325 Average of C_{dmin} among individuals of each species \times site combination was considered as a
326 population trait.

327 All morphological traits were \log_{10} -transformed in analyses to approximate normality.

328

329 ANALYSES OF TRAIT VARIATIONS

330

331 *Intraspecific vs. interspecific variation in traits*

332

333 For each trait, significant differences between species (despite intraspecific variations)
334 were tested using a Kruskal Wallis test. In addition, the Relative Intraspecific Variation of a
335 trait (RIV, as percentage) was defined as the ratio between the variance among sites within
336 species (i.e. intraspecific variation) and the total variance of the trait among all populations
337 (sum of the intraspecific variation and the interspecific variation), all species being pooled.
338 RIV indicates whether traits varied more between sites or between species. RIV estimates
339 could be influenced by phylogeny (e.g. family), the inclusion of a different number of species
340 for each trait and a different number of sites for each species \times trait combination. RIV was
341 then estimated using cyprinids only, which represented 10 of the 13 species included (Table
342 II). Concerning the influence of the number of species included, RIV was estimated on a
343 constant number of species per trait (7 species). Concerning the influence of the number of
344 sites included for each species, RIV was estimated using only the species present in the 3
345 sites.

346

347 *Tests of trait differences between sites*

348

349 The methods used to test for trait differences between sites differed depending on the
350 trait involved. Because of the limitations introduced by the population trait estimations
351 described above, a posteriori tests were performed in this study to ensure that the issues of
352 potential individual or temporal variation in population traits did not bias comparisons of
353 traits among sites. Therefore, when species exhibited significant differences in traits between
354 sites, a posteriori tests checked, when possible, if these differences were not confounded by
355 individual or temporal variability within sites.

356 Differences in growth curves between sites were tested, for each species, using permutation
357 tests. For each of 1000 permutations, individual growth curves were randomly assigned to the
358 different sites (keeping the number of individuals sampled in each site constant) and a new
359 site-specific growth model was fitted. The residual standard deviation of the actual site-
360 specific growth model was compared to the corresponding 1000 values obtained after random
361 assignment of individuals to sites. This test estimated the probability of obtaining the observed
362 differences between sites by chance. It also checked that differences in growth curves
363 between sites were not due to a limited number of individuals.

364 Differences in Z between sites were tested for each species using a F-test for homogeneity of
365 slopes relating the logarithm of the total number of individuals of each age group against age
366 classes. For species exhibiting significant differences in Z between sites, a test a posteriori
367 was made to check if these differences could be due to temporal variability within sites. For
368 each of these species \times site combination, two measures of Z were estimated (using the same
369 methodology as described previously) on two temporal groups of surveys, when possible (i.e.
370 for a total number of individuals ($>0+$) ≥ 50 in each group). Then, for each species \times site
371 combination, temporal differences in Z between groups within sites were tested using a F-test

372 for homogeneity of slopes relating the logarithm of the total number of individuals of each
373 age group against age classes. This a posteriori test checked that differences in Z within sites
374 do not obscure differences in Z between sites.

375 Differences in the weight-length relationships (i.e. differences in b) between sites were tested
376 for each species, using a F-test for homogeneity of slopes. For species exhibiting significant
377 differences in b between sites, a test a posteriori was made to check if these differences were
378 not due to variability of particular individuals within sites. For each of these species \times site
379 combination, weight-length relationships were thus estimated (using the same methodology as
380 described previously) when possible on two individual groups (i.e. one group of small
381 individuals and one group of large individuals). Then, for each species, differences in b
382 between groups within sites were tested using a F-test for homogeneity of slopes. This a
383 posteriori test checked that differences in b within sites do not obscure differences in b
384 between sites.

385 Significant differences between sites for fish morphology were tested for each species, using a
386 Principal Component Analysis (PCA) on the 8 morphological traits estimated for each
387 individual of 13 freshwater fish species, followed by Monte Carlo permutation tests. The
388 latter tested whether differences in morphology between sites were not confounded by
389 individual variability within sites. For each species, significant differences in C_{dmin} were also
390 tested between sites, using either a t-test (C_{dmin} recorded in two sites) or an Analyse of
391 Variance (ANOVA) (C_{dmin} recorded in three sites). For species exhibiting significant
392 differences in C_{dmin} between sites, a test a posteriori was made to check if these differences
393 were not due to variability of particular individuals within sites. For each of these species \times
394 site combinations, C_{dmin} was thus estimated on two individual groups (one group of small
395 individuals and one group of large individuals), when the number of individuals was
396 sufficient in each group. Then, for each species, differences in C_{dmin} between groups within

397 sites were tested using a t-test or an ANOVA. This a posteriori test checked that differences in
398 C_{dmin} within sites did not obscure differences in C_{dmin} between sites.

399 Using Bonferroni corrections for multiple tests would be overly-conservative in this
400 study where a large number of tests were made whereas a limited number of sites were
401 available for any particular test. Instead, a global Fisher test was performed for synthesizing
402 the differences in sites, both for each species (all traits involved) and for each trait (all species
403 involved) (Sokal & Rohlf, 1995, p. 794). Traits contributing to these Fisher tests were those
404 for which differences between sites were tested: K, Z, b, the 8 morphological traits considered
405 together (summarized by PCA) and C_{dmin} . In addition, the proportion of species and traits that
406 exhibited significant differences between sites were considered for each trait and each species
407 respectively as an overall indication of differences between sites.

408

409

410 **RESULTS**

411

412 **POPULATION TRAIT ESTIMATIONS**

413

414 Population life-history traits and population morphological traits (Tables IV) were estimated
415 in (1) species \times site combinations that complied with trait estimation conditions (e.g.

416 concerning the number of age classes, number of individuals of each population) and in (2)

417 species present at at least two sites. Out of the 39 populations K, L_{∞} , Z and weight-length

418 relationship were estimated on 27, 27, 17 and 24 populations only, respectively (Table IV).

419 Three populations (*Chondrostoma nasus* \times Ain, *Perca fluviatilis* \times Rhône and *Leuciscus*

420 *leuciscus* \times Ardèche) were excluded from Z estimations because the mortality model did not

421 fit well in these populations ($R^2 = 0.13, 0.50$ and 0.21 , respectively), probably due to

422 underestimation of individuals in low age classes of populations. Morphological traits were
423 estimated for 32 of the 39 populations (Table IV). Table IV showed the relevance of
424 estimating a growth model and a weight-length relationship model on populations involving a
425 small number of individuals, because these models seemed to fit well in these populations
426 ($0.88 < R^2 < 0.99$ for growth model and $0.97 < R^2 < 0.99$ for weight-length relationship).

427

428 INTRASPECIFIC VS. INTERSPECIFIC VARIATION IN TRAITS

429

430 All traits varied significantly between species ($P < 0.01$ in all cases), except the b
431 parameter of the weight-length relationship ($P = 0.09$) (Table V). All life-history traits varied
432 more between species than between sites (Table V). However, K , Z and b exhibited higher
433 RIV values (17%, 32% and 43%, respectively) than L_{∞} (6.37 %). All morphological traits
434 varied more between species than between sites (Table V), but lop , lcp , wcp , wma , $lhma$ and
435 $lwma$ exhibited higher RIV values (between 11% and 23%) than hma , lca and C_{dmin} ($< 4\%$ in
436 all cases). RIV restricted to cyprinids only provided comparable results than the general
437 analysis of RIV estimates (Table V), except for lcp which exhibit a lower RIV within
438 cyprinids family (1.51%) compared with that observed for all families pooled (10.62%). RIV
439 restricted to seven species for each trait and to species present in the 3 sites provides
440 comparable results than the general analysis of RIV estimates (Table V), except for lca and
441 lcp which exhibit a higher and lower RIV respectively (13.37% and 1.33% respectively using
442 7 species, 13.63% and 1.46% respectively using only species present in the 3 sites) compared
443 with those observed for all species pooled (0.35% and 10.62% respectively).

444

445

446

447 TRAIT DIFFERENCES BETWEEN SITES

448

449 All life-history traits showed significant overall differences between sites according to
450 the Fisher global test ($P \leq 0.001$ in all cases, Table VI).

451 Tests for individual species confirmed that significant differences in growth occurred between
452 sites for 3/11 species (*Alburnus alburnus*, *Chondrostoma nasus* and *Gobio gobio*, Table VI),
453 but these differences were not consistent between species (Fig. 2) and not associated with
454 differences in temperature conditions between sites. For instance *Chondrostoma nasus* and
455 *Gobio gobio* exhibited a higher growth rate in the warmest site (the Rhône site) than in the
456 others sites, whereas *Alburnus alburnus* exhibited a higher growth rate in the Ardèche site
457 than in the Rhône site (Fig. 2). However, for each species, differences in K between sites
458 seemed inversely related to differences in habitat suitability (Fig. 3). For instance, whereas
459 *Chondrostoma nasus* grew slower in the Ain site, habitat suitability of *Chondrostoma nasus* is
460 higher in the Ain site (Fig. 3).

461 Concerning Z, tests within species confirmed that significant differences occurred between
462 sites for 3/7 species (*Alburnus alburnus*, *Lepomis gibbosus* and *Rutilus rutilus*, Table VI) and
463 that significant differences between sites were consistent across species (Fig. 4) and were
464 associated with differences in temperature conditions among sites. Z was significantly higher
465 in the warmest site (the Rhône site) than in the other sites for *Alburnus alburnus*, *Lepomis*
466 *gibbosus* and *Rutilus rutilus* (Fig. 4). No differences in Z were found within the Rhône site for
467 *Alburnus alburnus* ($P = 0.62$, $Z = 0.61$ and 0.50 in the two groups), *Lepomis gibbosus* ($P =$
468 0.06 , $Z = 0.24$ and 0.23 in the two groups) and *Rutilus rutilus* ($P = 0.94$, $Z = 0.34$ and 0.27 in
469 the two groups), suggesting that differences in Z between sites for these species were not
470 confounded by temporal variability within the Rhône site (Fig. 4). Differences in Z within the
471 Ardèche site for these three species and within the Ain site for *Rutilus rutilus* could not be

472 tested, because the number of individuals was insufficient (>0+) within sites to obtain Z
473 estimates in two individual groups (less than 50 individuals (>0+) in each group).
474 Concerning b, tests for individual species confirmed that significant differences occurred
475 between sites for 2/10 species (*Barbus barbus* and *Perca fluviatilis*, in Table VI) and that
476 these differences were associated with differences in temperature conditions among sites. b
477 was significantly higher in the warmest site (the Rhône site) for *Barbus barbus* and *Perca*
478 *fluviatilis* (Table IV). No differences in b were found between groups of individuals in the
479 Ain and Rhône sites for *Perca fluviatilis* (respectively $P = 0.61$ and $P = 0.35$), and in the Ain
480 and Ardèche sites for *Barbus barbus* (respectively $P = 0.50$ and $P = 0.08$). By contrast, b
481 differed between groups of individuals in the Rhône site for *Barbus barbus* ($P < 0.001$): small
482 fish were more robust than large fish ($b = 3.20$ for small fish and $b = 2.95$ for large fish). This
483 result suggests that differences in b between sites for *Perca fluviatilis* were not confounded by
484 individual variability within sites, whereas a higher b found in the Rhône site for *Barbus*
485 *barbus* could be explained by the presence of particularly robust small individuals.

486 Morphological traits (synthesized by PCA) showed significant overall differences
487 between sites according to the Fisher global test ($P < 0.001$, Table VI). Tests for individual
488 species showed that 7/13 species contributed to this result (Table VI). *Alburnus alburnus*,
489 *Barbus barbus*, *Gobio gobio*, *Lepomis gibbosus*, *Leuciscus cephalus*, *Leuciscus souffia* and
490 *Tinca tinca* exhibited significant differences in morphological traits between sites. However,
491 these differences were not consistent between species (Fig. 5). For instance, *Gobio gobio*
492 exhibited a higher maximal body width divided by SL (wma) and a higher maximal body
493 height divided by SL (hma) in the Ardèche site than in the Ain and Rhône sites (i.e.
494 individuals less streamlined in the Ardèche site), whereas *Leuciscus souffia* exhibited a lower
495 wma and hma in the Ardèche site than in the Ain site (i.e. individuals more streamlined in the
496 Ardèche site) (Fig. 5). Differences in morphological traits between populations were thus not

497 associated with differences in hydraulic conditions between sites. The global Fisher test of
498 association was not significant for C_{dmin} ($P = 0.10$, Table VI), showing that differences in fish
499 morphology between sites were not associated with intraspecific variation in C_{dmin} .
500 Accordingly, C_{dmin} differed between sites for 2/13 species only (*Barbus barbus* and *Perca*
501 *fluviatilis*, Table VI). *Perca fluviatilis* exhibited a lower hydrodynamic potential (higher C_{dmin})
502 in low current velocities (the Rhône site) than in high current velocities (the Ain site) (Table
503 VI). By contrast, *Barbus barbus* exhibited a higher C_{dmin} in the Ardèche site than in the Ain
504 and Rhône sites (Table VI). No differences in C_{dmin} were found between groups of individuals
505 in the Ain, Ardèche and Rhône sites for *Barbus barbus* (respectively $P = 0.16$, $P = 0.83$ and P
506 $= 0.12$). This suggests that differences in C_{dmin} between sites for *Barbus barbus* were not
507 confounded by individual variability within sites. Differences in C_{dmin} within sites for *Perca*
508 *fluviatilis* could not be tested, because of the number of individuals sampled within each site
509 was insufficient (i.e. 4 individuals in the Ain site and 6 individuals in the Rhône site).

510 Focusing on species, 8/13 species (*Alburnus alburnus*, *Barbus barbus*, *Gobio gobio*,
511 *Lepomis gibbosus*, *Leuciscus cephalus*, *Perca fluviatilis*, *Rutilus rutilus* and *Tinca tinca*)
512 showed significant overall differences between sites according to the Fisher global test ($P \leq$
513 0.05 in all cases, Table VI).

514

515

516 **DISCUSSION**

517

518 **INTRASPECIFIC VS. INTERSPECIFIC VARIATION IN TRAITS**

519

520 All traits varied significantly between species, except the b parameter of the weight-
521 length relationship. In several studies, variations in b had often been attributed to several

522 environmental factors (e.g. water temperature, food availability, season) as well as to
523 differences between sexes (Mendes *et al.*, 2004; Abdoli *et al.*, 2007). In addition, b was never,
524 in our knowledge, included in studies focusing on species life-history strategies (Winemiller
525 & Rose, 1992; Rochet, 2000; Vila-Gispert & Moreno-Amich, 2002; King & McFarlane,
526 2003; Blanck *et al.*, 2007). Consequently, although the b parameter may be of particular
527 interest for ecologists working at the population level, this trait may not be particularly
528 attractive in studies relating species or community traits to the environment.

529 Traits (except b) exhibited a considerably higher variability between species than
530 between sites, with an intraspecific variability < 32% of the total variability. This result
531 indicates the relevance of assigning the same trait value to each species regardless of the sites
532 of a river basin, in order to relate for instance community traits to the environment among
533 sites of a same river basin.

534 In addition, this Relative Intraspecific Variability in traits in a local context is
535 considerably lower than the one found for traits estimated on European populations (Blanck &
536 Lamouroux, 2007). For instance the Relative Intraspecific Variability is four times larger
537 when focusing on European traits for ultimate length and K (Blanck & Lamouroux (2007)
538 found a RIV of respectively 25 and 79%). The Relative Intraspecific Variability is also three
539 times larger when focusing on European traits for Z (Blanck & Lamouroux (2007) found a
540 RIV of 85 %). This comparison indicates the importance of several environmental (e.g.
541 latitude), methodological and genetic factors in the RIV estimates and the interest to minimize
542 these factors when focusing on community traits – habitat relationships. However, at both
543 spatial scales (Rhone river basin and European scale), K and Z exhibited a higher Relative
544 Intraspecific Variability than ultimate length. This confirms the idea that traits associated with
545 body size may be more phylogenetically constrained than other traits (Gotelli & Pylon, 1991;
546 Blanck & Lamouroux, 2007).

547 Morphological traits exhibited an intraspecific variability < 23% of the total variability
548 when all species are pooled. This result indicates the relevance of studying the functional
549 relationships between species morphology and their physical habitat use regardless of the
550 intraspecific phenotypic plasticity of species (Sagnes & Statzner, submitted). Wood & Bain
551 (1995) also found that, despite intraspecific morphological differences among populations of
552 14/15 species, populations of any species were relatively similar in morphology compared
553 with other species. Similarly, Douglas & Matthews (1992) suggested that while individuals of
554 a species may vary in morphology depending on attributes of their local environment, their
555 morphology is restricted by the phylogenetic processes that made the species unique.
556 However, the present study shows that hma and C_{dmin} exhibit a lower relative intraspecific
557 variability (3%) than other morphological traits ($\geq 4\%$). This result is consistent with
558 Pakkasmaa *et al.* (1998) who found that one of the best characters that discriminated salmonid
559 species is the body height, which reflects the swimming ability of fish. Surprisingly,
560 differences in fish morphological traits between sites were not associated with intraspecific
561 variation in C_{dmin} , leading to a lower relative intraspecific variation in C_{dmin} than in other
562 morphological traits. This could be explained by remarkable negative associations between
563 morphological traits (used to estimate C_{dmin}), which differed between sites. For instance,
564 *Gobio Gobio* in Ain exhibited a higher lop and a lower wma whereas *Gobio gobio* in Ardèche
565 exhibited a lower lop and a higher wma, but both populations exhibited the same
566 hydrodynamic potential ($C_{dmin} = 0.26$). It will be of interest, in the future, to investigate the
567 functional interpretation of these negative associations between morphological trait
568 differences between populations and leading to the same hydrodynamic potential.
569
570
571

572 VARIABILITY IN LIFE-HISTORY TRAITS BETWEEN SITES

573

574 Most species of freshwater fish exhibit variation in their life-history strategies between
575 populations in response to local environmental factors (Golspink, 1978; Lobon-Cervia *et al.*,
576 1991; Lobon-Cervia & Rincon, 1998; Przybylski, 1996; Abdoli *et al.*, 2007). This present
577 study confirmed significant differences in life-history traits between sites, but for a minority
578 of species only. These differences were not always consistent among species (e.g. growth).
579 Fish in the warmest site (the Rhône site) exhibited a higher mortality and were more robust
580 than fish in other sites, for some species. In addition, fish in sites where habitat suitability is
581 high often grew slower than fish in sites where habitat suitability is low, for some species.

582 In contrast with this study, most species of freshwater fish exhibit variation in K
583 between populations in response to temperature conditions (Braaten & Guy, 2002; Griffiths *et*
584 *al.*, 2004; Heibo *et al.*, 2005). But studies revealing positive relationships between K and
585 temperature, often focused on intraspecific variability in K along latitudinal gradients. For
586 instance, Blanck & Lamouroux (2007) found that populations at higher latitudes grew slower
587 than populations at lower latitudes for 2/8 species. K may be a direct function of water
588 temperature due to the influence of water temperature on growth processes (Beverton, 1987):
589 the rates of metabolism and K should increase with temperature. In agreement with the
590 present study, Abdoli *et al.* (2007) found no relationships between K and temperature in
591 *Cottus gobio*, in populations exposed to different temperature conditions (differences of 2°C)
592 in the Bez River basin. Thus, K may be a trait sensitive to a range of temperature variations >
593 3°C. In addition, the present study suggests that K may be negatively related to the habitat
594 suitability of species in the different sites. Although species habitat suitability was related to
595 hydraulic conditions rather than to temperature in the present study, this result is consistent
596 with the idea of “thermal equilibrium concept” which suggests that populations in no

597 optimum habitats (weak habitat suitability) are characterized by low population density and
598 individuals with low fecundity; fecundity being maximized at equilibrium (Vannote &
599 Sweeney, 1980). This may result in a decrease in growth rate for fish living in more suitable
600 habitat, due to the energetic compromises between reproductive effort and growth and/or a
601 higher intraspecific competition in more suitable habitats where population density is higher.
602 Concerning L_{∞} , this trait is highly statistically negatively correlated with K (Table IV) and
603 may not be interpreted independently of K. Therefore, whereas L_{∞} has been shown to vary
604 positively with latitude for 2/8 species as K (Blanck & Lamouroux, 2007), this trait was not
605 related to temperature differences among sites, in the present study.

606 In agreement with the present study, mortality rate has been shown to vary positively with
607 temperature in different species (Sanström *et al.*, 1995). However, by contrast to Charnov &
608 Berrigan (1991) and Wootton (1992) who suggested a positive correlation between K and Z,
609 Z did not covary with K in the present study and may be directly influenced by temperature.
610 This result is in agreement with Pauly (1980) who suggested that fish in warm sites are more
611 likely to encounter predators that are hungry because of higher metabolic rate at higher
612 temperature. Another possible explanation is that a higher Z in the Rhône site may be related
613 to difficulties in sampling large fish in this river due to its width. But, following this last
614 hypothesis, there is no reason that fishing bias on Z estimates concern only these three
615 species. Even though it is probably more difficult to sample large individuals of
616 *Chondrostoma nasus* and *Leuciscus leuciscus* that lived in midstream microhabitats, these two
617 species did not exhibit Z differences between sites. Therefore Z variation in *Alburnus*
618 *alburnus*, *Lepomis gibbosus* and *Rutilus rutilus* may be related to other factors than fishing
619 bias (e.g. temperature).

620 Finally, in agreement with the present study, the allometric growth coefficient (b) is related to
621 temperature in different species (Mendes *et al.*, 2004; Abdoli *et al.*, 2007). A higher

622 temperature in the Rhône site, especially during the growing period, should favour some
623 physiological parameters of young fish such as foraging efficiency and success, digestive rate,
624 digestive efficiency and/or metabolic rate. However, a higher b in the Rhône site may also be
625 explained by higher nutritional resources in the Rhône site than in the other sites (field
626 observations).

627 Although life-history traits showed significant overall differences between sites,
628 intraspecific trait variation concerned only a minority of species. Variation in traits within
629 species may largely result from phenotypic plasticity of populations, due to the direct/indirect
630 effect of temperature and perhaps food availability on traits and/or the influence of the habitat
631 suitability on growth. Nevertheless, it is difficult to affirm that no genetic basis was
632 responsible for these intraspecific variations without controlled transplant experiments.
633 Genotypic differences can arise as a result of adaptation to local selective pressures (e.g.
634 temperature, habitat suitability), which vary among sites.

635

636 VARIABILITY IN MORPHOLOGICAL TRAITS BETWEEN SITES

637

638 The present study showed that several species exhibited differences in morphology
639 between sites, but these differences were not consistent among species. As the Ain and
640 Ardèche sites exhibited higher current velocities than the Rhône site, fish in the Ain and/or
641 Ardèche sites were expected to have more streamlined individuals with narrower caudal
642 peduncles than fish in the Rhône site (McLaughlin & Grant, 1994; Pakkasmaa & Piironen,
643 2001; McGuigan *et al.*, 2003). However these hydromechanical predictions could not be
644 confirmed by this study. Variability in morphology among populations did not seem to be
645 related to the environmental characteristics of sites (e.g. flow regime, temperature, nutriment
646 availability), and may be epigenetic manifestation of the environmental setting. For example,

647 according to the morphological divergence of *Gobio gobio* populations (Fig. 5), *Gobio gobio*
648 may exhibit different morphs within the Rhône river basin and morphological differences
649 between these morphs should have a genetic basis. Indeed, gudgeons in Ardèche site seemed
650 round bodied with a short head and darker dorsally, comparing to gudgeons in other sites.
651 This morph corresponded well to the new species *Gobio alvernidae* described by Kottelat &
652 Persat (2005) and distributed in the northeastern part of the Garonne drainage and in upper
653 Loire drainage.

654 This present study is the first, to our knowledge, to test the functional link between
655 fish morphology and habitat use between populations through hydrodynamic abilities, using
656 C_{dmin} . Although C_{dmin} had been used as a general biological trait that indicates fish habitat use
657 between water-column species (Sagnes & Statzner, submitted), no overall differences in C_{dmin}
658 occurred within species, except for *Barbus barbus* and *Perca fluviatilis*. Within *Perca*
659 *fluviatilis*, fish in the Ain site living in high current velocities had a higher hydrodynamic
660 potential (lower C_{dmin}) than fish in the Rhône site living in low current velocities, which is
661 consistent with hydromechanical predictions. This result is also consistent with the higher
662 allometric growth coefficient for populations of *Perca fluviatilis* in the Rhône site in this
663 study. For *Barbus barbus*, fish in the Ardèche site living in high current velocities had a lower
664 hydrodynamic potential (higher C_{dmin}) than fish in the Rhône site living in low current
665 velocities, which is not consistent with hydromechanical predictions. This could be explained
666 by the fact that *Barbus barbus* is a benthic species, which adapt its morphology by reducing
667 lift rather than by reducing drag. Indeed, reducing drag is not the only adaptation to resist
668 flow. For example, populations may either increase their proportion of red muscles
669 (McGuigan *et al.*, 2003), their relative propulsive area (Fisher *at al.*, 2005) or adapt a
670 morphology reducing lift (Denny, 1994).

671 This study did not detect any relationship between population morphological traits and
672 the use of their hydraulic habitat. It may be explained by (1) too little environmental variation
673 between sites (i.e. flow conditions may be too similar between sites to observe any
674 morphological adaptation to local conditions and/or morphological plasticity of populations)
675 (2) other local adaptations by populations to reduce drag and (3) differences in the use of
676 microhabitat between sites for each species. However, this last hypothesis could not be tested
677 because the knowledge of species microhabitat habitat use and/or preference in the different
678 sites was not available for this present study. A fourth explanation is that morphological traits
679 are less sensitive to environmental variations and more sensitive to genetic variations than
680 life-history traits. Mousseau & Roff (1987) and Roff (2001) have shown that morphological
681 traits, which are presumed to be less related to fitness than life-history traits exhibit higher
682 heritabilities than life-history traits that are closely related to reproductive fitness (growth,
683 reproduction, survival). This may confirm the presumed relationships in the present study
684 both between the intraspecific variation in life-history traits and site environment, and
685 between the intraspecific variation in morphological traits and genetic variability.

686

687 DIFFERENCES IN INTRASPECIFIC VARIATION IN TRAITS BETWEEN SPECIES

688

689 This study showed that responses of populations to environmental variations between
690 sites (i.e. temperature and/or habitat suitability) are not confirmed for all species. According
691 to the decrease in species traits diversity when environmental constraints are great (Statzner *et*
692 *al.*, 2001), we could suspect harsh physical conditions to select species closely adapted to
693 their environment and which often exhibit extreme specialization, and environments with
694 weaker selective pressures to select species for their phenotypic plasticity.

695 This present study showed that all species preferring slow-flowing microhabitats
696 (groups 2 and 3 in Table III) exhibited overall significant differences in traits between sites
697 (*Lepomis gibbosus*, *Perca fluviatilis*, *Rutilus rutilus* and *Tinca tinca*). They appear to be
698 selected for their phenotypic plasticity. By contrast, species preferring fast-flowing
699 microhabitats (groups 1 and 4 in Table III) exhibited no consistent tendency in the magnitude
700 of their intraspecific traits variation (i.e. whereas 4/10 species exhibited overall significant
701 differences in their traits between sites, 5/10 exhibited no significant differences in their traits
702 between sites).

703 Given the differences in the intraspecific variability in traits between species, it will be
704 of general interest to study the relationships between the magnitude of intraspecific variability
705 in traits and the use of species habitat (e.g. microhabitat hydraulics), by quantifying the
706 coefficient of variation in each trait for multiple species. For this, traits will have to be
707 estimated in more than three sites, with minimization of methodological variations among
708 populations. Such a quantitative approach may enable predictions to be made of which
709 species will exhibit intraspecific variation in their traits with environmental change.

710

711

712 **Acknowledgements**

713

714 We thank volunteers' members of the Cemagref in Lyon for assistance in field work, and
715 Sophie Chavanne, Bertrand Barrut and Noémie Berthelot for their helpful assistance in scales
716 and morphological measurements. We also thank Ton Snelder and Marie-Joëlle Rochet for
717 their helpful comments.

718

719

720 **References**

721

722 Abdoli, A., Pont, D. & Sagnes, P. (2007). Intrabassin variations in age and growth of

723 bullhead: the effects of temperature. *Journal of Fish Biology* **70**, 1-15

724 Bagenal, T. B. & Tesh, F. W. (1978). Age and growth. In *Methods for assessment of fish*

725 *production in freshwaters* (Bagenal, T. B., ed.), pp. 101-136. Oxford, U.K.: Blackwell

726 Scientific Publications.

727 Beverton, R. J. H. (1987). Longevity in fish: some ecological and evolutionary considerations.

728 In *Evolution of longevity in animals* (Woodhead, A. D. & Thompson, K. H., eds.), pp.

729 161-185. New York: Plenum Press.

730 Blanck, A. & Lamouroux, N. (2006). Large-scale intraspecific variation in life-history traits

731 of European freshwater fish. *Journal of Biogeography* **34**, 862-875.

732 Blanck, A., Tedesco, P. & Lamouroux, N. (2007). Relationships between life-history

733 strategies of European freshwater fish species and their habitat preferences. *Freshwater*

734 *Biology* **52**, 843-859.

735 Braaten, P. J. & Guy, C. S. (2002). Life history attributes of fishes along the latitudinal

736 gradient of the Missouri River. *Transactions of American Fisheries Society* **131**, 931-945.

737 Brett, J. R. (1979). Environmental factors and growth. In *Fish physiology* (Hoar, W. S.,

738 Randall, D.J. & Brett, J.R., ed.), pp. 599-675. London: Academic press.

739 Charnov, E. L. & Berrigan, D. (1991). Dimensionless numbers and the assembly rules for life

740 histories. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B - Biological*

741 *Sciences* **332**, 41-48.

742 Denny, M. W. (1994). Extrem drag forces and the survival of wind- and water-swept

743 organisms. *Journal of Experimental Biology* **194**, 97-115.

- 744 Douglas, M. E. & Matthews, W. J. (1992). Does morphology predict ecology? Hypothesis
745 testing within a freshwater stream fish assemblage. *Oikos* **65**, 213-224.
- 746 Fisher, R., Leis, J. M., Clark, D. L. & Wilson, S. K. (2005). Critical swimming speed of late-
747 stage coral reef fish larvae: variation within species, among species and between locations.
748 *Marine Biology* **147**, 1201-1212.
- 749 Goldspink, C. R. (1978). Comparative observations on the growth rate and year class strength
750 of roach *Rutilus rutilus* L. in two Cheshire lakes, England. *Journal of Fish Biology* **12**,
751 421-433.
- 752 Gotelli, N. J. & Pyron, M. (1991). Life history variation in North American freshwater
753 minnows: effects of latitude and phylogeny. *Oikos* **62**, 30-40.
- 754 Griffiths, R. W., Newlands, N. K., Noakes, D. L. G. & Beamish, F. W. H. (2004). Northern
755 pike (*Esox lucius*) growth and mortality in a northern Ontario river compared with that in
756 lakes: influence of flow. *Ecology of Freshwater Fish* **13**, 136-144.
- 757 Heibo, E., Magnhagen, C. & Vollestad, L. A. (2005). Latitudinal variation in life-history traits
758 in Eurasian perch. *Ecology* **86**, 3377-3386.
- 759 Hoenig, J. M. (1983). Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery*
760 *Bulletin* **82**, 898-903.
- 761 Jonsson, B. & L'Abée-Lund, J. H. (1993). Latitudinal clines in life-history variables of
762 anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology* **44**, 1-16.
- 763 King, J. R. & McFarlane, G. A. (2003). Marine fish life history strategies: applications to
764 fishery management. *Fisheries Management and Ecology* **10**, 249-264.
- 765 Kottelat, M. & Persat, H. (2005). The genus *Gobio* in France, with redescription of *G. gobio*
766 and description of two new species (Teleostei: Cyprinidae). *Cybium* **29**, 211-234.

- 767 L'Abée-Lund, J. H., Jonsson, B., Jensen, A. J., Sættem, L. M., Heggberget, T. G., Johnsen, B.
768 O. & Naesje, T. F. (1989). Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run
769 migrant brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* **58**, 525-542.
- 770 Lamouroux, N. & Cattaneo, F. (2006). Fish assemblages and stream hydraulics: consistent
771 relations across spatial scales and regions. *River Research and Applications* **22**, 727-737.
- 772 Lamouroux, N., Olivier, J. M., Persat, H., Pouilly, M., Souchon, Y. & Statzner, B. (1999).
773 Predicting community characteristics from habitat conditions: fluvial fish and hydraulics.
774 *Freshwater Biology* **42**, 275-299.
- 775 Lobon-Cervia, J. & Rincon, P. A. (1998). Field assessment of the influence of temperature on
776 growth rate in a brown trout population. *Transactions of the American Fisheries Society*
777 **127**, 718-728.
- 778 Lobon-Cervia, J., Montanes, C. & De Sostoa, A. (1991). Influence of environment upon the
779 life history of gudgeon, *Gobio gobio* (L.): a recent and successful colonizer of the Iberian
780 Peninsula. *Journal of Fish Biology* **39**, 285-300.
- 781 Mann, R. H. K., Mills, C. A. & Crisp, D. T. (1984). Geographical variation in the life-history
782 tactics of some species of freshwater fish. In *Fish reproduction: Strategies and tactics*
783 (Potts, G. & Wootton, R. J., eds.), pp. 171-186. London: Academic Press.
- 784 McGuigan, K., Franklin, C. E., Moritz, C. & Blows, M. W. (2003). Adaptation of rainbow
785 fish to lake and stream habitats. *Evolution* **57**, 104-118.
- 786 McLaughlin, R. L. & Grant, J. W. A. (1994). Morphological and behavioural differences
787 among recently-emerged brook charr, *Salvelinus fontinalis*, foraging in slow-vs. fast-
788 running water. *Environmental Biology of fishes* **39**, 289-300.
- 789 Mendes, B., Fonseca, P. & Campos, A. (2004). Weight -length relationships for 46 fish
790 species of the Portuguese west coast. *Journal of Applied Ichthyology* **20**, 355-361.

- 791 Mousseau, T. A. & Roff, D. A. (1987). Natural selection and the heritability of fitness
792 components. *Heredity* **69**, 181-197.
- 793 Pakkasmaa, S. & Piironen, J. (2001). Morphological differentiation among local trout (*Salmo*
794 *trutta*) populations. *Biological Journal of the Linnean Society* **72**, 231-239.
- 795 Pakkasmaa, S., Ranta, E. & Piironen, J. (1998). A morphometric study on four land-locked
796 salmonid species. *Annales Zoologici Fennici* **35**, 131-140.
- 797 Pauly, D. (1980). On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and
798 mean environmental temperature in 175 fish stocks. *Journal du Conseil International pour*
799 *l'Exploitation de la Mer* **39**, 175-192.
- 800 Przybylski, M. (1996). Variation in fish growth characteristics along a river course.
801 *Hydrobiologia* **325**, 39-46.
- 802 Ricker, W. E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish
803 populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada* **191**, 1-382.
- 804 Ricker, W. E. (1979). Growth rates and models. In *Fish Physiology*, Vol. VIII (Hoar, W. S.,
805 Randall, D.J. & Brett, J.R., ed.), pp. 677-743. London: Academic Press.
- 806 Rochet, M. J. (2000). A comparative approach to life-history strategies and tactics among four
807 orders of teleost fish. *ICES Journal of Marine Science* **57**, 228-239.
- 808 Roff, D. A. (2001). *Life History Evolution*: Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- 809 Sagnes, P., Champagne, J. Y. & Morel, R. (2000). Shifts in drag and swimming potential
810 during grayling ontogenesis: relations with habitat use. *Journal of Fish Biology* **57**, 52-68.
- 811 Sagnes, P. & Statzner, B. (submitted). Hydrodynamic abilities of riverine fish: a functional
812 link between morphology and physical habitat use.
- 813 Sandström, O., Neuman, E. & Thoresson, G. (1995). Effects of temperature on life history
814 variables in perch. *Journal of Fish Biology* **47**, 652-670.
- 815 Sokal, R. R. & Rolf, F. J. (1995). *Biometry*. New York: Freeman and Company.

816 Statzner, B., Bis, B., Dolédec, S. & Usseglio-Polatera, P. (2001). Perspectives for
817 biomonitoring at large spatial scales: a unified measure for the functional composition of
818 invertebrate communities in European running waters. *Basic and Applied Ecology* **2**, 73-
819 85.

820 Stearns, S. C. (1992). *The evolution of life histories*: Oxford University Press.

821 Vannote, R. L. & Sweeney, B. W. (1980). Geographic analysis of thermal equilibria: a
822 conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on
823 aquatic insect communities. *The American Naturalist* **115**, 667-695.

824 Vila-Gispert, A. & Moreno-Amich, R. (2002). Life-history patterns of 25 species from
825 European freshwater fish communities. *Environmental Biology of fishes* **65**, 387-400.

826 Vogel, S. (1994). *Life in moving fluids*: 2nd edn, Princeton University, Princeton, New Jersey.

827 Vollestad L. A., Olsen E. M. & Forseth T. (2002) Growth-rate variation in brown trout in
828 small neighbouring streams: evidence for density-dependence? *Journal of Fish Biology*,
829 **61**, 1513-1527.

830 Webb, P. W. (1984). Form and function in fish swimming. *Scientific American* **251**, 72-82.

831 Winemiller, K. O. & Rose, K. A. (1992). Patterns of life-history diversification in North
832 American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries*
833 *and Aquatic Sciences* **49**, 2196-2218.

834 Wood, B. M. & Bain, M. B. (1995). Morphology and microhabitat use in stream fish.
835 *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**, 1487-1498.

836 Wootton, R. J. (1992). Constraints in the evolution of fish life histories. *Netherlands Journal*
837 *of Zoology* **42**, 291-303.

TABLE I. Interannual environmental characteristics at three sites within the Rhône river basin (Ain, Ardèche and Rhône rivers). Q_{80} is the discharge exceeded 80% of time ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$).

	Ain	Ardèche	Rhône
Mean annual temperature ($^{\circ}\text{C}$)	11.86	13.97	14.11
Mean spring temperature ($^{\circ}\text{C}$)	12.54	13.68	15.44
Mean summer temperature ($^{\circ}\text{C}$)	17.59	18.88	21.44
Mean autumn temperature ($^{\circ}\text{C}$)	10.48	8.00	11.93
Mean winter temperature ($^{\circ}\text{C}$)	6.93	6.44	6.57
Q_{80} ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$)	36.00	4.12	12.56
Mean depth (m) at Q_{80}	0.87	0.50	1.37
Mean width (m) at Q_{80}	68.61	25.64	103.86
Mean flow (m s^{-1}) at Q_{80}	0.60	0.32	0.09
Mean substrate size (m)	0.16	0.15	0.15

TABLE II. Data sets used to characterize biological traits of 13 European freshwater fish species in three sites within the Rhône river basin.

From the first data set (repeated population surveys, from 1989 to 2004) the number of surveys with total number of individuals across surveys (used to estimate mortality rate) is indicated for each species × site combination. From the second data set (complementary field work, in 2004), number of individuals weighed, aged (from scale readings) and photographed are indicated for each species × site combination.

Species	Common name	Code	Family	River site	Data source 1: Repeated population surveys		Data source 2: Complementary field work		
					Surveys	Individuals	Weight	Scales	Photographs
<i>Alburnoides bipunctatus</i> (Bloch,1782)	Spirlin	Albi	1	Ain	9	355	21	19	10
				Ardèche	13	4887	17	17	10
				Rhône	11	139	22	22	8
<i>Alburnus alburnus</i> (L.,1758)	Bleak	Alal	1	Ain	3	23			
				Ardèche	12	1248	17	17	10
				Rhône	11	1145	17	17	12
<i>Barbatula barbatula</i> (L.,1758)	Stone loach	Baba	2	Ain	9	1354	7		
				Ardèche	12	340	7		3
				Rhône	12	1315	21		7
<i>Barbus barbus</i> (L.,1758)	Barbel	Bubu	1	Ain	9	476	23	23	17
				Ardèche	13	1582	16	16	10
				Rhône	12	530	30	30	14
<i>Chondrostoma nasus</i> (L.,1758)	Nase carp	Chna	1	Ain	9	95	6	6	
				Ardèche	10	317	12	12	6
				Rhône	8	144	30	30	9
<i>Gobio gobio</i> (L.,1758)	Gudgeon	Gogo	1	Ain	9	209	16	16	10
				Ardèche	13	3217	17	17	9
				Rhône	12	857	20	20	12
<i>Lepomis gibbosus</i> (L.,1758)	Pumpkinseed	Legi	3	Ain	7	34			

				Ardèche	12	105	13	13	9
				Rhône	12	460	23	23	11
<i>Leuciscus cephalus</i> (L.,1758)	Chub	Lece	1	Ain	9	1137	19	19	10
				Ardèche	13	2487	18	18	10
				Rhône	12	2347	22	22	13
<i>Leuciscus leuciscus</i> (L.,1758)	Dace	Lele	1	Ain	9	302	13	13	6
				Ardèche	9	66	12	12	7
				Rhône	6	35	5	5	3
<i>Leuciscus souffia</i> (Risso,1826)	Blageon	Leso	1	Ain	8	496	17	17	11
				Ardèche	13	1368	17	17	11
<i>Perca fluviatilis</i> (L.,1758)	Perch	Pefl	4	Ain	9	161	13	13	4
				Ardèche	8	18			
				Rhône	12	64	18	18	6
<i>Rutilus rutilus</i> (L.,1758)	Roach	Ruru	1	Ain	8	411	4	4	3
				Ardèche	13	188	9	8	5
				Rhône	12	1886	38	38	15
<i>Tinca tinca</i> (L.,1758)	Tench	Titi	1	Ain	3	9	6	6	5
				Ardèche	4	7	5	5	
				Rhône	9	44	17	17	11

* Note: Family refers to 1 = Cyprinidae, 2 = Balitoridae, 3 = Centrarchidae, 4 = Percidae

TABLE III. Species hydraulic preferences and species habitat suitability in the Ain, Ardèche and Rhône sites at Q_{80} (discharge exceeded 80% of time). See methods for the definition and estimation of habitat suitability. See Table II for species codes.

Species	Hydraulic preference*	Habitat suitability		
		Ain	Ardèche	Rhône
Albi	1	1.12	1.39	1.05
Alal	4	1.11	1.08	1.11
Baba	1	0.52	1.27	0.05
Bubu	1	1.81	1.95	0.73
Chna	4	0.85	0.72	0.63
Gogo	1	0.89	1.77	0.98
Legi	2	0.25	0.28	0.66
Lece	4	1.58	2.72	3.08
Lele	4	0.41	0.58	0.59
Leso	1	0.79	0.97	0.62
Pefl	3	0.31	0.38	0.96
Ruru	2	0.63	0.83	1.26
Titi	3	0.25	0.28	0.66

*Note: Species preferences for the hydraulic microhabitat refer to (1) species preferring fast-flowing and shallow microhabitats within a given reach, (2) species preferring slow-flowing and deep microhabitats, (3) species preferring slow and shallow microhabitats and (4) species preferring deep and fast-flowing microhabitats, according to the classification proposed by Lamouroux & Cattaneo (2006).

TABLE IV. Estimates of life-history traits and C_{dmin} of populations in the Ain, Ardèche and Rhône sites (comprising 13 European freshwater fish species). R^2 corresponds to the proportion of variance explained by the mortality, growth and weight-length relationships models, N1 indicates the number of age classes involved in each population to estimate K and Z, N2 indicated the number of individuals involved in each population used to estimate traits and N3 indicated the number of length-at-age and back-calculated length-at-age data to fit growth model and the total number of individuals (>0+) to fit mortality model. Traits were only estimated in species \times site combinations that matched trait estimation conditions (see text), and in species present at least at two sites. Thus, there are missing values in the table. See Table II for species codes.

Species	River sites	C_{dmin}		Z (year ⁻¹)				Parameters of the Von Bertalanffy growth model						Parameters of the weight-length relationship			
		C_{dmin}	N2	Z	R^2	N1	N3	K (year ⁻¹)	L_{∞} (mm)	T_0 (year)	R^2	N1	N3	Log a	b	R^2	N2
Albi	Ain	0.24	10														
Albi	Ardèche	0.24	10														
Albi	Rhône	0.24	8														
Alaal	Ardèche	0.24	10	0.46	0.99	7	974	0.55	173	0.40	0.96	5	40	-12.63	3.16 (17)	0.98	17
Alaal	Rhône	0.24	12	0.64	0.97	5	614	0.23	229	0.03	0.93	4	47	-14.07	3.46 (17)	0.97	17
Baba	Ain																
Baba	Ardèche	0.25	3														
Baba	Rhône	0.24	7														
Bubu	Ain	0.28	17	0.18	0.94	11	318	0.08	933	0.15	0.94	9	65	-11.27	2.91 (23)	0.99	23
Bubu	Ardèche	0.29	10	0.28	0.91	8	1434	0.12	829	0.32	0.97	6	62	-11.49	2.94 (16)	0.99	16
Bubu	Rhône	0.27	14	0.17	0.48	10	283	0.15	675	0.32	0.94	12	95	-11.82	3.04 (30)	0.99	30
Chna	Ain							0.08	807	-0.01	0.99	13	31				
Chna	Ardèche	0.23	6	0.23	0.89	8	233	0.10	763	0.06	0.99	13	41	-12.83	3.21 (12)	0.99	12
Chna	Rhône	0.24	9	0.15	0.68	8	83	0.16	626	0.32	0.97	11	91	-12.60	3.19 (30)	0.99	30
Gogo	Ain	0.26	19					0.82	140	0.27	0.92	5	51	-11.77	3.02 (16)	0.98	16
Gogo	Ardèche	0.26	9					0.48	152	0.18	0.96	6	54	-12.15	3.15 (17)	0.99	17

Gogo	Rhône	0.27	12					0.88	137	0.38	0.90	5	42	-10.92	2.85 (20)	0.97	20
Legi	Ardèche	0.19	9	0.15	0.81	9	90	0.14	217	-0.46	0.91	6	56	-11.91	3.23 (13)	0.99	13
Legi	Rhône	0.18	11	0.26	0.97	10	393	0.12	235	-0.41	0.94	8	73	-11.10	3.06 (23)	0.99	23
Lece	Ain	0.27	10	0.15	0.95	14	980	0.16	559	0.47	0.91	10	88	-12.26	3.16 (19)	0.99	19
Lece	Ardèche	0.26	10	0.19	0.76	14	1839	0.16	497	0.34	0.91	9	84	-13.08	3.29 (18)	0.99	18
Lece	Rhône	0.26	13	0.22	0.88	11	1048	0.05	1108	0.05	0.95	13	3	-12.81	3.25 (22)	0.99	22
Lele	Ain	0.24	6					0.08	436	-0.98	0.97	8	59	-12.12	3.09 (13)	0.99	13
Lele	Ardèche	0.23	7					0.12	359	0.63	0.93	8	48	-11.86	3.05 (12)	0.99	12
Lele	Rhône	0.23	3														
Leso	Ain	0.25	11	0.33	0.94	8	487	0.37	198	0.39	0.95	5	50	-12.64	3.23 (17)	0.98	17
Leso	Ardèche	0.26	11	0.36	0.99	9	1484	0.27	215	0.10	0.89	5	48	-12.99	3.30 (17)	0.99	17
Pefl	Ain	0.18	4					0.09	532	-0.26	0.94	8	45	-11.73	3.06 (13)	0.99	13
Pefl	Rhône	0.21	6					0.07	547	-0.36	0.95	13	74	-13.47	3.41 (18)	0.99	18
Ruru	Ain	0.24	3	0.12	0.60	10	90	0.23	265	-0.32	0.97	7	15				
Ruru	Ardèche	0.24	5	0.13	0.70	10	152	0.25	228	-0.08	0.98	7	38				
Ruru	Rhône	0.24	15	0.31	0.99	10	1153	0.12	364	-0.54	0.89	9	69				
Titi	Ain	0.16	5					0.23	534	0.23	0.95	11	49				
Titi	Rhône	0.16	11					0.14	651	0.23	0.95	9	41				

TABLE V. Relative Intraspecific Variation (RIV, %) for each trait with the number of species considered in parentheses. *P* values concerned the effect of species on trait variations (*P*).

Life-history traits	RIV (%)				<i>P</i>
	A	B	C	D	
K	17.6 (11)	19.7 (9)	17.3 (7)	18.7 (5)	< 0.005
L_{∞}	6.4 (11)	6.9 (9)	7.2 (7)	7.9 (5)	< 0.005
Z	31.6 (7)	28.6 (6)	–	35.8 (3)	0.03
b	42.1 (10)	34 (8)	32.6 (7)	43.1 (5)	0.09
lop	11.1 (13)	15.5 (10)	23.2 (7)	24.3 (6)	< 0.005
hma	2.8 (13)	7.6 (10)	5.7 (7)	5.9 (6)	< 0.005
lhma	6.8 (13)	16.5 (10)	33.9 (7)	37.1 (6)	< 0.005
lca	0.4 (13)	0.6 (10)	13.4 (7)	13.6 (6)	< 0.005
lcp	10.6 (13)	1.5 (10)	1.3 (7)	1.5 (6)	< 0.005
wcp	16.8 (13)	19.7 (10)	16.4 (7)	22.3 (6)	< 0.005
wma	22.3 (13)	16.1 (10)	15.5 (7)	23 (6)	< 0.005
lwma	20.6 (13)	29.3 (10)	26.9 (7)	26.6 (6)	< 0.005
C_{dmin}	3.1 (13)	1.3 (10)	6.7 (7)	6.7 (6)	< 0.005

(A) For the 13 species of Table II, (B) for cyprinids only, (C) for seven species only and (D) for species present in the 3 sites only.

TABLE VI. Trait differences between sites (P values), for each species. Results of the global Fisher test are indicated both for traits and for species (* $P \leq 0.05$; *** $P < 0.001$). See Table II for species codes.

Species	Growth model ***	Z ***	b ***	Morphological traits (synthesized by PCA) ***	C_{dmin}
Albi			0.27	0.16	0.95
Alal ***	< 0.005	0.01	0.13	0.01	0.46
Baba				0.07	0.64
Bubu *	0.30	0.27	< 0.005	0.02	0.01
Chna	0.03	0.15	0.71	0.27	0.55
Gogo ***	< 0.005		0.09	0.01	0.10
Legi ***	0.08	< 0.005	0.18	0.02	0.35
Lece *	0.28	0.20	0.11	0.02	0.21
Lele	0.51		0.59	0.35	0.60
Leso	0.34	0.55	0.63	0.01	0.53
Pefl ***	0.17		< 0.005	0.15	0.01
Ruru *	0.49	< 0.005		0.63	0.96
Titi *	0.10			0.02	0.63

Figure captions

Fig 1. Location of the three study sites (circles) within the Rhône river basin (France).

Triangles: location of gauging stations and temperature measurements in each site.

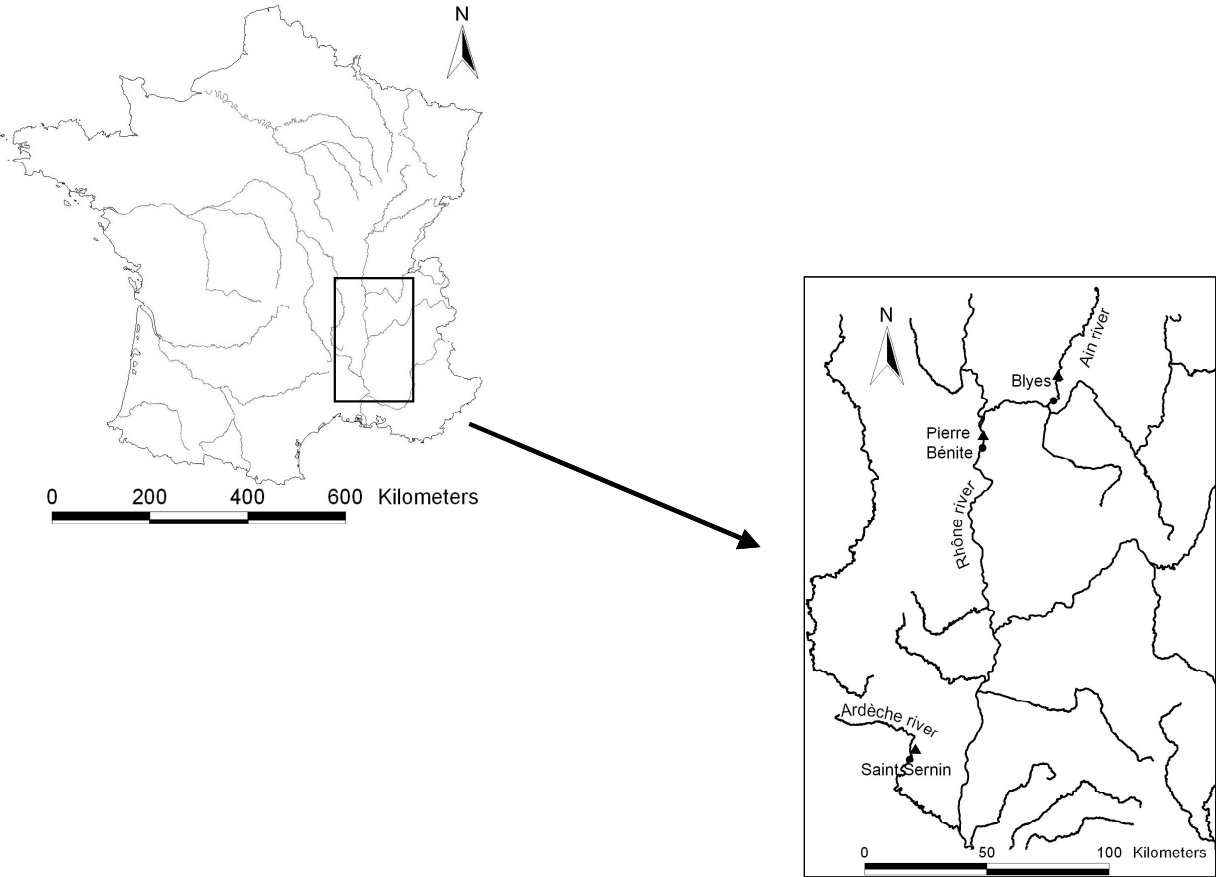
Fig 2. Significant differences in growth curves between sites for *Alburnus alburnus*, *Chondrostoma nasuus* and *Gobio gobio*. Length-at-age data predicted by the Von Bertalanffy growth model for each species. K parameter of the growth model is indicated for each population.

Fig 3. Relationships between growth rate (K) and habitat suitability (I) for each species exhibiting significant differences in growth curves between sites, with errors bars of K estimations. See Table II for species codes.

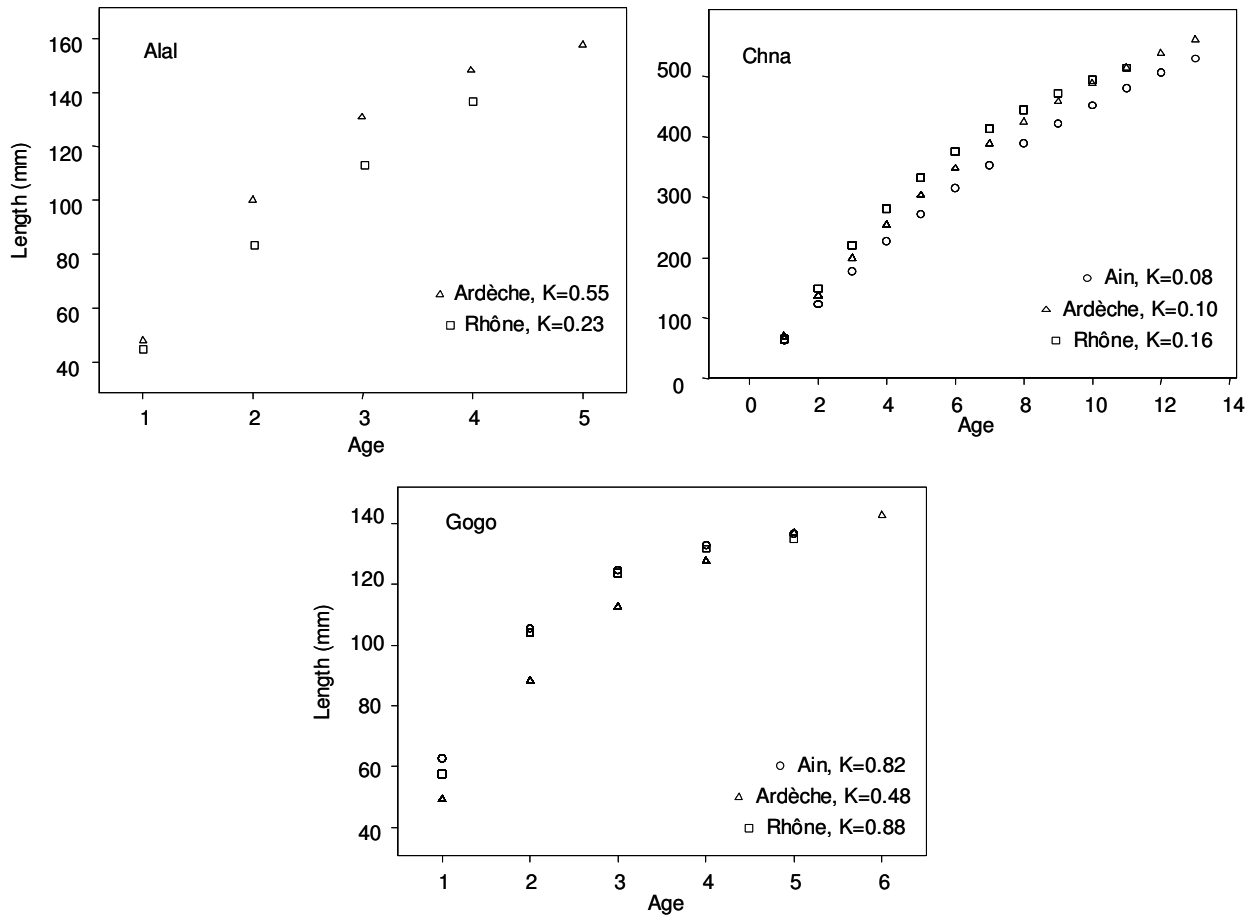
Fig 4. Linear regressions between the logarithm of the total number of individuals and age classes between sites for *Alburnus alburnus*, *Lepomis gibbosus* and *Rutilus rutilus*. Slopes of the linear regressions (Z) and percentage of variance explained by the linear regressions (R^2) are indicated in each case. Solid lines with empty circles correspond to linear regression in the Ardèche site, solid lines with empty triangles correspond to linear regression in the Ain site and dotted lines with full circles to linear regression in the Rhône site. Dotted lines with squares and dotted lines with shaped circles correspond to linear regressions estimated on two temporal groups of surveys, within the Rhône site (Rhône – 1 and Rhône – 2).

Fig 5. Significant differences in morphological traits between sites for 7 species. Positions of the sites are represented, for each species, on the first two axes of the PCA (PCA realized on the 8 morphological traits for each species). See Table II for species codes.

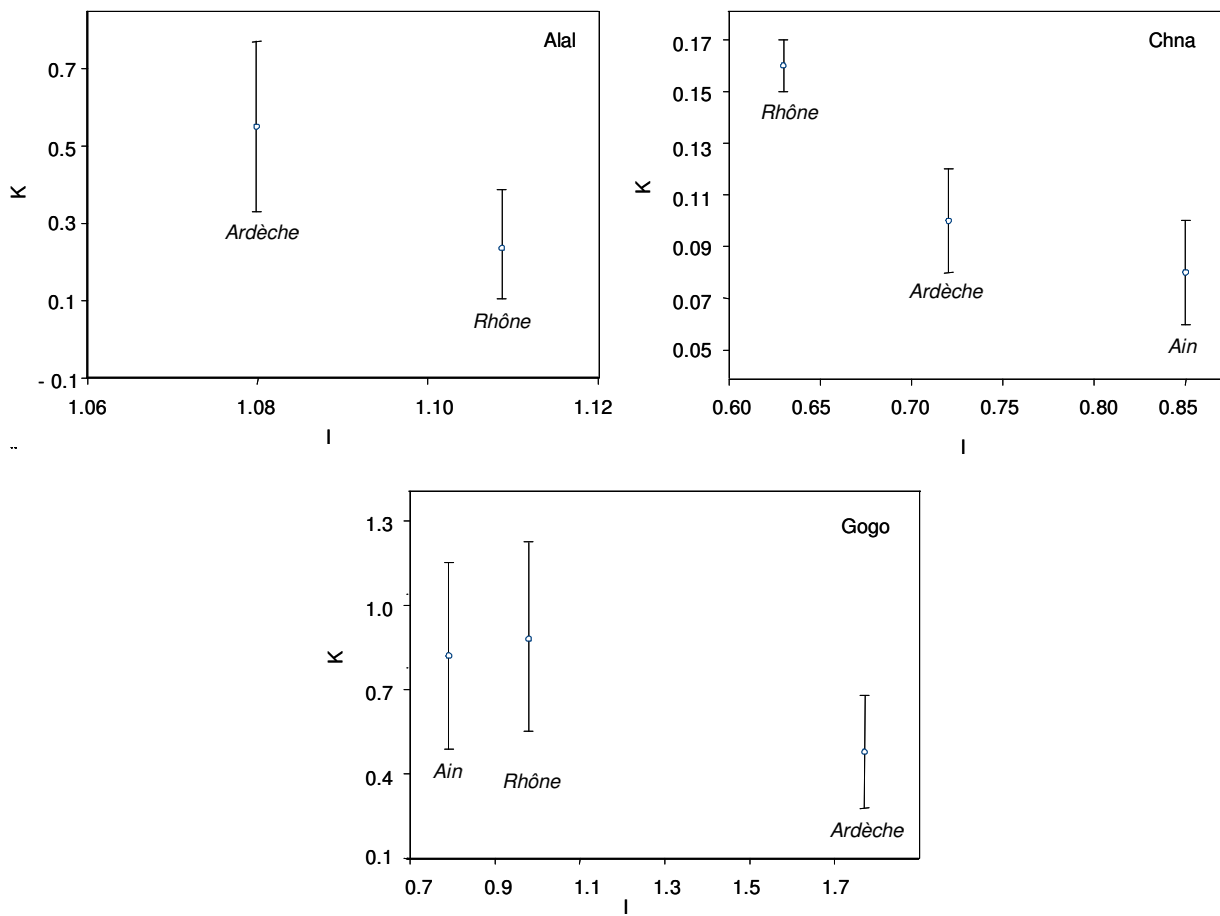
Blanck *et al.* Fig. 1



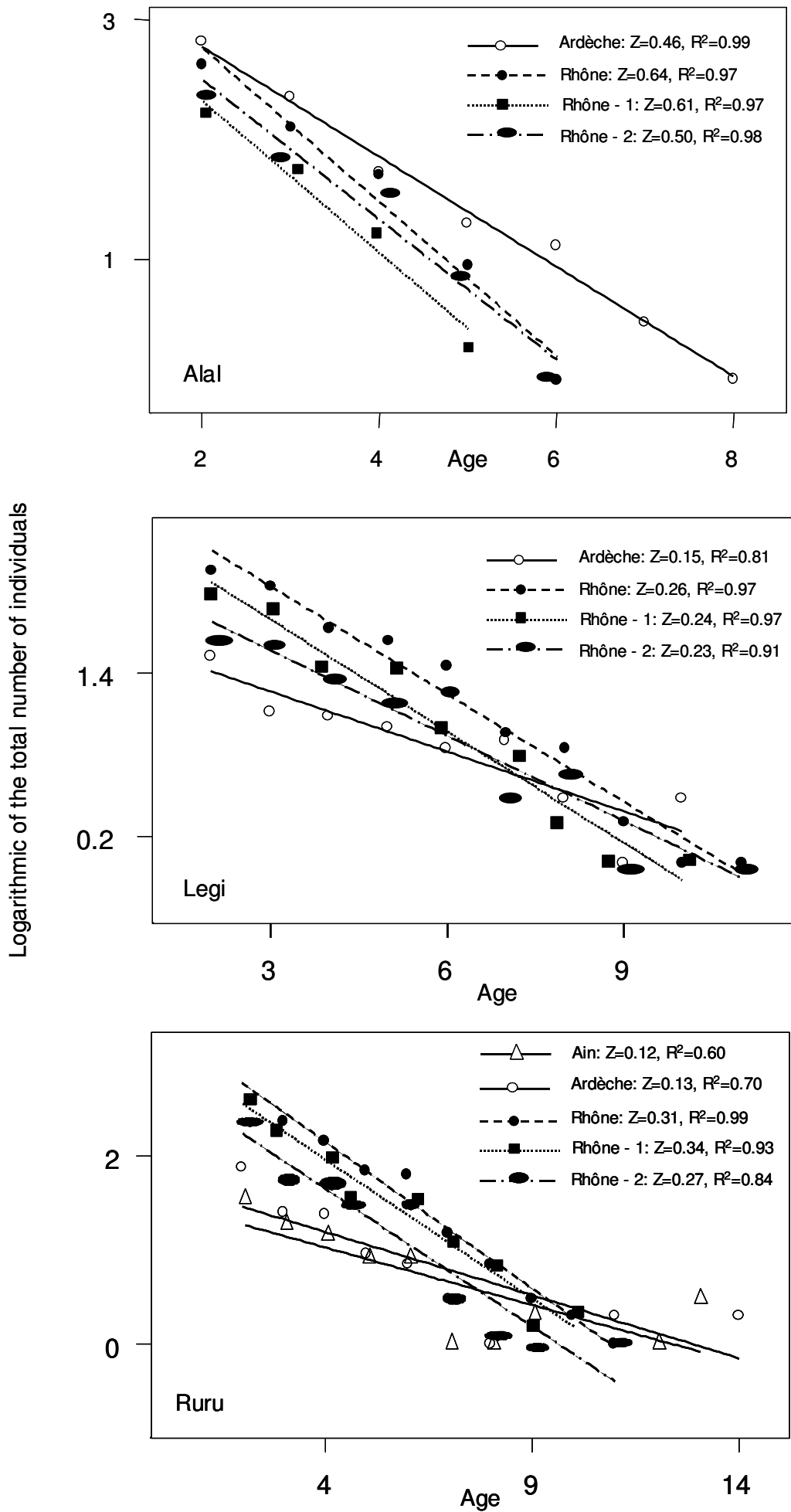
Blanck *et al.* Fig. 2



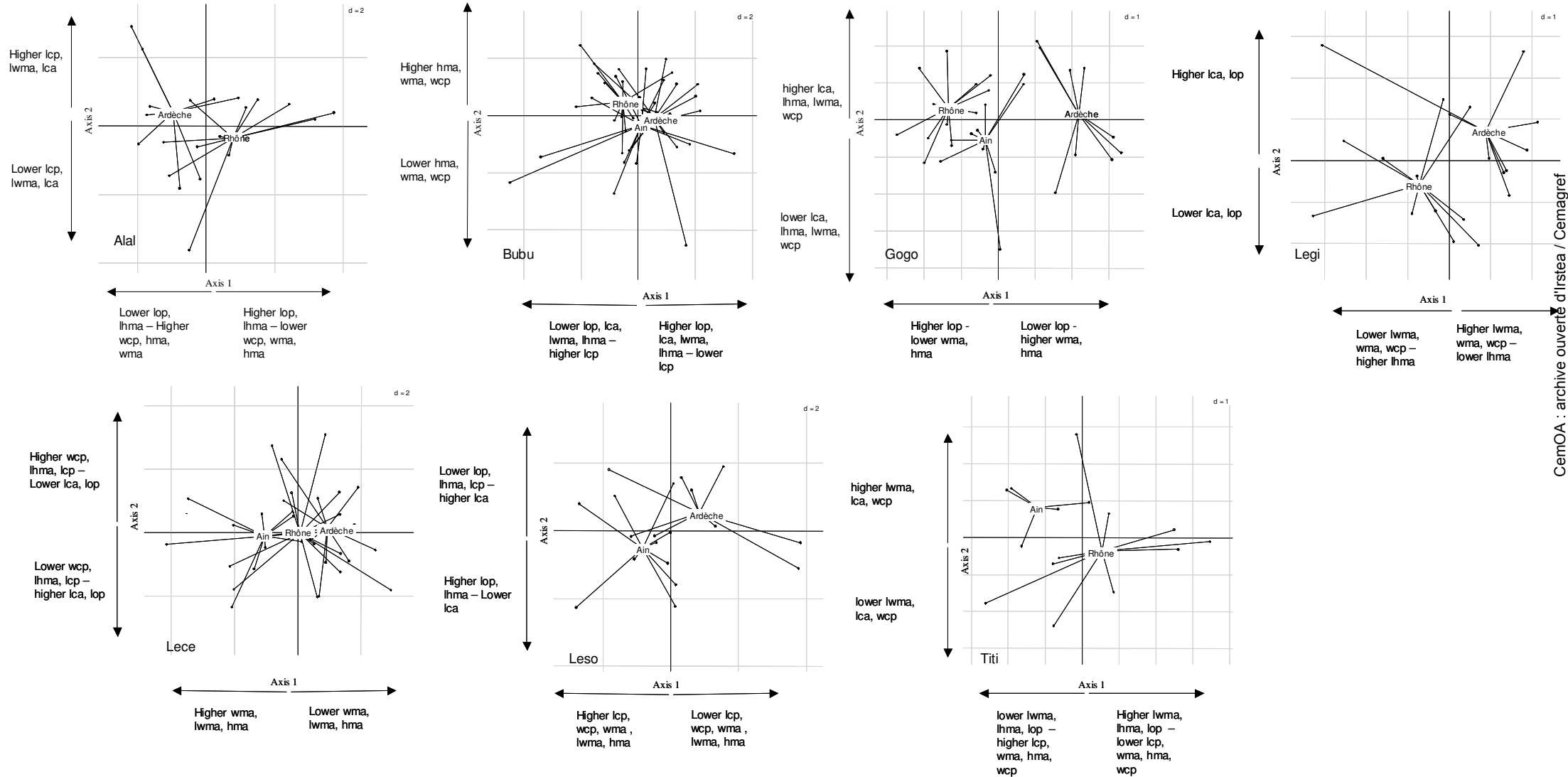
Blanck *et al.* Fig. 3



Blanck *et al.* Fig. 4

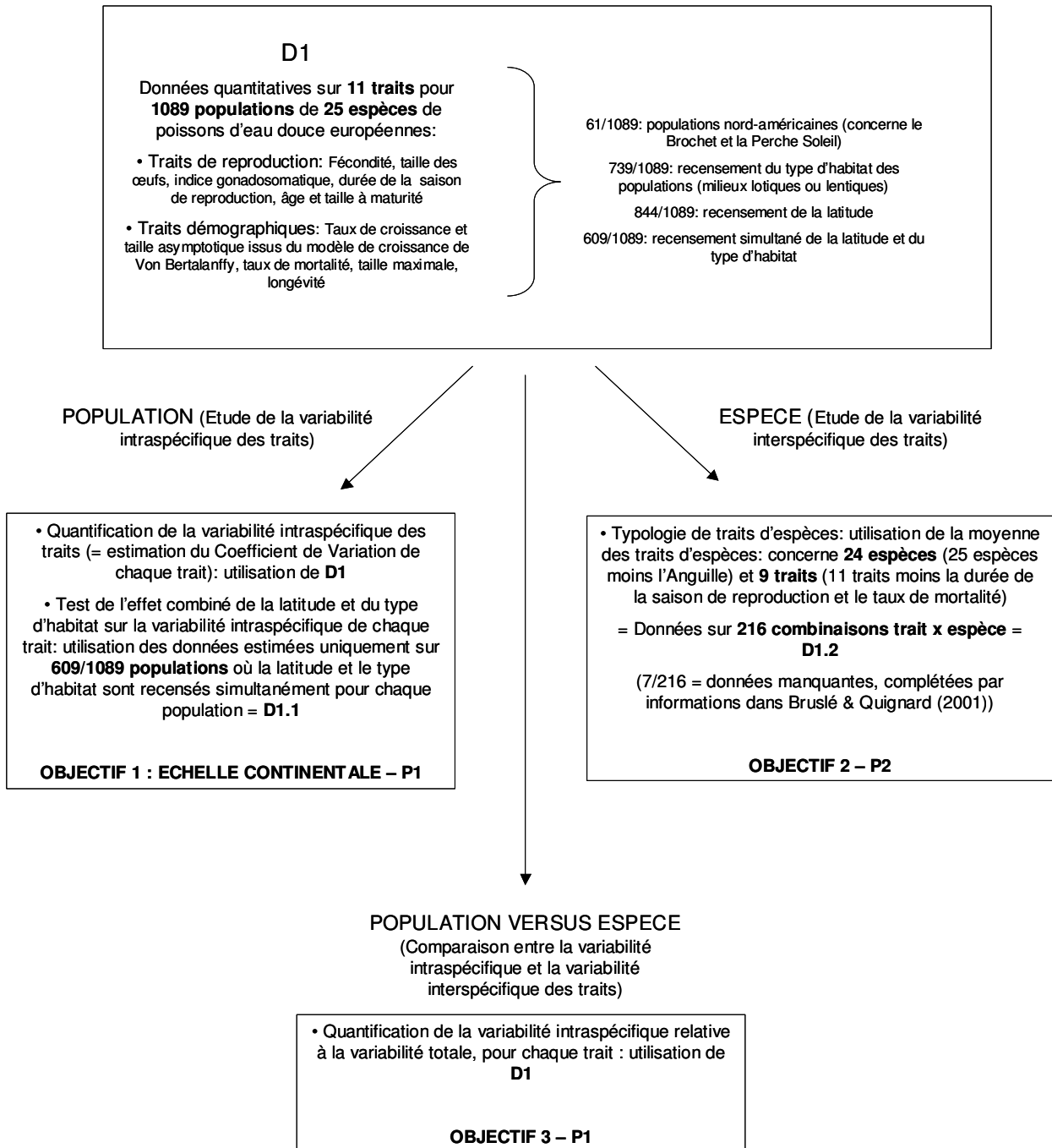


Blanck *et al.* Fig. 5



TROISIEME PARTIE : ANNEXES

A1.1 Quels jeux de données pour quels objectifs à atteindre ?



A1.2 Limites méthodologiques dans l'estimation des traits d'histoire de vie en partie responsables de la variabilité intraspécifique des traits

Compte-tenu de l'importance des traits d'histoire de vie issus de **D1** dans les différentes études de ma thèse, je pense qu'il est nécessaire d'être conscient des limites méthodologiques dans l'estimation de ces traits, qui sont en partie responsables de leur variabilité intraspécifique.

L'objet de cette annexe est donc de présenter les principales limites méthodologiques à la fois générales dans **D1**, mais également propres à l'estimation de chaque trait en définissant précisément la manière dont ces traits sont mesurés dans la littérature.

Limites générales :

1/ Des différences d'efficacité de pêche entre populations

Nous nous sommes uniquement intéressés aux études de populations décrites par leurs auteurs comme représentatives du secteur de pêche étudié, et cela grâce à l'application de pêches "totales". Cependant cette notion de représentativité de l'échantillon est très relative car elle dépend de l'efficacité de pêche, qui varie entre les différentes études conduites. En effet, lorsqu'ils sont détaillés, les protocoles de pêche peuvent être très différents entre les études. Par exemple, dans certains cas il s'agit de pêche électrique conduite en effectuant un seul passage, dans d'autres cas il s'agit de pêche électrique conduite en effectuant 2 à 3 passages ou encore de pêche au filet. L'efficacité de pêche peut influencer certains paramètres démographiques de populations comme la **taille maximale** et la **longévité** augmentant avec la taille des populations, mais aussi le **taux de mortalité** diminuant avec la taille des populations. Les différences de taille de populations entre études dues à des protocoles de pêches différents, peuvent donc conduire à des différences intraspécifiques dans l'estimation de ces traits démographiques.

2/ Le cas des populations exploitées

Nous savons que la pêche en milieu marin modifie les traits des populations exploitées (Rochet, 1998 ; Rochet *et al.* 2000). Cependant, la pêche commerciale en eau douce est de moindre importance pour les populations exploitées que la pêche en milieu marin, utilisant en effet des engins de taille réduite. De plus, elle tend à décliner, et les espèces d'eau douce de la famille des Cyprinidae (représentant la majorité des espèces de **D1**) sont plus sensibles à la pollution, la dégradation des zones de frayères ou encore aux aménagements hydrauliques qu'à l'exploitation. Cependant, la pêche commerciale est encore très importante en Europe de l'Est où les espèces ont un intérêt commercial plus fort qu'en Europe occidentale. Pour quelques espèces, ce sont en effet les populations de l'Europe de l'Est qui sont les plus représentées dans **D1**, dans la mesure où elles sont renseignées sur leurs traits de vie. Nous pouvons alors penser que des différences de traits surviennent entre les populations non exploitées de l'Europe occidentale et les populations exploitées d'Europe de l'Est. Par exemple, nous pouvons supposer d'après les études en milieu marin (Rochet, 1998 ; Rochet *et al.* 2000) que les populations exploitées n'atteignent jamais une **taille infinie** et ont un **taux de mortalité** plus élevé que les populations non-exploitées. Elles peuvent également avoir une **longévité** plus faible, un **âge à maturité** plus précoce et une **fécondité** plus importante. La diminution de la densité liée à la pêche peut également augmenter la **croissance** des individus des populations exploitées. Cependant, je n'ai détecté aucune étude testant

réellement l'effet de la pêche sur les traits démographiques et les traits de reproduction des populations de poissons d'eau douce pour plusieurs espèces. Nous avons donc décidé de ne pas tenir compte de cette limite dans nos analyses.

3/ Des différences dans le nombre de campagnes de pêches entre populations

Dans plusieurs études recensées dans **D1**, l'estimation du **taux de mortalité**, **taux de croissance** et/ou des **traits de reproduction** est compilée sur plusieurs campagnes de pêche réalisées sur différentes années et/ou saisons. La variabilité inter-annuelle et/ou inter-saisons est donc négligée dans l'estimation de ces traits, pour plusieurs études. Les différences dans le nombre de campagnes de pêche entre les populations peuvent avoir une influence sur l'estimation de ces traits. Par exemple, l'estimation de la mortalité d'une population sur un nombre de campagnes de pêche > 2 sera peut être plus pertinente qu'une estimation de la mortalité estimée sur deux campagnes de pêche, où la mortalité peut varier entre classes d'âge.

Limites spécifiques à chaque trait :

Remarque : Lorsque les traits décrits ci-dessous sont renseignés dans la littérature pour les deux sexes, nous utilisons uniquement les valeurs pour les femelles.

- **La taille maximale (mm)**

Définition : Taille maximale reportée dans la population, au cours d'une seule campagne de pêche. Il s'agit de la taille totale (TL)

Limites : Trait influencé par **l'efficacité de pêche** (taille de la population) (cf. limite 1).

- **La longévité (années)**

Définition : Age maximal reporté dans la population, au cours d'une seule campagne de pêche. L'âge est estimé d'après lecture d'écaillés pour 21 espèces et d'après lecture d'otolithes pour la loche franche, le vairon, le chabot et l'anguille.

Limites : Trait influencé par **l'efficacité de pêche** (taille de la population) (cf. limite 1).

- **Le taux de croissance K (années⁻¹)**

Définition : Il est estimé d'après le modèle de croissance de Von Bertalanffy sur les données taille/âge : $L_t = L_\infty [1 - \exp(-K(t - t_0))]$ où L_t est la taille (mm) à l'âge t (années). Les paramètres du modèle sont : K , L_∞ (taille infinie, mm) et t_0 (âge pour lequel la taille est théoriquement égale à 0, année).

Limites :

- **Les données taille-âge introduites dans le modèle** peuvent être différentes entre populations :
 - 1^{er} cas : L'âge est estimé pour tous les individus de la population et les tailles aux différents âges sont rétro-calculées pour chaque individu. Le modèle utilise l'ensemble de ces données rétro-calculées.
 - 2^{ème} cas : L'âge est estimé pour tous les individus de la population et le modèle utilise l'ensemble de ces données taille-âge (pas de rétro-calculs).
 - 3^{ème} cas : L'âge est estimé sur quelques individus de la population et les tailles aux différents âges sont rétro-calculées pour chaque individu. Le modèle utilise ces données rétro-calculées.

Ainsi, pour certaines populations, K semble représentatif de la population (cas 1 et 2), alors que pour d'autres populations, K n'est estimé que sur un échantillon de la population (cas 3). Le nombre différent de données taille-âge entre populations rentrées dans le modèle peut alors biaiser la valeur de K. De plus, la valeur de K peut être biaisée en étant estimée par exemple sur un nombre de classes d'âge plus faible. Cependant, lorsque l'information était disponible, nous avons testé le lien entre la valeur de K et le nombre de classes d'âge utilisé pour estimer K. Dans la mesure où nous n'avons pas détecté de biais évident sur l'influence du nombre de classes d'âge sur K, nous avons compilé dans **D1** toutes les valeurs de K recensées, et cela même si elles sont estimées sur un nombre de classes d'âge pouvant être très différent entre populations.

- **Méthode de paramétrage du modèle** différent entre populations :

Le modèle de croissance est paramétré dans la littérature sur les données taille/âge soit en utilisant la méthode Ford-Walford (Ford, 1933 ; Walford, 1946), soit en utilisant un modèle non linéaire. Bien que nous indiquions dans **A1.2** une bonne corrélation entre les paramètres de ces deux modèles, K semble très sensible à la méthode de paramétrage du modèle non linéaire, en dépendant notamment du paramètre t_0 . Malheureusement, la plupart des études ne détaillent pas la méthode entreprise pour paramétrer le modèle de Von Bertalanffy, et nous ne pouvons donc pas quantifier les biais possibles dans l'estimation de K.

- La taille infinie (mm)

Définition : Paramètre du modèle de croissance de Von Bertalanffy.

Limites :

- Ce paramètre étant **corrélé statistiquement à K (A2.1)**, il est donc sujet aux limites méthodologiques décrites ci-dessus.
- Pas de réelle signification biologique pour les **populations très exploitées**, car elles n'ont pas la possibilité d'atteindre cette taille (cf. limite 2).

- Le taux de mortalité (années⁻¹)

Définition : Taux de mortalité estimé d'après la régression du logarithme du nombre d'individus de chaque classe d'âge, en fonction de l'âge, pour des âges $> 0+$ (Ricker, 1975) (Taux de mortalité = pente de la régression). Afin d'éviter les variations de mortalité entre classes d'âge, dues à une efficacité de pêche différente entre les classes d'âge, ce trait est estimé uniquement dans **D1** sur les populations compilant les distributions d'âge de 2 ou plus de 2 campagnes de pêche.

Limites :

- Trait influencé par le **nombre de campagnes "poolées"** différent entre populations (cf. limite 3).
- Trait biaisé par la **pêche**. Théoriquement, le taux de mortalité estimé (Z) est égal à $F + M$, où F est la mortalité due à la pêche et M la mortalité naturelle. Malheureusement, M est très peu estimé dans la plupart des études. Pour les populations non-exploitées ou faiblement exploitées, l'estimation de Z est tout à fait justifiée et reflète la mortalité naturelle des poissons. Pour les populations fortement exploitées, l'estimation de Z est biaisée par la mortalité due à la pêche. Il en est de même, pour les populations faisant l'objet de suivis réguliers de dynamique des populations où plusieurs individus de la population sont sacrifiés dans ces études.
- Trait pouvant être influencé par **l'efficacité de pêche** différente entre populations. Par exemple, l'efficacité de pêche peut être réduite pour capturer les

grands individus dans les cours d'eau larges et profonds augmentant ainsi le taux de mortalité.

- L'âge à maturité (années)

Définition : Age moyen pour lequel 50% des femelles sont matures. Ce trait est estimé sur un échantillon de femelles de la population.

- La taille à maturité (mm)

Définition : Taille moyenne (TL) pour laquelle 50% des femelles sont matures. Ce trait est estimé sur un échantillon de femelles de la population.

- La fécondité absolue (nombre d'œufs)

Définition : Nombre moyen d'ovules mûrs (pour les espèces à ponte unique) et d'ovules à différents stades de maturation (pour les espèces à ponte fractionnée) dans les ovaires des femelles matures. La fécondité est mesurée sur un lot de femelles de la population, juste avant la première ponte. Ce trait est estimé soit sur des femelles de même taille, soit sur des femelles aux tailles variables.

Limites :

- Ce trait est très dépendant de la **taille des femelles**, et il aurait été préférable d'utiliser dans **D1** les paramètres de la relation fécondité – taille plutôt que la fécondité absolue. Malheureusement, la plupart des études estiment une fécondité absolue et non une relation fécondité – taille. Afin d'obtenir des informations sur un maximum de populations, nous avons donc préféré, à défaut, utiliser la fécondité absolue des femelles comme trait biologique.
- La fécondité mesurée dépend également du **stade de l'ovogenèse des femelles** matures. Dans la majorité des études, cette information n'est pas précisée, dans d'autres cas il est mentionné que la fécondité est mesurée sur des femelles aux stades 4 et 5 de l'ovogenèse.

- La taille des œufs (mm)

Définition : Diamètre moyen des œufs dans les ovaires complètement matures des femelles. La taille des œufs est mesurée sur un lot de femelles de la population, juste avant la première ponte. Ce trait est estimé soit sur des femelles de même taille, soit sur des femelles aux tailles variables.

Limites :

- Ce trait est dépendant de la **taille des femelles**.
- Il dépend également du **stade de l'ovogenèse des femelles**, très peu renseigné.

- L'indice gonadosomatique : GSI

Définition : $GSI = (\text{poids des gonades} / \text{poids total du corps}) \times 100$. Ce trait est mesuré soit sur un lot de femelles de la population juste avant la première ponte, soit sur un lot de femelles de la population pendant chaque campagne de pêche mensuelle afin de détecter les variations saisonnières de GSI. Dans ce dernier cas, nous avons estimé le GSI maximal reporté.

Limites : Ce trait dépend du **stade de l'ovogenèse des femelles**, très peu renseigné dans l'estimation du trait. Des différences de GSI peuvent alors apparaître entre les études

mesurant le GSI juste avant la première ponte et les études indiquant une valeur mensuelle du GSI.

- **La durée de la saison de reproduction (mois)**

Définition : Durée en mois de la période de ponte. Ce trait est dans la plupart des études estimé d'après 3 analyses importantes : l'analyse de la variation mensuelle du GSI, l'analyse de la variation mensuelle du diamètre des œufs et l'observation des gonades. La ponte commence en général au moment où les œufs sont les plus gros et se termine au moment où on ne détecte plus d'ovules dans les ovaires et où le GSI est maximal.

Références

- Ford E. (1933) An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924-1933. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **19**, 305-384.
- Ricker W. E. (1975) Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, **191**, 1-382.
- Rochet M. J. (1998) Short-term effects of fishing on life-history traits of fishes. *ICES Journal of Marine Science*, **55**, 371-391.
- Rochet M. J., Cornillon P. A., Sabatier R. & Pontier D. (2000) Comparative analysis of phylogenetic and fishing effects in life history patterns of teleost fishes. *Oikos*, **91**, 255-270.
- Walford L. A. (1946) A new graphic method of describing the growth of animals. *Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole*, **90**, 141-147.

A1.3 Principales faiblesses du jeu de données bibliographiques et limites sous-jacentes dans les analyses

Outre les limites méthodologiques dans l'estimation des traits décrites dans **A1.2**, **D1** est un jeu de données "déséquilibré" qui occasionne plusieurs limites statistiques dans les analyses conduites dans **P1** et **P2**. Dans l'idéal, notre approche comparative de traits inter-populations (pour plusieurs espèces) et interspécifique aurait été conduite sur un jeu de données où N traits seraient estimés de façon simultanée sur un nombre n de populations identiques pour chaque espèce, ces populations étant représentatives de l'espèce en question. Cependant, un tel jeu de données bibliographique optimal est, je pense, très difficile voir impossible à rassembler.

Les approches interspécifiques en eau douce se basent sur des traits moyens d'espèces estimés soit sur très peu de populations par espèce où les traits sont estimés simultanément (Vila-Gispert *et al.*, 2002), soit sur plusieurs populations représentatives de l'espèce en question mais pour lesquelles les traits ne sont pas estimés systématiquement pour toutes les populations (Winemiller & Rose, 1992). Les approches inter-populations se basent, quant à elles, par exemple sur un jeu de données où plusieurs traits sont estimés de façon simultanée pour de nombreuses populations d'une seule espèce (Heibo *et al.*, 2005). Avoir ainsi l'ambition sur un même jeu de données de réaliser à la fois une approche comparative inter-populations nécessitant un grand nombre de populations par espèce, pour plusieurs espèces et également une approche comparative interspécifique nécessitant l'obtention de traits pour un grand nombre d'espèces, est un beau compromis adaptatif (!), et engendre un jeu de données "déséquilibré" avec de nombreuses cases vides !

Cette annexe a pour objectif d'exposer les faiblesses majeures de **D1** et de discuter des limites sous-jacentes dans les analyses entreprises pour répondre aux différents objectifs (Tableau 1).

Limites	Objectif 1 (P1) Variabilité intraspécifique des traits	Objectif 2 (P2) Variabilité interspécifique des traits	Objectif 3 Comparaison entre la variabilité intraspécifique et la variabilité interspécifique des traits
1/ Nombre de populations différent entre les combinaisons trait × espèce	X	X	X
2/ Nombre extrêmement réduit de populations où sont recensés plusieurs traits de façon simultanée	X	X	
3/ 62/1089 populations de D1 sont des populations nord-américaines	X	X	X
4/ Que représentent les moyennes de traits d'espèces estimées dans D1.2 ?		X	X

Tableau 1 Principales faiblesses du jeu de données bibliographiques **D1** conduisant à plusieurs limites (X) dans nos analyses entreprises pour répondre aux différents objectifs.

1/ Nombre différent de populations entre les combinaisons trait × espèce

D1 comprend un nombre de populations renseignées sur leurs traits, différent entre espèces (Fig. 1). En effet, les espèces les plus exploitées à but commercial sont les plus renseignées sur leur cycle de vie, leurs paramètres de croissance et de reproduction, et cela dans des perspectives de gestion de pêche ; d'où un nombre de populations renseignées plus important par exemple pour la truite ou le brochet dans **D1**.

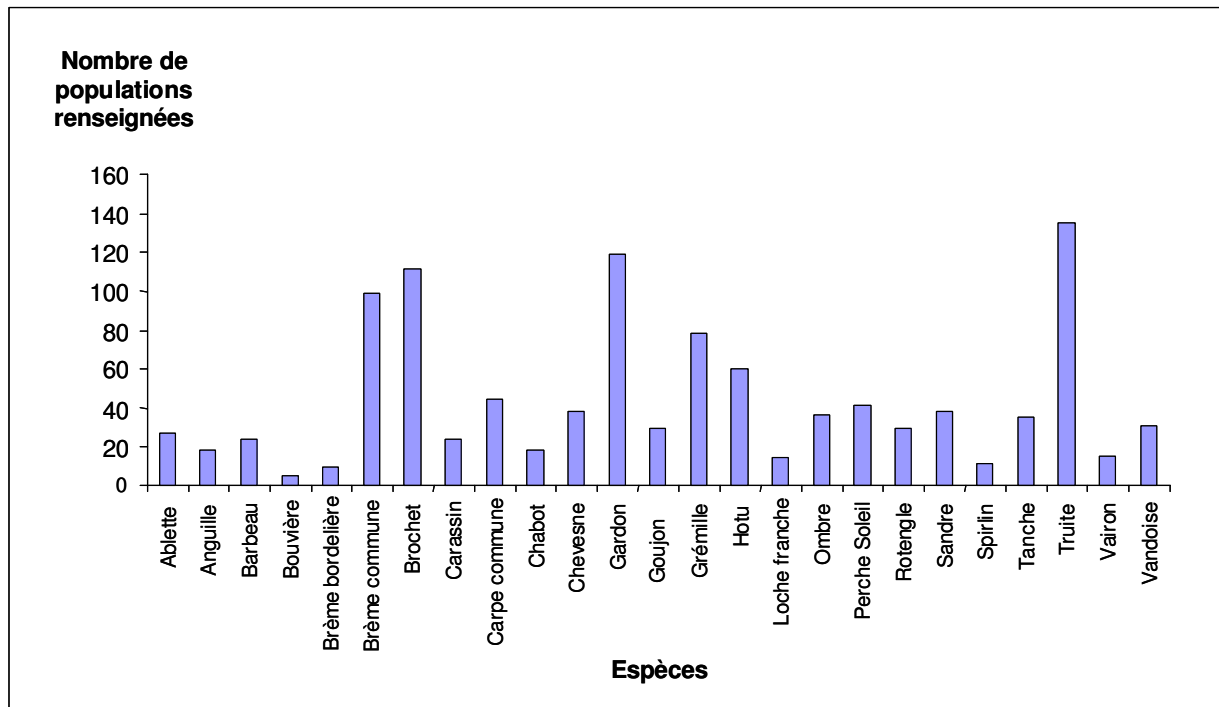


Figure 1 Nombre de populations renseignées sur leurs traits d'histoire de vie, par espèce dans **D1**.

En plus d'un nombre de populations différent entre espèces, les traits sont bien souvent estimés sur des populations différentes, conduisant à un jeu de données "déséquilibré" et à une matrice trait × espèce aux effectifs de populations différents (Tableau 2).

Espèce	Taille des œufs	Durée de la saison de reproduction	Fécondité	Longévité	Taille maximale	Age à maturité	Taille à maturité	Taux de croissance	Taille infinie	Taux de mortalité	Indice Gonadosomatique
Ablette	2	4	6	18	21	5	1	8	10	8	2
Barbeau	2	3	3	21	21	3	3	7	7	4	2
Bouvière	0	3	3	1	2	4	3	1	1	0	0
Brème bordelière	2	3	3	6	6	2	1	2	2	0	1
Brème	5	3	8	23	23	33	28	50	50	2	5
Brochet	10	11	7	57	39	30	22	40	43	15	4
Carassin	0	4	2	16	20	2	1	2	2	1	1
Carpe commune	5	17	11	18	25	10	2	9	9	0	4
Chabot	0	3	8	13	3	1	1	2	2	2	0
Chevaîne	10	13	12	21	20	18	3	11	12	6	5

Gardon	3	16	53	46	43	18	3	23	33	6	9
Gougeon	5	5	7	20	15	11	3	9	9	0	10
Grémille	4	9	5	54	52	5	3	22	22	0	7
Hotu	0	3	1	40	37	3	1	20	20	1	1
Loche franche	7	9	10	7	5	8	4	2	2	0	3
Ombre	0	6	3	12	8	1	1	22	22	1	0
Perche Soleil	4	2	1	37	37	4	1	26	26	1	1
Rotengle	13	18	3	16	17	17	13	7	7	1	0
Sandre	3	6	1	6	3	17	13	11	11	1	1
Spirilin	1	1	4	8	8	4	0	1	1	0	2
Tanche	3	10	10	22	22	6	0	4	4	1	3
Truite	3	4	8	41	19	74	44	81	82	0	10
Vairon	3	6	3	10	9	8	7	1	1	0	4
Vandoise	7	6	6	16	17	11	1	8	16	5	7

Tableau 2 Nombre de populations pour chaque combinaison trait × espèce, d’après **D1**.

Les limites conséquentes dans nos analyses sont les suivantes :

- *Quantification de la variabilité intraspécifique des traits (Objectif 1, P1)*

Dans **P1**, nous quantifions la variabilité intraspécifique d’un trait en estimant le Coefficient de Variation (écart type / moyenne) de chaque trait pour chaque espèce. La variabilité intraspécifique de chaque trait est quantifiée dans notre étude par le CV moyen du trait entre espèces. Le CV nous donne une idée de la force générale de la variabilité intraspécifique d’un trait. Le CV d’un trait d’espèce peut être très dépendant du nombre de populations présent dans cette combinaison trait × espèce. Selon cette hypothèse, les différences de CV d’un trait entre espèces peuvent être représentatives des différences du nombre de populations entre espèces, et le CV moyen de ce trait n’a plus de sens !! Nous nous sommes donc assurés, pour chaque trait, que les CV des espèces ne sont pas liés à leur nombre de populations ($P > 0.12$ pour chaque trait), suggérant ainsi que le CV moyen d’un trait reflète bien l’importance de la variabilité intraspécifique du trait, indépendamment du nombre de populations par espèce.

- *Relations entre la variabilité intraspécifique des traits et la latitude et le type d’habitat (Objectif 1, P1)*

Sur 1089 populations, la latitude et le type d’habitat sont recensés de façon simultanée pour uniquement 609 d’entre elles (**D1.1**). Compte-tenu du nombre parfois très faible de populations dans certaines combinaisons trait × espèce (Tableau 2), et des conditions requises pour tester l’effet latitude et l’habitat de façon simultanée sur chaque espèce (ex : ≥ 10 populations, rang de latitude $\geq 10^\circ$), cette analyse est malheureusement conduite pour chaque trait sur un nombre limité d’espèces (Table 3 dans **P1**).

- *Stratégies démographiques des espèces (Objectif 2, P2)*

Notre analyse multivariée (ACP) de typologie de traits d’espèces est conduite sur des valeurs moyennes de traits d’espèce (**D1.2**). Le nombre de populations étant différent entre espèces et entre traits (Tableau 2), nous pouvons penser que les espèces et les traits n’ont pas le même poids dans l’analyse. Il me paraît difficile de remédier à ce problème. Cependant, afin d’identifier s’il existe un biais dans notre analyse du à l’introduction d’un nombre de

populations différent entre combinaisons trait × espèce, j’ai mené une solution alternative à ce problème en effectuant une autre analyse multivariée en ne sélectionnant qu’une seule population pour chaque combinaison trait × espèce. La population où est estimé le trait est choisie **au hasard** dans l’aire de distribution centrale (latitude centrale) de chaque espèce, lorsque cela est possible. La comparaison entre les deux analyses nous donne une idée sur la pertinence d’utiliser dans notre analyse un nombre de populations différent entre combinaisons trait × espèce dans l’identification de stratégies démographiques des espèces. Cette méthode, bien que alternative, a déjà été employée dans d’autres analyses de typologies de traits, comme dans l’étude de Vila-Gispert & Moreno-Amich (2002). Les résultats sont présentés dans la Figure 2 et illustrent une typologie de traits semblable entre les deux analyses. Ce résultat suggère que l’effectif des populations ne semble pas jouer sur nos résultats observés dans **P2**.

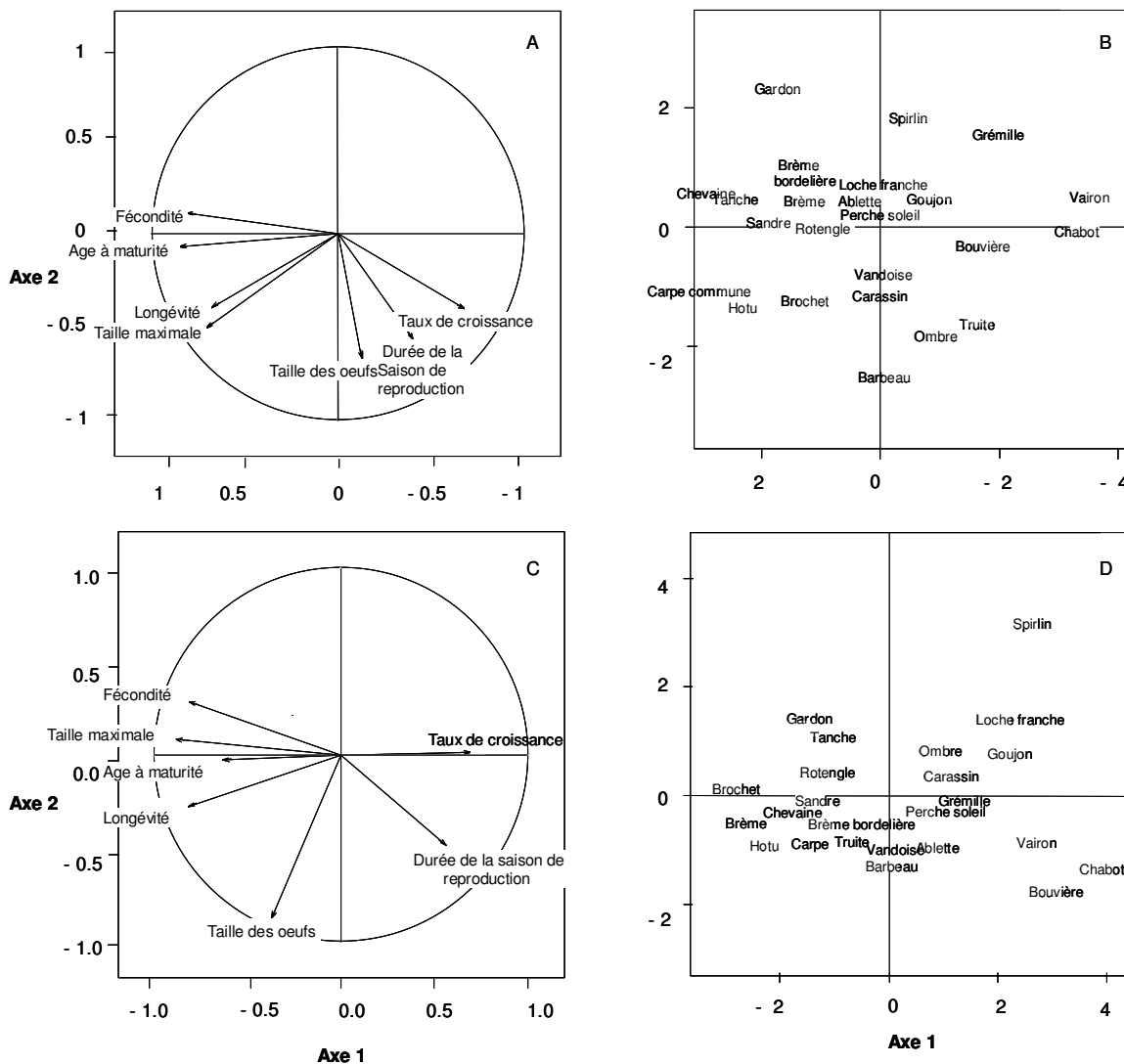


Figure 2 Résultats de deux ACP effectuées sur deux jeux de données différents : jeu de données où chaque trait est estimé sur une seule population par espèce (A et B) et jeu de données **D1.2** (C et D).

- *Comparaison entre la variabilité intraspécifique et la variabilité interspécifique des traits (Objectif 3)*

Dans **P1**, nous quantifions la variabilité intraspécifique relative à la variabilité totale (appelée RIV) de chaque trait définie comme le ratio entre la variabilité du trait entre populations pour une même espèce (variabilité intraspécifique) sur la variabilité totale du trait entre toutes les populations, toute espèce confondue (variabilité intraspécifique + variabilité interspécifique). RIV indique si les traits varient plus entre espèces ou entre populations.

Cependant, cette analyse se confronte à plusieurs limites dont nous nous sommes affranchis dans certains cas :

- Que représente la moyenne d'un trait pour chaque espèce ? Ce point crucial sera discuté dans la suite de cette annexe.
- Nous nous sommes assurés que la variabilité totale du trait utilisée pour estimer le RIV n'est pas liée au nombre total de populations pour lesquelles le trait est estimé.
- Nous nous sommes assurés dans **P1** que le RIV d'un trait n'est pas influencé par le nombre d'espèces concernées (Table 2 dans **P1**).

2/ Nombre extrêmement réduit de populations pour lesquelles plusieurs traits sont estimés de façon simultanée

Les traits étant liés entre eux par de nombreux compromis (Stearns, 1992), il aurait été judicieux de tester le lien entre les traits des populations et la latitude et le type d'habitat par une approche multivariée, et d'identifier les covariations de traits influencées par ces facteurs environnementaux. Cependant, même en réduisant le jeu de données **D1.1** aux traits les plus sensibles à l'environnement (ex : taux de croissance, longévité, taille maximale, fécondité, âge à maturité), nous ne pouvons pas effectuer d'approche comparative multivariée inter-populations sur **D1.1** car le nombre de populations par espèce pour lesquelles ces 5 traits sont estimés de façon simultanée est insignifiant (Fig. 3) !

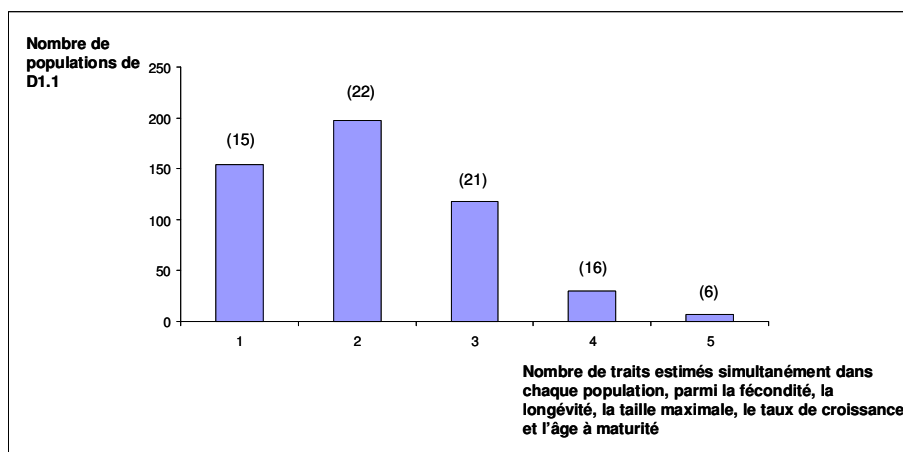


Figure 3 Nombre de populations et nombre d'espèces (en parenthèses) d'après **D1.1** pour lesquelles plusieurs traits sont estimés de façon simultanée dans chaque population, parmi la fécondité, la longévité, la taille maximale, le taux de croissance et l'âge à maturité.

Cette limite nous prive également d'aborder l'approche comparative des traits entre espèces, en conduisant une analyse au niveau population (Rochet, 2000). Cette analyse aurait été préférée à notre analyse multivariée conduite sur les moyennes de traits d'espèces. Nous aurions été assurés que les covariations entre traits soient bien représentatives de la théorie des traits d'histoire de vie, et non de simples corrélations entre traits dues à des différences environnementales entre populations où les traits sont estimés. Cependant, même en réduisant notre jeu de données **D1** aux traits les plus importants d'un point de vue théorie des traits de vie (ex : taux de croissance, longévité, taille maximale, fécondité, âge à maturité), nous ne pouvons pas effectuer d'analyse comparative interspécifique conduite au niveau population car le nombre d'espèces pour lesquelles ces 5 traits sont estimés de façon simultanée pour chaque population est extrêmement réduit (Fig. 4) !

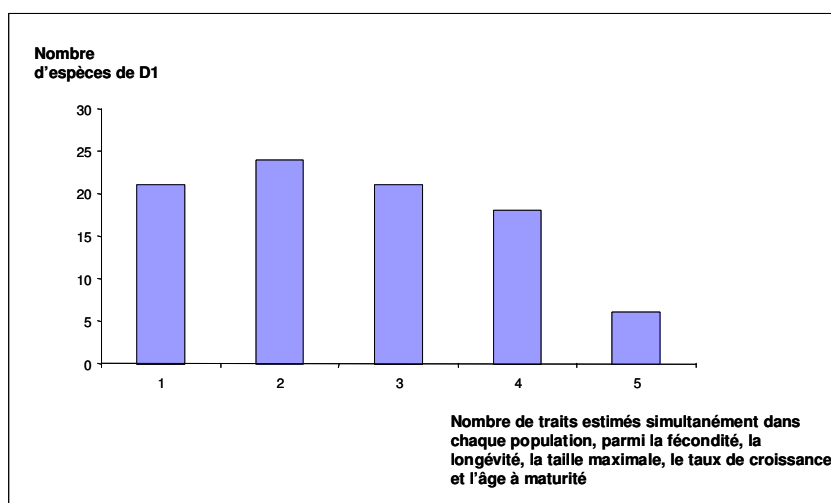


Figure 4 Nombre d'espèces d'après **D1** pour lesquelles plusieurs traits sont estimés de façon simultanée dans chaque population, parmi la fécondité, la longévité, la taille maximale, le taux de croissance et l'âge à maturité.

3/ 61/1089 populations sont des populations nord-américaines

En intégrant plusieurs populations nord-américaines pour le brochet (42/1089 populations) et pour la perche soleil (19/1089 populations), nous nous sommes assurés de l'homogénéité des valeurs de traits entre populations européennes et populations américaines pour ces deux espèces. Nous ne détectons, en effet, aucune différence significative, pour le brochet, entre populations américaines et populations européennes concernant la taille des œufs, la fécondité, la durée de la saison de reproduction, le taux de mortalité, la longévité, la taille maximale et l'âge à maturité ($P > 0.11$ pour tous les traits) et aucune différence significative, pour la perche soleil, entre populations américaines et populations européennes concernant la longévité, la taille maximale, le taux de croissance et la taille infinie ($P > 0.08$ pour tous les traits). La variabilité intraspécifique des traits de ces deux espèces ne semblant pas être affectée par l'origine géographique des populations, nous avons intégré les populations nord-américaines pour ces deux espèces à l'ensemble de nos analyses.

Remarque : Ce même résultat a été observé à un autre niveau biologique, celui de l'espèce, où les espèces européennes semblent avoir des stratégies démographiques semblables aux espèces nord-américaines (Vila-Gispert *et al.*, 2002).

4/ Que représentent les moyennes de traits d'espèces estimées dans D1.2 ?

Nous avons vu ci-dessus que l'effectif des populations ne semble a priori pas jouer sur notre typologie de traits d'espèces observée. Par contre, la non-représentativité des populations d'une espèce donnée peut tronquer les résultats observés dans **P2**. Quelles sont alors les conditions de représentativité des populations ?

Pour s'affranchir de l'importante variabilité intraspécifique des traits au sein des aires de distribution des espèces nord-américaines, et s'assurer de la représentativité des populations, Winemiller & Rose (1992) recensent uniquement les traits pour les populations localisées près du centre du rang de distribution de l'espèce. Malheureusement, une telle sélection n'est pas possible dans notre cas, compte-tenu du nombre trop faible (voir dans certain cas inexistant) de populations renseignées pour certaines espèces dans cette zone.

Dans un premier temps, nous nous sommes assurés que malgré la variabilité intraspécifique parfois très importante des traits (**P1**), tous les traits varient significativement entre espèces ($P < 0.05$ pour tous les traits).

Dans un second temps, nous testons l'hypothèse que les traits moyens d'espèces (**D1.2**) estimés sur des populations recouvrant une grande partie de l'aire de distribution des espèces sont représentatifs de l'aire de distribution centrale des espèces. Pour ce faire, d'après **D1**, nous testons pour chacune des combinaisons trait \times espèce la relation entre la latitude et le trait en utilisant une régression linéaire, lorsque c'est possible (≥ 10 populations par espèce et rang de latitude $\geq 10^\circ$: régressions effectuées au total sur 66/216 combinaisons trait \times espèce). Nous estimons, pour chaque combinaison trait \times espèce où il existe un effet significatif de la latitude sur le trait (21/66 combinaisons), les valeurs des traits d'espèces prédites à leur latitude centrale. Nous testons enfin la relation entre les valeurs de traits d'espèces prédites à leur latitude centrale et les valeurs de traits moyens d'espèces issues de **D1.2**. Nos résultats (Tableau 3 et Fig. 5) indiquent que pour plusieurs combinaisons trait \times espèce, les traits moyens d'espèces issus de **D1.2** et utilisés dans notre approche comparative interspécifique sont bien représentatifs de l'aire de distribution centrale de l'espèce, ce qui répond en partie à la question de la notion de représentativité des moyennes de traits d'espèces de **D1.2**.

Il existe dans notre jeu de données **D1** des facteurs environnementaux, autre que la latitude, qui diffèrent entre populations où les traits sont estimés, et qui peuvent avoir une influence sur les traits d'espèces observés. Nous ne pouvons donc pas empêcher que des différences de traits entre espèces soient en partie dues à des différences environnementales entre populations où les traits sont estimés. Cependant, les résultats de l'ACP précédente effectuée sur une seule population par espèce nous suggèrent que si tel est le cas, cela doit être mineur (Fig. 3) ! De la même façon, nous ne pouvons pas empêcher que des covariations entre traits ne soient pas seulement liées à la théorie des traits d'histoire de vie, mais soient en partie liées à des différences environnementales entre populations d'une même espèce où les traits sont estimés. Cependant, les résultats de l'analyse précédente (Fig. 3) nous suggèrent que cela ne semble pas être le cas !

Trait	Espèce	Valeur prédite	Valeur D1.2
Taille maximale (mm)	Ablette	169.69	138.02
	Barbeau	365.91	352.59
	Brochet	759.19	819.51
	Grémille	127.01	121.12
Longévité (années)	Barbeau	9.66	9.76
	Brochet	9.69	10.41
	Chevaine	11.16	10.81
	Grémille	6.23	5.63
	Ombre	5.77	5.92
	Truite	6.88	8.17
	Taux de croissance (années ⁻¹)	Brème	0.11
Taille infinie (mm)	Brochet	0.22	0.22
	Truite	0.21	0.28
	Brème	624.53	667.18
Age à maturité (années)	Ombre	462.97	522.35
	Brochet	2.27	2.70
Taille à maturité (mm)	Chevaine	4.98	4.19
	Gardon	3.17	3.36
	Rotengle	2.96	3.00
	Sandre	344.43	367.08
Taille des œufs (mm)	Rotengle	1.55	1.54

Tableau 3 Valeur prédite des traits d'espèces à leur latitude centrale et valeur des traits moyens d'espèces issues de **D1.2**

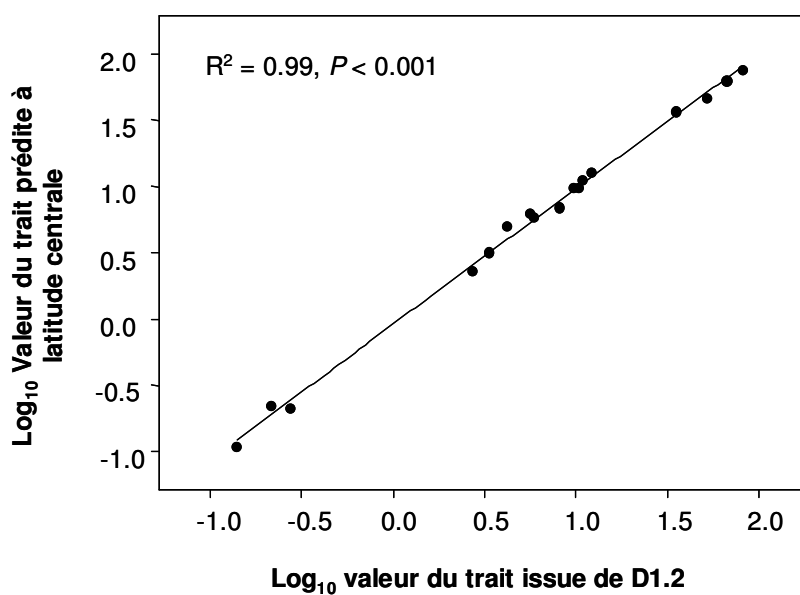


Figure 5 Relation entre la valeur prédite des traits d'espèces à leur latitude centrale et la valeur des traits moyens d'espèces issues de **D1.2**. Chaque point correspond à une combinaison trait × espèce.

Références

- Heibo E., Magnhagen C. & Vollestad L. A. (2005) Latitudinal variation in life-history traits in Eurasian perch. *Ecology*, **86**, 3377-3386.
- Rochet M. J. (2000) A comparative approach to life-history strategies and tactics among four orders of teleost fish. *ICES Journal of Marine Science*, **57**, 228-239.
- Stearns S. C. (1992) *The evolution of life histories*: Oxford University Press.
- Vila-Gispert A. & Moreno-Amich R. (2002) Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of fishes*, **65**, 387-400.
- Vila-Gispert A., Moreno-Amich R. & Garcia-Berthou E. (2002) Gradients of life-history variation: an intercontinental comparison of fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, **12**, 417-427.
- Winemiller K. O. & Rose K. A. (1992) Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**, 2196-2218.

A2.1 "Du prélèvement d'écailles au modèle de croissance"

L'objectif est d'aborder une approche comparative de la variabilité de croissance des individus entre les 3 sites du bassin Rhodanien, pour plusieurs espèces. Compte-tenu du nombre important de populations (combinaisons espèce × site) dans cette étude (**P3**), la croissance ne pourra être estimée qu'à partir d'un nombre réduit d'individus par population. Dans ce contexte, en Avril 2004, lors de notre travail de terrain, nous décidons de pêcher une dizaine d'individus dans chaque population (de 4 à 38 individus, moyenne = 16 individus) qui seront utilisés pour estimer le taux de croissance des individus de chaque population. Au total, l'étude est réalisée sur 11 espèces.

Prélèvement et préparation des écailles

2 à 5 écailles sont prélevées dans la partie latérodorsale de chaque poisson, plus exactement près de la ligne latérale et en avant de la nageoire dorsale. Les écailles sont nettoyées par trempage durant quelques minutes dans une solution de peroxyde de sodium afin de les débarrasser des fragments de tissus et de mucus qui les recouvrent. On les monte après rinçage entre deux lames.

Détermination de l'âge du poisson

La lecture des écailles s'effectue grâce à un lecteur de microfiches (grossissement ×24). Les structures observables correspondent à une ornementation superficielle de crêtes concentriques (*circuli*) formées par des scléroblastes au cours de la croissance de l'écaille. Lorsque celle-ci est rapide, les *circuli* sont espacés et la zone correspondante claire, lorsqu'elle est lente les *circuli* sont rapprochés et forme un anneau plus foncé (*annulus*). Ainsi, la méthode de lecture consiste à discerner les marques d'arrêt de croissance hivernal, l'âge du poisson est donc déterminé en comptant le nombre d'*annuli* observés (Fig. 1). La lecture est la plus exploitable si le prélèvement est effectué durant la fin de l'automne ou l'hiver puisqu'on est certain que la croissance annuelle est terminée. Notre prélèvement s'étant effectué en Avril, nous éliminons pour chaque écaille, la partie formée après le dernier arrêt de fin de croissance. Les écailles de chaque individu sont observées à différents grossissements pour se faire une idée de la structure globale avant de noter les arrêts successifs de croissance.

Afin de s'assurer de la validité de la lecture, l'âge des poissons a été déterminé "à l'aveugle" sans connaître la taille des poissons, toutes les écailles de chaque individu ont été nécessaires pour confirmer la lecture, l'âge a été déterminé par trois lecteurs et nous avons testé la concordance des résultats obtenus. De plus, afin de s'assurer de la validité des marques utilisées comme critère d'âge, nous avons comparé les résultats obtenus avec les histogrammes de distribution des tailles (méthode de Petersen) obtenus pour chaque espèce sur chaque rivière d'après la base de données de campagnes de pêche (**P3**). Bien que ces histogrammes ne soient généralement pas visibles pour les individus âgés à cause du chevauchement entre les classes de taille, ils permettent cependant la détermination de l'âge des premières cohortes.

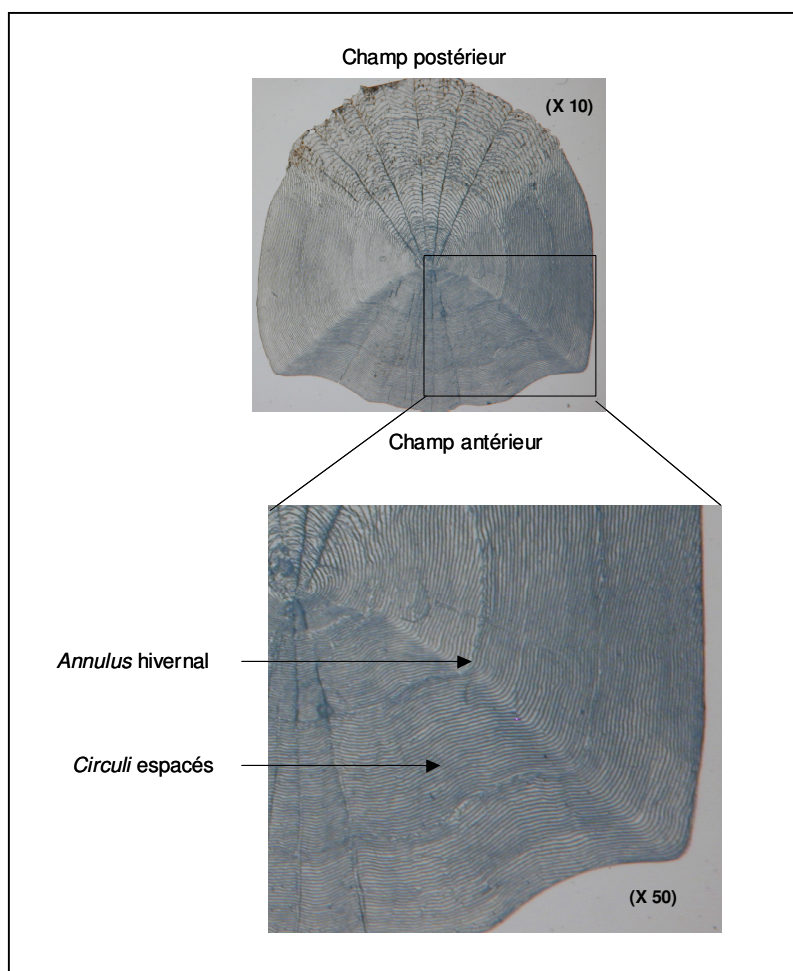


Figure 1 Ecaille de Chevaïne montrant l'existence des *annuli* hivernaux (marques d'arrêts de croissance) et des *circuli* espacés (croissance).

Rétromesures

L'étude de la croissance linéaire des poissons se fait par la rétro mesure dont le principe initial se fonde sur l'existence d'une relation définie entre la croissance en longueur d'un poisson et la croissance des écailles (Dahl, 1909). Lorsqu'on connaît cette relation, l'historique de la croissance des individus peut être reconstitué en interprétant les rapports entre les marques naturelles de croissance inscrites dans l'écaïlle et la taille du poisson. Plusieurs mensurations doivent donc être faites lors de la lecture d'écaïlle, selon une direction rigoureusement constante : la distance entre le centre de l'écaïlle et le bord extérieur de l'écaïlle (R_t) et la distance entre le centre de l'écaïlle et chaque *annuli* successif (R_i).

Seule l'écaïlle la plus lisible de chaque individu a été retenue pour mesurer ces distances. Après photographie de l'écaïlle, ces mesures ont été effectuées à l'aide du logiciel d'analyse d'image ImageJ (ImageJ software 1.36, National Institutes of Health, USA, disponible à <http://rsb.info.nih.gov/ij/>).

On suppose généralement qu'il existe une relation isométrique entre l'accroissement de l'écaïlle et l'augmentation de la taille du poisson (Fig. 2) pouvant être décrite par une droite de régression : $L_t = a + bR_t$, où L_t est la longueur totale du poisson à la capture et R_t le rayon de l'écaïlle (distance entre le centre de l'écaïlle et le bord extérieur de l'écaïlle). Nous nous assurons que cette relation est significative pour chaque population. La formule de Lee (1920)

permet ensuite le rétrocalcul de la taille du poisson à chaque âge : $L_i = a + [R_i (L_i - a) / R_t]$ avec R_i = le rayon du $i^{\text{ème}}$ *annulus*, L_i la longueur du poisson à la date de formation du $i^{\text{ème}}$ *annulus* et "a" la constante de la droite de régression de L_t sur R_t . Nous appliquons cette formule sur chaque individu de chaque population.

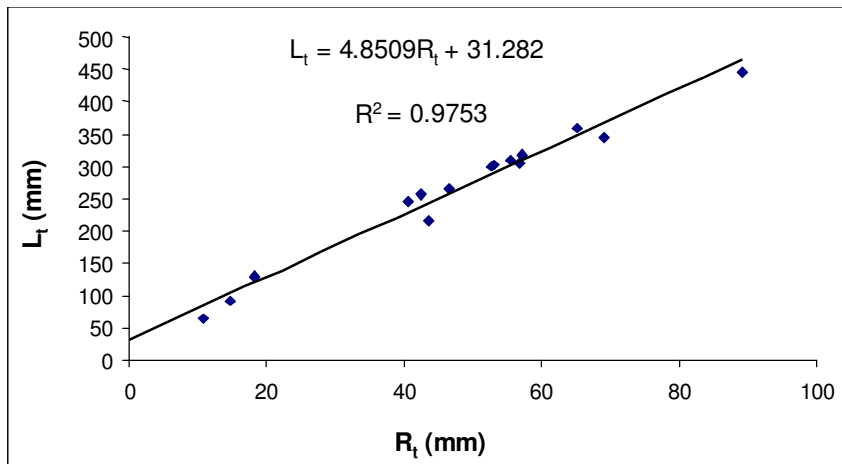


Figure 2 Exemple de relation isométrique entre l'accroissement de l'écaille du poisson (R_t) et l'augmentation de la taille du poisson (L_t), pour le Chevaine dans l'Ardèche.

Modèle de croissance de Von Bertalanffy

Le modèle de croissance que nous appliquons pour estimer la croissance des individus de chaque population est le modèle de croissance de Von Bertalanffy $L_t = L_\infty [1 - \exp(-K(t - t_0))]$ où L_t (mm) est la longueur à l'âge t (années). Les paramètres du modèle sont le taux de croissance K (années⁻¹), la taille infinie L_∞ (mm) et l'âge à la longueur nulle t_0 (années). Ce modèle est appliqué sur l'ensemble des données taille-âge de la population, c'est à dire sur les données à la fois brutes (données taille-âge à la capture) et rétrocalculées.

Modèle non linéaire

Nous estimons les paramètres du modèle en utilisant un modèle non linéaire pour chaque population. Nous remarquons que les paramètres du modèle sont différents suivant la valeur de t_0 fixée (Tableau 1). K augmente sensiblement avec t_0 (Fig. 3).

Nous décidons d'établir un modèle non linéaire de croissance pour chaque population en laissant le paramètre t_0 varier aléatoirement. Le modèle est utilisé uniquement sur les populations avec un nombre de classes d'âge ≥ 4 . Les résultats pour chaque population sont présentés Figure 4 et dans le Tableau 2.

Limites : Le paramètre L_∞ est dans certain cas (5/18) irréaliste car il est inférieur à la taille maximale (Tableau 2), suggérant ainsi que le modèle de Von Bertalanffy n'est pas réellement adapté aux données dans ces cas précis. De plus, les paramètres du modèle sont très corrélés statistiquement entre eux (ex : pour K et L_∞ , Tableau 2), remettant en cause la signification biologique de L_∞ .

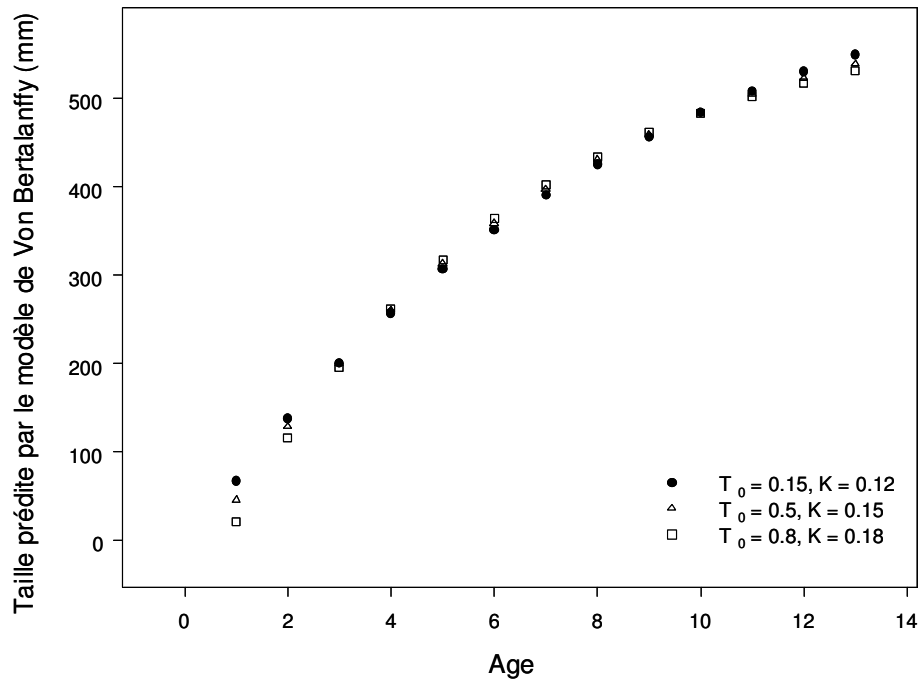


Figure 3 Modèle de croissance non linéaire de Von Bertalanffy en fixant différents t_0 . Exemple pour le Hotu sur le site de l'Ardèche.

Méthode Ford-Walford et modèle non linéaire

Nous comparons nos résultats obtenus à ceux observés lorsque nous établissons la méthode Ford-Walford (Ford, 1933 ; Walford, 1946) à l'ensemble de nos données taille-âge. Cette dernière méthode consiste à tracer la droite de régression L_{t+1} (taille à l'âge $t+1$, en mm) en fonction de L_t , la pente P est utilisée pour déterminer le taux de croissance K , où $K = -\ln P$ et L_∞ correspond au point d'intersection de la droite de régression avec la bissectrice (Fig. 5). Cette méthode pour déterminer les paramètres de croissance est largement répandue dans la littérature, et plus particulièrement dans les études de populations datant des années 70-90. La comparaison des deux modèles suggère une forte corrélation du taux de croissance entre les 2 modèles ($r = 0.94, P < 0.001$) (Fig. 6).

Test des différences de croissance entre sites

Nous testons des différences de croissance entre sites, pour chacune des espèces, en utilisant des tests de permutation. Pour chacune des 1000 permutations, les courbes de croissance des individus sont distribuées au hasard aux différents sites en respectant le nombre d'individus par site, et une nouvelle courbe de croissance est établie pour chacun des sites. Nous comparons l'écart type résiduel de notre modèle de croissance par site aux 1000 écarts types résiduels obtenus après randomisation des individus aux différents sites, et nous estimons ainsi la probabilité d'obtenir une différence de croissance entre sites au hasard.

Ainsi, sur 11 espèces, l'Ablette, le Goujon et le Hotu présentent des différences de croissance entre sites (Fig. 4).

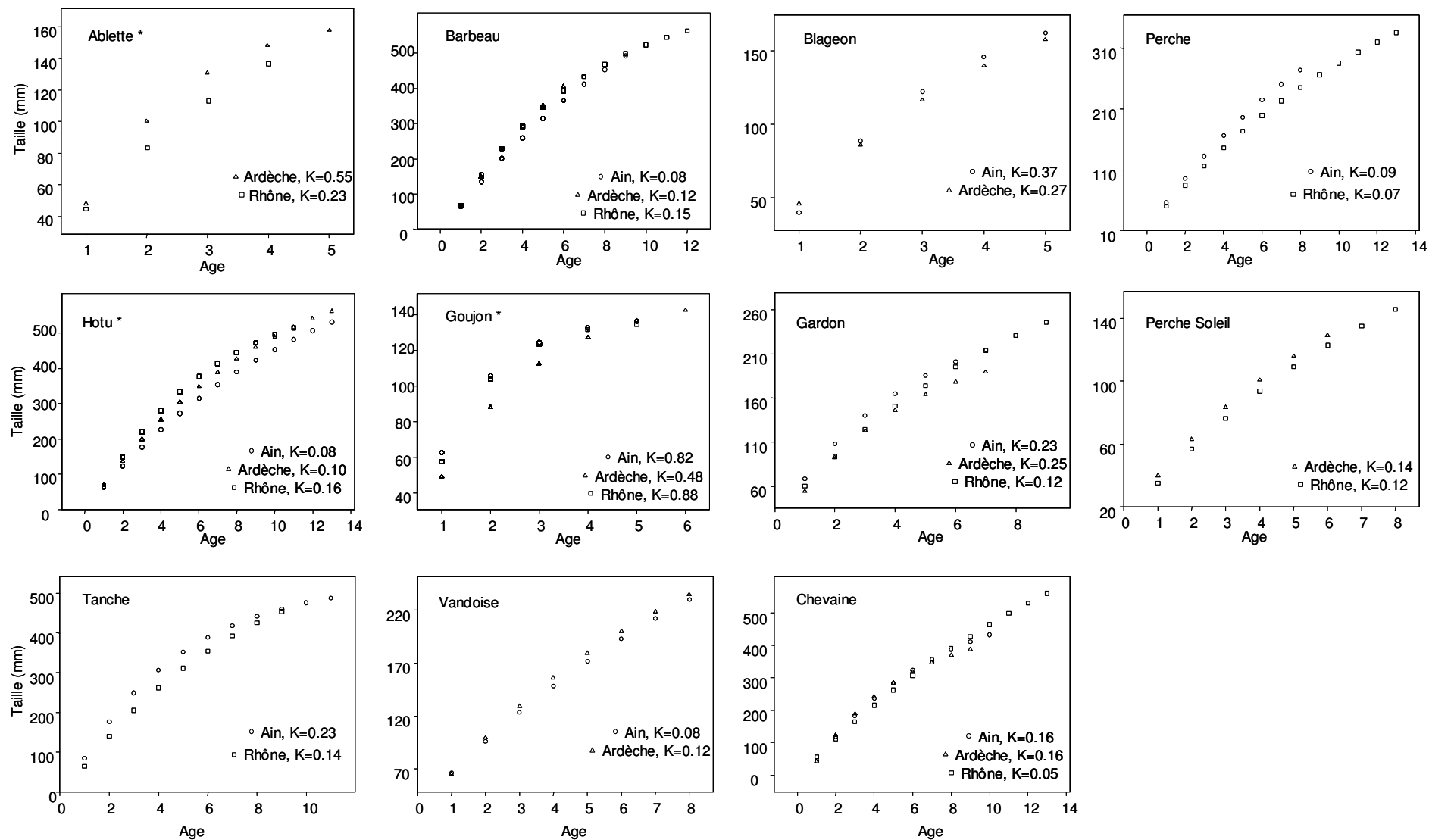


Figure 4 Courbes de croissance du modèle de Von Bertalanffy, pour chaque population. Les points (ronds, triangles et carrés) représentent les tailles prédites par le modèle, pour chaque population. * indique les espèces présentant des différences significatives de croissance entre sites.

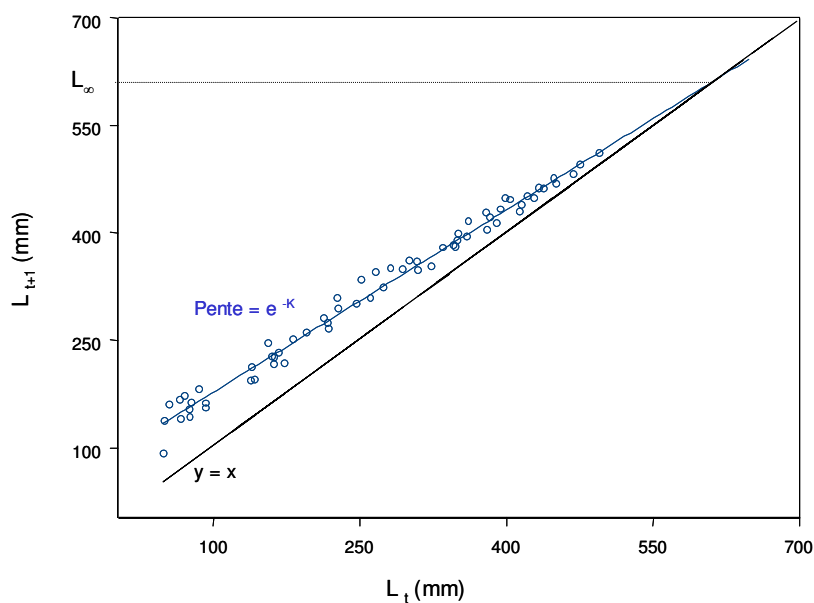


Figure 5 Méthode Ford-Walford, pour estimer les paramètres de croissance. Exemple pour le Barbeau sur le site de l'Ardèche.

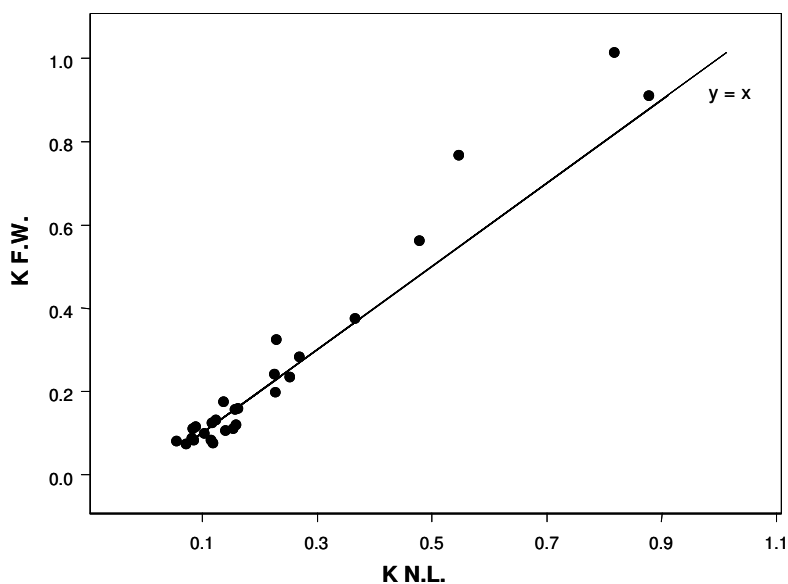


Figure 6 Corrélation entre le taux de croissance issu du modèle de Ford-Walford (K.F.W.) et le taux de croissance issu du modèle non linéaire (K.N.L.). Chaque point correspond à une population.

Références

- Dahl K. (1909) The assessment of age and growth in fish. *International Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie*, **2**, 758-769.
- Ford E. (1933) An account of the herring investigations conducted at Plymouth during the years from 1924-1933. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **19**, 305-384.
- Lee R. M. (1920) *A review of the methods of age and growth determination by means of scale*: Fishery investigation, Serie II.
- Walford L. A. (1946) A new graphic method of describing the growth of animals. *Biological Bulletin of the Marine Biological Laboratory Woods Hole*, **90**, 141-147.

Tableau 1 Paramètres de croissance pour chaque population, issus de 3 modèles non linéaires de croissance de Von Bertalanffy, en fixant trois t_0 différents. L_∞ est exprimée en mm, K en années⁻¹ et t_0 en années.

Espèce	Rivière	$L_{\infty 1}$	K_1	$t_{0 1}$	$L_{\infty 2}$	K_2	$t_{0 2}$	$L_{\infty 3}$	K_3	$t_{0 3}$
Ablette	Ardèche	207.76	0.33	0.15	167.55	0.62	0.50	139.76	1.37	0.80
Ablette	Rhône	184.79	0.34	0.15	146.22	0.63	0.50	120.21	1.39	0.80
Barbeau	Ain	774.19	0.11	0.15	648.21	0.15	0.50	565.53	0.20	0.80
Barbeau	Ardèche	763.76	0.12	0.15	641.09	0.18	0.50	552.06	0.24	0.80
Barbeau	Rhône	756.81	0.12	0.15	636.53	0.18	0.50	578.00	0.23	0.80
Blageon	Ain	225.80	0.27	0.15	169.67	0.51	0.50	139.41	1.01	0.80
Blageon	Ardèche	219.07	0.27	0.15	164.92	0.52	0.50	136.59	1.01	0.80
Chevaine	Ain	749.10	0.10	0.15	576.92	0.15	0.50	505.02	0.20	0.80
Chevaine	Ardèche	745.66	0.10	0.15	545.84	0.16	0.50	463.44	0.23	0.80
Chevaine	Rhône	763.79	0.09	0.15	647.42	0.12	0.50	593.40	0.15	0.80
Gardon	Ain	250.10	0.27	0.15	230.74	0.38	0.50	219.49	0.48	0.80
Gardon	Ardèche	225.01	0.28	0.15	203.48	0.39	0.50	193.52	0.50	0.80
Gardon	Rhône	247.03	0.27	0.15	223.35	0.37	0.50	211.26	0.47	0.80
Goujon	Ain	162.06	0.51	0.15	140.60	0.94	0.50	124.39	2.73	0.80
Goujon	Ardèche	147.13	0.52	0.15	127.70	0.94	0.50	112.70	2.74	0.80
Goujon	Rhône	163.10	0.51	0.15	139.12	0.94	0.50	118.92	2.74	0.80
Hotu	Ain	713.42	0.10	0.15	638.03	0.13	0.50	599.86	0.15	0.80
Hotu	Ardèche	703.51	0.12	0.15	635.29	0.15	0.50	595.68	0.18	0.80
Hotu	Rhône	688.23	0.13	0.15	603.74	0.18	0.50	558.17	0.22	0.80
Perche	Ain	402.22	0.14	0.15	349.41	0.19	0.50	321.15	0.24	0.80
Perche	Rhône	417.63	0.12	0.15	362.76	0.16	0.50	335.61	0.19	0.80
Perche Soleil	Ardèche	161.17	0.26	0.15	142.27	0.38	0.50	134.36	0.48	0.80
Perche Soleil	Rhône	152.31	0.27	0.15	135.40	0.38	0.50	127.95	0.48	0.80
Tanche	Ain	559.19	0.20	0.15	517.06	0.26	0.50	493.90	0.31	0.80
Tanche	Rhône	596.28	0.15	0.15	524.86	0.21	0.50	472.45	0.29	0.80
Vandoise	Ain	253.30	0.25	0.15	229.19	0.34	0.50	218.85	0.42	0.80
Vandoise	Ardèche	261.19	0.25	0.15	236.65	0.34	0.50	226.24	0.42	0.80

Tableau 2 Paramètres de croissance du modèle non linéaire de Von Bertalanffy, et leurs erreurs standard (SE), en laissant le paramètre t_0 varier aléatoirement, pour chaque population. La variance expliquée par le modèle (R^2) ainsi que le nombre de données taille-âge utilisées (N) sont indiquées. $r(K-L_\infty)$ représente les corrélations statistiques entre les paramètres K et L_∞ . En gras sont indiqués les cas où $L_\infty <$ taille maximale. L_∞ est exprimée en mm, K en années⁻¹, t_0 en années et la taille maximale en mm.

Espèce	Rivière	L_∞	SE	K	SE	t_0	SE	R^2	N	$r(K-L_\infty)$	Taille maximale
Ablette	Ardèche	172.80	25.28	0.55	0.22	0.40	0.20	0.96	40	0.95	195
Ablette	Rhône	228.80	143.49	0.23	0.10	0.03	0.43	0.93	47	0.99	144
Barbeau	Ain	933.31	193.04	0.08	0.02	0.15	0.12	0.94	65	0.99	510
Barbeau	Ardèche	829.11	184.00	0.12	0.04	0.32	0.11	0.97	62	0.99	510
Barbeau	Rhône	675.11	30.31	0.15	0.01	0.32	0.07	0.94	95	0.97	465
Blageon	Ain	198.43	50.30	0.37	0.18	0.39	0.21	0.95	50	0.98	200
Blageon	Ardèche	215.46	85.97	0.27	0.20	0.10	0.34	0.89	48	0.99	200
Chevaine	Ain	559.02	38.56	0.16	0.02	0.47	0.09	0.91	88	0.98	502
Chevaine	Ardèche	497.01	43.96	0.16	0.02	0.34	0.11	0.91	84	0.98	455
Chevaine	Rhône	1108.07	167.36	0.05	0.01	0.05	0.12	0.95	103	0.99	510
Gardon	Ain	265.06	80.42	0.23	0.15	-0.32	0.63	0.98	38	0.98	
Gardon	Ardèche	228.06	40.90	0.25	0.11	-0.08	0.38	0.97	15	0.97	280
Gardon	Rhône	364.08	87.03	0.12	0.05	-0.54	0.34	0.89	69	0.99	232
Goujon	Ain	139.54	11.82	0.82	0.33	0.27	0.27	0.92	51	0.89	
Goujon	Ardèche	152.24	21.81	0.48	0.20	0.18	0.29	0.96	54	0.95	197
Goujon	Rhône	137.41	16.72	0.88	0.32	0.38	0.24	0.90	42	0.92	146
Hotu	Ain	806.73	108.63	0.08	0.02	-0.01	0.20	1.00	31	0.99	
Hotu	Ardèche	762.76	68.40	0.10	0.02	0.06	0.15	0.99	41	0.98	500
Hotu	Rhône	625.61	28.17	0.16	0.01	0.32	0.08	0.97	91	0.98	500
Perche	Ain	531.57	249.83	0.09	0.06	-0.26	0.35	0.94	45	0.99	
Perche	Rhône	547.14	113.67	0.07	0.02	-0.36	0.27	0.95	74	0.99	
Perche Soleil	Ardèche	217.43	145.06	0.14	0.15	-0.46	0.73	0.91	56	0.99	165
Perche Soleil	Rhône	235.29	126.23	0.12	0.10	-0.41	0.59	0.94	73	0.99	171
Tanche	Ain	533.59	19.36	0.23	0.02	0.23	0.12	0.95	49	0.95	
Tanche	Rhône	650.77	92.89	0.14	0.03	0.23	0.13	0.95	41	0.98	
Vandoise	Ain	436.50	208.17	0.08	0.06	-0.98	0.57	0.97	59	0.99	
Vandoise	Ardèche	358.68	119.15	0.12	0.07	-0.63	0.51	0.93	48	0.99	

A2.2 Mesures et estimations des traits morphologiques

8 variables morphologiques décrivant la forme du corps des poissons et importantes pour leur hydrodynamisme sont mesurées sur les photographies de chaque individu (Fig. 1) prises lors de notre travail de terrain en Avril et Juin 2004, sur 3 sites du bassin Rhodanien. Les photographies sont prises uniquement sur les grands individus de chaque espèce (taille homogène pour tous les individus de chaque espèce) pour éviter tout biais lié aux relations potentielles entre morphologie et stades ontogéniques du poisson (Sagnes *et al.*, 2000). Les variables sont mesurées sur chaque individu, par le même expérimentateur, à l'aide du logiciel d'analyse d'image ImageJ. Elles sont exprimées relativement à la Longueur Standard du poisson (LS) mesurée conjointement. Nous estimons les traits morphologiques moyens pour 13 espèces de poissons d'eau douce sur chacun des sites, lorsque cela est possible (Tableau 1).

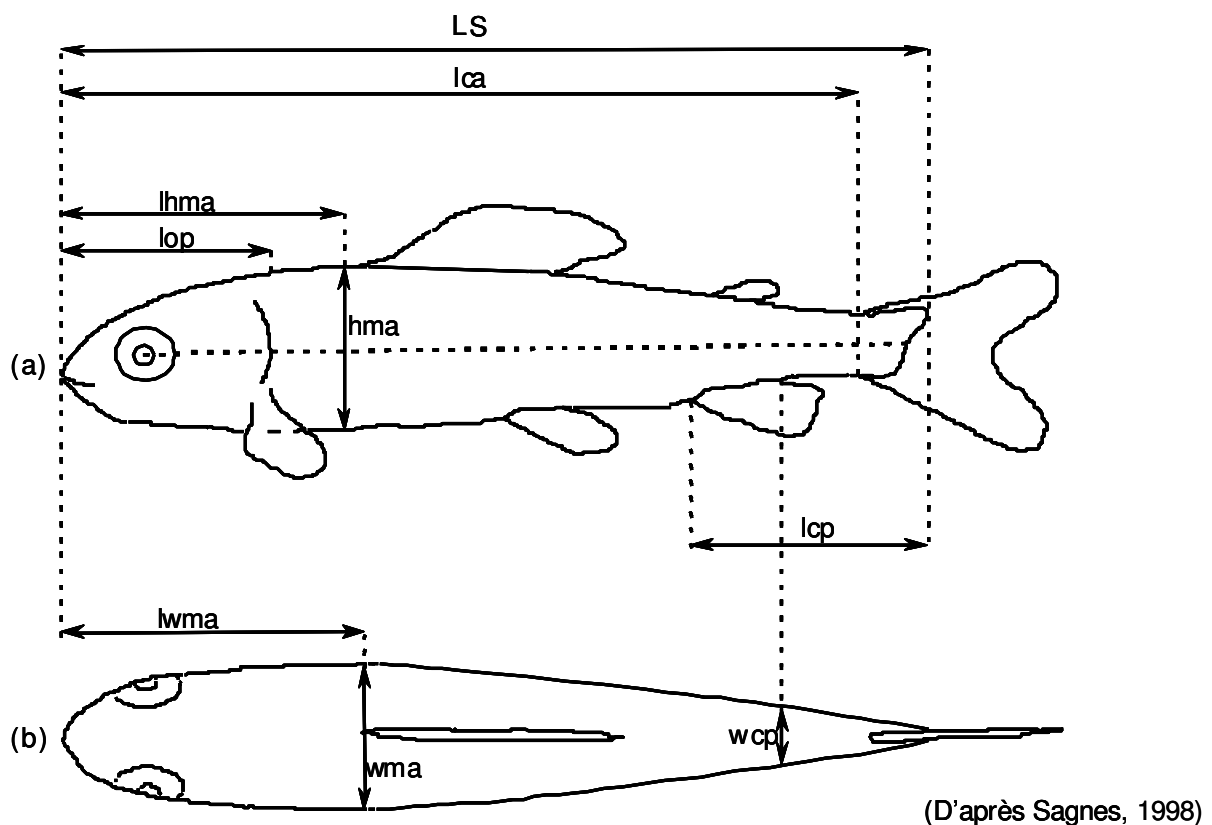


Figure 1 Variables morphologiques mesurées à partir (a) de la vue latérale et (b) de la vue dorsale du poisson.

Définition des 8 variables morphologiques :

1. lop : longueur jusqu'au bord postérieur de l'opercule
2. hma : hauteur maximale du corps
3. lhma : longueur jusqu'à la hauteur maximale
4. lca : longueur jusqu'à l'insertion antérieure de la nageoire caudale
5. lcp : longueur du pédoncule caudal depuis l'insertion antérieure de la nageoire anale jusqu'à la dernière écaille postérieure
6. wcp : largeur du pédoncule caudal au niveau de l'insertion postérieure de la nageoire anale
7. wma : largeur maximale du corps
8. lwma : longueur jusqu'à la largeur maximale

Nous estimons une 9^{ème} variable morphologique reliée également à la forme du poisson : il s'agit du coefficient de traînée minimum du poisson nommé C_{dmin} et reflétant le potentiel hydrodynamique du poisson (cf. définition dans **P3**).

C_{dmin} est estimé pour chaque individu d'après les variables morphologiques décrites précédemment et selon l'équation suivante définie par Sagnes & Statzner (submitted) :

$$C_{dmin} = - 0.521 + 0.693 (lca/LS) + 0.430 (lop/LS) \\ + 0.569 (wma/LS) + 0.294 \left| [(lhma/LS) - 0.464] \right| \\ - 0.936 (wcp/LS)$$

Nous estimons le coefficient de traînée moyen pour 13 espèces de poissons d'eau douce sur chacun des sites lorsque cela est possible (Tableau 1).

Références

- Sagnes P. (1998) Morphométrie, potentiel hydrodynamique et utilisation de l'habitat lotique par les poissons: une nouvelle approche écomorphologique. Th. Villeurbanne: Université Claude-Bernard, Lyon 1.
- Sagnes P., Champagne J. Y. & Morel R. (2000) Shifts in drag and swimming potential during grayling ontogenesis: relations with habitat use. *Journal of Fish Biology*, **57**, 52-68.
- Sagnes P., Statzner B. & Champagne J. Y. (submitted) Hydrodynamic abilities of riverine fish: a functional link between morphology and physical habitat use.

Tableau 1 Estimation des traits morphologiques moyens de populations (\pm Erreur Standard $\cdot 10^3$) et nombre d'individus mesurés dans chaque population (N).

Espèce	Rivière	N	C_{dmin}	lop/LS	hma/LS	lhma/LS	lca/LS	lcp/LS	wcp/LS	wma/LS	lwma/LS
Spirilin	Ain	10	0.24 (± 1.93)	0.20 (± 2.78)	0.27 (± 3.82)	0.41 (± 4.43)	0.93 (± 2.75)	0.38 (± 3.85)	0.08 (± 1.69)	0.15 (± 2.95)	0.38 (± 12.23)
Spirilin	Ardèche	10	0.24 (± 3.44)	0.20 (± 2.72)	0.26 (± 2.44)	0.39 (± 7.49)	0.93 (± 2.37)	0.38 (± 3.17)	0.08 (± 1.77)	0.14 (± 1.25)	0.36 (± 13.74)
Spirilin	Rhône	8	0.24 (± 2.83)	0.21 (± 1.54)	0.27 (± 4.87)	0.41 (± 6.14)	0.93 (± 4.17)	0.38 (± 8.03)	0.08 (± 1.16)	0.15 (± 2.16)	0.39 (± 10.53)
Ablette	Ardèche	10	0.24 (± 6.25)	0.19 (± 1.93)	0.24 (± 2.88)	0.42 (± 11.26)	0.95 (± 4.91)	0.36 (± 5.20)	0.07 (± 2.09)	0.13 (± 2.77)	0.37 (± 10.85)
Ablette	Rhône	12	0.24 (± 4.38)	0.20 (± 2.09)	0.23 (± 5.54)	0.44 (± 9.00)	0.94 (± 5.04)	0.35 (± 4.66)	0.06 (± 1.80)	0.12 (± 3.61)	0.37 (± 7.57)
Loche franche	Ardèche	3	0.25 (± 10.21)	0.20 (± 10.32)	0.15 (± 3.72)	0.44 (± 10.42)	0.96 (± 4.74)	0.32 (± 69.32)	0.06 (± 5.06)	0.12 (± 0.59)	0.36 (± 21.40)
Loche franche	Rhône	7	0.24 (± 28.81)	0.20 (± 3.47)	0.15 (± 2.02)	0.38 (± 14.53)	0.95 (± 1.43)	0.23 (± 7.38)	0.05 (± 2.32)	0.14 (± 4.57)	0.37 (± 8.08)
Barbeau	Ain	17	0.28 (± 3.66)	0.24 (± 3.32)	0.22 (± 2.04)	0.41 (± 7.32)	0.95 (± 4.86)	0.25 (± 2.74)	0.07 (± 2.36)	0.16 (± 2.19)	0.39 (± 6.92)
Barbeau	Ardèche	10	0.29 (± 2.73)	0.24 (± 4.03)	0.22 (± 3.99)	0.41 (± 6.57)	0.96 (± 2.89)	0.24 (± 3.10)	0.07 (± 2.78)	0.16 (± 4.55)	0.38 (± 4.85)
Barbeau	Rhône	14	0.27 (± 2.81)	0.23 (± 2.10)	0.23 (± 2.74)	0.41 (± 3.66)	0.95 (± 1.66)	0.25 (± 4.36)	0.07 (± 2.46)	0.15 (± 1.66)	0.39 (± 7.17)
Hotu	Ardèche	6	0.23 (± 7.28)	0.17 (± 2.92)	0.25 (± 10.86)	0.41 (± 11.24)	0.93 (± 5.78)	0.29 (± 2.97)	0.07 (± 2.44)	0.15 (± 4.81)	0.39 (± 13.33)
Hotu	Rhône	9	0.24 (± 4.82)	0.17 (± 2.36)	0.27 (± 7.93)	0.41 (± 5.71)	0.93 (± 2.22)	0.28 (± 3.92)	0.07 (± 2.84)	0.16 (± 5.98)	0.35 (± 10.98)
Gougeon	Ain	10	0.26 (± 3.28)	0.23 (± 2.76)	0.21 (± 4.11)	0.40 (± 6.88)	0.92 (± 2.64)	0.28 (± 3.91)	0.08 (± 2.12)	0.16 (± 2.87)	0.37 (± 13.46)
Gougeon	Ardèche	9	0.26 (± 4.13)	0.21 (± 3.44)	0.24 (± 3.57)	0.41 (± 8.69)	0.92 (± 2.93)	0.28 (± 4.07)	0.08 (± 4.46)	0.18 (± 3.08)	0.39 (± 7.74)
Gougeon	Rhône	12	0.27 (± 3.42)	0.25 (± 2.77)	0.22 (± 2.28)	0.41 (± 5.03)	0.93 (± 2.40)	0.27 (± 4.09)	0.07 (± 2.93)	0.16 (± 2.01)	0.37 (± 10.89)
Perche Soleil	Ardèche	9	0.19 (± 5.98)	0.25 (± 4.55)	0.38 (± 6.58)	0.33 (± 6.42)	0.79 (± 6.68)	0.32 (± 7.55)	0.09 (± 1.65)	0.17 (± 1.98)	0.33 (± 5.08)
Perche Soleil	Rhône	11	0.18 (± 4.10)	0.25 (± 4.12)	0.39 (± 4.25)	0.35 (± 5.71)	0.78 (± 3.06)	0.33 (± 4.40)	0.08 (± 2.17)	0.16 (± 2.52)	0.32 (± 4.93)
Chevaine	Ain	10	0.27 (± 4.09)	0.21 (± 4.92)	0.29 (± 5.62)	0.40 (± 7.34)	0.94 (± 2.94)	0.29 (± 4.64)	0.08 (± 2.57)	0.19 (± 4.41)	0.38 (± 8.19)
Chevaine	Ardèche	10	0.26 (± 5.85)	0.20 (± 2.58)	0.27 (± 3.04)	0.39 (± 12.94)	0.94 (± 2.43)	0.29 (± 4.46)	0.08 (± 3.61)	0.17 (± 4.25)	0.36 (± 7.74)
Chevaine	Rhône	13	0.26 (± 7.15)	0.21 (± 4.47)	0.28 (± 6.91)	0.39 (± 5.50)	0.93 (± 3.66)	0.28 (± 3.44)	0.08 (± 3.28)	0.17 (± 5.16)	0.37 (± 8.16)
Vandoise	Ain	6	0.24 (± 6.94)	0.20 (± 3.53)	0.25 (± 3.64)	0.41 (± 9.78)	0.93 (± 6.11)	0.30 (± 6.13)	0.08 (± 1.11)	0.15 (± 4.03)	0.34 (± 16.56)
Vandoise	Ardèche	7	0.23 (± 4.97)	0.20 (± 3.28)	0.25 (± 3.82)	0.40 (± 10.24)	0.93 (± 1.14)	0.31 (± 5.42)	0.08 (± 3.04)	0.14 (± 2.85)	0.36 (± 12.88)
Vandoise	Rhône	3	0.23 (± 7.30)	0.21 (± 10.32)	0.24 (± 1.64)	0.42 (± 11.85)	0.92 (± 8.30)	0.29 (± 8.13)	0.08 (± 3.25)	0.14 (± 6.53)	0.37 (± 10.37)
Bouvière	Ain	11	0.25 (± 2.71)	0.21 (± 4.09)	0.26 (± 3.57)	0.41 (± 4.63)	0.94 (± 1.79)	0.32 (± 3.98)	0.08 (± 1.95)	0.17 (± 3.42)	0.38 (± 10.03)
Bouvière	Ardèche	11	0.26 (± 2.56)	0.20 (± 1.55)	0.25 (± 5.27)	0.40 (± 7.74)	0.93 (± 2.10)	0.30 (± 4.14)	0.07 (± 2.60)	0.16 (± 5.28)	0.37 (± 10.05)
Perche	Ain	4	0.18 (± 8.64)	0.22 (± 3.91)	0.24 (± 6.71)	0.31 (± 12.89)	0.80 (± 10.43)	0.26 (± 7.80)	0.08 (± 1.78)	0.13 (± 5.33)	0.36 (± 15.18)
Perche	Rhône	6	0.21 (± 4.90)	0.23 (± 10.18)	0.29 (± 8.85)	0.31 (± 13.60)	0.81 (± 5.29)	0.28 (± 7.35)	0.07 (± 1.31)	0.17 (± 11.51)	0.36 (± 10.26)
Gardon	Ain	3	0.24 (± 6.72)	0.20 (± 5.29)	0.29 (± 8.58)	0.42 (± 12.76)	0.93 (± 2.41)	0.28 (± 10.32)	0.07 (± 2.17)	0.15 (± 2.84)	0.37 (± 15.99)
Gardon	Ardèche	5	0.24 (± 4.78)	0.20 (± 2.48)	0.29 (± 11.15)	0.41 (± 11.00)	0.93 (± 2.83)	0.27 (± 6.97)	0.08 (± 2.87)	0.16 (± 4.03)	0.37 (± 7.83)

Gardon	Rhône	15	0.24 (±2.52)	0.21 (±2.94)	0.29 (±6.65)	0.42 (±3.04)	0.93 (±2.49)	0.27 (±3.31)	0.07 (±1.80)	0.14 (±2.76)	0.36 (±9.89)
Tanche	Ain	5	0.16 (±2.89)	0.20 (±3.09)	0.27 (±5.75)	0.37 (±9.41)	0.79 (±5.41)	0.24 (±4.08)	0.08 (±1.73)	0.17 (±3.29)	0.33 (±10.45)
Tanche	Rhône	11	0.16 (±3.38)	0.21 (±3.24)	0.26 (±2.43)	0.38 (±5.87)	0.79 (±3.61)	0.24 (±3.80)	0.08 (±2.56)	0.16 (±1.55)	0.31 (±13.69)

A3 Références bibliographiques utilisées dans D1

Abramis brama

- Backiel, T. & Zawisza, J. (1968) Synopsis of biological data on the bream *Abramis brama* (Linnaeus, 1758). *Food and Agriculture Organization, Rome, Fisheries Synopsis*, **36**.
- Biro, P. & Garadi, P. (1974) Investigations on the growth and population-structure of bream (*Abramis brama* L.) at different areas of Lake Balaton, the assessment of mortality and production. *Annales Instituti Biologici (Tihany)*, **41**, 153-175.
- Cowx, I.G. (1983) The biology of bream, *Abramis brama* (L), and its natural hybrid with roach, *Rutilus rutilus* (L), in the River Exe. *Journal of Fish Biology*, **22**, 631-646.
- Dauba, F. & Biro, P. (1992) Growth of bream, *Abramis brama* L., in two outside basins of different trophic state of Lake Balaton. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie*, **77**, 225-235.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Gajdusek, J. & Libosvarsky, J. (1979) Egg numbers of common bream, *Abramis brama*, in the Mostiste Reservoir. *Folia Zoologica*, **28**, 155-170.
- Goldspink, C.R. (1981) A note on the growth-rate and year-class strength of bream, *Abramis brama* (L.), in three eutrophic lakes, England. *Journal of Fish Biology*, **19**, 665-673.
- Hanel, L. (1991) Growth of 4 cyprinid fishes in the river Berounka (Central Bohemia). *Zivocisna Vyroba*, **36**, 929-937.
- Kangur, P. (1996) On the biology of bream, *Abramis brama* (L) in Lake Peipsi in 1994. *Hydrobiologia*, **338**, 173-177.
- Kennedy, M. & Fitzmaurice, P. (1968) The biology of the bream *Abramis brama* (L.) in Irish waters. *Proceeding of the Royal Irish Academy*, **67**, 95-159.
- Lammens, E.H.R.R. (1982) Growth, condition and gonad development of bream (*Abramis brama* L.) in relation to its feeding conditions in Tjeukemeer. *Hydrobiologia*, **95**, 311-320.
- Naiksatam, A.S. (1974) Note on growth of the bream, *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) in the Orlik valley water reservoir. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **38**, 113-116.
- Papadopol, M. (1970) Ecological characteristics of the main species of minnows (pisces, cyprinidae) from the Danube delta. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **33**, 240-251.
- Pauly, D., Moreau, J. & Abad, N. (1995) Comparison of age-structured and length-converted catch curves of brown trout *Salmo trutta* in two French rivers. *Fisheries Research*, **22**, 197-204.
- Poupě, J. (1971) The growth of the bream, (*Abramis brama* (L.)) in selected localities of central and eastern Europe (pisces, cyprinidae). *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **35**, 297-310.
- Poupě, J. (1973) Contribution to the growth of the bream, *Abramis brama* (Linnaeus, 1758) (osteichthyes. Cyprinidae) in the slapy water reservoir, between 1957 and 1965. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **37**, 104-109.
- Tierney, D., Donnelly, R.E. & Caffrey, J.M. (1999) Growth of bream, *Abramis brama* (L.), in Irish canals and implications for management. *Fisheries Management and Ecology*, **6**, 487-498.
- Tsyplakov, E.P. (1975) Variation in reproduction of the bream (*Abramis brama* L.) population in the Kuybyshev reservoir. *Journal of Ichthyology*, **9**, 66-75.
- Valoukas, V.A. & Economidis, P.S. (1996) Growth, population composition and reproduction of bream *Abramis brama* (L.) in lake Volvi, Macedonia, Greece. *Ecology of Freshwater Fish*, **5**, 108-115.
- Vinni, M., Horppila, J., Olin, M., Ruuhijärvi, J. & Nyberg, K. (2000) The food, growth and abundance of five co-existing cyprinids in lake basins of different morphometry and water quality. *Aquatic Ecology*, **34**, 421-431.
- Volodin, V.M. (1988) Fecundity as a possible natural marker in the study of the intrapopulation structure and interpopulation differences of the bream, *Abramis brama*. *Journal of Ichthyology*, **28**, 93-97.

Alburnoides bipunctatus

- Breitenstein, M.E. & Kirchofer, A. (2000) Growth, age structure and species association of the cyprinid *Alburnoides bipunctatus* in the River Aare, Switzerland. *Folia Zoologica*, **49**, 59-68.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].

- Johal, M.S. (1979) Notes on growth and systematics of *Alburnoides bipunctatus* (Pisces, Cyprinidae). *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **43**, 270-277.
- Papadopol, M. & Cristofor, S. (1980) Recherches sur l'écologie de deux populations de spirin, *Alburnoides bipunctatus* (Bloch), des eaux de la Roumanie (Pisces, Cyprinidae). *Travaux du Muséum d'Histoire Naturelle "Grigore Antipa"*, **22**, 483-493.
- Skora, S. (1972) The cyprinid *Alburnus bipunctatus* Bloch from the basins of the rivers Upper San and Dunajec. *Acta Hydrobiologica*, **14**, 173-204.
- Soric, V. & Ilic, K.R. (1985) Systematical and ecological characteristics of *Alburnoides bipunctatus* (Bloch) in some waters of Yugoslavia. *Ichthyologia*, **17**, 47-58.
- Yildirim, A., Erdogan, O., Turkmen, M. & Demir, B.C. (1999) The investigation of some reproduction characteristics of the *Alburnoides bipunctatus fasciatis* (Nordman, 1840) living in Oltu Stream, Coruh Basin. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences*, **23**, 679-686.

Alburnus alburnus

- Barus, V. & Prokes, M. (1993) Fecundity of the bleak (*Alburnus Alburnus*) in the Vestonice reservoir. *Folia Zoologica*, **42**, 281-288.
- Biro, P. (1975) The growth of bleak (*Alburnus alburnus* L.) (pisces, cyprinidae) in lake Balaton and the assessment of mortality and production rate. *Annales Instituti Biologici (Tihany)*, **42**, 139-156.
- Biro, P. (1990) Population structure, growth, P/B-ratio and egg-production of bleak (*Alburnus alburnus* L.) in Lake Balaton. *Aquacultura Hungarica*, **6**, 105-118.
- Biro, P. & Musko, I.B. (1995) Population dynamics and food of bleak (*Alburnus Alburnus* L.) in the littoral zone of lake Balaton, Hungary. *Hydrobiologia*, **310**, 139-149.
- Chappaz, R., Brun, G. & Olivari, G. (1987) Mise en évidence de différences de régime alimentaire dans une population d'ablettes *Alburnus alburnus* (L.) dans le lac de Sainte-Croix. Conséquences sur la croissance et la fécondité. *Annales de Limnologie*, **23**, 245-252.
- Chitrvadivelu, K. (1971) Some observations on the growth of *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758). *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **35**, 241-250.
- Chitrvadivelu, K. (1974) Growth, age composition, population density, mortality, production and yield of *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) and *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) in the inundation region of danube - Zofin. *Acta Universitatis Carolinae - Biologica*, 1-73.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Johal, M.S. (1979) Notes on growth and systematics of *Alburnoides bipunctatus* (Pisces, Cyprinidae). *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **43**, 270-277.
- Mackay, I. & Mann, K.H. (1969) Fecundity of two cyprinid fishes in the River Thames, Reading, England. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **26**, 2795-2805.
- Oliva, O. (1979) Notes on age and growth of the bleak, *Alburnus alburnus* (pisces: cyprinidae). *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **43**, 194-199.
- Papadopol, M. (1968) Contribution à l'étude de la biologie d'ablette - *Alburnus alburnus* L. - dans le bassin inférieur du Danube. *Acta Rerum Naturalium Museum National Slovakia, Bratislava*, **14-1**, 113-134.
- Williams, W.P. (1965) The population density of four species of freshwater fish, roach (*Rutilus rutilus* L.), bleak (*Alburnus alburnus* L.), dace (*Leuciscus leuciscus* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in the River Thames at Reading. *Journal of Animal Ecology*, **36**, 407-423.

Anguilla anguilla

- De Leo, G.A. & Gatto, M. (1995) A size and age-structured model of the european eel (*Anguilla anguilla* L.). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **52**, 1351-1367.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Mann, R.H.K. & Blackburn, J.H. (1991) The biology of the eel *Anguilla anguilla* (L.) in an English chalk stream and interactions with juvenile trout *Salmo trutta* L. and salmon *Salmo salar* L. *Hydrobiologia*, **218**, 65-76.
- Poole, W.R. & Reynolds, J.D. (1996) Growth rate and age at migration of *Anguilla anguilla*. *Journal of Fish Biology*, **48**, 633-642.

- Poole, W.R. & Reynolds, J.D. (1998) Variability in growth rate in European eel *Anguilla anguilla* (L.) in a western Irish catchment. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, **98B**, 141-145.
- Vollestad, L.A. & Jonsson, B. (1986) Life-history characteristics of the European eel *Anguilla anguilla* in the Imsa River, Norway. *Transactions of the American Fisheries Society*, **115**, 864-871.

Barbatula barbatula

- Eros, T. (2001) Life history of the stone loach, *Barbatula barbatula* in the Bükkös stream (Hungary). *Folia Zoologica*, **50**, 209-215.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Mills, C.A. & Eloranta, A. (1985) Reproductive strategies in the stone loach *Noemacheilus barbatulus*. *Oikos*, **44**, 341-349.
- Saat, T., Lauringson, G. & Lees, J. (2003) Reproduction of the stone loach, *Barbatula barbatula* (L.) in Estonia. *Folia Biologica (Krakow)*, **51**, 193-197.
- Sauvonsaari, J. (1971) Biology of the stone loach (*Nemacheilus barbatulus* L.) in the lakes päijänne and Pälkäneesi, southern Finland. *Annales Zoologici Fennici*, **8**, 187-193.
- Skryabin, A.G. (1993) The biology of stone loach *Barbatula barbatulus* in the Rivers Goloustnaya and Olkha, East Siberia. *Journal of Fish Biology*, **42**, 361-374.
- Smyly, W.J.P. (1955) On the biology of the stone-loach *Nemacheilus barbatula* (L.). *Journal of Animal Ecology*, **24**, 167-186.

Barbus barbuis

- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Hunt, P.C. & Jones, J.W. (1975) A population study of *Barbus barbuis* L. in the River Severn, England. III. Growth. *Journal of Fish Biology*, **7**, 361-376.
- Karatas, M. & Akyurt, I. (1997) The reproduction biology of Barbel (*Barbus plebejus*, Bonaparte 1832) and Chub (*Leuciscus cephalus*, Linne 1758) in Almus dam lake. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences*, **21**, 345-353.
- Kraiem, M.M. (1982) Etude comparative de l'âge et de la croissance du barbeau, *Barbus barbuis* (L.) dans deux rivières françaises, le Rhône et l'Allier. *Archivum Hydrobiologie*, **96**, 73-96.
- Krupka, I. (1988) The age and growth of barbel (*Barbus barbuis* Linnaeus, 1758) in the Danube near Bratislava. *Agriculture (Bratislava)*, **34**, 79-90.
- Lobon-Cervia, J. & Fernandez-Delgado, C. (1984) On the biology of the barbel (*Barbus barbuis bocagei*) in the Jarama river. *Folia Zoologica*, **33**, 371-384.
- Micha, J.C. (1971) Densité de population, âge et croissance du barbeau *Barbus barbuis* (L.) et de l'ombre *Thymallus thymallus* (L.) dans l'Ourthe. *Annales d'Hydrobiologie*, **2**, 47-68.
- Minano, P.A., Oliva-Paterna, F.J., Fernandez-Delgado, C. & Torralva, M. (2000) Edad y crecimiento de *Barbus graellsii* Steindachner, 1866 y *Chondrostoma miegii*, (Pisces, Cyprinidae) en el río Cinca (cuena hidrografica del Ebro, NE Espagne). *Miscel-lania Zoologica*, **23**, 9-19.
- Penaz, M. (1977) Population analysis of the barb, *Barbus barbuis*, from some Moravian rivers (Czechoslovakia). *Acta Scientiarum Naturalium (République Slovaque, Brno)*, **11**, 1-30.
- Pires, A.M., Cowx, I.G. & Coelho, M.M. (2001) Diet and growth of two sympatric Iberian barbel, *Barbus steindachneri* and *Barbus microcephalus*, in the middle reaches of the Guadiana Basin (Portugal). *Folia Zoologica*, **50**, 291-304.
- Soric, V. & Jankovic, D. (1989) Characteristics of growth and sexual maturity of *Barbus meridionalis*. *Ichthyologia*, **21**, 27-37.

Blicca bjoerkna

- Brylinska, M. & Zbikowska, L. (1997) Ecology, growth and fecundity of a reproducing population of silver bream, *Blicca bjoerkna*, from a lowland river reservoir. *Folia Zoologica*, **46**, 353-366.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].

- Hanel, L. (1991) Growth of 4 cyprinid fishes in the river Berounka (Central Bohemia). *Zivocisna Vyroba*, **36**, 929-937.
- Kirilyuk, O.P. (1991) Age structure and growth of white bream (*Blicca bjoerkna*) in Kremenchug reservoir. *Gidrobiologicheskii Zhurnal*, **27**, 6-12.
- Papadopol, M. (1970) Ecological characteristics of the main species of minnows (pisces, cyprinidae) from the Danube delta. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **33**, 240-251.
- Vinni, M., Horppila, J., Olin, M., Ruuhijärvi, J. & Nyberg, K. (2000) The food, growth and abundance of five co-existing cyprinids in lake basins of different morphometry and water quality. *Aquatic Ecology*, **34**, 421-431.

Carassius carassius

- Cerny, K. (1971) Growth and mortality of crucian carp - *Carassius carassius* (L.) morpha *humilis* heckel 1840, in the national pond mansfeldova in the central elbe basin. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **35**, 251-260.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Papadopol, M. (1969) Recherches sur la biologie de la reproduction du carassin (*Carassius carassius* (L.)) dans le bassin inférieur du Danube. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **33**, 40-55.

Chondrostoma nasus

- Blahak, P. & Lusk, S. (1995) Maximum age and size of *Chondrostoma nasus*. *Folia Zoologica*, **44**, 21-24.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Lelek, A. & Penaz, M. (1963) Spawning of *Chondrostoma nasus* (L.) in the Brumovka river. *Zoologické Listy*, **12**, 121-134.
- Lusk, S. (1967) Population dynamics of *Chondrostoma nasus* (Linnaeus, 1758) in the Rokytna river. *Acta Scientiarum Naturalium (République Slovaque, Brno)*, **1**, 473-522.
- Lusk, S. (1995) The status of *Chondrostoma nasus* in waters of the Czech Republic. *Folia Zoologica*, **44**, 1-8.
- Lusk, S. (1997) Growth potential of nase, *Chondrostoma nasus* in ponds. *Folia Zoologica*, **46**, 111-116.
- Lusk, S., Povz, M. & Penaz, M. (1997) Changes in the age structure of spawning shoals of *Chondrostoma nasus* in the Medvode reservoir (river Sava, Slovenia). *Folia Zoologica*, **46**, 97-101.
- Philippart, J.C. (1980) Démographie du hotu, *Chondrostoma nasus* (Linné) (Teleostei: Cyprinidae) dans l'Ourthe (bassin de la Meuse, Belgique). *Annales de la Société Royale de Zoologie, Belgique*, **110**, 199-219.
- Pizzul, E., Specchi, M. & Valli, G. (1995) Distribution of *Chondrostoma nasus* in the basin of the River Isonzo (North-Eastern Italy). *Folia Zoologica*, **44**, 17-20.
- Vater, M. (1997) Age and growth of the undermouth *Chondrostoma nasus* in the Slovak stretch of the Danube river. *Biologia*, **52**, 653-661.

Cottus gobio

- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Korolev, V.V. (1991) The common sculpin, *Cottus gobio*, of the upper pechora river basin. *Journal of Ichthyology*, **31**, 36-41.
- Mann, R.H.K., Mills, C.A. & Crisp, D.T. (1984) Geographical variation in the life-history tactics of some species of freshwater fish. *Fish reproduction: Strategies and tactics*. (ed. by G. Potts and R.J. Wootton), pp. 171-186. Academic Press, London.
- Smyly, W.J.P. (1957) The life history of the bullhead or Miller's thumb (*Cottus gobio* L.). *Proceedings of the Zoological Society of London*, **128**, 431-453.

Cyprinus carpio

- Bircan, R. & Erdem, M. (1997) Investigations on the reproduction characters of the common carp, *Cyprinus carpio* Linnaeus, in the Altinkaya Dam Lake, Turkey. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences*, **21**, 255-261.
- Crivelli, A.J. (1981) The biology of the common carp, *Cyprinus carpio* L. in the Camargue, southern France. *Journal of Fish Biology*, **18**, 271-290.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Papadopol, M. (1970) Ecological characteristics of the main species of minnows (pisces, cyprinidae) from the Danube delta. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **33**, 240-251.
- Sarig, S. (1966) Synopsis of biological data on common carp *Cyprinus carpio* (Linnaeus), 1758 (near east and Europe), *Food and Agriculture Organization, Rome, Fisheries Synopsis*, **31** (2).
- Schoffman, R.J. (1941) Age and growth of the carp in Reelfoot lake. *Report of the Reelfoot Lake biological station*, pp. 68-77. T.N. Acad. Sci., Nashville.
- Treer, T., Anicic, I. & Safner, R. (1995) The growth and condition of common carps (*Cyprinus carpio*) introduced into Croatian Vransko lake. *Ribarstvo*, **53**, 63-73.
- Treer, T., Varga, B., Safner, R., Anicic, I., Piria, M. & Odak, T. (2003) Growth of the common carp (*Cyprinus carpio*) introduced into the Mediterranean Vransko Lake. *Journal of Applied Ichthyology*, **19**, 383-386.
- Vila-Gispert, A. & Moreno-Amich, R. (2002) Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, **65**, 387-400.

Esox lucius

- Altindag, A., Yigit, S. & Ahiska, S. (1999) The growth features of pike (*Esox lucius* L., 1758) in the dam lake Kesikköprü. *Transactions Journal of Zoology*, **23**, 901-910.
- Carbine, W.F. (1942) Observations on the life history of the northern pike, *Esox lucius* L., in Houghton lake, Michigan. *Transactions of the American Fisheries Society*, **71**, 149-164.
- Clark, C.F. & Steinbach, F. (1959) Observations on the age and growth of the northern pike, *Esox lucius* L., in east Harbor, Ohio. *The Ohio Journal of Science*, **59**, 129-134.
- Diana, J.S. (1983) Growth, maturation, and production of northern pike in three Michigan lakes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **112**, 38-46.
- Fitzmaurice, P. (1983) Some aspects of the biology and management of pike (*Esox lucius* L.) stocks in Irish fisheries. *Journal of Life Sciences of the Royal Dublin Society*, 161-173.
- Franklin, D.R. & Smith, L.L. (1963) Early life history of the northern pike, *Esox lucius* L., with special reference to the factors influencing the numerical strength of year classes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **92**, 91-110.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Frost, W.E. & Kipling, C. (1959) The determination of the age and growth of pike (*Esox lucius* L.) from scales and opercular bones. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **24**, 314-341.
- Frost, W.E. & Kipling, C. (1961) Some observations on the growth of pike, *Esox lucius*, in Windermere. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **14**, 776-781.
- Frost, W.E. & Kipling, C. (1965) Some observations on the age and growth of pike (*Esox lucius* L.) in Windermere. *Salmon and Trout Magazine*, **173**, 21-27.
- Frost, W.E. & Kipling, C. (1967) A study of reproduction, early life, weight-length relationship and growth of pike, *Esox lucius* L., in Windermere. *Journal of Animal Ecology*, **36**, 651-693.
- Healy, A. (1956) Pike (*Esox lucius* L.) in three Irish lakes. *Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society*, **51**, 51-67.
- Hickley, P. & Sutton, A. (1984) Short communication. A standard growth curve for pike. *Fisheries Management*, **15**, 29-30.
- Holcik, J. (1968) Life history of the pike *Esox lucius* (Linnaeus, 1758), in the Klicava reservoir. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **32**, 166-180.
- Jonhson, L. (1966) Consumption of food by the resident population of pike, *Esox lucius*, in lake Windermere. *Journal of Fisheries Research Board of Canada*, **23**, 1523-1535.
- Kipling, C. (1983a) Changes in the growth of pike (*Esox lucius*) in Windermere. *Journal of Animal Ecology*, **52**, 647-657.
- Kipling, C. (1983b) Changes in the population of pike (*Esox lucius*) in Windermere from 1944 to 1981. *Journal of Animal Ecology*, **52**, 989-999.

- Kipling, C. (1984) A study of perch (*Perca fluviatilis* L.) and pike (*Esox lucius* L.) in Windermere from 1941 to 1982. *Journal du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, **41**, 259-267.
- Kipling, C. & Frost, W.E. (1969) Variations in the fecundity of pike *Esox lucius* L. in Windermere. *Journal of Fish Biology*, **1**, 221-237.
- Kipling, C. & Frost, W.E. (1970) A study of the mortality, population numbers, year class strengths, production and food consumption of pike, *Esox lucius* L., in Windermere from 1944 to 1962. *Journal of Animal Ecology*, **39**, 115-157.
- Kostrzewa, J., Przybylski, M. & Marszal, L. (2003) Growth of pike *Esox lucius* L. and gudgeon *Gobio gobio* (L.) in a degraded river system. *Ecology and Hydrobiology*, **3**, 127-132.
- Kozmin, A.K. (1980) The biology of the pike, *Esox lucius*, from lake Lacha. *Journal of Ichthyology*, **20**, 44-48.
- Kupchinskaya, E.S. (1985) Pike, *Esox lucius*, of ust' -llimskoe reservoir. *Scripta Technica*, 133-141.
- Le Louarn, H. & Bagliniere, J.L. (1985) Quelques éléments de la biologie du brochet (*Esox lucius* L., 1958) sur une rivière à salmonidés: le Scorff. *Cybium*, **9**, 75-87.
- Lenhardt, M. & Cacic, P. (2002) Seasonal reproductive cycle of pike, *Esox lucius* L., from the river Danube. *Journal of Applied Ichthyology*, **18**, 7-13.
- Lorenzoni, M., Corboli, M., Dorr, A.J.M., Mearelli, M. & Giovinazzo, G. (2002) The growth of pike (*Esox lucius* Linnaeus, 1798) in lake Trasimeno (Umbria, Italy). *Fisheries Research*, **59**, 239-246.
- Mann, R.H.K. (1976) Observations on the age, growth, reproduction and food of the pike *Esox lucius* (L.) in two rivers in southern England. *Journal of Fish Biology*, **8**, 179-197.
- Margenau, T.L., Rasmussen, P.W. & Kampa, J.M. (1998) Factors affecting growth of Northern pike in small Northern Wisconsin lakes. *North American Journal of Fisheries Management*, **18**, 625-639.
- Miller, R.B. & Kennedy, W.A. (1948) Pike (*Esox lucius*) from four northern Canadian lakes. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **7**, 190-199.
- Munro, W.R. (1957) *The pike of loch Choin*, Edimburgh.
- Owens, R.W. & Pronin, N.M. (2000) Age and growth of pike (*Esox lucius*) in Chivyrkui Bay, Lake Baikal. *Journal of Great Lakes Research*, **26**, 164-173.
- Pierce, R.B. & Tomcko, C.M. (2003) Interrelationships among production, density, growth, and mortality of northern pike in seven north-central Minnesota lakes. *Transactions of the American Fisheries Society*, **132**, 143-153.
- Przybylski, M. (1996) Variation in fish growth characteristics along a river course. *Hydrobiologia*, **325**, 39-46.
- Roche, W., O'Grady, M. & Bracken, J.J. (1999) Some characteristics of a pike *Esox lucius* L. population in a Irish reservoir. *Hydrobiologia*, **391**, 217-223.
- Shafi, M. & Maitland, P.S. (1971) Comparative aspects of the biology of pike, *Esox lucius* L., in two Scottish lochs. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 41-60.
- Snow, H.E. & Beard, T.D. (1972) *A ten-year of native northern pike in bucks lake, Wisconsin. Including evaluation of an 18.0-inch size limit*. Department of Natural Resources, Madison, Wisconsin.
- Toner, E.D. & Lawler, G.H. (1969) Synopsis of biological data on the pike *Esox Lucius* (Linnaeus 1758). *Food and Agriculture Organization, Rome, Fisheries Synopsis*, **30**, 1-39.
- Treasurer, J.W. (1990) The annual reproductive cycle of pike, *Esox lucius* L., in two Scottish lakes. *Journal of Fish Biology*, **36**, 29-46.
- Treasurer, J.W., Owen, R. & Bowers, E. (1992) The population dynamics of pike, *Esox lucius*, and perch, *Perca fluviatilis*, in a simple predator-prey system. *Environmental Biology of Fishes*, **34**, 65-78.
- Treer, T., Habekovic, D., Safner, R., Anicic, I. & Kolak, K. (1998) Growth of pike (*Esox lucius* L.) in Croatian reservoir Kruscica. *Ribarstvo*, **56**, 85-90.
- Van Engel, W.A. (1940) The rate of growth of the northern pike, *Esox lucius* Linnaeus, in Wisconsin waters. *Copeia*, **3**, 177-188.
- Vollestad, L.A. & Jonsson, B. (1986) Life-history characteristics of the European eel *Anguilla anguilla* in the Imsa River, Norway. *Transactions of the American Fisheries Society*, **115**, 864-871.
- Wolfert, D.R. & Miller, T.J. (1978) Age, growth, and food of northern pike in eastern lake Ontario. *Transactions of American Fisheries Society*, **107**, 696-702.
- Wright, R.M. (1990) The population biology of pike, *Esox lucius* L., in two gravel pit lakes, with special reference to early life history. *Journal of Fish Biology*, **36**, 215-229.
- Wright, R.M. & Shoesmith, E.A. (1988) The reproductive success of pike, *Esox lucius*: aspects of fecundity, egg density and survival. *Journal of Fish Biology*, **33**, 623-636.
- Gobio gobio**
- Bernet, B. (1960) Recherches biologiques sur les populations de *Gobio gobio* (Linné 1758) de la Nivelle (fleuve côtier du Pays Basque). *Annales de la Station Centrale d'Hydrobiologie Appliquée*, **8**, 127-180.
- Chappaz, R., Brun, G. & Olivari, G. (1988) Stratégie de développement du goujon *Gobio gobio* (L.) dans un lac oligotrophe: la retenue de Sainte-Croix (Provence, France). **307**, 493-497.

- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Kennedy, M. & Fitzmaurice, P. (1972) Some aspects of the biology of gudgeon *Gobio gobio* (L.) in Irish waters. *Journal of Fish Biology*, **4**, 425-440.
- Kostrzewa, J., Przybylski, M. & Marszał, L. (2003) Growth of pike *Esox lucius* L. and gudgeon *Gobio gobio* (L.) in a degraded river system. *Ecohydrology and Hydrobiology*, **3**, 127-132.
- Lobon-Cervia, J. & Torres, S. (1984) On the growth and reproduction of two populations of gudgeon (*Gobio gobio* L.) in Central Spain. *Acta Hydrobiologica*, **25/26**, 101-115.
- Lobon-Cervia, J., Montanes, C. & De Sostoa, A. (1991) Influence of environment upon the life history of gudgeon, *Gobio gobio* (L.): a recent and successful colonizer of the Iberian Peninsula. *Journal of Fish Biology*, **39**, 285-300.
- Mann, R.H.K. (1980) The growth and reproductive strategy of the gudgeon, *Gobio gobio* (L.), in two hard-water rivers in southern England. *Journal of Fish Biology*, **17**, 163-176.
- Minano, P.A., Garcia-Mellado, A., Oliva-Paterna, F.J. & Torralva, M. (2003) Edad, crecimiento y reproducción de *Gobio gobio* L. (Pisces, Cyprinidae) en un tramo regulado del río Segura (SE España). *Animal Biodiversity and Conservation*, **26**, 67-76.
- Rosecchi, E., Thomas, F. & Crivelli, A.J. (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.
- Skora, S. & Wlodek, J.M. (1969) The gudgeon (*Gobio gobio* (L.)) from the Dunajec river basin. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **33**, 351-368.
- Vila-Gispert, A. & Moreno-Amich, R. (2002) Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, **65**, 387-400.

Gymnocephalus cernuus

- Aleksandrova, A.I. (1974) A morphological and ecological description of the ruffe [*Acerina cernua* (L.)] of the middle reaches of the Dneiper. *Journal of Ichthyology*, **14**, 53-59.
- Bastl, I. (1988) On the reproduction biology of three *Gymnocephalus* species (pisces: percidae). *Prace Ustavu Rybarstva a Hydrobiologie*, **6**, 9-31.
- Biro, P. (1971) Growth investigation of ruffe (*Acerina cernua* L.) in Lake Balaton. *Annales Instituti Biologici (Tihany)*, **38**, 131-142.
- Fedorova, G.V. & Vetkasov, S.A. (1972) The biological characteristics and abundance of the lake Ilmen ruffe, *Acerina cernua*. *Journal of Ichthyology*, **13**, 943-946.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Hölker, F. & Thiel, R. (1998) Biology of ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.))- A review of selected aspects from european literature. *Journal of Great Lakes Research*, **24**, 186-204.
- Jamet, J.L. & Desmolles, F. (1994) Growth, reproduction and condition of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), Perch (*Perca fluviatilis*, L) and Ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) in Eutrophic Lake Aydat (France). *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie*, **79**, 305-322.
- Johal, M.S. (1978) Growth of ruffe, *Acerina cernua* (pisces, perciformes) in Czechoslovakia. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **44**, 183-196.
- Kalas, S. (1995) The ecology of ruffe, *Gymnocephalus cernuus* (Pisces, Percidae) introduced to Mildevatn, Western Norway. *Environmental Biology of Fishes*, **42**, 219-232.
- Kangur, P., Kangur, A., Kangur, K. & Mols, T. (2003) Condition and growth of ruffe *Gymnocephalus cernuus* (L.) in two large shallow lakes with different fish fauna and food recourse. *Hydrobiologia*, **506**, 435-441.
- Kolomin, Y.M. (1977) The Nadyrn River ruffe, *Acerina cernua*. *Journal of Ichthyology*, **17**, 345-349.
- Kovac, V. (1998) Biology of eurasian ruffe from Slovakia and adjacent central european countries. *Journal of Great Lakes Research*, **24**, 205-216.
- 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.
- Neja, Z. (1989) The growth rate of ruffe, *Gymnocephalus cernuus* (L. 1758) in the szczecin lagoon, the ordra mouth and lake Dabie. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, **19**, 3-19.
- Ogle, D.H. (1998) A synopsis of the biology and life history of ruffe. *Journal of Great Lakes Research*, **24**, 170-185.
- Rosch, R. & Schmid, W. (1996) Ruffe (*Gymnocephalus cernuus* L.), newly introduced into Lake Constance: Preliminary data on population biology and possible effects on whitefish (*Coregonus lavaretus* L.). *Annales Zoologici Fennici*, **33**, 467-471.

- Sanjosé, B.S. (1984) Further contribution to the growth of the ruffe, *Acerina cernua* (pisces: perciformes). *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **48**, 215-222.
- Winfield, I.J., Adams, C.E. & Fletcher, J.M. (1996) Recent introductions of the ruffe (*Gymnocephalus cernuus*) to three United Kingdom lakes containing *Coregonus* species. *Annales Zoologici Fennici*, **33**, 459-466.

Lepomis gibbosus

- Copp, G.H., Fox, M.G. & Kováč, V. (2002) Growth, morphology and life history traits of a coolwater European population of pumpkinseed *Lepomis gibbosus*. *Archiv für Hydrobiologie*, **155**, 585-614.
- Copp, G.H., Fox, M.G., Przybylski, M., Godinho, F.N. & Vila-Gispert, A. (2004) Life-time growth patterns of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced to Europe, relative to native North American populations. *Folia Zoologica*, **53**, 237-254.
- Crivelli, A.J. & Mestre, D. (1988) Life history traits of pumpkinseed, *Lepomis gibbosus*, introduced into the Camargue, a mediterranean wetland. *Archiv für Hydrobiologie*, **111**, 449-466.
- Forbes, L.S. (1989) Spawning, growth, and mortality of three introduced fishes at Creston, British Columbia. *Canadian Field-naturalist*, **103**, 520-523.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Neophitou, C. & Giapis, A.J. (1994) A study of the biology of pumpkinseed (*Lepomis gibbosus* (L.)) in Lake Kerkini (Greece). *Journal of Applied Ichthyology*, **10**, 123-133.
- Vila-Gispert, A. & Moreno-Amich, R. (2000) Fecundity and spawning mode of three introduced fish species in Lake Banyoles (Catalunya, Spain) in comparison with other localities. *Aquatic Sciences*, **62**, 154-166.

Leuciscus cephalus

- Cragg-Hine, D. & Jones, J.W. (1969) The growth of dace *Leuciscus leuciscus* (L.), roach *Rutilus rutilus* (L.) and chub *Squalius cephalus* (L.) in willow brook, Northamptonshire. *Journal of Fish Biology*, **1**, 59-82.
- Erdogan, O., Turkmen, M. & Yildirim, A. (2002) Studies on the age, growth and reproduction characteristics of the chub, *Leuciscus cephalus orientalis*, (Nordmann, 1840) in Karasu River, Turkey. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences*, **26**, 983-991.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Habashy, A.P. (1974) Age, growth, spawning and some biochemical data in the chub (*Leuciscus cephalus*, L.) in the Rouchovanka creek. *Zoologické Listy*, **23**, 71-83.
- Hanel, L. (1982) Note on the length growth of the chub (*Leuciscus cephalus*, pisces, cyprinidae) in the reservoir klicava and the river Berounka. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **46**, 241-256.
- Hanel, L. (1984) Notes on the age and growth of the chub (*Leuciscus cephalus*), dace (*L. Leuciscus*) and orfe (*L. Idus*) (pisces, cyprinidae) in the rivulet bystrice (northeastern bohemia). *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **48**, 81-89.
- Hellawell, J.M. (1971a) The autecology of the chub, *Squalius cephalus* (L.), of the river lugg and the Afon Llynfi. I. Age determination, population structure and vegetation. *Freshwater Biology*, **1**, 29-60.
- Hellawell, J.M. (1971b) The autecology of the chub, *Squalius cephalus* (L.), of the river lugg and the Afon Llynfi. II. Reproduction. *Freshwater Biology*, **1**, 135-148.
- Hickley, P. & Bailey, R.G. (1982) Observations on the growth and production of chub *Leuciscus cephalus* and dace *Leuciscus leuciscus* in a small lowland river in southeast England. *Freshwater Biology*, **12**, 167-178.
- Holcik, J. (1967) Some data on the biology of chub- *Leuciscus cephalus* (Linnaeus, 1758) in the Klicava reservoir. *Acta Rerum Naturalium Museum National Slovakia, Bratislava*, **13**, 113-125.
- Karatas, M. (1997) A study on the reproduction biology of chub (*Leuciscus cephalus*) in Tozanli stream (Almus-Tokat). *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences*, **21**, 513-516.
- Karatas, M. & Akyurt, I. (1997) The reproduction biology of Barbel (*Barbus plebejus* (Bonaparte, 1832)) and Chub (*Leuciscus cephalus*, Linne 1758) in Almus dam lake. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences*, **21**, 345-353.
- Le Louarn, H., Baglinière, J.L., Marchand, F. & Hamonet, J.M. (1997) Caractéristiques biologiques et écologiques du chevaine (*Leuciscus cephalus*) dans quelques rivières de la façade atlantique française. *Institut National de la Recherche Agronomique - Bulletin Scientifique et Technique*, **29**, 2-27.
- Lelek, A. (1959) The age, growth and sex- ratio in the chub *Leuciscus cephalus* (L.) from the Rokytna river. *Zoologické Listy*, **8** (22), 365-376.

- Libosvarsky, J. (1979) Gonad weight and egg numbers in chub, *Leuciscus cephalus*, from the Rokytna stream. *Folia Zoologica*, **28**, 35-42.
- Libosvarsky, J. & Barus, V. (1978) Computed growth and survival of chub, *Leuciscus cephalus*, from the Rokytna stream. *Acta Scientiarum Naturalium (République Slovaque, Brno)*, **12**, 1-45.
- Libosvarsky, J. & Guerra Padron, F. (1978) A note on fish ageing from length and scale measurements. *Folia Zoologica*, **27**, 157-164.
- Mann, R.H.K. (1976) Observations on the age, growth, reproduction and food of the chub *Squalius cephalus* (L.) in the river Stour, Dorset. *Journal of Fish Biology*, **8**, 265-288.
- Philippart, J.C. (1972) Age et croissance du chevaie *Leuciscus cephalus* (L.) dans l'Ourthe et la Berwine. *Annales de la Société Royale Zoologique de Belgique*, **102**, 47-81.
- Przybylski, M. (1996) Variation in fish growth characteristics along a river course. *Hydrobiologia*, **325**, 39-46.
- Vila-Gispert, A. & Moreno-Amich, R. (2002) Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, **65**, 387-400.
- Vitali, R. & Braghieri, L. (1984) Population dynamics of *Barbus barbus plebejus* (Valenciennes) and *Leuciscus cephalus cabeda* (Risso) in the middle river Po (Italy). *Hydrobiologia*, **109**, 105-124.
- Yerli, S.V., Canbolat, A.F. & Caliskan, M. (1997) An investigation on the reproduction of the chub (*Leuciscus cephalus* (Normann, 1840)) from Cildir Lake Turkey. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences*, **21**, 445-448.

Leuciscus leuciscus

- Cowx, I.G. (1988) Distribution and variation in the growth of roach, *Rutilus rutilus* (L.), and dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), in a river catchment in south-west England. *Journal of Fish Biology*, **33**, 59-72.
- Cowx, I.G. (1990) The reproductive tactics of roach, *Rutilus rutilus* (L.) and dace, *Leuciscus leuciscus* (L.) populations in the rivers Exe and Culm, England. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, **37**, 193-208.
- Cragg-Hine, D. & Jones, J.W. (1969) The growth of dace *Leuciscus leuciscus* (L.), roach *Rutilus rutilus* (L.) and chub *Squalius cephalus* (L.) in willow brook, Northamptonshire. *Journal of Fish Biology*, **1**, 59-82.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Hanel, L. (1984) Notes on the age and growth of the chub (*Leuciscus cephalus*), dace (*L. Leuciscus*) and orfe (*L. Idus*) (pisces, cyprinidae) in the rivulet bystrice (northeastern bohemia). *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **48**, 81-89.
- Hellawell, J.M. (1974) The ecology of populations of dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), from two tributaries of the River Wye, Herefordshire, England. *Freshwater Biology*, **4**, 577-604.
- Hickley, P. & Bailey, R.G. (1982) Observations on the growth and production of chub *Leuciscus cephalus* and dace *Leuciscus leuciscus* in a small lowland river in southeast England. *Freshwater Biology*, **12**, 167-178.
- Kennedy, B. (1969) Spawning and early development of the dace *Leuciscus leuciscus* (L.). *Journal of Fish Biology*, **1**, 249-259.
- Mann, R.H.K. (1974) Observations on the age, growth, reproduction and food of the dace *Leuciscus leuciscus* (L.), in two rivers in southern England. *Journal of Fish Biology*, **6**, 237-253.
- Mann, R.H.K. & Mills, C.A. (1985) Variations in the sizes of gonads, eggs and larvae of the dace, *Leuciscus leuciscus*. *Environmental Biology of Fishes*, **13**, 277-287.
- Philippart, J.C. (1981) Ecologie d'une population de vandoise, *Leuciscus leuciscus* (L.) dans la rivière Ourthe (bassin de la Meuse, Belgique). *Annales de Limnologie*, **17**, 41-62.
- Vila-Gispert, A. & Moreno-Amich, R. (2002) Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, **65**, 387-400.
- Wilkinson, D.R. & Jones, J.W. (1977) The fecundity of dace, *Leuciscus leuciscus* (L.) in emral brook, Clwyd, North Wales. *Freshwater Biology*, **7**, 135-145.
- Williams, W.P. (1967) The growth and mortality of four species of fish in the river Thames at reading. *Journal of Animal Ecology*, **36**, 695-720.
- Wurtz-Arlet, J. (1950) Quelques observations sur la biologie de la vandoise (*Leuciscus leuciscus*, L.). *Bulletin Français de Pisciculture*, **158**, 14-18.

Phoxinus phoxinus

- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].

- Frost, W.E. (1943) The natural history of the minnow, *Phoxinus phoxinus*. *Journal of Animal Ecology*, **12**, 139-162.
- Lien, L. (1981) Biology of the minnow *Phoxinus phoxinus* and its interactions with brown trout *Salmo trutta* in Ovre Heimdalsvatn, Norway. *Holarctic Ecology*, **4**, 191-200.
- Mills, A.C. (1987) The life history of minnow *Phoxinus phoxinus* (L.) in a productive stream. *Freshwater Biology*, **17**, 53-67.
- Mills, A.C. (1988) The effect of extreme northerly climatic conditions on the life history of minnow, *Phoxinus phoxinus*. *Journal of Fish Biology*, **33**, 545-561.
- Mills, C.A. & Eloranta, A. (1985) The biology of *Phoxinus phoxinus* (L.) and other littoral zone fishes in Lake Konnevesi, central Finland. *Annales Zoologici Fennici*, **22**, 1-12.
- Myllylä, M., Torssonen, M., Pulliainen, E. & Kuusela, K. (1983) Biological studies on the minnow, *Phoxinus phoxinus*, in northern Finland. **22**, 149-156.
- Papadopol, M. (1970) Ecological characteristics of the main species of minnows (pisces, cyprinidae) from the Danube delta. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **33**, 240-251.
- Papadopol, M. & Weinberger, M. (1975) On the reproduction of *Phoxinus phoxinus* (Linnaeus, 1758) (pisces: cyprinidae) with notes on other aspects of its life history. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **39**, 39-52.
- Wootton, R.J. & Mills, L.A. (1979) Annual cycle in female minnows *Phoxinus phoxinus* (L.) from an upland Welsh lake. *Journal of Fish Biology*, **14**, 607-618.

Rhodeus sericeus

- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Papadopol, M. (1970) Ecological characteristics of the main species of minnows (pisces, cyprinidae) from the Danube delta. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **33**, 240-251.
- Smith, C., Reichard, M., Jurajda, P. & Przybylski, M. (2004) The reproductive ecology of the European bitterling (*Rhodeus sericeus*). *Journal of Zoology*, **262**, 107-124.
- Zhul'kov, A.I. & Nikiforov, S.N. (1988) Some data on the morphology and biology of the Bitterling *Rhodeus sericeus*, of the Tym' River (Skhalin). *Journal of Ichthyology*, **27**, 120-124.

Rutilus rutilus

- Auvinen, H. (1987) Growth, mortality and management of whitefish (*Coregonus lavaretus* L.), vendace (*Coregonus albula* L.), roach (*Rutilus rutilus* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in lake Pyhäjärvi (Karelia). *Finnish Fisheries Research*, **8**, 38-47.
- Backiel, T. & Zawisza, J. (1988) Variations of fecundity of roach (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*) in Polish lakes. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, **35**, 205-225.
- Chitravadivelu, K. (1974) Growth, age composition, population density, mortality, production and yield of *Alburnus alburnus* (Linnaeus, 1758) and *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) in the inundation region of danube - Zofin. *Acta Universitatis Carolinae - Biologica*, 1-73.
- Cowx, I.G. (1988) Distribution and variation in the growth of roach, *Rutilus rutilus* (L.), and dace, *Leuciscus leuciscus* (L.), in a river catchment in south-west England. *Journal of Fish Biology*, **33**, 59-72.
- Cowx, I.G. (1990) The reproductive tactics of roach, *Rutilus rutilus* (L.) and dace, *Leuciscus leuciscus* (L.) populations in the rivers Exe and Culm, England. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, **37**, 193-208.
- Cragg-Hine, D. & Jones, J.W. (1969) The growth of dace *Leuciscus leuciscus* (L.), roach *Rutilus rutilus* (L.) and chub *Squalius cephalus* (L.) in willow brook, Northamptonshire. *Journal of Fish Biology*, **1**, 59-82.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Goldspink, C.R. (1978) Comparative observations on the growth rate and year class strength of roach *Rutilus rutilus* L. in two Cheshire lakes, England. *Journal of Fish Biology*, **12**, 421-433.
- Hanel, L. (1991) Growth of 4 cyprinid fishes in the river Berounka (Central Bohemia). *Zivocisna Vyroba*, **36**, 929-937.
- Hellawell, J.M. (1972) The growth, reproduction and food of the roach *Rutilus rutilus* (L.), of the River Lugg, Herefordshire. *Journal of Fish Biology*, **4**, 469-486.
- Holcik, J. (1967) Life history of the roach- *Rutilus rutilus* (Linnaeus, 1758) in the Klicava valley reservoir. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **31**, 213-229.

- Holcik, J. (1968) Age, growth and life history of the roach *Rutilus rutilus* carpathorossicus Vladykov, 1930, in the Orava valley reservoir. *Zoologické Listy*, **16**, 87-97.
- Horpilla, J. (1994) The diet and growth of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in Lake Vesijärvi and possible changes in the course of biomanipulation. *Hydrobiologia*, **294**, 35-41.
- Jamet, J.L. & Desmolles, F. (1994) Growth, reproduction and condition of roach (*Rutilus rutilus* (L.)), Perch (*Perca fluviatilis*, L) and Ruffe (*Gymnocephalus cernuus* (L.)) in Eutrophic Lake Aydat (France). *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie*, **79**, 305-322.
- Jones, J.W. (1953) Part I. The scales of roach Part II. Age and growth of the trout (*Salmo trutta*), grayling (*Thymallus thymallus*), perch (*Perca fluviatilis*), and roach (*Rutilus rutilus*) of llyn tegid (Bala) and the roach of the river birket. *Fishery investigations Series 1 Vol. 5 No. 7*.
- Kempe, O. (1962) The growth of the roach (*Rutilus rutilus* L.) in some Swedish lakes. *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm*, **44**, 43-104.
- Kestemont, P., Rinchar, J., Feys, V. & Fostier, A. (1999) Spawning migrations, sexual maturity and sex steroid levels in female roach *Rutilus rutilus* from the River Meuse. *Aquatic Sciences*, **61**, 111-121.
- Libosvsky, J., Saeed, D.W. & Nemcova, M. (1985) Fecundity of roach *Rutilus rutilus*, in a newly built reservoir. *Folia Zoologica*, **34**, 357-372.
- Linfield, R.S.J. (1979a) Changes in the rate of growth in a stunted roach *Rutilus rutilus* population. *Journal of Fish Biology*, **15**, 275-298.
- Linfield, R.S.J. (1979b) Age determination and year class structure in a stunted roach, *Rutilus rutilus* population. *Journal of Fish Biology*, **14**, 73-87.
- Mackay, I. & Mann, K.H. (1969) Fecundity of two cyprinid fishes in the River Thames, Reading, England. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **26**, 2795-2805.
- Mann, R.H.K. (1973) Observations on the age, growth, reproduction and food roach *Rutilus rutilus* (L.), in two rivers in southern England. *Journal of Fish Biology*, **5**, 707-736.
- Papageorgiou, N.K. (1979) The length weight relationship, age, growth and reproduction of the roach *Rutilus rutilus* (L.) in Lake Volvi. *Journal of Fish Biology*, **14**, 529-538.
- Penczak, T., O'Hara, K. & Stankiewicz, H. (1990) Populations of roach, *Rutilus rutilus* (L.) in the Pilica drainage area. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, **37**, 235-242.
- Penczak, T., Molioski, M., Kusto, E., Palusiak, K., Panusz, H. & Zalewski, M. (1976) The ecology of roach in the barbel region of the polluted Pilica river. *Ekologia Polska*, **24**, 474-488.
- Ponton, D. & Gerdeaux, D. (1987) La population de gardons (*Rutilus rutilus* (L.)) du lac Léman en 1983-85. Structure en âge, déterminisme du recrutement, analyse de la croissance. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **305**, 43-53.
- Przybylski, M. (1996) Variation in fish growth characteristics along a river course. *Hydrobiologia*, **325**, 39-46.
- Vila-Gispert, A. & Moreno-Amich, R. (2002) Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, **65**, 387-400.
- Vollestad, L.A. & L'Abée-Lund, J.H. (1987) Reproductive biology of stream-spawning roach, *Rutilus rutilus*. *Environmental Biology of Fishes*, **18**, 219-227.
- Vollestad, L.A. & L'Abée-Lund, J.H. (1990) Geographic variation in life-history strategy of female roach, *Rutilus rutilus* (L.). *Journal of Fish Biology*, **37**, 853-864.
- Williams, W.P. (1965) The population density of four species of freshwater fish, roach (*Rutilus rutilus* L.), bleak (*Alburnus alburnus* L.), dace (*Leuciscus leuciscus* L.) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in the River Thames at Reading. *Journal of Animal Ecology*, **36**, 407-423.
- Williams, W.P. (1967) The growth and mortality of four species of fish in the river Thames at reading. *Journal of Animal Ecology*, **36**, 695-720.
- Wyatt, R.J. (1988) The cause of extreme year class variation in a population of roach, *Rutilus rutilus* L., from a eutrophic lake in southern England. *Journal of Fish Biology*, **32**, 409-421.

Salmo trutta

- Antoniazza, V. & Pedroli, J.C. (1982) Etude d'une population de truites, *Salmo trutta fario* (L.) dans un petit cours d'eau neuchâtelois (Suisse). *Bulletin de la Société Neuchâteloise des Sciences Naturelles*, **105**, 145-150.
- Baglinière, J.L. & Maisse, G. (1990) La croissance de la truite commune (*Salmo trutta* L.) sur la bassin du Scorf. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **318**, 89-101.
- Champigneulle, A., Melhaoui, M., G., M., Baglinière, J.L., Gillet, C. & Gerdeaux, D. (1988) Premières observations sur la truite (*Salmo trutta* L.) dans le Redon, un petit affluent-frayère du lac Léman. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, **310**, 59-76.

- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Haugen, T.O. & Rygg, T.A. (1996) Intra- and interspecific life history differences in sympatric grayling and brown trout in a Norwegian reservoir. *Journal of Fish Biology*, **48**, 964-978.
- Hegge, O., Dervo, B.K. & Skurdal, J. (1991) Age and size at sexual maturity of heavily exploited Arctic char and brown trout in lake Atnsjø, Southern Norway. *Transactions of the American Fisheries Society*, **120**, 141-148.
- Hesthagen, T. (1979) Growth and yield of an alpine population of brown trout, *Salmo trutta* L., in Eastern Norway, pp. 34-40. Institute of Freshwater Research, Drottningholm.
- Hesthagen, T., Jonsson, B., Ugedal, O. & Forseth, T. (1997) Habitat use and life history of brown trout (*Salmo trutta*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in some low acidity lakes in central Norway. *Hydrobiologia*, **348**, 113-126.
- Jonsson, B. (1985) Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society*, **114**, 182-194.
- Jonsson, B. & L'Abée-Lund, J.H. (1993) Latitudinal clines in life-history variables of anadromous brown trout in Europe. *Journal of Fish Biology*, **44**, 1-16.
- Jonsson, B., Jonsson, N., Brodtkorb, E. & Ingebrigtsen, P.J. (2001) Life-history traits of brown trout vary with the size of small streams. *Functional Ecology*, **15**, 310-317.
- Jonsson, B., L'Abée-Lund, J.H., Heggberget, T.G., Jensen, A.J., Johnsen, B.O., Naesje, T.F. & Sættem, L.M. (1991) Longevity, body size, and growth in anadromous brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **48**, 1838-1845.
- L'Abée-Lund, J.H. & Hindar, K. (1990) Interpopulation variation in reproductive traits of anadromous female brown trout, *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology*, **37**, 755-763.
- Lobon-Cervia, J., Montanes, C. & De Sostoa, A. (1986) Reproductive ecology and growth of a population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in an aquifer-fed stream of Old Castile (Spain). *Hydrobiologia*, **135**, 81-94.
- Lobon-Cervia, J., Utrilla, C.G., Rincon, P.A. & Amezcua, F. (1997) Environmentally induced spatio-temporal variations in the fecundity of brown trout *Salmo trutta* L.: Trade-offs between egg size and number. *Freshwater Biology*, **38**, 277-288.
- Naslund, I., Degerman, E. & Nordwall, F. (1998) Brown trout (*Salmo trutta*) habitat use and life history in Swedish streams: Possible effects of biotic interactions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**, 1034-1042.
- Neophitou, C. & O'Hara, K. (1986) A comparison study of age, growth and population structure of brown trout in alkaline and acid waters in north Wales. *Thalassographica*, **9**, 51-67.
- Nicola, G.G. & Almodovar, A. (2002) Reproductive traits of stream-dwelling brown trout *Salmo trutta* in contrasting neighbouring rivers of central Spain. *Freshwater Biology*, **47**, 1353-1365.
- Pauly, D., Moreau, J. & Abad, N. (1995) Comparison of age-structured and length-converted catch curves of brown trout *Salmo trutta* in two French rivers. *Fisheries Research*, **22**, 197-204.
- Valente, A.C.N. (1988) The trout population of a portuguese river. *Publicações do Instituto de Zoologia*, **204**, 1-10.
- Vollestad, L.A., L'Abée-Lund, J.H. & Saegrov, H. (1993) Dimensionless numbers and life-history variation in brown trout. *Evolutionary Ecology*, **7**, 207-218.

Sander lucioperca

- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Goubier, J. (1969) Recherches sur la croissance du sandre (*Sander lucioperca* L.) et ses déplacements dans quelques rivières du sud de la France, d'après des résultats de marquage. *Bulletin Français de Pisciculture*, **235**, 37-66.
- Kangur, A. & Kangur, P. (1996) The condition, length and age distribution of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (L.) in Lake Peipsi. *Hydrobiologia*, **338**, 179-183.
- Kovalev, P.M. (1972) Natural reproductive conditions of the pike-perch (*Lucioperca lucioperca* (L.)), perch (*Perca fluviatilis* (L.)) and ruffe (*Acерina cernua* (L.)) of lake Ilmen. *Journal of Ichthyology*, **13**, 943-946.
- Lappalainen, J., Dorner, H. & Wysujack, K. (2003) Reproduction biology of pikeperch (*Sander lucioperca* (L.)) - a review. *Ecology of Freshwater Fish*, **12**, 95-106.
- Raikova-Petrova, G. & 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.

- Sakovich, I.G. (1986) Pike-perch, *Stizostedion luctoperca*, from the Amur River. *UCD*, pp. 161-132. Scripta Technica, INC.
- Vila-Gispert, A. & Moreno-Amich, R. (2002) Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of Fishes*, **65**, 387-400.

Scardinius erythrophthalmus

- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Holcik, J. (1967) Life history of the rudd *Scardinius erythrophthalmus* (Linnaeus, 1758) in the klicava reservoir. *Vestník československé společnosti zoologické - Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovacae*, **31**, 335-348.
- Kennedy, M. & Fitzmaurice, P. (1974) Biology of the rudd *Scardinius erythrophthalmus* (L.) in Irish waters. *Proceeding of the Royal Irish Academy*, **74**, 245-303.
- Novak, J. & Frank, S. (1981) Note on growth of the rudd (*Scardinius erythrophthalmus*) (Pisces, cyprinidae). *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **45**, 56-62.
- Papadopol, M. (1970) Ecological characteristics of the main species of minnows (pisces, cyprinidae) from the Danube delta. *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **33**, 240-251.
- Vila-Gispert, A. & Moreno-Amich, R. (2000) Fecundity and spawning mode of three introduced fish species in Lake Banyoles (Catalunya, Spain) in comparison with other localities. *Aquatic Sciences*, **62**, 154-166.

Thymallus thymallus

- Blachuta, J., Kowalewski, M. & Witkowski, A. (1982) Fecundity of three grayling (*Thymallus thymallus* (L.)) populations of various growth rate. *Zoological Poloniae*, **29**, 227-242.
- Eloranta, A. (1985) Grayling (*Thymallus thymallus* (L.)) in the lower part of the Rautalampi watercourse, Finnish lake district. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, **22**, 2555-2559.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Hellawell, J.M. (1969) Age determination and growth of the grayling *Thymallus thymallus* (L.) of the river Lugg, Herefordshire. *Journal of Fish Biology*, **1**, 373-382.
- Jones, J.W. (1953) Part I. The scales of roach Part II. Age and growth of the trout (*Salmo trutta*), grayling (*Thymallus thymallus*), perch (*Perca fluviatilis*), and roach (*Rutilus rutilus*) of llyn tegid (Bala) and the roach of the river birket. *Fishery investigations Series 1 Vol. 5 No. 7*.

Tinca tinca

- Alas, A. & Solak, K. (2004) The reproductive biology of the tench (*Tinca tinca* L., 1758) in Kayabogazi (Kutahya, Turkey) Dam Lake. *Turkish Journal of Veterinary & Animal Sciences*, **28**, 879-885.
- Altindag, A., Shah, S.L. & Yigit, S. (2002) The growth features of tench (*Tinca tinca* L., 1758) in Bayindir dam lake, Ankara, Turkey. *Transactions Journal of Zoology*, **26**, 385-391.
- Altindag, A., Yigit, S., Ahiska, S. & Özkurt, S. (1998) The growth features of tench (*Tinca tinca* L., 1758) in the Kesikköprü dam lake. *Transactions Journal of Zoology*, **22**, 311-318.
- Cerny, K. (1968) Growth-study of tench, *Tinca tinca* (Linnaeus). *Vestník Československé Společnosti Zoologické*, **32**, 131-165.
- Froese, R. & Pauly, D. (2005) *FishBase. World Wide Web electronic publication (version 10/2005)*. URL <http://www.fishbase.org> [accessed on 13 December 2005].
- Kennedy, M. & Fitzmaurice, P. (1970) The biology of the tench *Tinca tinca* (L.) in Irish waters. *Proceeding of the Royal Irish Academy*, **69**, 31-82.
- Neophitou, C. (1993) Some biological data on tench (*Tinca tinca* (L.)) in Lake Pamvotida (Greece). *Acta Hydrobiologica*, **35**, 367-379.
- Pimpicka, E. (1991) Fecundity of tench (*Tinca tinca* L.) females in lake drweckie Plodnosc. *Acta Ichthyologica et Piscatoria*, **21**, 129-141.
- Pimpicka, E. & Piros, B. (1999) Growth of female tench (*Tinca tinca*) in Lake Dgal Wielki, NE Poland. *Folia Zoologica*, **48**, 143-148.

- Sinis, A.I., Meunier, F.J. & Francillon-Vieillot, H. (1999) Comparison of scales, opercular bones, and vertebrae to determine age and population structure in tench, *Tinca tinca* (L. 1758) (Pisces, Teleostei). *Israel Journal of Zoology*, **45**, 453-465.
- Vetlugina, T.A. (1992) The biology of tench, *Tinca tinca*, in the volga delta. *Scripta Technica*, **32**, 58-64.
- Wright, R.M. & Giles, N. (1991) The population biology of tench, *Tinca tinca* (L.), in two gravel pit lakes. *Journal of Fish Biology*, **38**, 17-28.
- Yilmaz, F. (2002) Reproductive biology of the tench *Tinca tinca* (L., 1758) inhabiting Porsuk Dam Lake (Kutahya, Turkey). *Fisheries Research*, **55**, 313-317.

RESUME en français

Un objectif récurrent en écologie concerne la connaissance des traits d'histoire de vie et de leur variabilité. Je me suis intéressée à l'étude des liens entre les traits des poissons d'eau douce européens et l'environnement en privilégiant une approche à plusieurs niveaux biologiques (population et espèce) et échelles spatiales (continentale, régionale et locale). Mon travail illustre (1) un effet de la température à l'échelle continentale et régionale sur plusieurs traits de populations, pour plusieurs espèces et (2) un effet très faible de l'hydraulique à l'échelle continentale et régionale sur les traits des populations. A l'opposé, au niveau de l'espèce, les relations entre les traits et l'hydraulique semblent prédominer sur les relations entre les traits et la température. L'hydraulique à l'échelle du micro-habitat joue un rôle d' "habitat template" pour les stratégies des espèces. Ma thèse apporte des éléments de réflexion aux écologues de différentes disciplines utilisant les traits dans leurs études.

TITRE en Anglais

Variation in life-history traits of European freshwater fish at different spatial scales and biological levels (population and species)

RESUME en Anglais

The objective of understanding life-history traits of organisms and their variation is recurrent in ecology. My work aims to study the relationships between life-history traits of European freshwater fish and their environment focusing on different biological levels (population and species) and different spatial scales (continental, regional and local scales). My work illustrates (1) the effect of temperature at the continental and regional scales on several population traits, for several species and (2) the weak effect of hydraulics at the continental and regional scales on population traits. By contrast, my work identifies more important relationships between hydraulics and traits than between temperature and traits at the species level. Microhabitat hydraulics seems to provide a template for species ecological strategies. My thesis provides interesting elements for ecologists of different disciplines using traits in their studies.

DISCIPLINE

Ecologie Aquatique

MOTS-CLEFS

Traits d'histoire de vie, poissons d'eau douce, variabilité intraspécifique, variabilité interspécifique, plasticité phénotypique, "habitat template", Europe, Bassin Rhodanien, hydraulique, température, oxygène

Life-history traits, freshwater fish, intraspecific variation, interspecific variation, phenotypic plasticity, "habitat template", Europe, Rhone river basin, hydraulics, temperature, oxygen

INTITULE ET ADRESSE DE L'U.F.R. OU DU LABORATOIRE

CEMAGREF, U.R. Biologie des Ecosystèmes Aquatiques, Laboratoire d'Hydroécologie Quantitative, 3 Bis Quai Chauveau, CP 220, 69336 Lyon, Cedex 09