



**HAL**  
open science

# Etude des crustacés planctoniques d'une retenue soumise à des rejets thermiques : description, dynamique et relations avec le peuplement pisciaire

Rachid Marzou

## ► To cite this version:

Rachid Marzou. Etude des crustacés planctoniques d'une retenue soumise à des rejets thermiques : description, dynamique et relations avec le peuplement pisciaire. Sciences agricoles. Université Paul Verlaine - Metz, 1996. Français. NNT : 1996METZ027S . tel-01777139

**HAL Id: tel-01777139**

**<https://hal.univ-lorraine.fr/tel-01777139v1>**

Submitted on 24 Apr 2018

**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.



## AVERTISSEMENT

Ce document est le fruit d'un long travail approuvé par le jury de soutenance et mis à disposition de l'ensemble de la communauté universitaire élargie.

Il est soumis à la propriété intellectuelle de l'auteur. Ceci implique une obligation de citation et de référencement lors de l'utilisation de ce document.

D'autre part, toute contrefaçon, plagiat, reproduction illicite encourt une poursuite pénale.

Contact : [ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr](mailto:ddoc-theses-contact@univ-lorraine.fr)

## LIENS

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 122. 4

Code de la Propriété Intellectuelle. articles L 335.2- L 335.10

[http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg\\_droi.php](http://www.cfcopies.com/V2/leg/leg_droi.php)

<http://www.culture.gouv.fr/culture/infos-pratiques/droits/protection.htm>

UNIVERSITE DE METZ  
U.F.R. Sci.F.A.

Centre de Recherches Ecologiques  
Equipe de Démoécologie

**THESE**

Présentée à l'Université de Metz en vue de l'obtention du grade de:

**DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE METZ**

Mention: Sciences de la Vie  
Spécialité: Hydrobiologie

par

**Rachid MARZOU**

Titre

**ETUDE DES CRUSTACES PLANCTONIQUES D'UNE RETENUE  
SOUmise A DES REJETS THERMIQUES: DESCRIPTION,  
DYNAMIQUE ET RELATIONS AVEC LE PEUPLEMENT  
PISCIAIRE**

Soutenue le 11 Juillet 1996 devant la commission d'examen:

- Directeur:** Jean-Claude MORETEAU, Professeur, Université de Metz.
- Rapporteurs:** Nicole LAIR, Professeur, Université de Clermont-Ferrand.  
Françoise LESCHER-MOUTOUE, Chargée de Recherche, C.N.R.S. Paris.
- Examineurs:** Gérard BALVAY, Chargé de Recherche, I.N.R.A, Thonon-les-Bains.  
Jean-Claude PIHAN, Professeur, Université de Metz.  
Gérard MASSON, Maître de Conférences, Université de Metz.

Vb 104 890 .

b 104830

UNIVERSITE DE METZ  
U.F.R. Sci.F.A.

Centre de Recherches Ecologiques  
Equipe de Démécologie

## THESE

Présentée à l'Université de Metz en vue de l'obtention du grade de:

### DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE METZ

Mention: Sciences de la Vie  
Spécialité: Hydrobiologie

par

**Rachid MARZOU**

Titre

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE - METZ	
N° inv	19960545
Cote	S/M3 96/27
Loc	Magasin

### ETUDE DES CRUSTACES PLANCTONIQUES D'UNE RETENUE SOUmise A DES REJETS THERMIQUES: DESCRIPTION, DYNAMIQUE ET RELATIONS AVEC LE PEUPLEMENT PISCIAIRE

Soutenue le 11 Juillet 1996 devant la commission d'examen:

**Directeur:** Jean-Claude MORETEAU, Professeur, Université de Metz.

**Rapporteurs:** Nicole LAIR, Professeur, Université de Clermont-Ferrand.

Françoise LESCHER-MOUTOUE, Chargée de Recherche, C.N.R.S. Paris.

**Examineurs:** Gérard BALVAY, Chargé de Recherche, I.N.R.A, Thonon-les-Bains.

Jean-Claude PIHAN, Professeur, Université de Metz.

Gérard MASSON, Maître de Conférences, Université de Metz.

# SOMMAIRE

<b>Introduction</b>	p. 1
<b>Présentation du milieu</b>	p. 5
1. Situation géographique et données générales	p. 7
2. Caractéristiques de la retenue	p. 7
<b>CHAPITRE I</b>	
<b>Données historiques de la retenue</b>	p. 9
<b>Matériel et méthodes</b>	p. 11
1. Caractéristiques physiques et chimiques	p. 13
2. Etude des crustacés planctoniques	p. 14
<b>Résultats et discussion</b>	p. 17
1. Paramètres physiques et chimiques	p. 19
1.1. Evolution temporelle	p. 19
1.2. Variations spatiales	p. 27
1.2.1. Variations longitudinales	p. 27
1.2.2. Variations verticales	p. 31
1.3. Conclusion	p. 35
2. Description et évolution du peuplement de crustacés planctoniques	p. 36
2.1. Quelques aspects de l'écologie des principales espèces	p. 37
2.2. Description de l'évolution saisonnière	p. 39
2.3. Comparaison des évolutions annuelles	p. 45
2.3.1. Cladocères	p. 45
2.3.2. Copépodes	p. 47
2.4. Discussion	p. 47
3. Conclusions	p. 53
<b>CHAPITRE II</b>	
<b>Répartition spatiale et dynamiques des crustacés planctoniques</b>	p. 55
<b>Matériel et méthodes</b>	p. 57
1. Choix des stations	p. 59
2. Fréquence de prélèvement	p. 59
3. Echantillonneur	p. 60
4. Sous-échantillonnage et dénombrement	p. 61
5. Détermination des biomasses	p. 61
6. Paramètres démographiques	p. 63
<b>Résultats et discussion</b>	p. 65
1. Distribution longitudinale	p. 67
1.1. Peuplement global	p. 67
1.2. Répartition longitudinale des espèces	p. 69
2. Evolution temporelle du peuplement	p. 71
2.1. Densités et biomasses totales	p. 71
2.2. Structure du peuplement global	p. 74
2.3. Cladocères	p. 74
2.4. Copépodes	p. 79
3. Discussion	p. 82
4. Cinétique des populations	p. 83
4.1. Cladocères	p. 83
4.2. Copépodes	p. 97
5. Conclusions	p. 101

**CHAPITRE III**  
**Etude du peuplement pisciaire et ses relations avec les crustacés**  
**planctoniques**

	p. 103
<b>Matériel et méthodes</b>	p. 105
1. Echantillonnage	p. 107
1.1. Choix des stations	p. 107
1.2. Engins de capture	p. 109
2. Calcul de l'indice d'abondance	p. 110
3. Croissance	p. 110
3.1. détermination de l'âge	p. 110
3.2. Rétro-calcul	p. 111
3.3. Modèle de croissance	p. 111
4. Etude de l'alimentation	p. 112
4.1. Prélèvements et analyses	p. 112
4.2. Regroupement par classe de taille	p. 113
4.3. Composition du régime alimentaire	p. 113
4.3.1. Contribution numérique	p. 113
4.3.2. Indice de fréquence	p. 113
4.4. Indice d'Electivité	p. 114
4.5. Recouvrements des niches alimentaires	p. 114
4.6. Taux de consommation journalier	p. 114
<b>Résultats et discussion</b>	p. 117
1. Composition et répartition spatiale du peuplement	p. 119
1.1. Composition du peuplement	p. 119
1.2. Répartition spatiale du peuplement	p. 119
2. Structure et répartition spatiale des principales populations	p. 123
2.1. Ecologie des espèces étudiées	p. 123
2.2. Structure des populations	p. 124
2.2.1. Analyse de la distribution des tailles	p. 124
2.2.1.1. <i>Rutilus rutilus</i>	p. 124
2.2.1.2. <i>Abramis brama</i>	p. 126
2.2.1.3. <i>Blicca bjoerkna</i>	p. 129
2.2.2. Variations d'abondance des captures	p. 129
2.2.2.1. <i>Rutilus rutilus</i>	p. 129
2.2.2.2. <i>Abramis brama</i>	p. 131
2.3. Répartition verticale des captures	p. 135
2.3.1. <i>Rutilus rutilus</i>	p. 135
2.3.2. <i>Abramis brama</i> et <i>Blicca bjoerkna</i>	p. 135
2.4. Discussion	p. 139
3. Croissance	p. 141
3.1. Rétrocalcul	p. 141
3.1.1. <i>Rutilus rutilus</i>	p. 141
3.1.2. <i>Abramis brama</i>	p. 141
3.1.3. <i>Blicca bjoerkna</i>	p. 141
3.2. Modèle de croissance	p. 141
3.3. Discussion	p. 144
4. Alimentation	p. 147
4.1. Analyse globale	p. 147
4.1.1. <i>Rutilus rutilus</i>	p. 147
4.1.2. <i>Abramis brama</i>	p. 149
4.1.3. <i>Blicca bjoerkna</i>	p. 152
4.2. Analyse des proies zooplanctoniques	p. 152
4.2.1. <i>Rutilus rutilus</i>	p. 152
4.2.2. <i>Abramis brama</i>	p. 154
4.2.3. <i>Blicca bjoerkna</i>	p. 154
4.3. Recouvrement des niches alimentaires	p. 157

4.3.1. Peuplement global	p. 157
4.3.2. Répartition spatiale	p. 158
4.4. Indice d'Electivité	p. 159
4.5. Structure de la population proie	p. 160
4.6. Impact sur la population cible	p. 162
4.7. Discussion	p. 163
<b>Discussion générale et conclusions</b>	p. 167
<b>Références bibliographiques</b>	p. 175
<b>Annexes</b>	p. 191

## REMERCIEMENTS

*Je tiens tout d'abord à remercier le Professeur Jean-Claude MORETEAU qui a dirigé ce travail et qui m'a fait bénéficier de ses compétences scientifiques. Ses conseils, son soutien et sa disponibilité m'ont permis de mener à bien ce travail.*

*J'adresse mes sincères remerciements au Professeur Jean-Claude PIHAN, directeur du Centre de Recherches Ecologiques de l'Université de Metz pour mon initiation à un domaine de recherche aussi passionnant. Ses compétences scientifiques et ses qualités humaines m'ont permis de surmonter toutes les difficultés lors de mon arrivée dans son laboratoire et tout au long de ce travail.*

*Mes vifs remerciements s'adressent également à Monsieur Michel NOURISSON, Professeur émérite et ancien directeur du Laboratoire d'Ecologie, pour m'avoir accueilli en D.E.A.*

*Je suis très sensible à l'honneur que me font Madame Nicole LAIR, Professeur à l'Université Blaise Pascal (Clermont-Ferrand) et Madame Françoise L'ESCHER-MOUTOUE, Chargée de Recherche au C.N.R.S. de Paris, d'accepter la lourde tâche de rapporteur. Qu'elles trouvent ici le témoignage de ma plus sincère reconnaissance.*

*J'exprime mes sincères remerciements à Monsieur Gérard BALVAY, Chargé de Recherche à l'I.N.R.A. de Thonon-les-Bains, pour ses conseils judicieux, sa disponibilité et l'honneur qu'il me fait en acceptant de juger ce travail.*

*Je tiens tout particulièrement à remercier Monsieur Gérard MASSON, Maître de Conférences à l'Université de Metz pour son soutien tout au long de ce travail. Sa grande disponibilité, ses conseils éclairés, sa collaboration tant sur le terrain que lors de l'analyse des*

*résultats et sa patience à toute épreuve m'ont été d'une grande utilité pour mettre au point et mener à bien cette étude. Qu'il trouve ici ma profonde gratitude.*

*J'adresse également ma gratitude à Mireille OLLIVIER pour son aide précieuse et permanente ainsi que sa patience dans la recherche bibliographique.*

*Je tiens à adresser ma reconnaissance à Philippe WAGNER et Jean-François POINSAINT pour leur aide précieuse sur le terrain.*

*Je remercie également chaleureusement Nathalie KLEINEN pour sa disponibilité lors de la mise en forme de ce document.*

*C'est avec un grand plaisir que je remercie tout ceux que je n'ai pas cités, et ils sont nombreux, personnel et camarades du laboratoire pour leur aide et la bonne ambiance qu'ils ont su créer tout au long de ces années passées parmi eux.*

**INTRODUCTION**

Le recours à la construction des retenues d'eau artificielles, pratique ancienne, s'est développé d'une manière importante durant le vingtième siècle et ce à des fins multiples: production d'énergie hydraulique puis hydroélectrique, approvisionnement en eau potable, industrielle ou d'irrigation, aide à la navigation et à la régularisation des débits (Balvay, 1985).

La retenue du Mirgenbach, ouvrage récent, est mise en eau en 1985. Elle joue un rôle principal de réserve de sécurité et secondairement de tampon thermique entre la centrale et la rivière Moselle. Depuis, le suivi hydrobiologique de ce milieu est réalisé dans le cadre d'un contrat entre l'EDF et le Laboratoire d'Ecologie de l'Université de Metz. Cette étude porte essentiellement sur le compartiment physico-chimique et d'une manière globale sur l'évolution temporelle des communautés phyto et zooplanctonique (Vein *et al.*, 1990).

La présente étude est une continuité des observations accumulées depuis la création de la retenue. La première partie est consacrée à l'historique de la retenue depuis sa mise en eau. Elle porte sur l'évolution spatio-temporelle des principaux paramètres physiques et chimiques (1986-1992)<sup>1</sup> ainsi que sur la description de la composition du peuplement de crustacés planctoniques et l'évolution saisonnière et inter-annuelle des différentes populations (1988-1991). Cette étude est descriptive compte tenu de l'instabilité de fonctionnement qui est caractéristique des milieux nouvellement créés. Elle nous permet de dégager le schéma général de la succession saisonnière des différentes espèces ainsi que les changements susceptibles d'affecter la structure du peuplement en relation avec l'évolution trophique de la retenue.

Dans la seconde partie, l'élaboration d'un plan d'échantillonnage adapté à une étude plus fine des populations planctoniques en place permet une approche de l'organisation spatiale du peuplement ainsi que de la dynamique des différentes espèces à la fois à l'échelle spatiale et temporelle sur un cycle annuel (mars 1992 - mars 1993).

La troisième partie est consacrée à l'étude du peuplement pisciaire de la retenue (novembre 1991 - avril 1993). Cette étude a pour objectif :

- 1- la description de la structure du peuplement en place ;
- 2- le suivi de la dynamique des principales populations ;
- 3- l'étude du régime alimentaire de ces populations nous permet une approche des relations entre les peuplements zooplanctonique et pisciaire.

---

<sup>1</sup> Les résultats des paramètres physico-chimiques et du peuplement phytoplanctonique utilisés dans cette étude sont obtenus dans le cadre du suivi hydrobiologique de la retenue du Mirgenbach. (contrat EDF - Laboratoire d'Ecologie de l'université de Metz, 1986 -1993).

Cette étude s'inscrit dans le cadre d'une approche globale du fonctionnement de ce milieu récent. Elle constitue un bilan initial sur l'état de cet écosystème en vue de la compréhension de son évolution ultérieure.

**PRESENTATION DU MILIEU**

## **1. Situation géographique et données générales**

Située dans le département de la Moselle, la retenue du Mirgenbach (fig. 1) se trouve à 8 km au Nord-Est de Thionville et à 15 km du Luxembourg .

La retenue a été créée en 1985 dans le cadre de l'aménagement qui a accompagné l'implantation de la centrale nucléaire de Cattenom.

Du fait de l'insuffisance de l'écoulement du bassin versant, la mise en eau de la retenue a été effectuée par pompage de l'eau de la Moselle distante de 3 km.

L'emprise totale du site de la centrale nucléaire de Cattenom et de la retenue du Mirgenbach est de 415 ha.

La retenue joue un rôle principal de réserve de sécurité et secondairement de tampon thermique. Le refroidissement des circuits secondaires au niveau des condenseurs nécessite des quantités importantes d'eau froide circulant dans le circuit tertiaire : près de 9 m<sup>3</sup>/s pour quatre tranches de 1300 MW chacune .

La retenue du Mirgenbach présente une surface totale de 95 ha. Sa construction a nécessité le déboisement d'une partie de la forêt située au nord de la retenue. Un barrage en remblai de 22 m de hauteur et de 150 m de longueur de crête a été construit à partir des argiles domériennes découpées lors de la construction de la centrale.

## **2. Caractéristiques de la retenue**

**Tableau I - Caractéristiques de la retenue du Mirgenbach.**

Latitude	49° 25' N
Altitude	179,5 m
Surface de la retenue (à la côte maximale)	95 ha
Volume total	7,3 x 10 <sup>6</sup> m <sup>3</sup>
Profondeur maximale	20 m
Profondeur moyenne	7,7 m
Cote NGF maximale	179,5 m

Lorsque le circuit de purge transite par la retenue il y a un brassage horizontale et verticale de la masse d'eau entraînant de faibles variations des paramètres physiques et chimiques à l'échelle de la retenue. Cette caractéristique est due au flux continu de prise et de rejet d'eau de la centrale. De plus l'équivalence des flux rentrant et sortant a pour conséquence une absence de marnage dans ce milieu sauf intervention spéciale pour surveillance du barrage.

Le temps de renouvellement de l'eau de la retenue est très court. Il est estimé à 15 jours lorsque les quatre tranches de la centrale sont en fonctionnement.

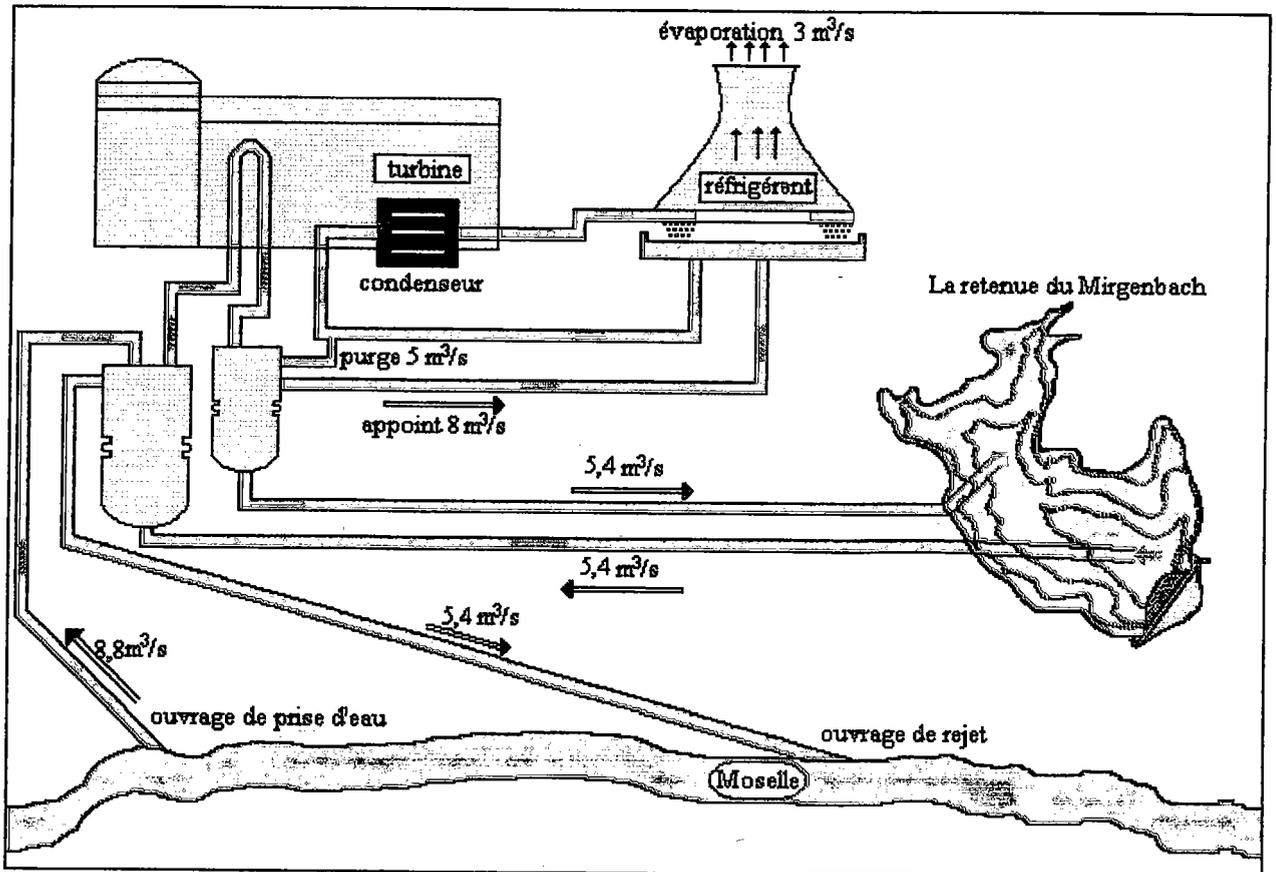


Figure 1: La retenue du Mirgenbach et le réseau hydraulique la reliant à la centrale électronucléaire de Cattenom (besoin en eau pour 4 tranches).

## Chapitre I

**DONNEES HISTORIQUES DE LA  
RETENUE**

**MATERIEL ET METHODES**

Dans le cadre du suivi hydrobiologique de la retenue du Mirgenbach, la majorité des paramètres physico-chimiques, traditionnellement étudiés, a été mesurée. Dans cette étude, seuls les principaux paramètres qui caractérisent ce milieu et/ou susceptibles d'influencer les compartiments biologiques sont retenus. Les campagnes de mesures sont réalisées d'une manière bimensuelle au printemps et en été et mensuelle le reste du temps.

## **1. Caractéristiques physiques et chimiques**

Certains paramètres physico-chimiques sont mesurés directement sur le site à l'aide d'une multisonde WTW (température, pH, conductivité et oxygène dissous). Les mesures sont prises en surface et une fois par mois des profils verticaux surface-fond (tout les mètres) sont réalisés. Les autres paramètres sont mesurés par analyse en laboratoire sur des échantillons d'eau prélevés en surface. Les méthodes utilisées sont :

- Chlorures : dosage par le nitrate mercurique et chromatographie ionique. Norme NF T 90-042.
- Silice : par spectrophotométrie : formation d'anhydride silico-molybdique. Norme NF T 90-007.
- MEST : deux litres d'eau, prélevés en surface, sont filtrés sur filtre en fibres de verre. Le séchage se fait pendant 24 h à 100 °C. Norme NF T 90-105.
- Nitrites : la méthode est dérivée de la norme NF T 90-013. Méthode spectrophotométrique de diazotization avec le réactif HACH NITRIVER III.
- Nitrates : dosage par spectrophotométrie avec absorption dans l'U.V. La teneur en nitrates est déterminée après acidification.
- Ammonium : méthode au bleu d'indophénol. En présence de nitroprussiate, les ions ammonium traités par une solution de chlore et de phénol donnent du bleu d'indophénol qui est dosé par colorimétrie. Norme NF T 90-0.15.
- Orthophosphates : dosage par spectrophotométrie après formation du complexe phosphomolybdique réduit par l'acide ascorbique. NF T 90-023.
- Chlorophylle a : par spectrophotométrie après extraction à l'acétone. Norme NF T 90-117.

Les variation longitudinale des différents paramètres physiques et chimiques est suivi pendant quatre ans (1986- 1989) dans trois stations (fig. 2) :

- La station 1 (5 m) est située dans une corne de la retenue bien exposée aux vents dominants.
- La station 3 (15 m) est située au milieu de la retenue à mi-distance entre le rejet et la prise d'eau.
- La station 5 (5 m), excentrée par rapport au circuit de prise et de rejet, est située dans une corne abritée de la retenue.

La variations verticale de la température et des concentrations en oxygène dissous est suivi durant toute la période de l'étude au niveau de la station 3.

## 2. Etude des crustacés planctoniques

Lors de la création de la retenue du Mirgenbach, une étude de l'évolution des différents paramètres physico-chimiques et biologiques a été mise en place. Dans ce cadre, une première étude du zooplancton est conduite deux ans après la mise en eau de la retenue. Son objectif est de déterminer d'une part, la composition faunistique du zooplancton ainsi que son évolution durant ces quatre années de l'étude (1988-1991) et, d'autre part, les variations saisonnières et annuelles des densités des différentes espèces. Cette étude est basée sur le seul dénombrement des effectifs des populations les plus représentatives. Le protocole de l'étude est résumé dans le tableau II.

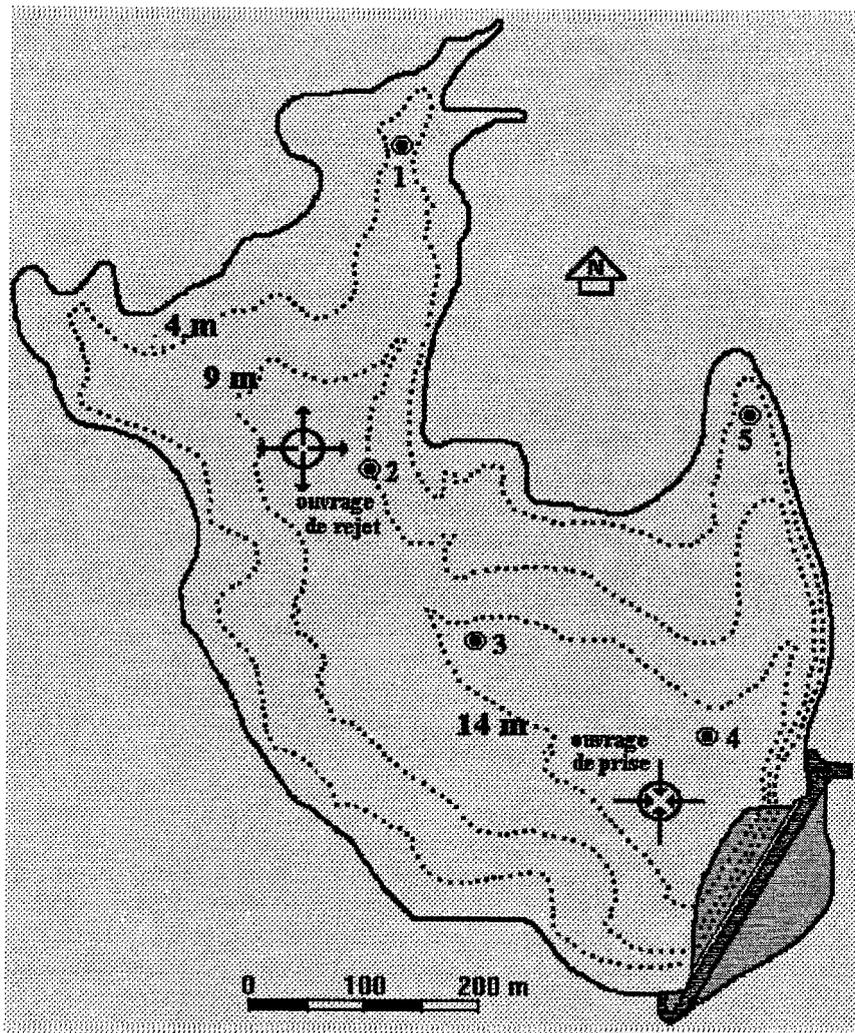


Figure 2 : Localisation des stations prospectées.

Tableau II - Protocole de l'étude.

Objectifs	Moyens	Méthodes
Connaissance du peuplement et son niveau de stabilité	Etude de l'évolution annuelle et de la variabilité pluriannuelle	<ul style="list-style-type: none"> <li>- Echantillonnage : trait vertical</li> <li>- Filet : 33 <math>\mu\text{m}</math></li> <li>- Lieu : une seule station entre le rejet et la prise d'eau, (15m), "station 3"</li> <li>- Campagnes : mensuelles en hiver et bimensuelles le reste de l'année</li> <li>- Période : 1988-1991</li> </ul>

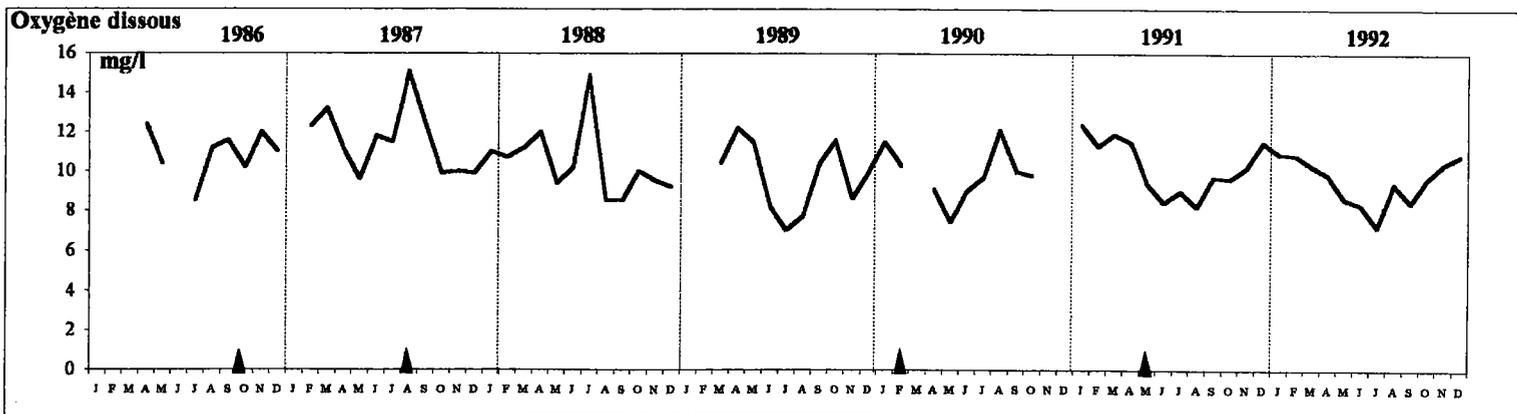
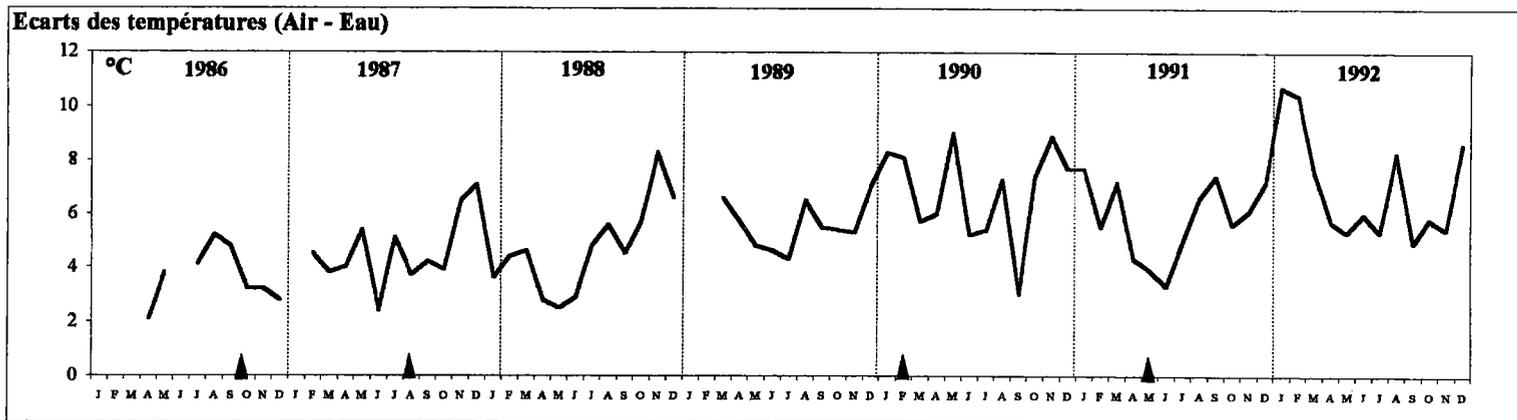
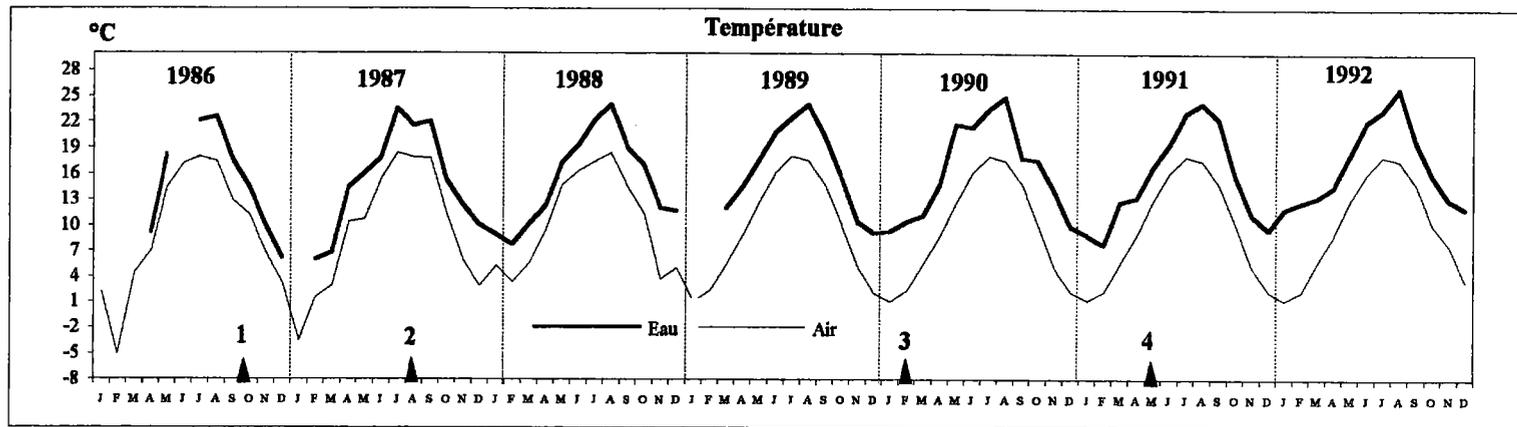
Lorsque les effectifs sont trop élevés pour que l'ensemble de l'échantillon soit dénombré. Dans notre cas, le sous-échantillonnage est réalisé à l'aide d'une boîte de MOTODA.

Le comptage est réalisé dans une cuve de DOLFUS sous une loupe binoculaire de type WILD (grossissement x 310). Le sous-échantillonnage est réalisé de telle manière que lorsque pour une espèce, le nombre d'individus dans le sous-échantillon est faible, plusieurs sous-échantillons sont analysés pour la détermination des effectifs de cette espèce. Les densités sont exprimées en nombre d'individus rapporté à un mètre cube d'eau. La détermination des différentes espèces est réalisée en se basant sur les clés établies par Amoros (1984) et Dussart (1967 a et b).

Le peuplement phytoplanctonique est étudié d'une manière semi quantitative<sup>1</sup>. Les prélèvements sont réalisés par des traits horizontaux (50 cm sous la surface) à l'aide d'un filet à plancton de vide de maille de 33  $\mu\text{m}$ . Pour chaque campagne, on a distingués cinq classes d'abondance pour les espèces présentes. La classe 5 correspond aux populations les plus abondantes et la classe 1 aux espèces représentées par quelques individus.

<sup>1</sup> les résultats utilisés dans cette étude sont obtenus dans le cadre du contrat de suivi hydrobiologique de la retenue du Mirgenbach.

**RESULTATS ET DISCUSSION**



**Figure 3: Evolution temporelle de la température de l'eau, de l'air et des concentrations en oxygène dissous à la station 3 (moyennes mensuelles). ▲ : périodes de la mise en service des quatre tranches de la centrale.**

## **1. Paramètres physiques et chimiques**

### **1.1. Evolution temporelle**

L'évolution temporelle des principaux paramètres physicochimiques est suivie au niveau de la station 3.

#### **Température**

C'est un facteur déterminant dans le fonctionnement des milieux aquatiques et qui conditionne la qualité chimique et biologique de l'eau. Dans la retenue du Mirgenbach, la température de l'eau est toujours supérieure à 6°C. Elle ne dépend pas seulement de la température de l'air, mais aussi du fonctionnement de la centrale électronucléaire. Les écarts entre la température de l'eau et celle de l'air sont plus importants en hiver (fig. 3). Ces écarts montrent une augmentation au fur et à mesure de la mise en service des quatre tranches de la centrale.

Le réchauffement de la masse d'eau est très précoce en dépit du climat régional. Les températures dépassent 10°C dès le début du mois de mars et avoisinent les 14°C au mois d'avril. Les températures maximales, environ 25°C, sont observées aux mois de juillet et août.

#### **Oxygène dissous (fig. 3)**

Les concentrations en oxygène dissous dans la retenue restent élevées toute l'année et sont toujours supérieures à 7 mg/l. L'oxygène dissous ne semble jamais être un facteur limitant pour la production biologique de la retenue.

#### **pH (fig. 4)**

Dans la retenue du Mirgenbach, le pH varie de 7,6 à 8,8. Les plus faibles valeurs sont observées juste après la mise en eau de la retenue. Les moyennes annuelles ont augmenté de 1986 à 1988 pour se stabiliser par la suite à des valeurs voisines de 8,4.

#### **Conductivité (fig. 4)**

La retenue est caractérisée par une conductivité de l'eau très élevée et croissante tout au long de notre étude. Les moyennes annuelles varient de 1320 à 2180  $\mu\text{S}/\text{cm}$  respectivement de 1986 à 1992. Les valeurs élevées de la conductivité s'expliquent principalement par la qualité des eaux de la Moselle qui sont très minéralisées, et secondairement par la concentration des sels dissous au niveau des aérorefrigérants de la centrale (facteur  $\times 1,6$ ). Il existe une forte

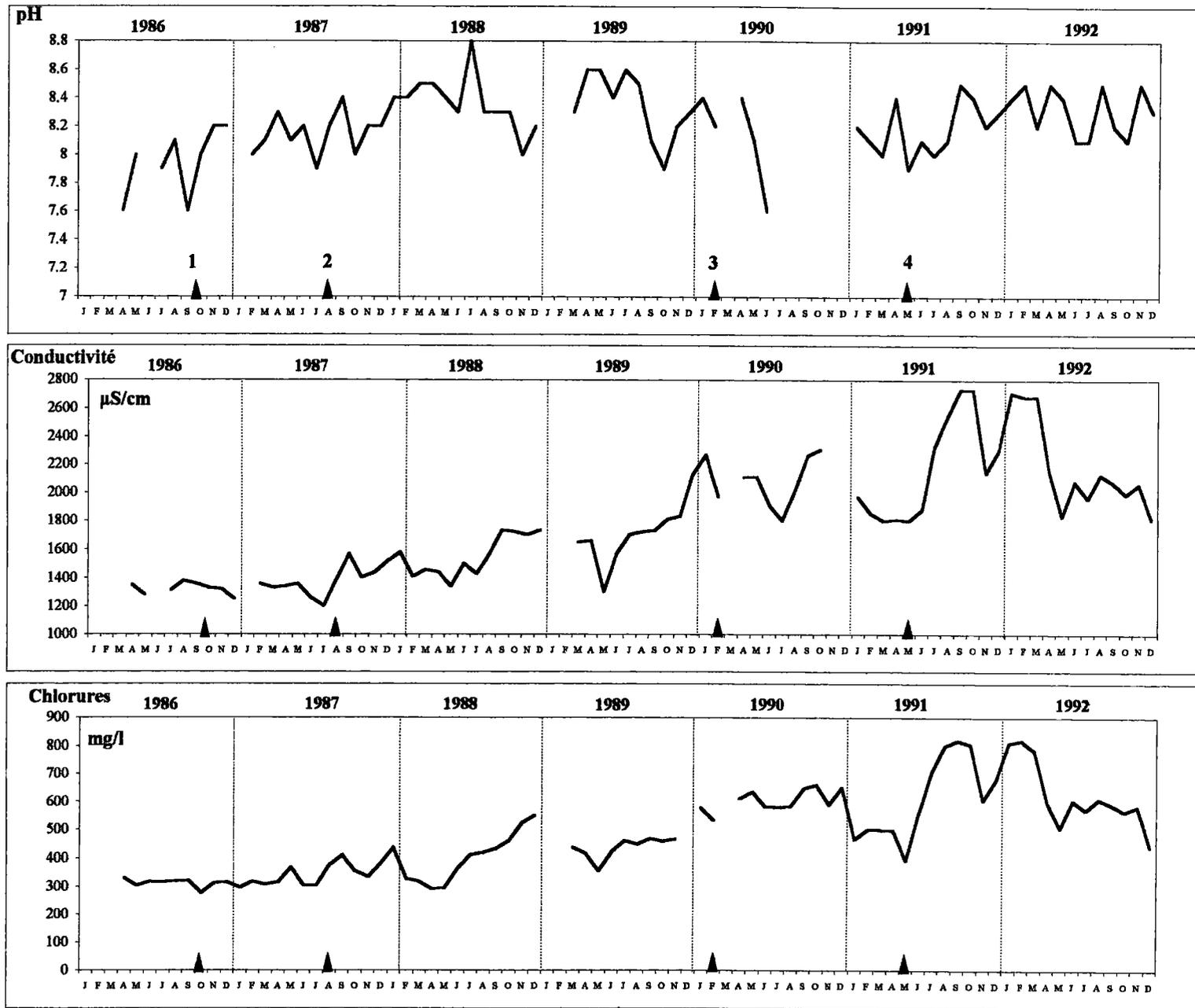


Figure 4: Evolution temporelle du pH, de la conductivité et des concentrations en chlorures à la station 3 (moyennes mensuelles).

▲ : périodes de la mise en service des quatre tranches de la centrale.

corrélation ente la conductivité des eaux de la Moselle et celles de la retenue du Mirgenbach ( $r = 0,57$ ,  $n = 73$  et  $p < 0,01$ ). Ces valeurs élevées de la conductivité sont principalement liées, dans la Moselle comme dans la retenue, aux concentrations en chlorures. Dans la retenue du Mirgenbach la corrélation entre ces deux paramètres est très forte (fig. 4-1).

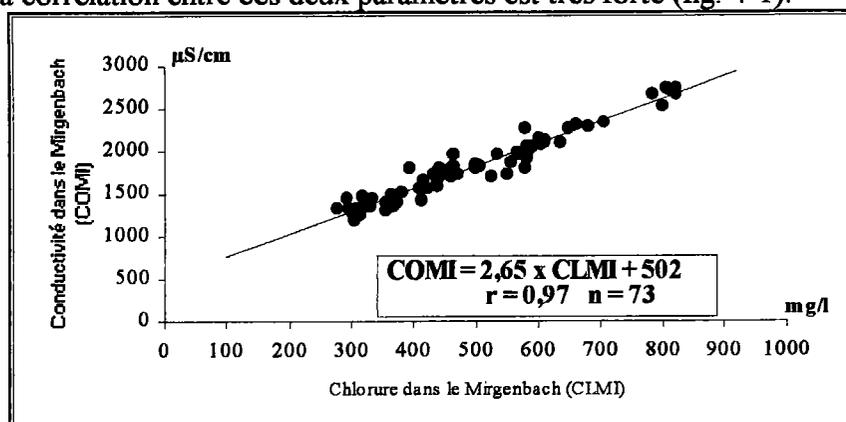
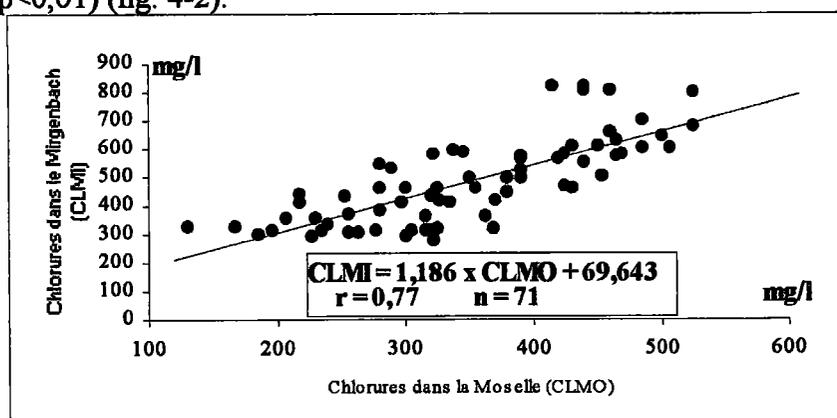


Figure 4-1 : Régression linéaire entre les concentrations des chlorures et la conductivité dans la retenue du Mirgenbach.

#### Chlorures (fig. 4)

Dans la retenue du Mirgenbach, les concentrations en chlorures varient de 276 à 820 mg/l. Les concentrations moyennes annuelles montrent une augmentation régulière depuis la mise en eau de la retenue. Cette augmentation est liée à la mise en service des quatre réacteurs de la centrale. Ces moyennes tendent à se stabiliser à partir de 1991.

Les concentrations en chlorures dans la retenue du Mirgenbach sont liées essentiellement aux apports en provenance de la Moselle dont les eaux en sont très chargées. L'origine des chlorures dans la Moselle est due aux apports par dissolution naturelle des gisements salins, essentiellement par la Seille, et aux rejets des soudières de la Meurthe. Lors du passage des eaux pompées en Moselle dans les aéroréfrigérants de la centrale, les éléments dissous subissent une "sur-concentration" d'un facteur qui avoisine 1,6 due à l'évaporation. Il existe une forte corrélation entre les concentrations des chlorures dans la Moselle et la retenue du Mirgenbach ( $p < 0,01$ ) (fig. 4-2).



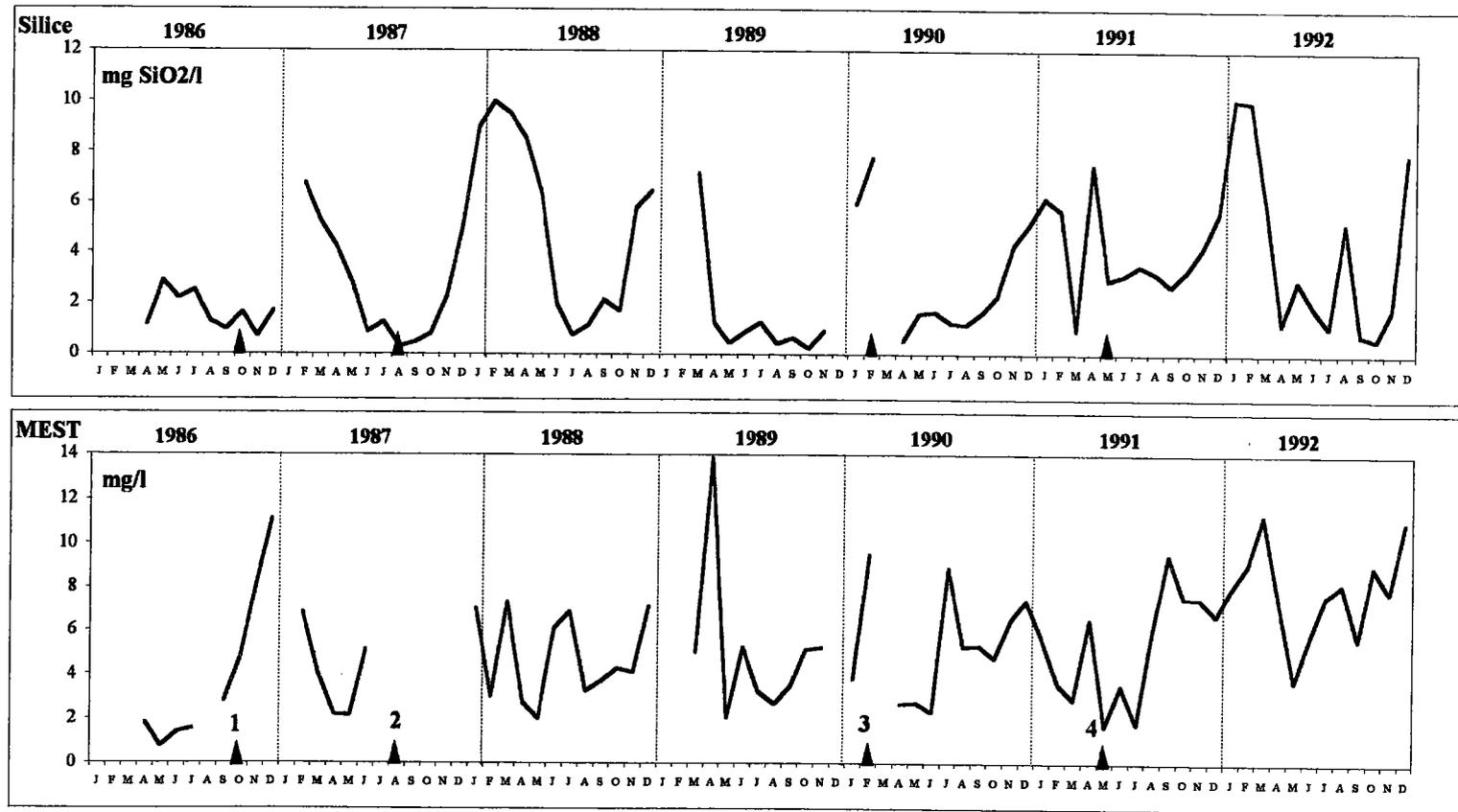


Figure 5: Evolution temporelle des concentrations en silice et en matières en suspension totales à la station 3 (moyennes mensuelles).  
 ▲ : périodes de la mise en service des quatre tranches de la centrale.

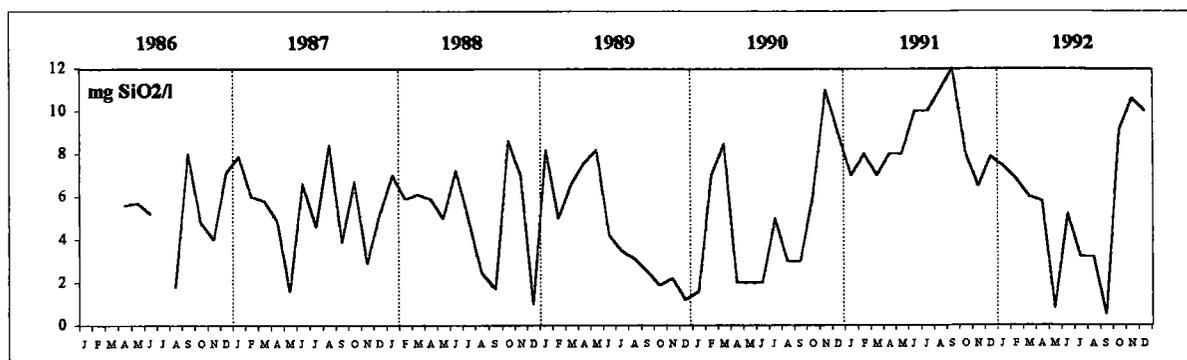
**Figure 4-2 : Régression linéaire entre les concentrations des chlorures dans la Moselle et la retenue du Mirgenbach.**

### Silice (fig. 5)

La silice est un élément important dans les milieux aquatiques vis-à-vis de la production de certaines algues essentiellement pour sa contribution dans la formation des frustules de diatomées.

La silice peut provenir du silicium dissous dans l'eau sous forme de sel de l'acide orthosilicilique  $\text{Si}(\text{OH})_4$  et de silicium particulaire  $\text{SiO}_2$  d'origine biogénique (frustules de diatomées) ou terrigène.

Pendant l'année qui a suivi la mise en eau de la retenue, les concentrations de la silice sont faibles et augmentent par la suite après la mise en service de la centrale. Les variations saisonnières des concentrations sont caractérisées par de fortes valeurs en hiver et une diminution au printemps et en été. Durant l'année 1991 on observe un maintien à de fortes concentrations de cet élément qui n'est probablement pas lié à une faible consommation de la silice dans la retenue mais aux fortes concentrations observées pendant cette période dans la Moselle parallèlement à la mise en service de la quatrième tranche qui contribue à un apport supplémentaire (fig. 5-1).



**Figure 5-1 : Evolutions saisonnières et interannuelles des concentrations de la silice dans la Moselle.**

### Matières en suspension totales (MEST) (fig. 5)

Les concentrations des matières en suspension totales dans la retenue du Mirgenbach varient entre 1 et 14 mg/l. Les variations saisonnières des concentrations sont caractérisées par des minima printaniers et des teneurs plus importantes le reste de l'année. La fraction organique (perte au feu) est plus importante du printemps à l'automne alors que la fraction minérale domine en hiver. Le phytoplancton est le principal constituant de la matière organique. Il existe une forte corrélation entre la biomasse phytoplanctonique (chlorophylle a) et la perte au feu ( $r = 0,80 - n = 60 - p < 0,001$ ).

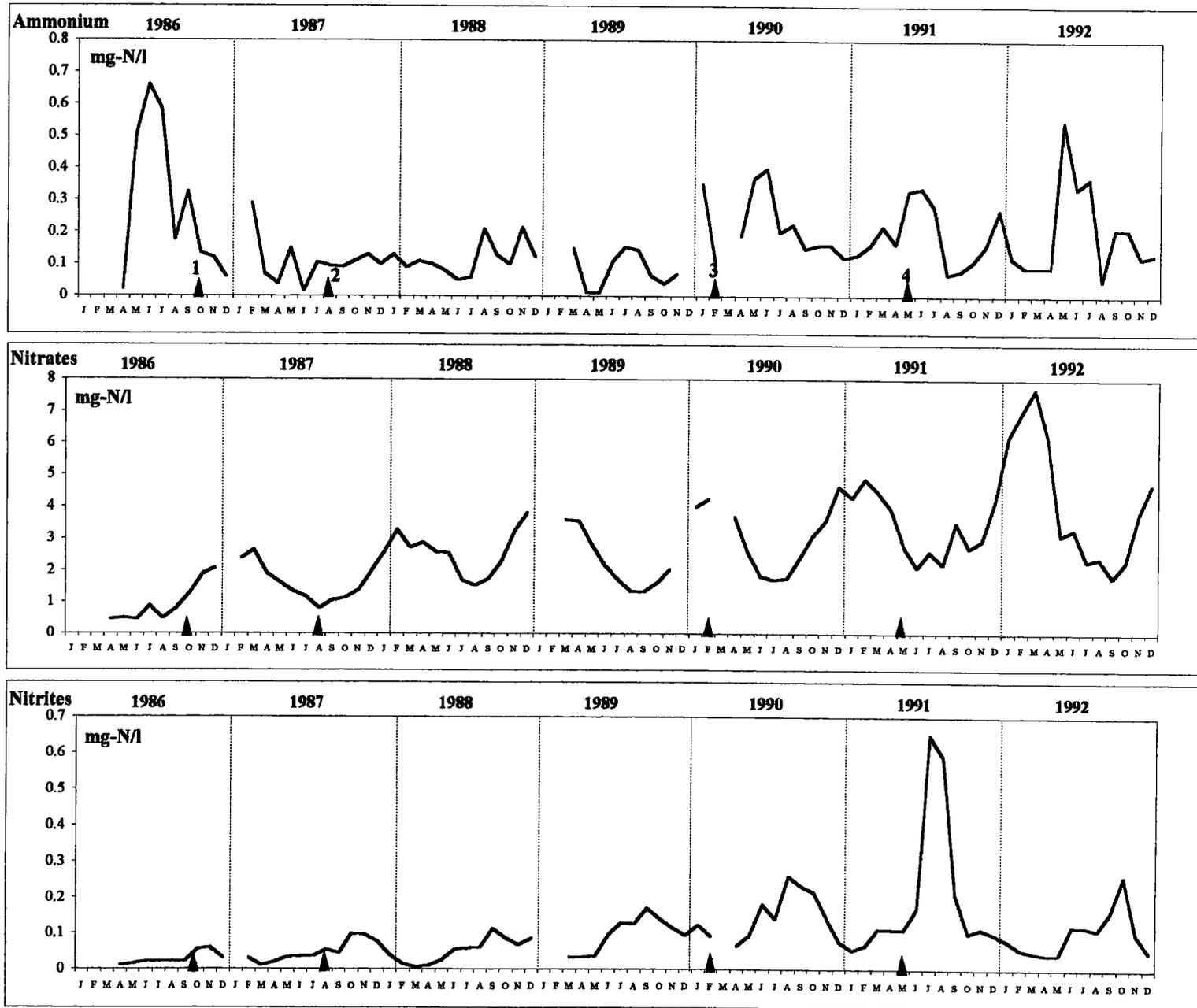


Figure 6: Evolution temporelle des concentrations des différentes formes de l'azote à la station 3 (moyennes mensuelles).

▲: périodes de la mise en service des quatre tranches de la centrale.

## Les nutriments

Dans l'eau, l'azote peut se trouver sous trois formes. L'azote moléculaire provient de la dissolution de l'azote atmosphérique. L'azote minéral se rencontre sous forme d'azote ammoniacal, de nitrates et de nitrites. L'azote organique provient des organismes morts ou vivants.

### Ammonium (fig. 6)

L'azote organique est minéralisé par la digestion animale et l'attaque bactérienne. L'ammoniaque constitue le premier résultat de cette attaque. La majeure partie de l'ammoniaque est oxydée en nitrites et en nitrates. L'ammoniaque est l'une des formes de l'azote la plus facilement assimilable par les algues.

Dans la retenue du Mirgenbach, l'ammonium est le seul élément à être présent en fortes concentrations juste après la mise en eau de la retenue. Ces fortes teneurs sont principalement liées aux apports de la Moselle et à la décomposition de la matière organique des surfaces immergées (forêt et cultures). Les concentrations ont par la suite diminué parallèlement à l'augmentation de la biomasse algale d'une part et à la mise en service de la centrale d'autre part. L'impact du passage des eaux de la Moselle vis-à-vis des concentrations en ammonium a fait l'objet d'une étude spécifique. En 1992, des dosages de cet élément à la prise d'eau, dans la Moselle, et au niveau des aéroréfrigérants ont montré une forte diminution des concentrations en ammonium au niveau de ces derniers et une augmentation de celles des nitrates. Ceci est probablement lié aux phénomènes de nitrification de l'ammonium en nitrates d'une part et à un dégazage sous forme d'ammoniac d'autre part.

A partir de 1990, on observe une augmentation des concentrations en l'ammonium et principalement pendant la période printanière. La part du zooplancton dans la régénération de l'ammonium par l'excretion azotée ne doit pas être négligeable.

### Nitrates (fig. 6)

Les nitrates constituent l'essentiel de l'azote inorganique dans la retenue. Les variations saisonnières des concentrations sont caractérisées par une stabilité tout au long de l'étude. Elles se traduisent par de fortes valeurs hivernales et une diminution de celles-ci à partir du printemps. Les concentrations minimales sont observées en été. Cette réduction est liée principalement à l'utilisation des nitrates par le phytoplancton.

L'évolution interannuelle des concentrations est caractérisée par un enrichissement continu des eaux de la retenue par les nitrates parallèlement à la mise en service des différentes

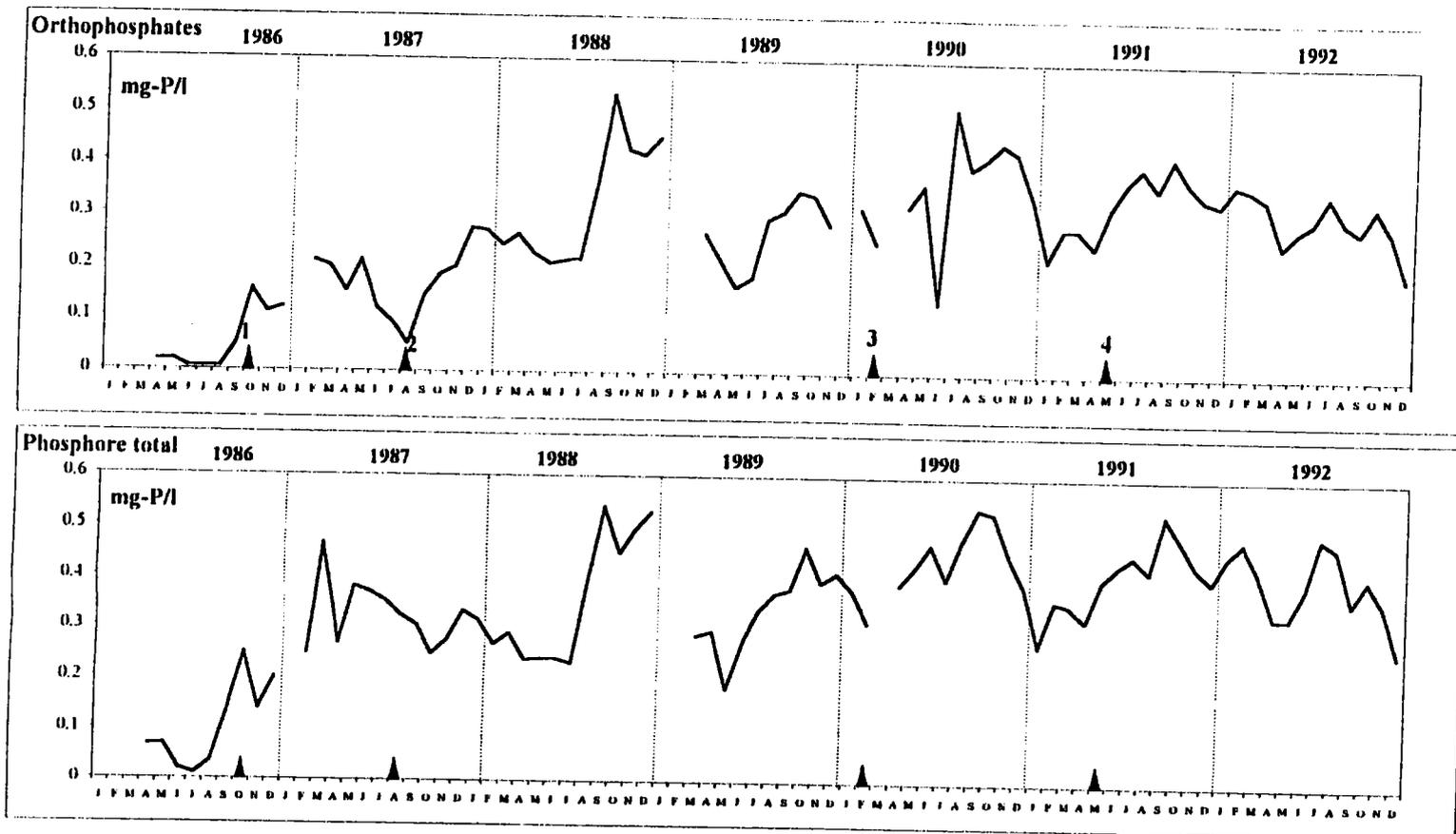


Figure 7: Evolution temporelle des concentrations en orthophosphates et en phosphore total dissous à la station 3 (moyennes mensuelles).  
 ▲ : périodes de la mise en service des quatre tranches de la centrale.

unités de la centrale. Le facteur de concentration des nitrates entre le point de prélèvement de l'eau dans la Moselle et les aéroréfrigérants est supérieur à ce qui est observé pour les autres éléments. Ceci est probablement lié au phénomène de nitrification de l'ammonium et à la nitrification des nitrites à ce niveau du circuit particulièrement oxygéné.

### **Nitrites (fig. 6)**

C'est une forme extrêmement fugace de l'azote minéral. Dans la retenue du Mirgenbach, les concentrations en nitrites ont augmenté régulièrement depuis la mise en eau. Leur évolution saisonnière est caractérisée par des teneurs plus importantes durant l'été par rapport au reste de l'année. Les concentrations des nitrites sont fortement corrélées aux concentrations en l'oxygène dissous ( $r = -0,42$  ;  $n = 70$  ;  $p < 0,001$ ). Un pic particulièrement important est observé durant l'été 1991.

### **Phosphore (fig. 7)**

Les concentrations des orthophosphates et du phosphore total, très faibles lors de la mise en eau de la retenue, ont montré une augmentation dès la mise en service de la première unité de la centrale. Les moyennes annuelles ont régulièrement augmenté jusqu'en 1988 pour se stabiliser ensuite à des concentrations situées entre 0,3 et 0,4 mg-P/l pour les orthophosphates et 0,3 et 0,5 mg-P/l pour le phosphore total.

Contrairement à l'azote, le phosphore présente des variations saisonnières caractérisées par une disponibilité plus importante en été.

## **1.2. Variations spatiales**

### **1.2.1. Variations longitudinales (fig. 8-1 à 8-3)**

La majorité des paramètres physiques et chimiques montre une grande homogénéité au niveau des trois stations. Cette homogénéité est particulièrement importante après la mise en marche de la seconde tranche de la centrale. Seuls deux paramètres présentent une hétérogénéité spatiale prononcée : les MEST et la transparence. Ces deux paramètres sont liés du fait que la transparence de l'eau dépend de la quantité des matières en suspension dans l'eau. La transparence (profondeur de disparition du disque de Secchi) est caractérisée par une diminution durant la première année qui a suivi la mise en eau de la retenue. Cette diminution est observée parallèlement à l'augmentation des matières en suspension après la mise en service de la première tranche de la centrale.

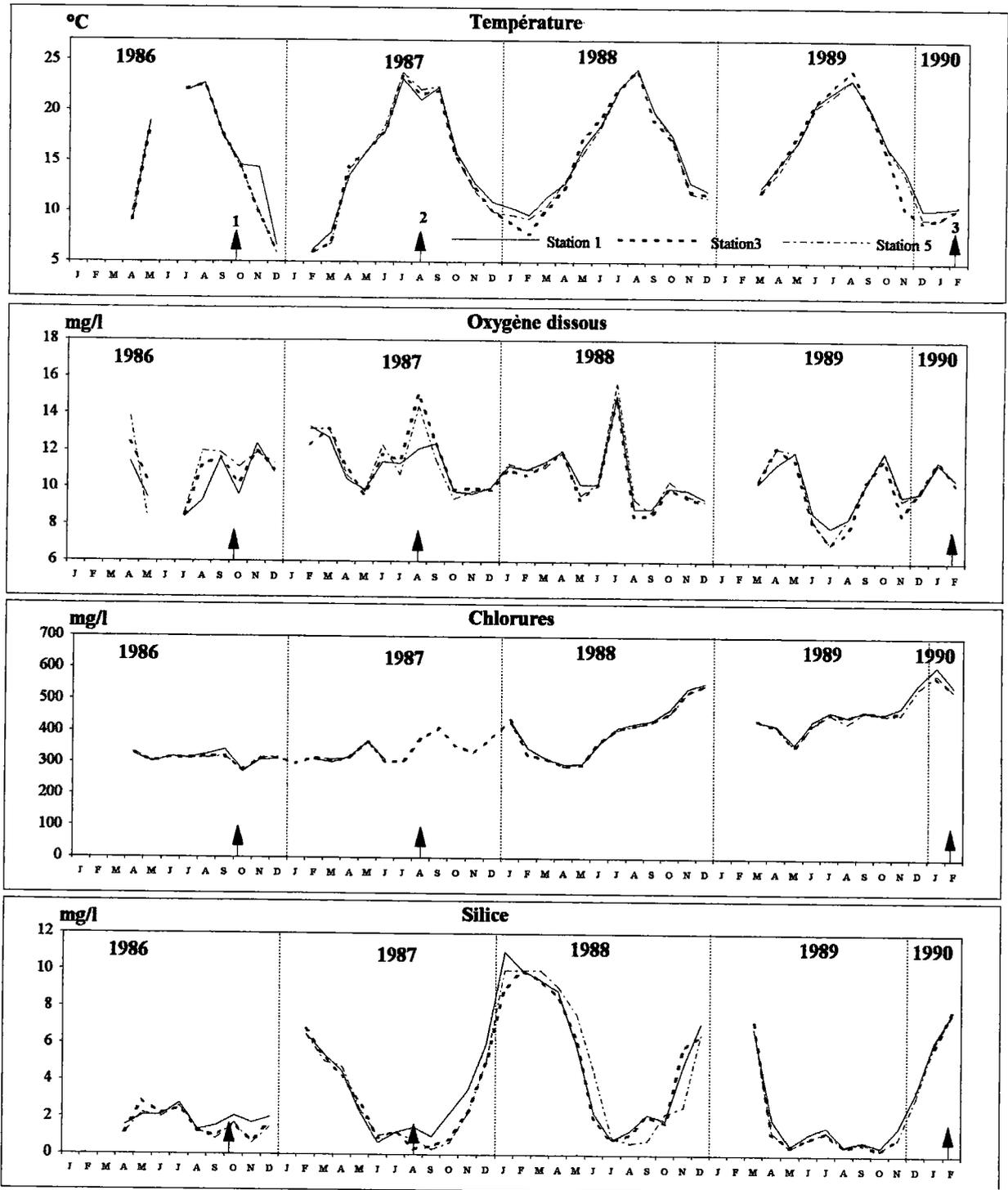
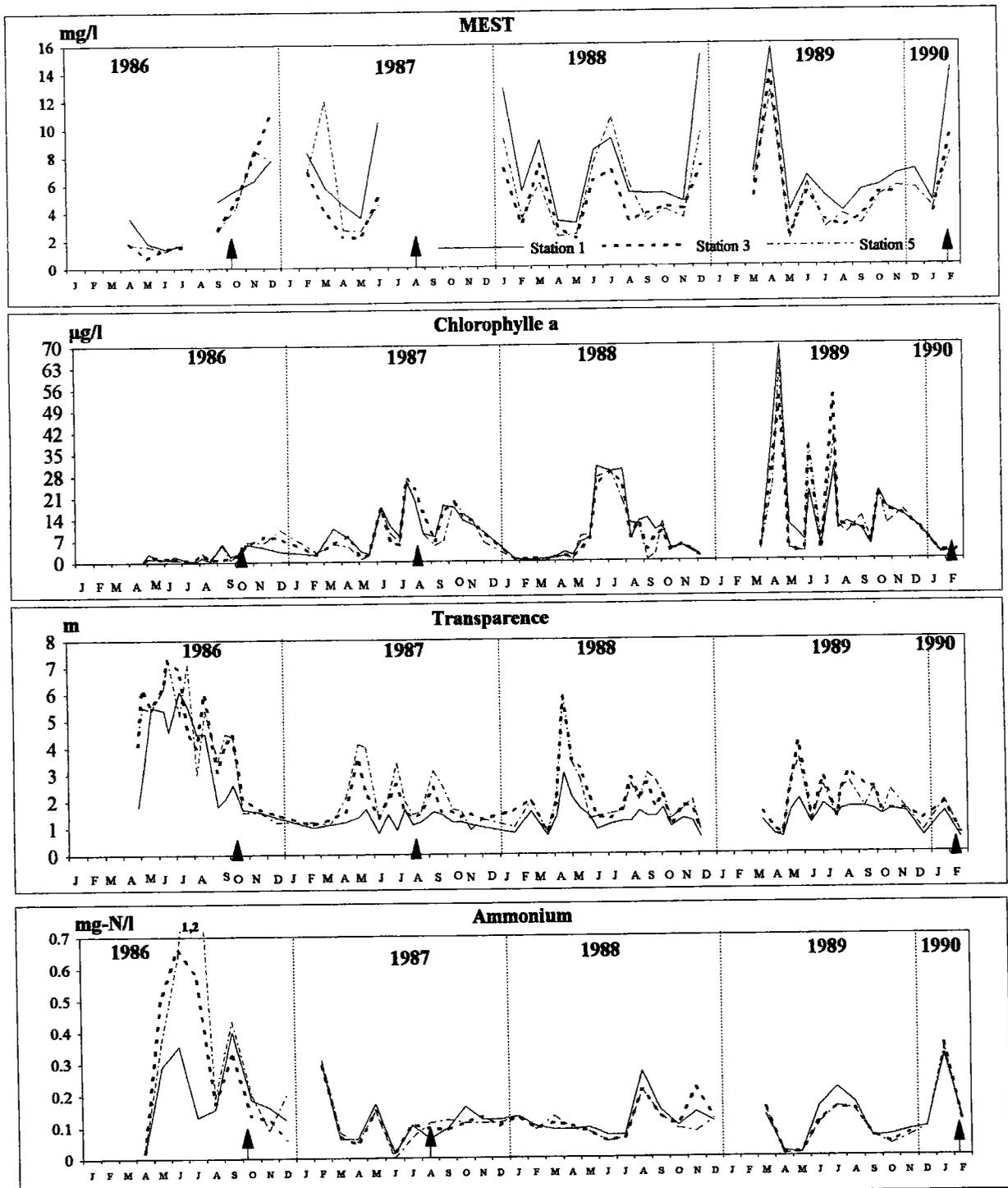


Figure 8-1: Variations spatiale et temporelle des différents paramètres physiques et chimiques.  
 ▲ : périodes de la mise en service des tranches 1, 2 et 3.



**Figure 8-2: Variations spatiale et temporelle des différents paramètres physiques et chimiques et des concentrations en chlorophylle a.**

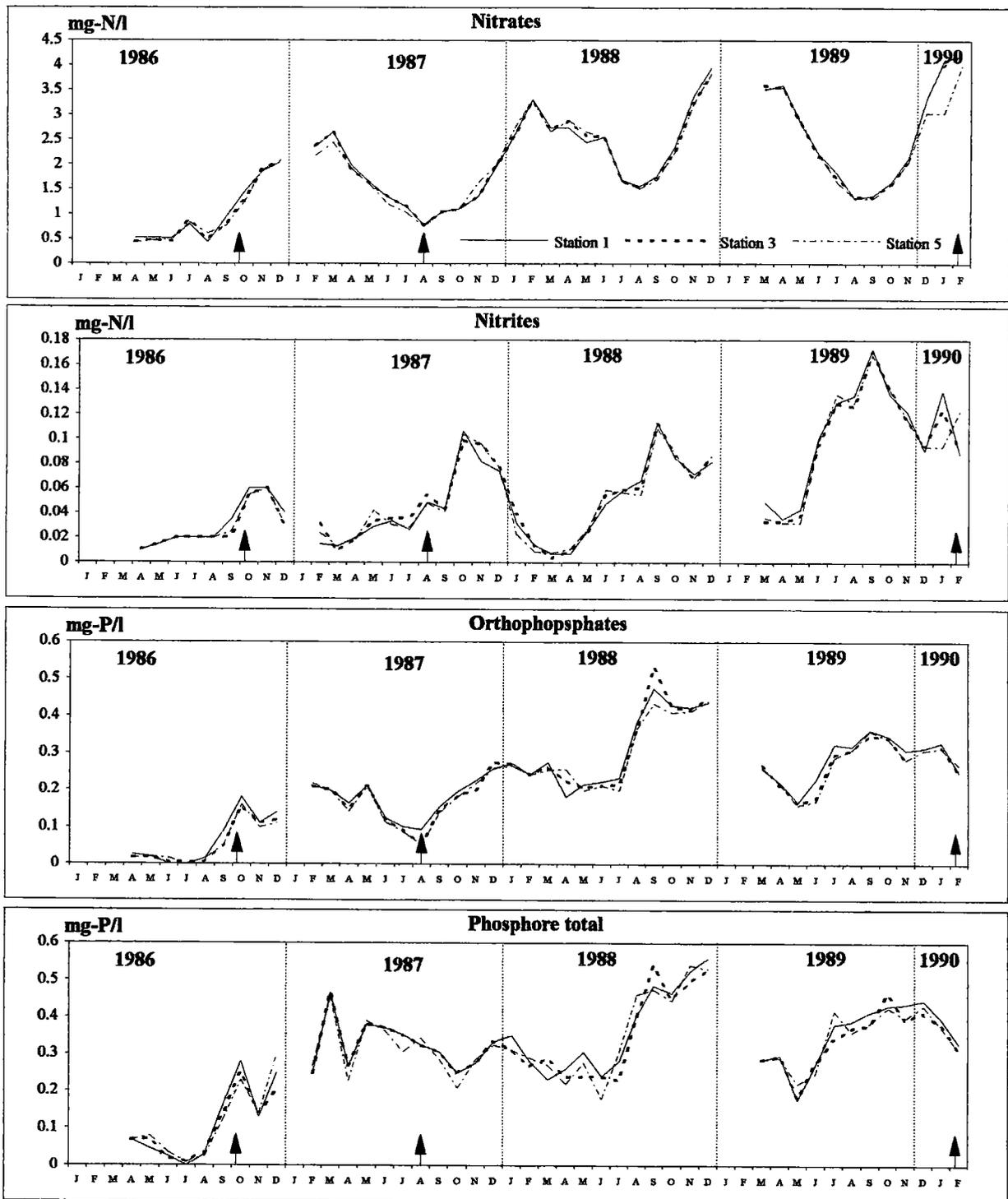


Figure 8-3: Variations spatiale et temporelle des différents paramètres chimiques.

Les variations saisonnières de la transparence sont caractérisées par de fortes valeurs au printemps dans les stations 3 et 5 (phase des eaux claires). Ces deux stations ne présentent pas de grandes différences. Cependant, la station 1 est caractérisée par une faible transparence tout au long de l'année comparativement aux deux autres stations. Ceci est particulièrement net au printemps et en été. La fraction minérale des MEST durant cette période est plus importante à la station 1 par rapport aux stations 3 et 5. Cette situation est probablement due à deux facteurs :

- Le fonctionnement hydraulique de la retenue est vraisemblablement le principal facteur responsable de cette situation. En effet, la position en profondeur de l'ouvrage de rejet des eaux entraîne une remise en suspension des sédiments. Dans la partie Est de la retenue, ces matières seraient drainées par la prise d'eau alors que dans la partie Ouest (station 1) elles resteraient plus longtemps dans la masse d'eau.
- L'exposition de la station 1 aux vents dominants et la faible profondeur dans cette zone peuvent avoir comme conséquence une remise en suspension des sédiments.

### **1.2.2. Variations verticales**

#### **Température (fig. 9)**

Les profils verticaux de la température montrent une légère stratification estivale durant les deux premières années après la mise en eau de la retenue. Depuis la mise en service de la seconde tranche de la centrale, on note la disparition de cette stratification et les profils thermiques montrent une grande homogénéité saisonnière des températures sur toute la colonne d'eau.

Depuis 1988, à l'exception de février 1991, les températures hivernales restent supérieures à 9°C. Cette situation est liée en grande partie aux hivers moins rigoureux durant cette période comparativement à 1986 et 1987 et pour une moindre part à la mise en service des quatre tranches de la centrale. Par ailleurs, cette mise en service progressive a engendré, depuis la troisième tranche, l'apparition estivale des isothermes 24 et 27°C et ce pour des températures de l'air comparables durant cette période (fig. 3).

#### **Oxygène dissous (fig. 10)**

Les profils en l'oxygène dissous montrent une répartition verticale saisonnière caractérisée par de faibles variations de la surface au fond la majeure partie de l'année. Cependant, la période estivale des années 1986, 1990 et 1992, est caractérisée par une légère stratification liée à la chute des concentrations dans les derniers mètres au fond de la retenue. Ces phénomènes sont très réduits dans le temps et on ne peut pas parler de véritable oxycline.

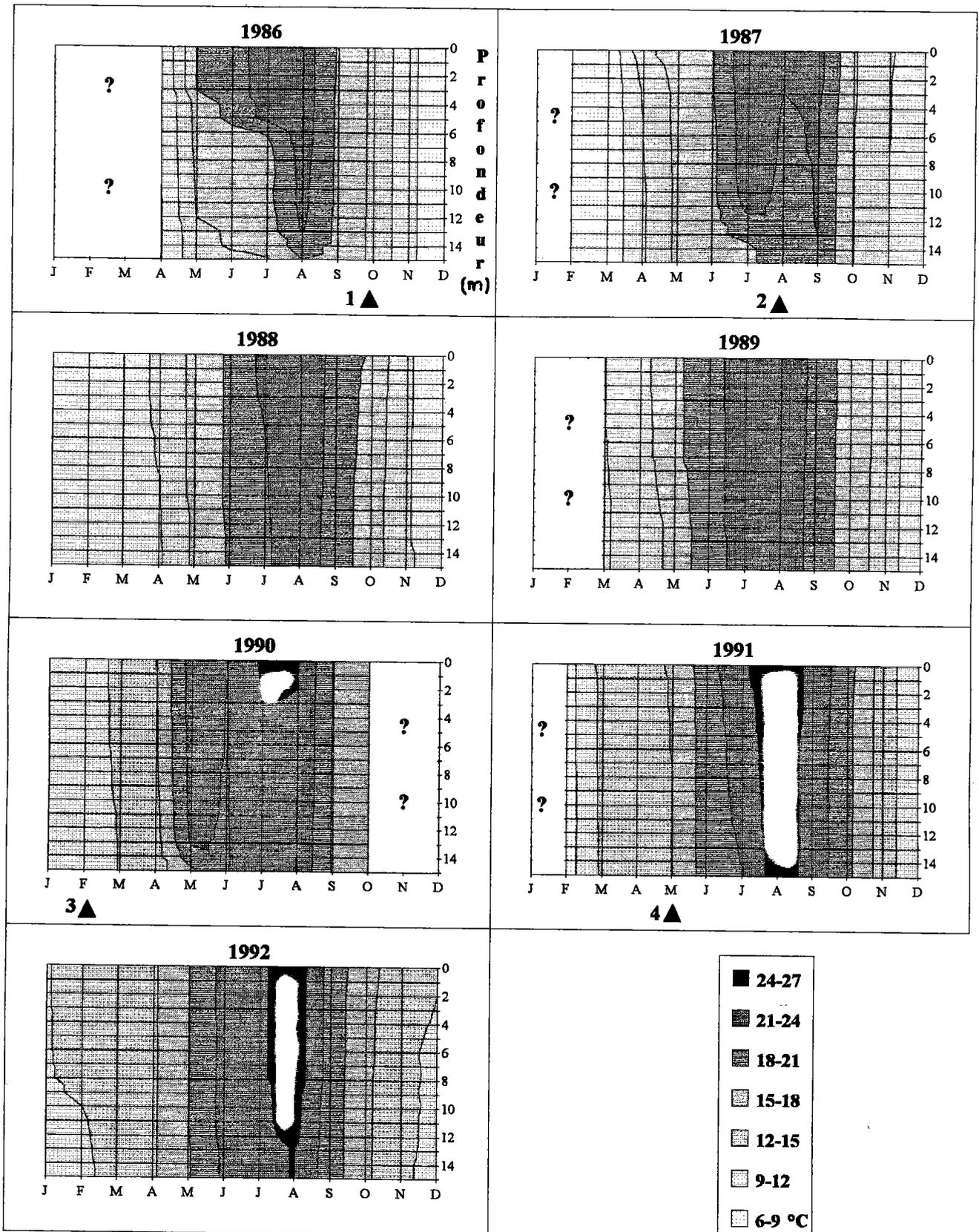
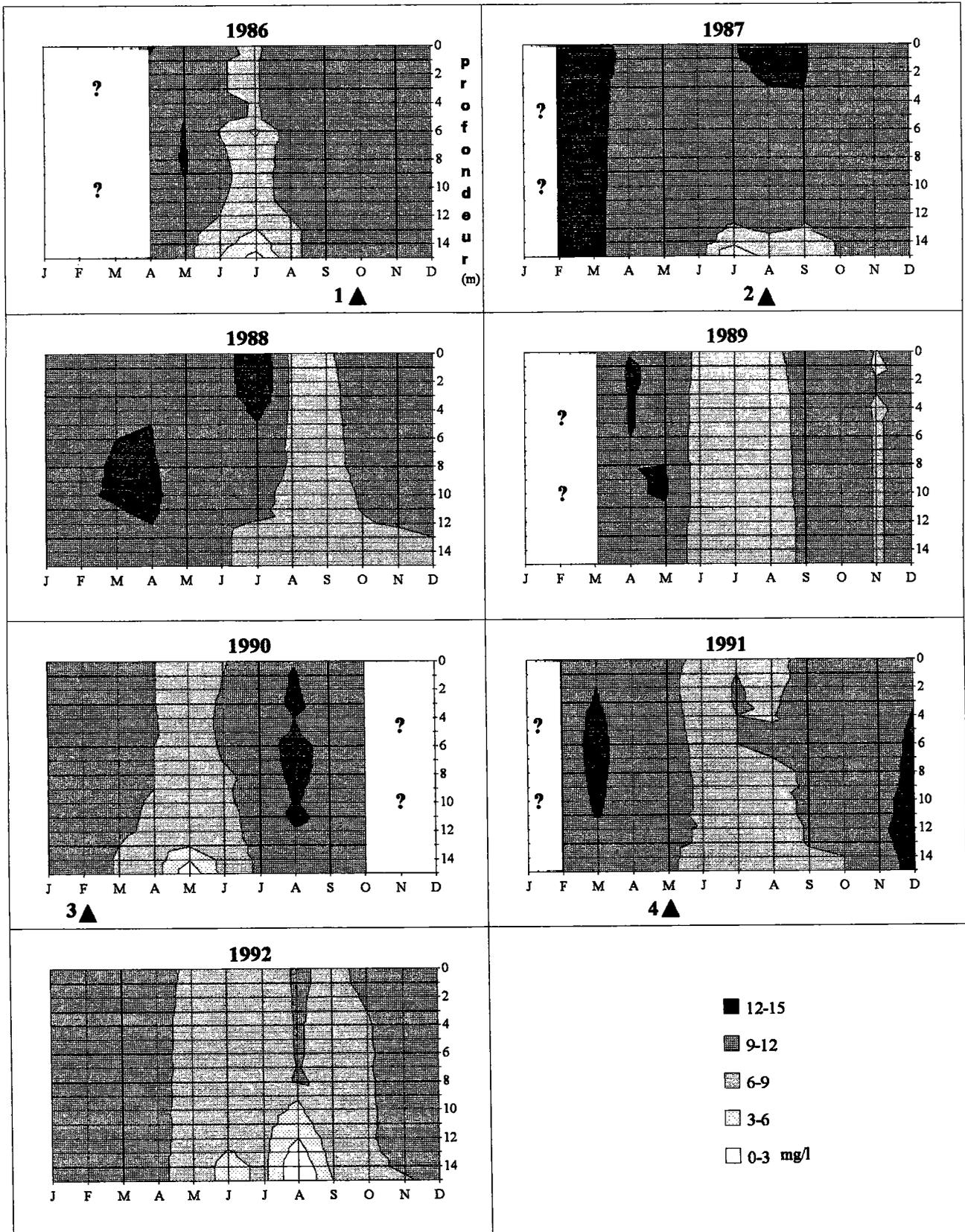


Figure 9 : Variations spatiotemporelle de la température dans la retenue du Mirgenbach (Station : 3)

▲ mise en service des différentes tranches (1 à 4) de la centrale.

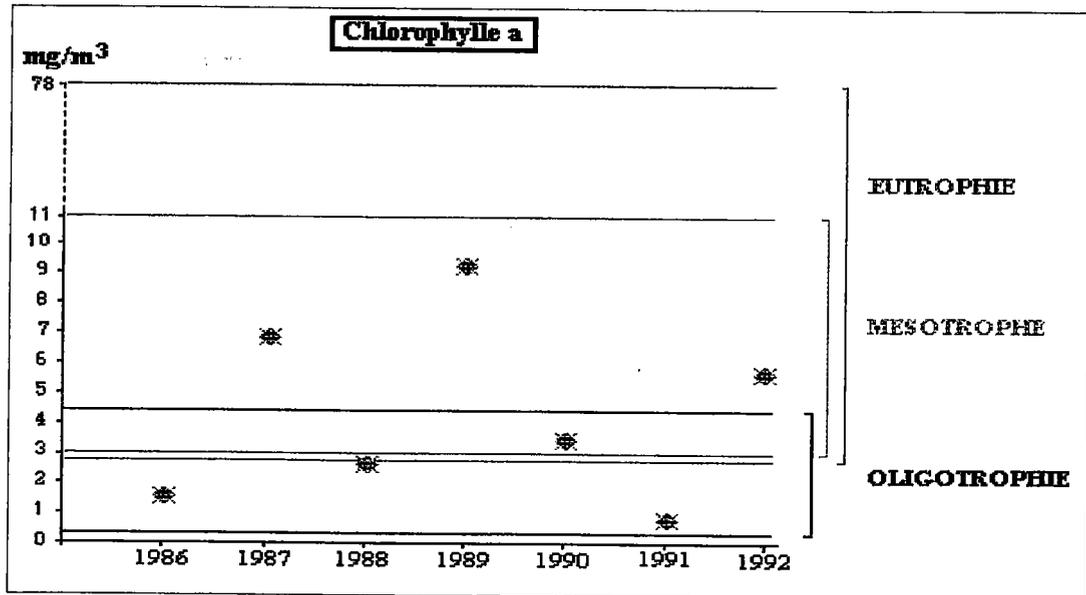
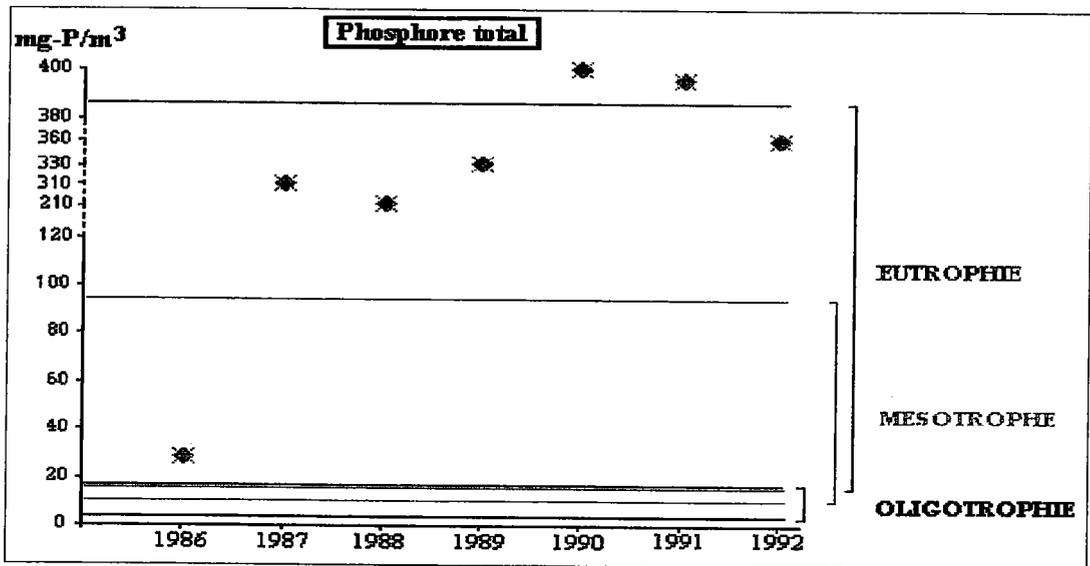
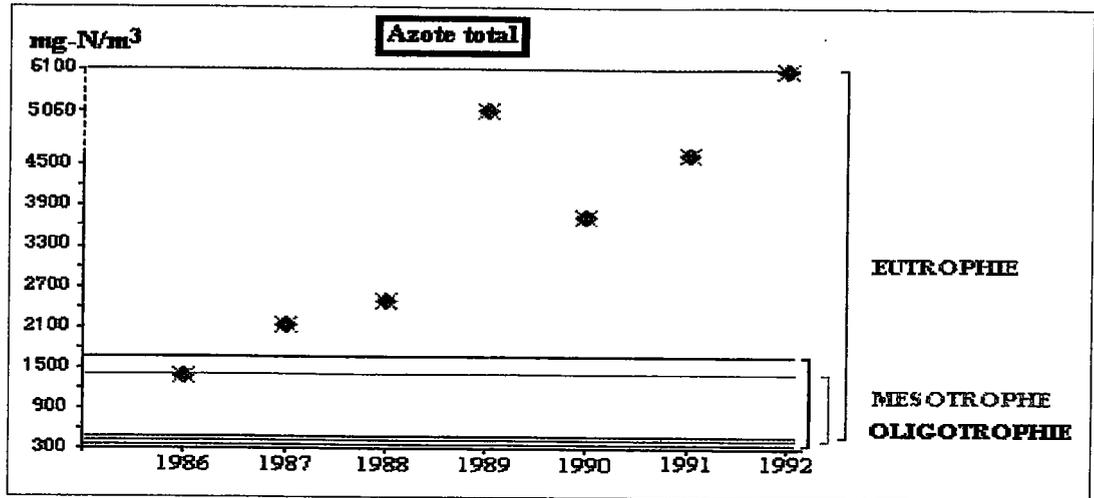
? : non mesuré.

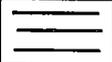


**Figure 10: Variations spatio-temporelle des concentrations en oxygène dissous dans la retenue du Mirgenbach (station 3).**

▲ mise en service des différentes tranches (1 à 4) de la centrale.

? : non mesuré.




 Limites des différents états trophiques  

 Moyennes dans la retenue du Mirgenbach

Figure 11: Evaluation de l'évolution de l'état trophique de la retenue du Mirgenbach (application du système de l'OCDE (1982)).

### **1.3. Conclusion**

L'OCDE (1982) a proposé un système de classification de l'état trophique des lacs et retenues basé sur des gammes de teneurs en nutriments et en chlorophylle *a*. Les résultats de l'application de ce système à la retenue du Mirgenbach depuis sa création sont donnés dans la figure 11. Ces résultats montrent d'une manière générale l'évolution rapide de la retenue vers un état d'eutrophie durant les premières années qui ont suivi sa mise en eau. Cependant les résultats concernant les concentrations en chlorophylle *a* ne sont pas aussi évidents que ceux des nutriments surtout à partir de 1990. Conformément aux recommandations d'utilisation de cette classification, la connaissance des compartiments biologiques et de leurs interactions est indispensable dans l'interprétation des résultats observés. Nous pensons que ces faibles concentrations en chlorophylle *a* sont liées essentiellement aux faibles teneurs printanières dues à une consommation importantes des algues par le zooplancton (1990 à 1992).

L'accélération du processus d'eutrophisation de la retenue du Mirgenbach est liée principalement aux apports des nutriments en provenance de la rivière Moselle et aux températures relativement élevées qui assurent une activité biologique continue. L'enrichissement en nutriments est accentué par une concentration de ces derniers lors du passage de l'eau dans le circuit de refroidissement de la centrale. Au niveau des aéroréfrigérants, le phénomène de "sur-concentration" est particulièrement important dans le cas des nitrates. Le facteur de concentration réel est deux fois plus élevé que le bilan prévu compte tenu des débits. Cette situation est liée au phénomène d'oxydation des formes ammonium et nitrites en nitrates. Ainsi on observe une augmentation continue de la charge des eaux de la retenue en nutriments depuis sa mise en eau.

L'influence du fonctionnement de la centrale sur la répartition longitudinale des paramètres physiques et chimiques se traduit par de faibles variations de ces derniers à l'échelle de la retenue. Ce phénomène est particulièrement important après la mise en marche de la seconde tranche de la centrale. De même le brassage continu de la masse d'eau par le rejet et la prise d'eau confère à cette retenue une absence de la stratification.

## 2. Description et évolution du peuplement de crustacés planctoniques

La majorité des crustacés planctoniques de la retenue sont communs (Hutchinson, 1967) et peuplent la plupart des lacs et retenues des régions tempérées. La liste des espèces rencontrées dans la retenue figure dans le tableau V.

Tableau V - Liste faunistique des différentes espèces de crustacés planctoniques rencontrées dans la retenue du Mirgenbach.

<b>CLADOCERES</b>	
<b>Bosminidae</b>	
<i>Bosmina coregoni</i>	Baird, 1857
<i>Bosmina longirostris</i>	(O. F. Müller, 1785)
<b>Chydoridae</b>	
<i>Alona rectangulara</i>	Sars, 1862
<i>Biapertura affinis</i>	(Leydig, 1860)
<i>Camptocercus lilljeborgi</i>	Schoedler, 1862
<i>Chydorus sphaericus</i>	(O. F. Müller, 1785)
<i>Disparalona rostrata</i>	(Koch, 1841)
<i>Eurycercus lamellatus</i>	(O. F. Müller, 1785)
<i>Leydigia acanthocercoides</i>	(Fischer, 1854)
<i>Pleuroxus uncinatus</i>	Baird, 1850
<b>Daphniidae</b>	
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	Richard, 1894
<i>Ceriodaphnia pulchella</i>	Sars, 1862
<i>Daphnia longispina</i>	O. F. Müller, 1785
<i>Daphnia cucullata</i>	Sars, 1862
<i>Daphnia magna</i>	Straus, 1820
<i>Daphnia pulex</i>	Leydig, 1860
<i>Scapholeberis mucronata</i>	(O. F. Müller, 1785)
<i>Simocephalus vetulus</i>	(O. F. Müller, 1776)
<b>Leptodoridae</b>	
<i>Leptodora kindtii</i>	(Focke, 1844)
<b>Macrothricidae</b>	
<i>Macrothrix laticornis</i>	(Jurine, 1820)
<i>Ilyocryptus sordidus</i>	(Liévin, 1848)
<b>Sididae</b>	
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	(Liévin, 1848)
<b>COPEPODES</b>	
<b>Cyclopoïdes</b>	
<i>Acanthocyclops robustus</i>	(G. O. Sars, 1863)
<i>Cyclops strenuus</i>	Fischer, 1851
<i>Cyclops vicinus</i>	Uljanin 1875
<i>Paracyclops fimbriatus</i>	(Fischer, 1853)
<i>Thermocyclops crassus</i>	(Fischer, 1853)
<b>Calanoïdes</b>	
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	(Sars, 1863)
<i>Eurytemora velox</i>	(Lilljeborg, 1853)
<i>Eudiaptomus vulgaris</i>	(Schmell, 1896)

## **2.1. Quelques aspects de l'écologie des principales espèces**

Le régime alimentaire ainsi que le taille des particules ingérées par les différentes espèces sont résumés en annexe.

### ***Daphnia longispina***

C'est une espèce eurytope à large répartition. Son cycle de développement est variable suivant les milieux. Elle est généralement pérenne et présente un développement printanier et estival. Les facteurs physico-chimiques ne semblent pas jouer un rôle important dans la dynamique de cette espèce. Elle est présente aussi bien dans les lacs oligotrophes (Olsson *et al.*, 1992) que dans les lacs hypereutrophes (Hart & Jarvis, 1993).

### ***Bosmina longirostris***

C'est une espèce cosmopolite. Elle se rencontre aussi bien dans les milieux peu profonds que dans les grandes étendues d'eau. Elle est l'un des principaux cladocères des lacs acides (Siegfried & Sutherland, 1992). La température de l'eau ne semble pas influencer le cycle de cette espèce. Elle est le plus souvent pérenne (Balseiro *et al.*, 1991 ; Masundire, 1992, Taticchi *et al.*, 1992). La concentration de nourriture est l'un des facteurs les plus importants dans la régulation des populations de *B. longirostris* (Urabe, 1991). Dans la plupart des milieux étudiées cette espèce présente généralement un développement important au printemps (Taticchi *et al.*, 1992 ; Connor & Jones, 1993).

### ***Diaphanosoma brachyurum.***

C'est une espèce typique du plancton estival dans les milieux limniques. Ses fortes densités sont généralement observées du milieu de l'été au début de l'automne (Vijverberg & Koelewijn, 1991). Les températures optimales pour son développement se situent entre 25 et 30 °C et ne peut survivre en dessous de 17 °C (Taticchi *et al.*, 1991).

### ***Daphnia cucullata***

C'est une espèce planctonique typique des eaux eutrophes modérément chaudes (Amoros, 1984). Elle très répandue dans les lacs eutrophes européens (Tollrian, 1990). Le cycle de développement de cette espèce est variable suivant les milieux. De Bernardi *et al.*, (1985), en comparant le développement de cette espèce dans deux lacs eutrophes remarquent un développement printanier dans l'un, printanier et estival dans l'autre. Wolf et Weider (1991) rapportent que cette espèce est vulnérable lorsqu'elle se trouve en compétition avec d'autres cladocères.

### *Bosmina coregoni*

C'est une espèce qui se rencontre aussi bien dans les milieux oligotrophes qu'eutrophes. Son cycle de développement peut varier d'un milieu à l'autre. Il peut être printanier (Riemann *et al.*, 1990 ; Van der Vlugt *et al.*, 1992) ou automnal (Amrani, 1987 ; Van der Vlugt *et al.*, 1992).

### *Ceriodaphnia pulchella*

Largement répandu, cette espèce est qualifiée d'inconstante par Taticchi *et al.* (1991). Son développement est plus souvent observé en automne (Mason & Abdul-Hussein, 1991, Taticchi *et al.*, 1992). Cependant dans un lac oligotrophe cette espèce présente un développement estival (Amrani, 1987).

### *Acanthocyclops robustus*

C'est une espèce eurytope et cosmopolite (Pont, 1983). Elle est adaptée aux eaux relativement chaudes (Maier, 1990). Son cycle de développement est principalement estival. Cette espèce peut être pérenne (Garnier & Lescher-Moutoué, 1984, Lacroix *et al.*, 1989). Cependant, Vuille (1991) a observé que cette espèce n'apparaît dans le milieu que lorsque la température de l'eau dépasse 14 °C.

### *Thermocyclops crassus*

C'est une espèce strictement estivale. Les premières femelles ovigères apparaissent lorsque la température de l'eau dépasse 10 °C (Maier, 1989). L'entrée de cette espèce en diapause est généralement observée à une température de 15 °C.

### *Eudiaptomus gracilis*

C'est le calanoïde le plus commun des lacs européens (Zankai, 1991). C'est une espèce généralement pérenne. Son développement est observé surtout au printemps et dans une moindre mesure en automne (Serafimova-Hadzisce, 1978; Lacroix *et al.*, 1989)

### *Ceriodaphnia dubia*

Cette espèce est rarement signalée dans les milieux lacustres français, de ce fait on ne dispose pas de données comparatives. Tifnouti *et al.* (1993) ont étudié quelques aspects de la dynamique de cette espèce issue d'un réservoir marocain et à différentes températures en

élevage. D'après ces auteurs, elle ne se développe et ne se reproduit qu'entre 20 et 25°C. Dans le lac Grasmere (Nouvelle Zélande), son développement maximal est observé à une température proche de 20°C (Stout, 1991). Dans le lac Penuelas (Chili), cette espèce est pérenne et la période de fortes densités est située entre septembre et novembre (15 à 19°C) ; le minimum de température observé est de 9,8°C (Schmid-Araya & Zuniga, 1992). Dans le lac Mahinerangi (N.Z), l'espèce est pérenne et la température où elle présente un développement maximum se situe entre 8 et 15°C (température minimale enregistrée : 4°C) (Burns, 1992). D'après ces exemples, on remarque que le *preferendum* thermique de cette espèce n'est pas très strict. L'adaptation de la population au milieu dans lequel elle se trouve est prédominante.

Remarque : En ce qui concerne le calanoïde *Eurytemora velox* nous n'avons que peu de données permettant de dégager les principaux facteurs qui régissent son développement.

## **2.2. Description de l'évolution saisonnière** (fig. 12 et 13)

En 1988, jusqu'au début du mois d'avril les densités des crustacés planctoniques sont très faibles de même que les concentrations en chlorophylle a. Le peuplement est composé à plus de 60 % de cladocères (*D. longispina* et *B. longirostris*), les copépodes sont représentés essentiellement par les stades naupliens. Le phytoplancton est dominé par les Diatomées (*Asterionella formosa* et *Coscinodiscus radiatus*). La température de l'eau durant cette période ne dépasse pas 10 °C.

A partir du mois d'avril, la température de l'eau dépasse 12 °C. On observe une augmentation des effectifs du peuplement de crustacés. Le premier maximum est observé à la fin du mois d'avril ( $8,21 \cdot 10^4$  ind/m<sup>3</sup>). Il est alors composé essentiellement des deux mêmes espèces de cladocères avec une nette augmentation des effectifs de *B. longirostris* par rapport à la période hivernale. Les concentrations en chlorophylle a restent faibles, probablement suite à une consommation des algues par les cladocères au fur et à mesure de leur croissance.

Au début du mois de mai, la température de l'eau dépasse 15 °C, on assiste à une augmentation des concentrations en chlorophylle a qui se poursuit jusqu'à la fin du mois de juin. Le phytoplancton en mai-juin est dominé par plusieurs espèces (*Pediastrum duplex*, *Pediastrum boryanum*, *Melosira varians*, et *Fragilaria capucina*). Parallèlement, les densités de crustacés maintiennent un niveau comparable à ce qui était observé au mois d'avril bien que la composition du peuplement soit différente. Les copépodes sont plus abondants avec une dominance des stades naupliens et des calanoïdes. Les cladocères, moins abondants, sont plus diversifiés. L'importance numérique de *D. longispina* et *B. longirostris* s'est réduite avec l'apparition au mois de juin de *D. cucullata* et *D. brachyurum*. Cette dernière, espèce euritherme, apparaît lorsque la température de l'eau dépasse 17 °C.

— Chlorophylle a  
 - - - Crustacés planctoniques  
 ..... Température

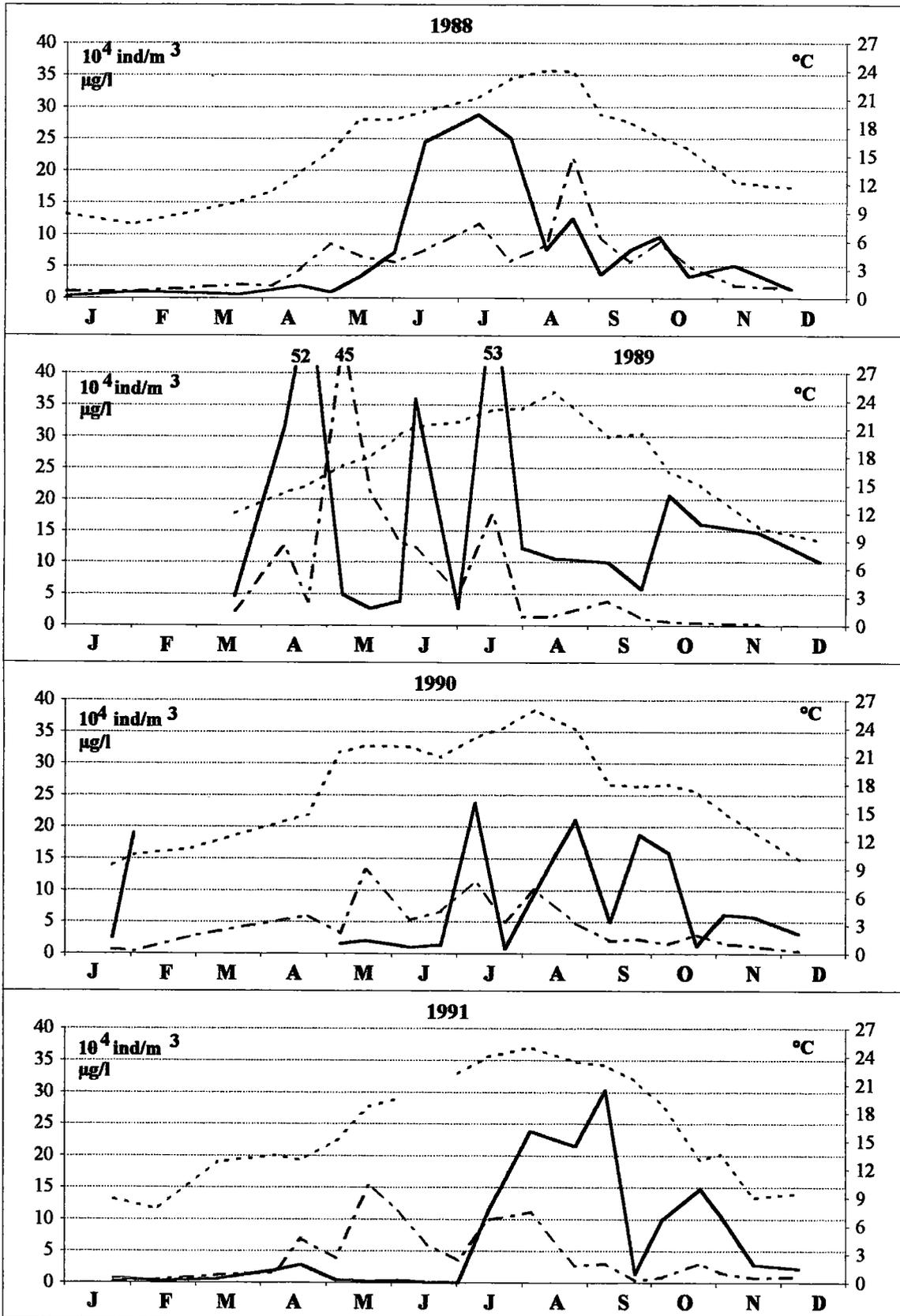


Figure 12: Variations saisonnières des effectifs des crustacés totaux, des concentrations en chlorophylle a et des températures dans la retenue du Mirgenbach (de 1988 à 1991).

Au début du mois de juillet, le peuplement de crustacés atteint un maximum (11,60  $10^4$  ind/m<sup>3</sup>) observé en même temps que la concentration maximale de chlorophylle a. Le phytoplancton est dominé par trois espèces : *C. radiatus*, *Fragilaria crotonensis* et *P. duplex*. Le peuplement de crustacés est composé à 50 % de copépodes et à 50 % de cladocères. Les copépodes sont toujours dominés par les stades naupliens, les cladocères sont composés essentiellement de *D. brachyurum*, *D. longispina* et *D. cucullata*. *B. longirostris* reste présente mais à de faibles effectifs. Cette période est suivie vers la fin du mois de juillet par une chute des densités de crustacés et une chute importante des concentrations en chlorophylle a.

Au mois d'août, on observe une augmentation des densités de crustacés planctoniques qui enregistrent le maximum d'effectifs annuels pendant cette période (22,01  $10^4$  ind/m<sup>3</sup>). Ce maximum est observé sans qu'il y ait une augmentation importante des concentrations en chlorophylle a. Le peuplement phytoplanctonique est dominé par *Eudorina elegans*, *F. corotonesis*, *P. duplex* et *Senedesmus* sp. Le peuplement de crustacés est composé à 60 % de copépodes et à 40 % de cladocères. Les copépodes sont composés essentiellement de stades naupliens (50%) et d'adultes de *T. crassus*. Les cladocères sont plus diversifiés (six espèces) avec l'apparition dans le milieu des *B. coregoni* et *C. pulchella*. On note durant cette période une diminution de l'importance de *D. brachyurum* et *D. cucullata* et une augmentation de celle de *D. longispina*. Cette phase est suivie par une chute conjointe des concentrations en chlorophylle a et des densités des crustacés. Cette chute des concentrations en chlorophylle a est probablement liée à une consommation de la biomasse phytoplanctonique par les crustacés. Les concentrations en nutriment pendant la même période restent élevées et ne sont pas limitantes pour la production algale.

A partir du mois de septembre, on assiste à une réduction progressive des densités des crustacés et des concentrations en chlorophylle a, qui accompagne la chute des températures. Les effectifs de *D. brachyurum* deviennent très faibles à la fin du mois de septembre lorsque la température descend à 17 °C. A partir du mois d'octobre, le peuplement est dominé par les stades naupliens de copépodes. Les cladocères, comme pendant la période printanière, sont dominés par *D. longispina* et *B. longirostris*.

En 1989, on observe une variabilité saisonnière très importante par rapport au cycle annuel précédant. Les prélèvements de janvier et février n'ont pas été réalisés. Dès le mois de mars on observe un premier développement des crustacés qui accompagne l'augmentation de la biomasse phytoplanctonique. Le premier maximum des densités est observé au début du mois d'avril (12,62  $10^4$  ind/m<sup>3</sup>). Il est dû quasi-exclusivement à une seule espèce : *B. longirostris* (76,1 %). Ce démarrage précoce de la biomasse phytoplanctonique et des crustacés est lié à la température qui atteint 12 °C au mois de mars (+ 2 °C par rapport à la même période en 1988). La densité annuelle maximale intervient au début du mois de mai (45,47  $10^4$  ind/m<sup>3</sup>) et suit le maximum de la biomasse phytoplanctonique (chlorophylle a), observé à la fin du mois d'avril. Les crustacés sont dominés par les cladocères (77,1 %) ; *B.*

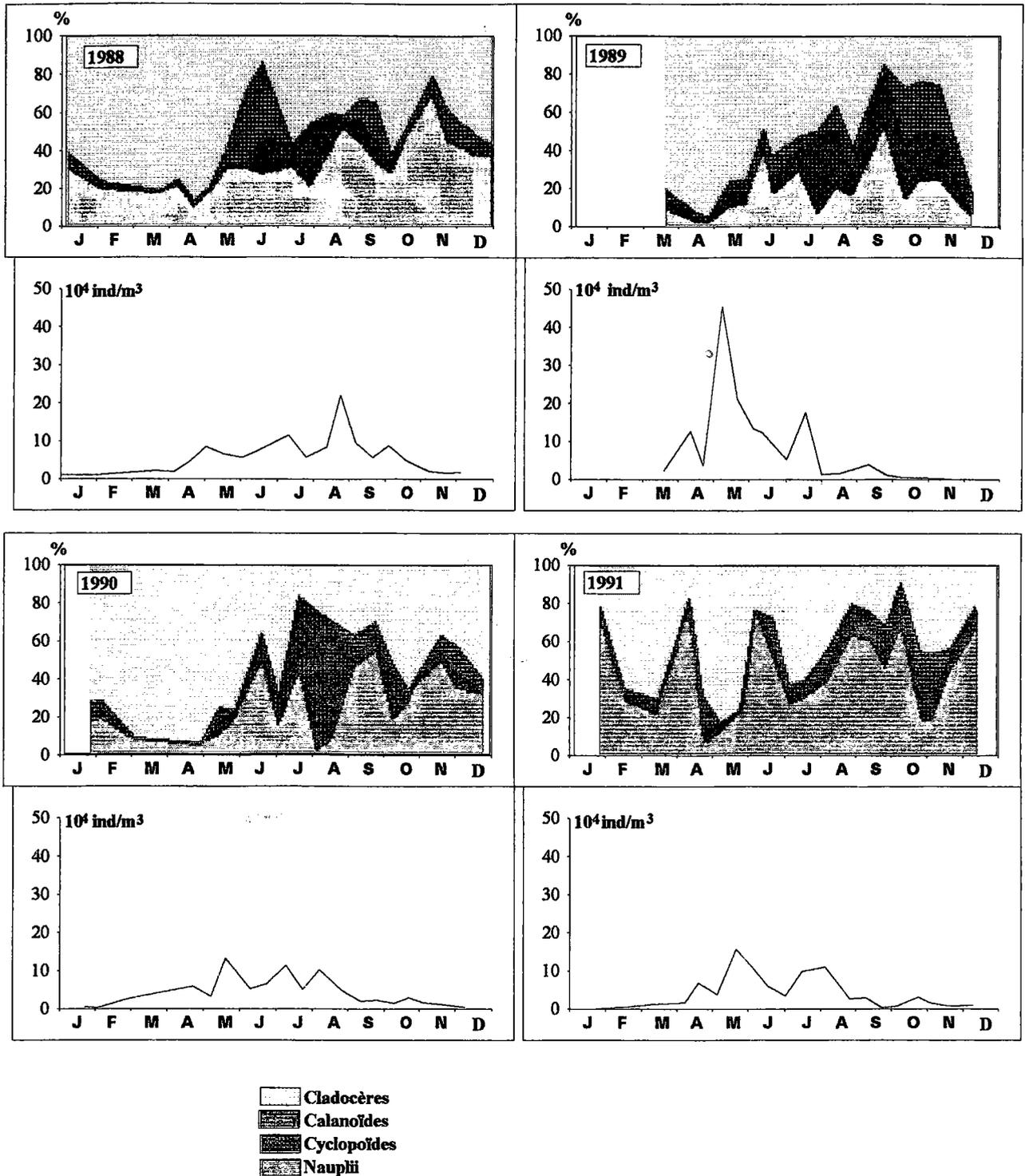


Figure 13: Variations saisonnières des densités relatives et totales des crustacés planctoniques dans la retenue du Mirgenbach de 1988 à 1991.

*longirostris* est le principal cladocère présent pendant cette période (70,0 % des cladocères). Au mois de mai les concentrations en chlorophylle a diminuent et atteignent un niveau comparable à celui observé en mars. Cette chute est observée en même temps que le maximum de densité des crustacés. Les effectifs de ces derniers s'effondrent et cette chute continue jusqu'à la fin du mois de juin. Elle est liée à la réduction des effectifs de *B. longirostris*. Au mois de juin on assiste au développement des populations de *C. pulchella*, *D. brachyurum*, *D. cucullata* et *B. coregoni*. Les copépodes deviennent plus importants et représentent 40 % du peuplement. Durant le mois de juin on assiste à une augmentation de la biomasse phytoplanctonique qui n'est pas accompagné d'une reprise du développement des crustacés qui enregistrent leur minimum estival à la fin du mois de juin. Au mois de juillet un nouveau maximum de la biomasse phytoplanctonique est observé. Celui-ci est accompagné par un nouveau développement du peuplement de crustacés ( $17,63 \cdot 10^4 \text{ ind/m}^3$ ). Pendant ce mois, les crustacés sont composés à 48,8 % de copépodes et à 51,1 % de cladocères. Les copépodes sont dominés par les stades adultes d'*A. robustus* (70,1 %). Les cladocères sont dominés par *D. longispina* (40,3 %), *D. cucullata* (24,4 %) et *C. pulchella* (19,6 %).

A partir du mois d'août, les effectifs des crustacés se maintiennent au niveau le plus faible enregistré durant l'année. Une faible reprise, observée au mois de septembre, est due essentiellement aux stades naupliens (49,9 %). Jusqu'au mois de novembre le peuplement est dominé par les copépodes avec une grande proportion de stades adultes (*A. robustus*, *T. crassus*, *E. gracilis* et *E. velox*). A la fin du mois de novembre et en décembre, la chute des températures entraîne une réduction des effectifs, seuls les cladocères (*D. longispina*, *D. cucullata*, *B. longirostris*) composent le peuplement hivernal.

En 1990, l'amplitude des variabilités saisonnières du peuplement des crustacés et de la biomasse phytoplanctonique est moins importante que les années précédentes.

La biomasse phytoplanctonique de mars à avril n'a pas été mesurée. Cependant, une augmentation de cette biomasse est observée en février. Les densités de crustacés montrent une augmentation régulière tout au long des mois de février et mars. Le peuplement phytoplanctonique est composé de *C. radiatus*, *A. formosa* et *Stephanodiscus hantzschii*. Le peuplement de crustacés est dominé par les cladocères (70 à 90 %) et particulièrement *B. longirostris* (69,1 % du peuplement en mars). Le premier maximum des effectifs de crustacés est observé au mois d'avril ( $5,96 \cdot 10^4 \text{ ind/m}^3$ ) avec *B. longirostris* et *D. longispina* représentant respectivement 71,6 et 20,8 %. A cette date la composition du peuplement phytoplanctonique est comparable aux mois précédents. Jusqu'au mois d'avril, les températures enregistrées sont équivalentes à celles de 1989.

Au mois de mai, la température de l'eau atteint 21 °C (+ 6 et + 4 °C pour la même période, respectivement en 1988 et 1989). Les densités des crustacés atteignent leur maximum annuel pendant cette période ( $13,24 \cdot 10^4 \text{ ind/m}^3$ ). Les cladocères dominent toujours le peuplement (77,6 %). La biomasse phytoplanctonique ne montre pas de développement important. Cette période est suivie par une régression des effectifs des

crustacés liée essentiellement à la diminution des densités de *B. longirostris* et *D. longispina* (début du mois de juin). Parallèlement, les copépodes montrent un développement caractérisé par une importance des stades naupliens. A la fin du mois de juin, on observe une nouvelle augmentation des effectifs des crustacés qui se produit en même temps que la biomasse phytoplanctonique. Le peuplement atteint un maximum en juillet ( $11,45 \cdot 10^4$  ind/m<sup>3</sup>) composé principalement de copépodes (81,6 %, sont essentiellement des stades copépodites et des adultes de cyclopoïdes). Les cladocères, plus diversifiés sont dominés par *D. longispina* et *B. longirostris*. On note pendant la même période l'apparition de *D. brachyurum* et surtout celle d'une nouvelle espèce *Ceriodaphnia dubia*.

D'août à septembre, les copépodes restent la composante majoritaire du peuplement. Chez les cladocères cette période est caractérisée par une régression de l'importance des deux espèces printanières au profit de *D. brachyurum* et *C. dubia*. La biomasse algale reste importante pendant cette période alors qu'on observe une réduction des effectifs de crustacés.

A partir du mois d'octobre le peuplement est composé à égalité de cladocères et de copépodes avec une dominance des stades naupliens chez ces derniers. Les cladocères sont composés principalement de *D. longispina*.

En 1991, les variations saisonnières du peuplement total sont globalement comparables à celles du cycle précédent. Au mois de janvier les effectifs des crustacés sont très faibles ( $0,16 \cdot 10^4$  ind/m<sup>3</sup>). Les stades naupliens constituent l'essentiel du peuplement (67 %). Les cladocères sont composés des deux espèces habituellement rencontrées en hiver *B. longirostris* et *D. longispina*. A partir du mois de février, on assiste au développement parallèle des crustacés et de la biomasse algale. Le premier maximum est observé au mois d'avril ( $6,91 \cdot 10^4$  ind/m<sup>3</sup>). Les cladocères (70 % du peuplement) sont dominés par *D. longispina* et *B. longirostris*.

Le développement annuel le plus important est observé à la fin du mois de mai. Cette prolifération des crustacés se produit alors que les concentrations en chlorophylle a restent très faibles (minimum observé pendant cette période depuis le début de l'étude). Cette situation dure jusqu'à la fin du mois de juin. En dehors des stades naupliens de copépodes, *D. longispina* et *B. longirostris* sont les espèces dominantes. Le peuplement phytoplanctonique est très pauvre pendant cette période. La diminution des effectifs des crustacés à la fin du mois de juin est accompagnée par une augmentation des concentrations en chlorophylle a. Cette croissance de la biomasse phytoplanctonique est suivie en juillet par une reaugmentation des effectifs de crustacés. Plus diversifiés qu'à la période précédente, les crustacés sont toujours dominés numériquement par les stades naupliens de copépodes. Le peuplement algal pour sa part est dominé par *Actinocyclus normanii* et *Ceratium hirundinella*.

Du mois d'août à septembre une chute des densités du peuplement de crustacés est observée alors que la biomasse phytoplanctonique reste très élevée. Le peuplement algale pendant cette période est caractérisé par une dominance de *C. hirundinella* et *A. flosque-*

*aquae*. Le peuplement de crustacés est dominé essentiellement par les copépodes. A partir du mois d'octobre la réduction de l'importance des dinophycées et des cyanobactéries parallèlement à une augmentation de la population d'*A. normanii* entraîne une légère augmentation des densités de crustacés. Les cladocères sont composés essentiellement de *C. dubia*.

### **2.3. Comparaison des évolutions annuelles**

#### **2.3.1. Cladocères** (fig. 14)

En considérant les densités relatives, le peuplement hivernal (janvier à mars), comparable pour les quatre années (sauf janvier et février 1989), est composé des deux espèces hivernales typiques de la retenue : *D. longispina* et *B. longirostris*. Cependant les effectifs des deux espèces sont plus importants en 1990. La raison de ce développement précoce est probablement liée au développement phytoplanctonique dont l'amorce est observée au mois de janvier.

Au début du printemps (avril à mai), les deux populations hivernales dominent toujours le peuplement (densités relatives). Ces deux espèces sont les premières à montrer une augmentation importante de leurs effectifs en profitant de l'augmentation de la biomasse algale. Cependant, les densités sont plus importantes en 1989, de même que la biomasse phytoplanctonique. Les raisons de cet important développement, surtout par rapport aux années 1990 et 1991, sont difficiles à expliquer. Comparativement à 1988, la température relativement élevée peut être à l'origine de ce phénomène. Cependant, en 1990 la température était plus élevée qu'en 1989. De même le niveau des nutriments à la fin de l'hiver, surtout l'ammonium qui est le meilleur indicateur du développement algal dans la retenue, est comparable d'une année à l'autre.

Au mois de juin, le peuplement est plus diversifié en 1989 par rapport aux autres années où les six espèces sont présentes simultanément avec des effectifs plus au moins importants. La comparaison inter-annuelle, pour la même période, montre que le peuplement est dominé par *D. brachyurum* en 1988, *D. longispina* en 1990 et 1991 et toutes les espèces ont une importance égale en 1989. La biomasse phytoplanctonique est comparable entre 1988 et 1989 d'une part et 1990 et 1991 d'autre part. La diversité observée en 1989 est probablement liée à la disponibilité importante des ressources trophiques qui permet un développement de toutes les espèces. Le développement de *B. coregoni* et *C. pulchella* durant cette période se fait surtout, comparativement à 1988, au détriment de *D. brachyurum*.

Aux mois de juillet et août, on note pour toutes les années, sauf 1988, une diminution des effectifs des cladocères par rapport à la période printanière. Cette diminution est liée principalement aux effectifs des espèces qui dominaient au printemps avec notamment *B. longirostris*. Cette période est caractérisée par le développement de nouvelles espèces dont

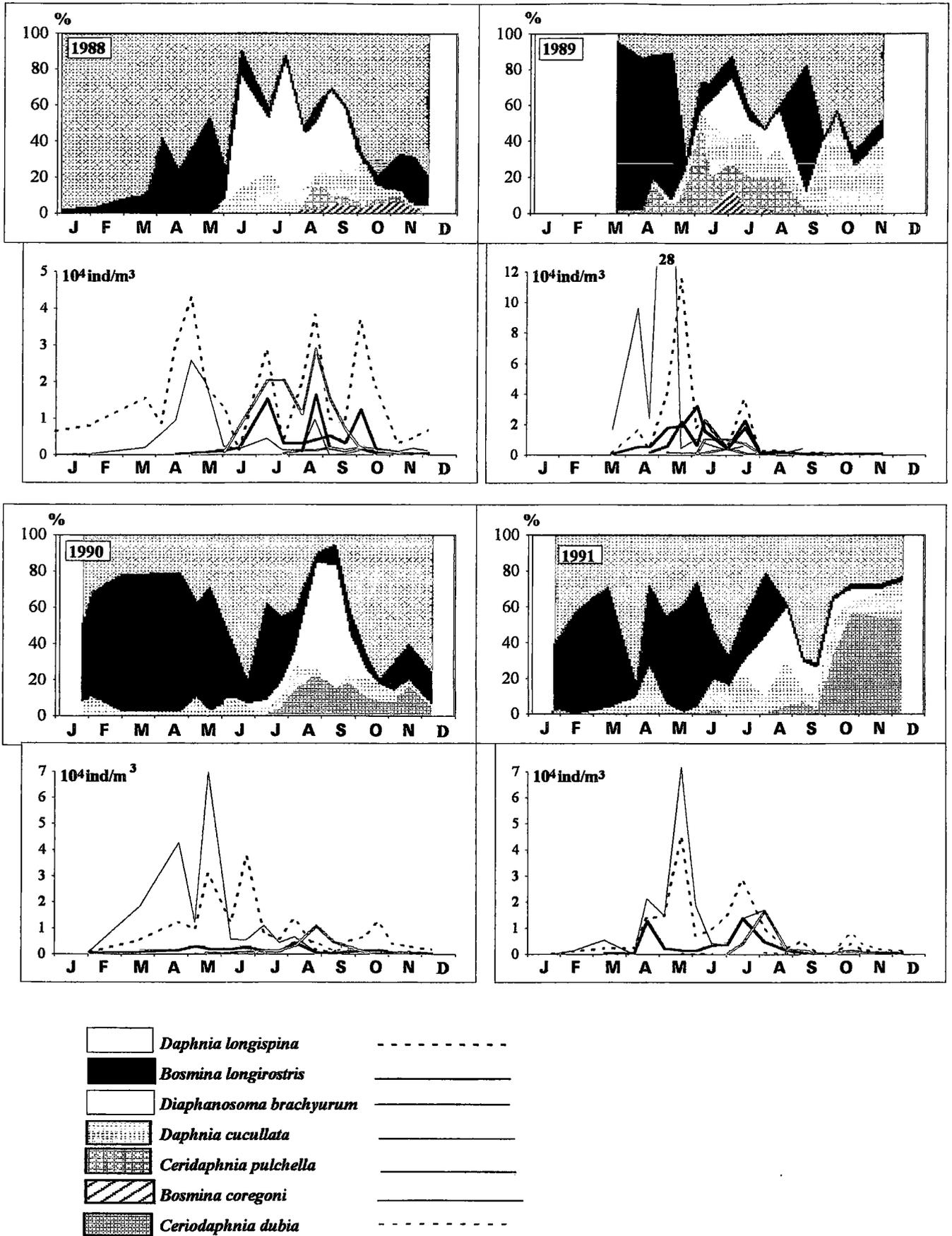


Figure 14: Variations saisonnières des effectifs et des densités relatives des différentes espèces de cladocères dans la retenue du Mirgenbach de 1988 à 1991.

les effectifs ne sont pas très importants (*C. pulchella* et *B. coregoni* en 1988 et *C. dubia* en 1990 et 1991). Les biomasses phytoplanctoniques sont élevées durant cette période.

A partir du mois de septembre, les effectifs des cladocères deviennent faibles avec une dominance de *D. longispina*. Les faibles effectifs observés durant cette période rendent difficile la comparaison des densités relatives.

### **2.3.2. Copépodes (fig. 15)**

La période hivernale (jusqu'à la fin du mois de mars) est caractérisée par de faibles densités de copépodes. En 1988 et 1990 le peuplement est composé essentiellement de stades copépodites de calanoïdes et d'adultes d'*E. gracilis*. En 1991 ce sont les stades copépodites de cyclopoïdes qui sont dominants. Les calanoïdes sont représentés essentiellement par des stades copépodites et des adultes d'*E. velox*. On remarque durant cette période, en 1990, la présence très précoce d'adultes de l'espèce estivale *T. crassus* alors que la température de l'eau ne dépasse pas 11°C.

A partir du mois d'avril, les effectifs des copépodes augmentent et maintiennent un niveau élevé jusqu'à la fin de l'été. A l'exception de l'année 1988 où les calanoïdes dominent le peuplement jusqu'au mois de mai, les cyclopoïdes se développent dès le mois d'avril. Ce développement est particulièrement important en 1990 en raison des températures élevées enregistrées au printemps. Contrairement à ce qui a été observé en 1988 et 1989 où les effectifs printaniers sont principalement dus aux calanoïdes et ceux de la période estivale aux cyclopoïdes, le développement printanier de ces derniers en 1990 a entraîné une réduction importante des densités annuelles. A l'inverse, en 1991, l'essentiel des effectifs annuels des copépodes est lié au développement des calanoïdes.

## **2.4. Discussion**

Dans la nature, les événements de colonisation et d'extinction sont directement liés au potentiel de reproduction et au mode de dispersion des espèces. Les espèces parthénogénétiques comme les cladocères et les rotifères ont une grande capacité de colonisation et de persistance. Un individu, ovigère ou non, constitue un "germoir viable" (Soto, 1989).

Le zooplancton de la retenue du Mirgenbach est dominé par les cladocères. Les calanoïdes sont essentiellement représentés par les deux espèces *E. gracilis* et *E. velox* et les cyclopoïdes par *A. robustus* et *T. crassus*. On notera durant la période de l'étude, pour les cladocères comme pour les copépodes, l'absence d'espèces de grandes tailles. Leur présence a été pourtant signalée en 1986 et 1987 (Pihan, comm. pers.) : les cladocères *Leptodora kindtii* (carnivore) et *D. magna* (filtreur) et le cyclopoïde *Cyclops vicinus* qui est une espèce commune dans les lacs eutrophes (Hansen & Jeppesen, 1992). Les raisons de la disparition de

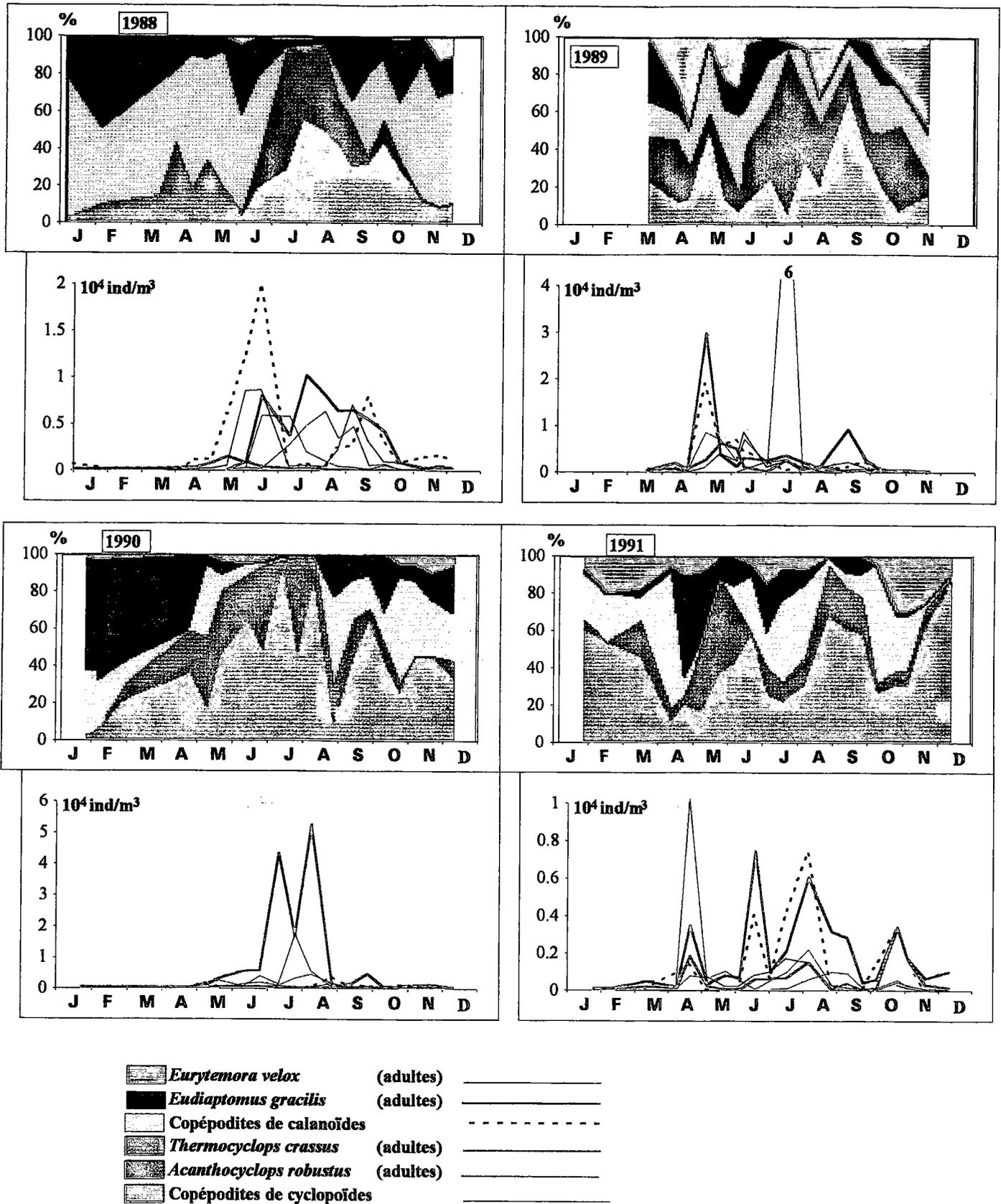


Figure 15: Variations saisonnières des densités relatives des différentes espèces et des densités totales des copépodes dans la retenue du Mirgenbach de 1988 à 1991 (les stades naupliens ne sont pas pris en compte).

ces espèces restent indéterminées. La prédation par les poissons peut être à l'origine de cette disparition d'autant plus que la plupart des espèces disparues avaient des tailles importantes (fig. 16). Ces observations semblent en accord avec l'hypothèse d'efficacité de taille (size-efficiency hypothesis) de Brooks et Dodson (1965) selon laquelle l'élimination des espèces zooplanctoniques de grande taille par les prédateurs planctonophages entraîne une domination du peuplement par des formes de petite taille. Cette situation est d'autant plus marquée quand la prédation est intense.

Les variations saisonnières du peuplement des crustacés planctoniques de la retenue du Mirgenbach montrent une grande hétérogénéité au cours des cycles annuels étudiés. Celle-ci est plus marquée durant les années qui ont suivi la mise en eau (1988 et 1989). Ce phénomène s'inscrit dans le cadre des étapes de transformations que subissent les retenues artificielles à partir de leurs mises en eau (Balvay, 1985). La diversité du peuplement de crustacés planctoniques était particulièrement élevée juste après la mise en eau (1986). En plus des espèces observées en 1988 plusieurs autres étaient présentes, parfois avec des effectifs importants, comme les cladocères *Daphnia magna*, *Daphnia pulex* et *Leptodora kindtii*, et les copépodes *Eudiaptomus vulgaris* et *Cyclops vicinus*. Cette diversité est caractéristique des milieux nouvellement mis en eau. Le réseau trophique n'étant pas encore totalement structuré. Avec le début de l'installation du peuplement ichthyologique, les espèces zooplanctoniques de grandes tailles sont relativement abondantes. Par ailleurs, la décomposition de la matière organique des surfaces immergées (cultures et forêt) favoriserait le développement des espèces détritivores. En effet une grande partie des cladocères filtreurs présents dans la retenue pendant cette période peuvent recourir à un régime détritivore : *Bosmina*, *Daphnia*, *Ceriodaphnia* et *Diaphanosoma*.

La seconde étape dans l'évolution du peuplement de la retenue est observée à partir de 1988 avec la disparition de nombreuses espèces. Le peuplement est moins diversifié avec une dominance des cladocères. Cette phase (1988 et 1989) est caractérisée par une abondance quantitative des crustacés et une prolifération algale importante (en terme de concentration en chlorophylle *a*). D'autre part un important développement de l'algue filamenteuse *Hydrodictyon reticulatum* s'est produit dans la retenue durant ces deux années. Parallèlement à cette évolution on note une augmentation des températures hivernales et un démarrage précoce du développement des crustacés et de la biomasse algale. En 1988, les effectifs des crustacés sont importants au printemps et en été avec un maximum annuel observé au mois d'août. Ce développement est probablement lié à l'abondance des algues de petites tailles comme *Scenedesmus* sp. En 1989 l'essentiel des effectifs annuels est observé au printemps. Il est dû principalement à *B. longirostris* (76,1% du peuplement). Parmi les espèces phytoplanctoniques présentes pendant cette période, *A. Formosa* est la plus dominante. Or cette espèce est considérée de part sa taille (80  $\mu\text{m}$ ) non accessible à *B. longirostris* qui ne peut ingérer des cellules de taille supérieure à 15  $\mu\text{m}$  (Kerfoot et al., 1985) avec une préférence pour des particules dont la taille est comprise entre 1 et 5  $\mu\text{m}$  (Lair, 1991) ce qui laisserait supposer que le développement de *B. longirostris* s'est fait au

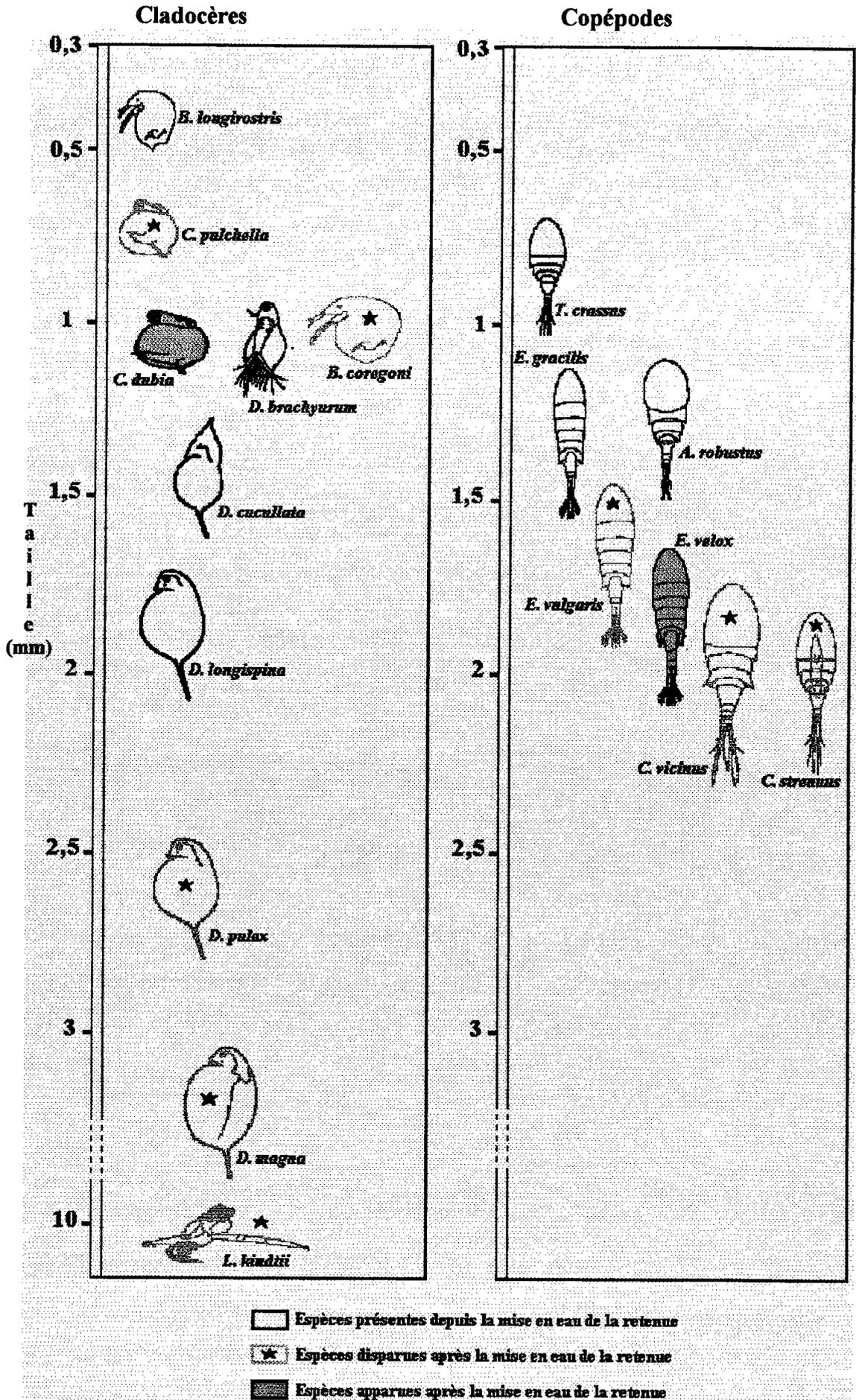


Figure 16: Répartition de la structure de taille des principales espèces de crustacés planctoniques rencontrées dans la retenue du Mirgenbach de 1986 à 1992.

détriment d'autres espèces qui sont consommées au fur et à mesure de leur développement. En ce qui concerne les copépodes, on observe dès le mois de mars, comparativement à 1988, l'apparition dans le milieu des adultes d'*A. robustus* qui est liée à la différence des températures entre les deux cycles annuels avec un réchauffement très précoce de la masse d'eau en 1989.

En 1990 et 1991 le peuplement est caractérisé par une diminution de l'abondance des crustacés de même que la diminution des biomasses annuelles du phytoplancton. On note durant cette période une stabilité dans l'évolution saisonnière des effectifs de crustacés. Le maximum de densités est observé au printemps. Comparativement à la période précédente, le développement printanier des crustacés (essentiellement des cladocères) est observé alors que les concentrations en chlorophylle a restent très faibles. Cette situation est en accord avec ce qui est souvent observé dans les milieux eutrophes. D'après Gliwicz (1990), dans de tels milieux, le zooplancton herbivore exerce un contrôle effectif sur le phytoplancton seulement au début de la saison de développement quand ce dernier est composé essentiellement de nanoplancton vulnérable au broutage. A l'inverse, La période estivale est caractérisée par un développement important du peuplement algal, principalement des dinophycées et cyanobactéries dont les tailles sont incompatibles avec le spectre alimentaire des espèces zooplanctoniques présentes dans la retenue. D'après Geller et Müller (1981) le plus grand cladocère de la retenue *D. longispina* ne peut pas filtrer des particules de taille supérieure à 40  $\mu\text{m}$ .

A partir de 1990 on observe la disparition des deux cladocères : *C. pulchella* et *B. coregoni*. D'après Gulati (1990) cette dernière espèce est considérée comme remplaçante de *B. longirostris* en été. Sa disparition peut être due à l'évolution du statut trophique de la retenue. Des auteurs considèrent que *B. longirostris* remplace *B. coregoni* au cours de l'eutrophisation (Hutchinson, 1967 ; Taticchi *et al.*, 1991). Cependant, plusieurs travaux démontrent que ces deux espèces peuvent coexister dans des milieux très eutrophes (Beattie *et al.*, 1978 ; Gulati *et al.*, 1985 ; Theiss *et al.*, 1990 ; Lammens *et al.*, 1992 a). De même *C. pulchella*, considérée comme espèce inconstante (Taticchi *et al.*, 1991), est remplacée par *C. dubia*. Cette espèce thermophile, décrite comme assez rare en France par Amoros (1984), est signalée dans le lac de Créteil (Lacroix *et al.*, 1989) sans y être abondante. Lorsqu'elles étaient observées dans le milieu, ces deux espèces ont montré une inconstance dans leur période de développement. Elles sont généralement présentes lorsque les ressources trophiques sont importantes (à partir des mois d'août et avril respectivement en 1988 et 1989). Leur disparition est probablement le résultat d'une compétition avec les espèces dont elles sont proches par leurs spectres alimentaires (*D. brachyurum*, *D. cucullata* et *C. dubia*).

Le phénomène d'eutrophisation de la retenue est particulièrement marqué à partir de 1990 avec le développement estival des cyanobactéries. Parmi les deux espèces qui se développent dans la retenue, *Aphanizomenon flos-aquae* est la plus abondante. Elle fait partie des espèces ayant la capacité de fixer l'azote atmosphérique. D'après Paerl (1988) cette espèce peut proliférer dans les lacs eutrophes à la fin du printemps et tout au long de l'été.

Elle prolifère dans des conditions d'enrichissement en phosphore. De plus cette espèce est capable d'accumuler le phosphore lorsque celui-ci est disponible en grande quantité et de ce fait, elle continuera à se développer par la suite même dans des conditions où le phosphore serait un facteur limitant pour le développement algal. Cette caractéristique rend difficile la compréhension du cycle de développement de cette espèce en se basant sur le rapport N/P. Dans la retenue du Mirgenbach, le rapport azote minéral/orthophosphates descend en dessous de 15 depuis 1988 durant l'été (juillet à septembre). Ce seuil caractérise les conditions où l'azote devient un facteur limitant pour le développement algal (OCDE, 1982) et des espèces fixatrices d'azote atmosphérique comme *A. flos-aquae* peuvent être favorisées. Cependant, les avantages que possède cette espèce la rendent plus compétitive vis-à-vis des autres algues même dans des conditions où les nutriments ne sont pas un facteur limitant. Parmi ces avantages : sa capacité à accumuler le phosphore ainsi que son pouvoir de flottaison, qui lui permet de se maintenir dans les couches d'eau qui correspondent le mieux à ses exigences. La seconde espèce de cyanobactéries qui accompagne le développement d'*A. flos-aquae* est *Microcystis aeruginosa*. C'est une espèce coloniale qui n'a pas la capacité de fixer l'azote atmosphérique. Elle se rencontre dans les lacs mesoeutrophes à hypereutrophes (Paerl, 1988).

Depuis 1990 l'évolution saisonnière des crustacés planctoniques est voisine de ce qui est habituellement observé dans les lacs eutrophes. La succession saisonnière du zooplancton est caractérisée par un maximum de développement au printemps, un minimum au milieu de l'été et une petite prolifération à la fin de l'été et en automne (Ewald, 1991). Dans la retenue du Mirgenbach, les crustacés estivaux appartiennent à des espèces de petite taille : les cladocères *D. brachyurum*, *Ceriodaphnia dubia*., *D. cucullata*, *D. longispina* et les copépodes *A. robustus* et *T. crassus*. Dans les écosystèmes aquatiques, le phytoplancton constitue la principale source de nourriture pour une grande partie d'espèces zooplanctoniques. Cependant, la présence du phytoplancton n'est pas toujours synonyme de disponibilité pour ces espèces animales. La qualité de nourriture disponible pour le zooplancton est l'un des facteurs importants qui détermine son développement. Les crustacés microfiltreurs ont un spectre d'alimentation souvent limité au nannoplancton. D'après Hanazato & Yasuno (1985), l'efficacité de contrôle du phytoplancton par les cladocères diminue avec l'eutrophisation à cause des proportions élevées d'algues de grandes tailles non accessibles à ces organismes. Cette situation est particulièrement visible durant la période estivale. La plupart des espèces phytoplanctoniques présentes dans la retenue du Mirgenbach en été ont une taille supérieure au spectre alimentaire des espèces de crustacés présents au même moment. Ceci peut être l'un des facteurs explicatifs des faibles effectifs observés durant cette période. A l'inverse, au printemps, le développement d'espèces phytoplanctoniques de petites tailles est suivi par une augmentation de l'abondance du zooplancton qui exerce un contrôle important sur ces algues. Le développement du zooplancton atteint un seuil d'abondance non compatible avec le maintien du développement ce qui entraîne une dépression du peuplement phytoplanctonique qui correspond généralement à la phase

d'abondance zooplanctonique maximale. Lorsque la turbidité de l'eau dépend du phytoplancton, cette période correspond à la phase "d'eaux claires". Une forte corrélation existe entre les concentrations en chlorophylle a et les matières en suspensions totales ( $p < 0,01$ ). Cette période marque une transition entre le développement des algues de petite et grande taille en relation avec la ré-augmentation des concentrations des nutriments phosphore et ammonium. Cet accroissement est surtout marqué à partir de 1990. La part du zooplancton dans la régénération de ces éléments ne doit pas être négligeable. En effet, il a été démontré que le zooplancton joue un rôle important dans le flux des nutriments que ce soit dans leur régénération (Lehman, 1980) ou dans leur sédimentation (Mazumder *et al.*, 1989). Le taux de régénération des nutriments diffère selon les espèces et la saison. Ainsi Hessen *et al.* (1992) ont observé que le taux de régénération du phosphore est plus important au printemps et en automne et que les cladocères y contribuent pour 50 %.

Le niveau trophique des lacs est principalement fonction du niveau des nutriments mais il est aussi influencé par les facteurs biotiques (Henrikson *et al.*, 1980). En plus des ressources trophiques, la prédation par les invertébrés ou les vertébrés joue un rôle non négligeable dans la détermination de l'évolution du peuplement zooplanctonique. Les interactions entre le zooplancton et les poissons ont fait l'objet de nombreux travaux. Les poissons peuvent influencer la structure du zooplancton directement par prédation (Gophen *et al.*, 1988 ; Gophen & Threlkeld, 1989 ; Evans, 1990 ; Hanazato *et al.*, 1990 ; Meijer *et al.*, 1990 ; Zagarese, 1991) ou indirectement en agissant sur d'autres paramètres du milieu (Faafeng & Brabrand, 1990 ; Lyche *et al.*, 1990 ; Miura, 1990). La pression par prédation engendre souvent des réponses comportementales du zooplancton (Levy, 1990 ; Lair, 1991 ; Bollens & Stearns, 1992). Dans la retenue du Mirgenbach, le peuplement piscicole est dominé par les cyprinidés. L'interaction entre ces derniers et le zooplancton est exposée dans un chapitre ultérieur.

### **3. Conclusion**

L'évolution du peuplement de crustacés planctoniques depuis la création de la retenue du Mirgenbach est caractérisée par des variations importantes liées à l'évolution de ce milieu vers son état "d'équilibre". Les grands changements qui ont affecté le peuplement résident en grande partie dans la disparition d'un grand nombre d'espèces observées dans ce milieu lors des premières années qui ont suivi sa mise en eau. La plupart des espèces qui se sont maintenues sont caractéristiques des milieux limniques et sont largement répandues. Parallèlement on a observé l'apparition de certaines espèces peu communes, qui semblent bien adaptées aux conditions de cette retenue comme le calanoïde eurymalain : *Eurytemora velox* et le cladocère thermophile : *Ceriodaphnia dubia*.

En ce qui concerne les cycles biologiques des différentes espèces présentes dans la retenue, on remarque que depuis 1990, la majorité des espèces sont pérennes. Seules les deux espèces qui présentent un *preferendum* thermique très strict : le cladocère *D. brachyurum* et le cyclopoïde *T. crassus* présentent un développement estival. Quant au cladocère *C. dubia*, ses exigences thermiques sont très variables mais durant les deux années où elle est présente elle montre plutôt un développement estival.

Cette description de l'évolution de la composition du peuplement et du cycle saisonnier des différentes espèces reste valable seulement dans la partie de la retenue situées dans la zone soumise au circuit hydraulique. Dans le chapitre suivant nous allons vérifier la représentativité des résultats obtenus par rapport à l'ensemble de la retenue, ainsi que les interactions entre les différentes populations.

## Chapitre II

# REPARTITION SPATIALE ET DYNAMIQUE DES CRUSTACES PLANCTONIQUES

**MATERIEL ET METHODES**

La connaissance de la composition faunistique du peuplement et des variations saisonnières de l'abondance des principales populations de crustacés planctoniques dans une seule station nous a amené à poser la question de savoir si l'étude menée jusqu'à présent est représentative de ce qui se passe à l'échelle de la retenue. Cette question est d'autant plus importante que l'étude des paramètres environnementaux a montré que ces derniers ne présentent pas de grandes variations spatiales. D'un autre côté l'étude qui a suivie la mise en eau de la retenue a porté seulement sur le dénombrement des différentes espèces, dans cette partie nous allons nous intéresser à la dynamique spatio-temporelle des différentes populations. Le protocole élaboré pour cette étude est résumé dans le tableau III.

**Tableau III - Protocole de l'étude.**

Objectifs	Moyens	Méthodes
Composition spatiale et temporelle du peuplement. Cinétique des populations.	Etude de la variabilité spatiale et temporelle de la composition globale et spécifique. - Evolution temporelle. - Variabilité spatiale. - Rôles des différentes espèces. - Interactions entre les espèces. - Démographie des populations.	- Echantillonnage : trait vertical - Filet : 83 µm - Lieu : 5 stations représentatives des différents habitats de la retenue. - Campagnes : hebdomadaires au printemps et en été et bimensuelles le reste de l'année. - Période : mars 1992 - mars 1993.

### **1. Choix des stations**

Au total, 5 stations sont échantillonnées durant la période de l'étude. Ces stations sont réparties sur trois zones principales de la retenue en fonction de leurs situation par rapport aux ouvrages de prise et de rejet des eaux (fig. 2). Aux trois stations décrites dans le chapitre précédent (1, 3 et 5) nous avons rajouté les stations 2 et 4 :

- La station 2 (profondeur 9 m) est située en aval près du rejet et exposée aux vents.
- La station 4 (profondeur 15 m) est située près de la prise d'eau et exposée aux vents.

### **2. Fréquence de prélèvement**

*"The sampling interval in temperate and alpine water bodies needs to consider the generation time of dominate organisms during their growing period"* (Bottrell et al., 1976). Dans le cas des crustacés planctoniques (animaux poïkilothermes), le temps de génération dépend, en dehors de l'influence d'autres facteurs, principalement de la température, le temps de renouvellement des populations le plus court s'observe en été. La fréquence d'échantillonnage se trouve ainsi dépendante de la saison. Dans notre cas, le pas de temps des prélèvements est hebdomadaire d'avril à septembre et bimensuel ou mensuel le reste du temps.

### 3. Echantillonneur

Parmi les échantillonneurs utilisables figurent la bouteille fermante, le filet type Clarke-Bumpus et le filet vertical. Les deux premiers échantillonneurs nécessitent une multiplication des relevés ; un échantillon représentatif dans une station exige des prélèvements à différentes profondeurs. Pour une étude régulière comme celle entreprise ici, nous avons opté pour des prélèvements de zooplancton par des traits verticaux à l'aide d'un filet cylindro-conique de diamètre d'ouverture de 25 cm, d'une longueur de 1 m avec une ouverture de vide de maille de 83µm. Dans la littérature, c'est l'échantillonneur le plus souvent choisi du fait de sa facilité d'utilisation car il intègre l'ensemble de la colonne d'eau évitant ainsi les problèmes liés à la variabilité de la répartition verticale des organismes planctoniques au cours de la journée.

Pour optimiser l'utilisation du filet à plancton, certaines caractéristiques doivent être respectées :

- Le rapport entre la longueur et le diamètre d'ouverture doit être compris entre 4 et 5. Dans notre étude ce rapport est égal à 4.
- Le rapport entre la surface d'entrée et la surface de sortie doit être supérieur à 3 (Tranter & Smith, 1968). Ce rapport dépend de la surface d'entrée, de la porosité et de la surface filtrante.

$$R = a \cdot (B / A)$$

a : Surface de la totalité de la partie filtrante  
B : Porosité  
A : Surface d'entrée

Le rapport R du filet utilisé est voisin de 11.

Le volume d'eau théoriquement filtré est calculé d'après la formule  $V = \pi \cdot r^2 \cdot d$  où d est la hauteur de la colonne d'eau prospectée et r le rayon d'ouverture du filet. Le nombre d'individus récoltés est proportionnel à l'abondance et au comportement de l'espèce dans le milieu. Généralement un seul trait vertical ne suffit pas à estimer avec un minimum d'erreur les effectifs de chaque espèce. Un test réalisé en mai 1991 a permis de déterminer le nombre minimum de traits verticaux nécessaires pour obtenir une précision de 20 % (le seuil généralement admis est de 20 à 25 %). Pour ce test, dix échantillons correspondant chacun à un trait sont analysés séparément. Les résultats sont résumés dans le tableau IV.

Pour chaque espèce ou stade, l'erreur commise en pourcentage de la moyenne est

calculée d'après la formule d'Elliot (1971) :  $D = \frac{\sqrt{s^2/n}}{m}$  où m est la moyenne sur les dix

échantillons,  $s^2$  la variance et  $n = 10$  ; D est l'indice de précision. Cette méthode est inspirée des travaux de Bressac (1985).

D'après nos résultats, D varie de 9,3 à 14,5 %. Le nombre minimum d'échantillons nécessaires pour obtenir une précision de 20 % est calculé d'après la formule précédente

$$n = \frac{s^2}{D^2 \cdot m^2}$$

Dans notre cas, n varie de 2,1 à 5,3 suivant les espèces. Cet indice de précision

ne semble pas lié uniquement à l'abondance de l'espèce. Ainsi chez *Daphnia longispina* l'erreur de l'échantillonnage est supérieure à d'autres espèces dont les effectifs sont très faibles. Cette situation est probablement liée au mode de répartition des différentes espèces (formation d'essaims chez les daphnies par exemple).

Le calcul de n.p. pour l'ensemble du peuplement est de 1,5. En conclusion d'après ces résultats, nous avons décidé que chaque échantillon dans une station correspondrait à deux traits verticaux. Tous les échantillons sont prélevés entre 10h et 12h.

**Tableau IV - Calcul du nombre de prélèvements nécessaires pour obtenir des échantillons représentatifs.**

Espèces	n	m (ind/m <sup>3</sup> )	S	D	np
<i>Daphnia longispina</i>	10	53982	22149	0,130	4,2
<i>Bosmina longirostris</i>	10	79864	23375	0,093	2,1
<i>Daphnia cucullata</i>	10	2728	1037	0,120	3,6
Nauplii	10	53835	24128	0,142	5,0
Copépodites cyclopoïdes	10	1720	677	0,124	3,9
Copépodites calanoïdes	10	269	123	0,145	5,3
Calanoïdes adultes	10	535	175	0,104	2,7
Cyclopoïdes adultes	10	621	235	0,120	3,6
Peuplement total	10	193556	46782	0,076	1,5

m : moyennes.

S : écart type.

D : index de précision pour 10 prélèvements (n).

np : nombre de prélèvements nécessaires pour obtenir une précision de 20%.

#### **4. Sous-échantillonnage et dénombrement**

Le sous-échantillonnage et le comptage est réalisé de la même manière que ce qui est décrit dans la chapitre précédent.

#### **5. Détermination des biomasses**

##### **Régression taille-poids**

Nous avons utilisé cette méthode pour la détermination des biomasses du zooplancton. Cette méthode est basée sur l'établissement d'équations mathématiques reliant les poids et les tailles des organismes planctoniques. Les équations utilisées sont celles établies par Dumont *et al.* (1975) ainsi que Bottrel *et al.* (1976).

Pour minimiser les erreurs sur le calcul des biomasses des cladocères, les effectifs de chaque espèce sont répartis en classes de tailles. Cette séparation est réalisée par tamisage sur

différentes ouvertures de mailles (130 à 700  $\mu\text{m}$ ). Le nombre de classes est déterminé en fonction de la taille maximale de l'espèce et de sa forme (tableau V). Cette méthode est empruntée aux travaux de Baudouin (1971) et Lair (1975). Les biomasses de chaque espèce sont calculées en attribuant à chaque classe de taille un poids moyen individuel (Wetzel & Likens, 1991).

Equations des régressions taille-poids utilisées pour la détermination des biomasses des différentes espèces.

Cladocères :		
<i>Daphnia longispina</i>	$LnW_{(\mu\text{g})} = 1,37 + 2,5567 LnL_{(\text{mm})}$	(Bottrel et al., 1976)
<i>Bosmina longirostris</i>	$W_{(\mu\text{g})} = 26,6L_{(\text{mm})}^{3,13}$	(Dumont et al., 1975)
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	$LnW_{(\mu\text{g})} = 1,6242 + 3,0468 LnL_{(\text{mm})}$	(Bottrel et al., 1976)
<i>Ceriodaphnia dubia</i> *	$W_{(\mu\text{g})} = 5,91.10^{-6} L_{(\mu\text{m})}^{2,02}$	(Dumont et al., 1975)
<i>Daphnia cucullata</i>	$W_{(\mu\text{g})} = 1,5.10^{-8} L_{(\mu\text{m})}^{2,84}$	(Dumont et al., 1975)
Cyclopoïdes :		
<i>Copé poditès</i>	$W_{(\mu\text{g})} = 1,10.10^{-5} L_{(\mu\text{m})}^{1,89}$	(Dumont et al., 1975)
Adultes	$W_{(\mu\text{g})} = 1,10.10^{-8} L_{(\mu\text{m})}^{2,75}$	(Dumont et al., 1975)
Calanoïdes	$W_{(\mu\text{g})} = 7,9.10^{-7} L_{(\mu\text{m})}^{2,33}$	(Dumont et al., 1975)

\*pour *C. dubia* nous ne disposons pas de données sur la relation taille-poids. Nous avons utilisé celle établie pour *C. reticulata* dont la taille est la plus proche de celle de *C. dubia*.

Tableau V - Répartition par classes de taille des différentes espèces de cladocères après tamisage.

Espèce	<i>D. longispina</i>	<i>B. longirostris</i>	<i>C. dubia</i>	<i>D. brachyurum</i>	<i>D. cucullata</i>
Classe	Taille moyenne (mm) $\pm$ E.type				
1	0,60 $\pm$ 0,05	0,26 $\pm$ 0,03	0,43 $\pm$ 0,06	0,54 $\pm$ 0,06	0,49 $\pm$ 0,05
2	0,78 $\pm$ 0,08	0,39 $\pm$ 0,06	0,60 $\pm$ 0,07	0,72 $\pm$ 0,07	0,70 $\pm$ 0,06
3	1,08 $\pm$ 0,08	> 0,4	0,77 $\pm$ 0,09	0,93 $\pm$ 0,09	0,95 $\pm$ 0,10
4	1,28 $\pm$ 0,09		> 0,8	> 0,93	> 0,95
5	> 1,3				

Pour les copépodes, les stades naupliens (cyclopoïdes et calanoïdes non différenciés) n'entrent pas dans le calcul des biomasses. Pour les stades adultes et copépodites de chaque espèce, la longueur des individus est mesurée par la distance séparant le bord antérieur du céphalothorax de l'extrémité postérieure de la furca ( sans les soies). Pour chaque campagne, les longueurs des mâles et des femelles ainsi que les longueurs moyennes des copépodites (sans différenciation de stade) sont mesurées pour chaque espèce.

Tailles extrêmes (en  $\mu\text{m}$ ) des adultes des espèces de copépodes étudiées

	Mâles	Femelles
<i>A. robustus</i>	750 -1200	950 -1400
<i>T. crassus</i>	580 - 690	720 -1040
<i>E. gracilis</i>	1060-1220	1130 -1320
<i>E. velox</i>	1320 -1560	1460 - 1880

## 6. Paramètres démographiques

Le taux de natalité ( $b$ ) est calculé d'après la formule de Paloheimo (1974) :

$$b = \frac{\text{Ln}[(C/N) + 1]}{D}$$

C : nombre d'oeufs ou d'embryons par unité de volume.

N : densité de la population.

D : durée de développement embryonnaire. Ce paramètre dépend de la température, il est calculé d'après la formule de Bottrel *et al.* (1976) :

$$\text{Ln } D = \text{Ln } a + b\text{Ln}T + c(\text{Ln}T)^2$$

T : température.

Pour les daphniidae,  $\text{Ln } a = 3,3956$  ;  $b = 0,2193$  et  $c = -0,3414$

Le taux de croissance de la population est calculé pour chaque paire successive de densité en se basant sur l'équation de croissance instantanée d'Edmondson (1971) :

$$r = (\text{Ln}N_{t_2} - \text{Ln}N_{t_1})/Dt$$

$N_{t_1}$  et  $N_{t_2}$  : densités de la population aux temps  $t_1$  et  $t_2$ .

Le taux de mortalité est calculé d'après Lynch (1982) :

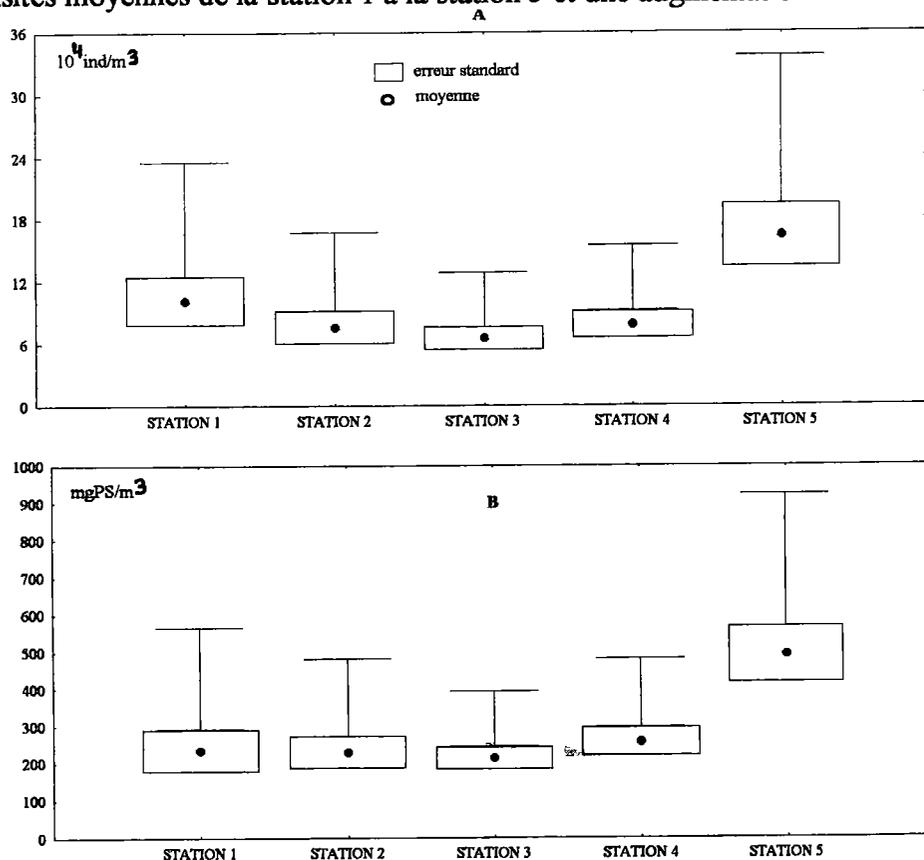
$$m = b - r$$

**RESULTATS ET DISCUSSION**

## 1. Distribution longitudinale

### 1.1. Peuplement global

Le profil des densités moyennes annuelles (fig. 17) montre une diminution progressive des densités moyennes de la station 1 à la station 3 et une augmentation aux stations 4 et 5.



**Figure 17 : Répartition spatiale des densités (A) et des biomasses (B) moyennes annuelles du peuplement global.**

Les densités moyennes annuelles du peuplement global montrent une certaine symétrie par rapport au point central de la retenue (station 3), avec une augmentation au fur et à mesure que l'on se déplace vers les deux cornes de la retenue (stations 1 et 5). Cependant, la comparaison des densités (test de rang de Wilcoxon) montre que seule la station 5 se différencie significativement des quatre autres ( $p < 0,001$  pour les stations 2 et 3 ;  $p < 0,01$  pour les stations 1 et 4). La répartition longitudinale des biomasses moyennes annuelles présente le même schéma général que les densités avec cependant de plus faibles variations entre les 4 premières stations et une augmentation à la station 5. L'analyse de ces moyennes ne donnent qu'une image globale de la répartition du peuplement où les espèces ou groupes d'espèces n'adoptent pas forcément la même distribution.

Les densités et les biomasses moyennes annuelles des cyclopoïdes augmentent régulièrement de la station 1 à la station 5. Pour les calanoïdes, le schéma est différent, les densités et les biomasses décroissent de la station 1 à la station 3 et réaugmentent aux

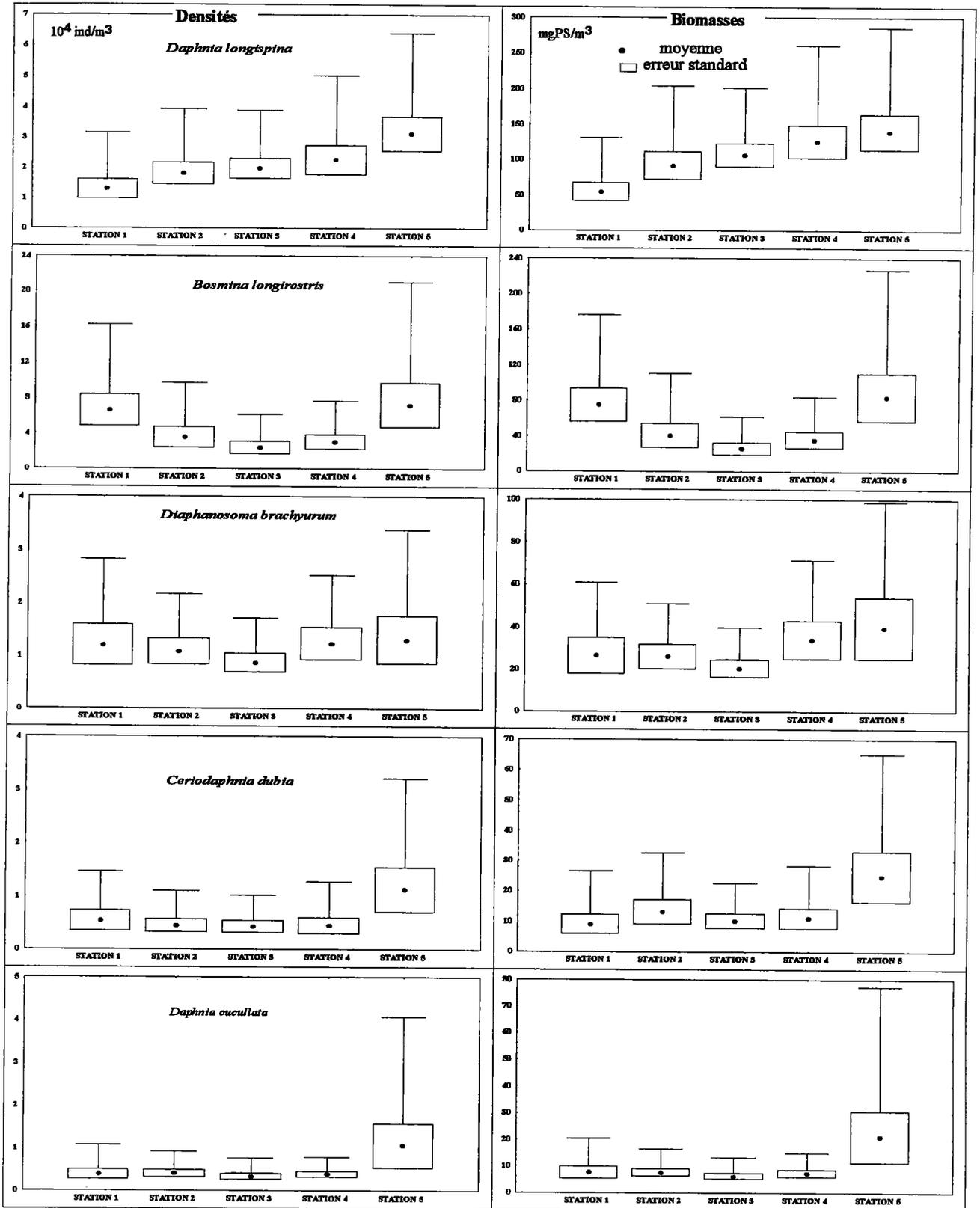


Figure 18: Variations spatiales des moyennes annuelles des densités et des biomasses des cladocères.

stations 4 et 5. Les cladocères présentent deux répartitions différentes suivant que l'on s'intéresse aux densités ou aux biomasses. Les densités moyennes présentent la même répartition que celles des calanoïdes, les biomasses moyennes montrent une augmentation de la station 1 à la station 5.

### 1.2. Répartition longitudinale des espèces.

Tableau V - Comparaison des biomasses des différentes espèces dans les différentes stations. Test de rang de Wilcoxon.

<i>D. longispina</i>					<i>B. longirostris</i>				<i>D. brachyurum</i>				<i>C. dubia</i>			
	St: 1	St: 2	St: 3	St: 4	St: 1	St: 2	St: 3	St: 4	St: 1	St: 2	St: 3	St: 4	St: 1	St: 2	St: 3	St: 4
St: 2	**				**				ns				ns			
St: 3	***	**			***	ns			ns	ns			ns	ns		
St: 4	***	*	ns		**	ns	ns		ns	ns	ns		ns	ns	ns	
St: 5	***	*	ns	ns	ns	*	**	*	ns	ns	ns	ns	**	**	ns	*
<i>D. cucullata</i>					<i>A. robustus</i>				<i>T. crassus</i>				<i>E. gracilis</i>			
	St: 1	St: 2	St: 3	St: 4	St: 1	St: 2	St: 3	St: 4	St: 1	St: 2	St: 3	St: 4	St: 1	St: 2	St: 3	St: 4
St: 2	ns				ns				*				ns			
St: 3	ns	ns			**	ns			ns	ns			ns	ns		
St: 4	ns	ns	ns		*	ns	ns		*	ns	ns		ns	ns	ns	
St: 5	***	***	***	***	***	***	**	*	ns	**	**	**	***	***	**	*
<i>E. velox</i>					ns : non significative * p < 0,05 ** p < 0,01 *** p < 0,001 n = 35											
	St: 1	St: 2	St: 3	St: 4												
St: 2	ns															
St: 3	ns	**														
St: 4	ns	ns	ns													
St: 5	**	*	**	*												

#### *Daphnia longispina.*

La répartition spatiale de *D. longispina* (fig. 18) se traduit par une augmentation progressive des densités et biomasses moyennes annuelles de la station 1 à la station 5. Dans le cas des densités, seule la station 5 se différencie significativement des autres stations. Ce schéma est différent dans le cas des biomasses. Cette situation est liée à la structure de la population qui diffère selon la station. Cette structure, basée sur la contribution des différentes classes de tailles aux biomasses annuelles (ces classes sont séparées de la même façon que pour le calcul des biomasses) (fig. 19), permet de distinguer trois types de zone : les zones profondes (stations 3 et 4) où les daphnies de la plus grande classe de taille sont abondantes ; les zones les moins profondes (stations 1 et 5) et une zone intermédiaire (station 2).

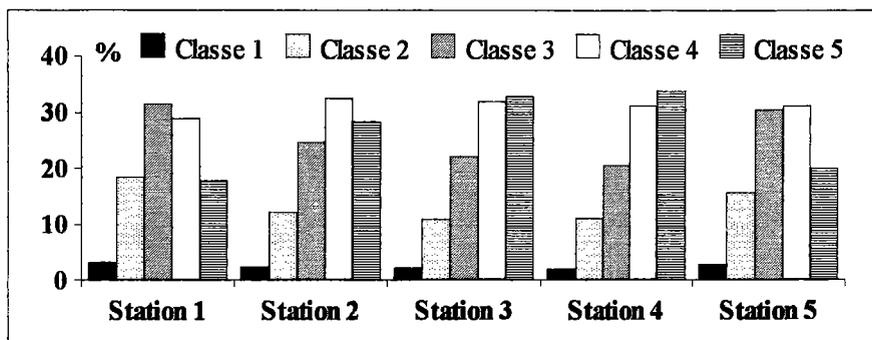


Figure 19 : Contribution des différentes classes de tailles de *D. longispina* aux biomasses annuelles dans les cinq stations. (taille moyenne en mm : classe 1 : 0,60 - classe 2 : 0,78 - classe 3 : 1,08 - classe 4 : 1,28 ; classe 5 : > 1,3)

### *Bosmina longirostris.*

Les répartitions spatiales des densités et des biomasses de *B. longirostris* (fig. 18) sont comparables. Elles montrent une diminution régulière de la station 1 à la station 3, puis une augmentation pour les stations 4 et 5. Cependant seules les stations 1 et 5 se différencient significativement des autres stations (tableau V) avec des degrés de signification comparables pour les densités et les biomasses. *B. longirostris* est le plus petit cladocère présent dans la retenue du Mirgenbach.

### *Diaphanosoma brachyurum.*

Cette espèce dont la présence dans le milieu est limitée à la période estivale ne connaît pas de grandes variations spatiales (fig. 18). Les densités et les biomasses moyennes annuelles ne révèlent pas de grandes variations entre les stations. La moyenne minimale est observée à la station 3 et la maximale à la station 5 mais c'est la seule espèce de la retenue dont les moyennes par station ne diffèrent pas significativement.

### *Ceriodaphnia dubia*

Les effectifs et les biomasses de cette espèce montrent une homogénéité spatiale sur une grande partie de la retenue. Seule la station 5 est significativement différente des autres stations (fig. 18 et tableau V).

### *Daphnia cucullata*

Cette espèce montre une grande homogénéité des effectifs et des biomasses dans les quatre premières stations (fig. 18). La station 5, se différencie significativement du reste de la

retenue. Elle est caractérisée par des effectifs et des biomasses élevés et une variabilité saisonnière plus importante.

### *Acanthocyclops robustus*

La biomasse moyenne annuelle de la station 5 est significativement supérieure aux valeurs des quatre autres stations qui par ailleurs ne diffèrent pas entre elles (fig. 20 et tableau V). En ce qui concerne les effectifs, la distribution générale est semblable à celle des biomasses avec une distinction nette de la station 5 par rapport au reste de la retenue.

### *Thermocyclops crassus.*

C'est la plus petite espèce de copépode de la retenue. Les densités et les biomasses de cette espèce présentent la même distribution que celle observée précédemment pour le cladocère *B. longirostris*. Les deux stations littorales 1 et 5 se distinguent nettement des autres stations par des effectifs et des biomasses moyennes annuelles élevés (fig. 20 et tableau V).

### *Eudiaptomus gracilis et Eurytemora velox.*

Nous avons constaté précédemment que ces deux calanoïdes semblent se remplacer au cours du cycle annuel. Durant leur période de présence, la distribution spatiale de ces deux espèces est généralement comparable. Les densités et les biomasses moyennes annuelles sont plus élevées dans les stations littorales (1 et 5) et nettement plus faibles dans la zone pélagique (fig. 20). Pour les deux espèces, le maximum de biomasse est observé dans la station 5.

## **2. Evolution temporelle du peuplement**

### **2.1. Densités et biomasses totales** (fig. 21)

Pendant le cycle annuel de l'étude, la période de développement du peuplement de crustacés planctoniques s'étend de mars à fin octobre. Une réduction importante du peuplement, tant en effectif qu'en biomasse, est observée de fin octobre à février à l'exception de la station 5 où une petite prolifération est observée à la fin du mois de novembre. Les densités moyennes annuelles du peuplement global sont de 14,20 - 11,01 - 9,90 - 11,07 et 23,88  $10^4$  ind/m<sup>3</sup> respectivement de la station 1 à la station 5. Les biomasses moyennes annuelles pour la même période sont de 234,6 - 229,6 - 213,6 - 258,1 et 490,6 mgPS/m<sup>3</sup>. L'amplitude annuelle des valeurs varie d'une station à l'autre pour les effectifs mais surtout pour les biomasses. De la station 1 à la station 5, les facteurs de variations sont de 198 - 132

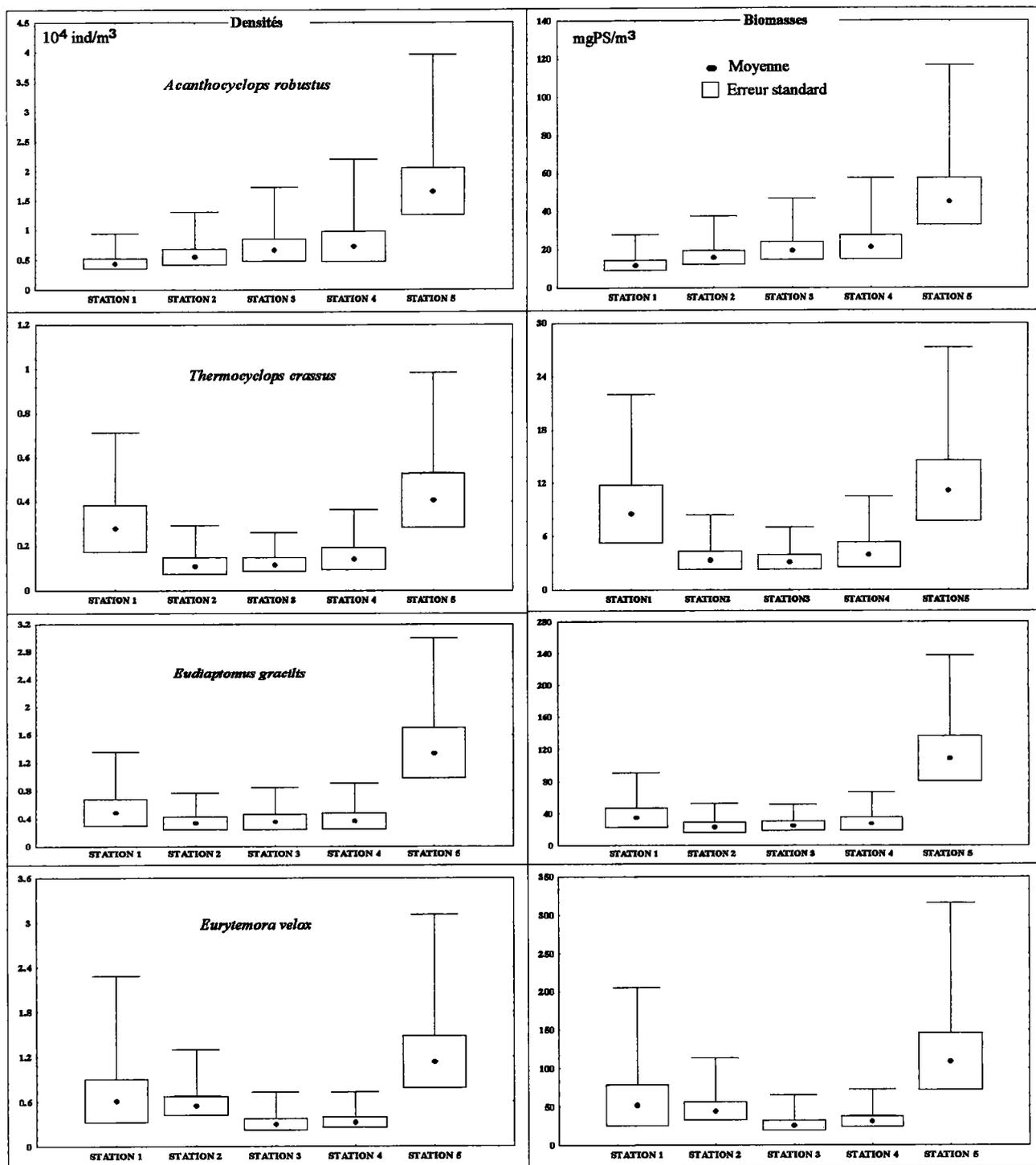


Figure 20: Variations spatiales des moyennes annuelles des densités et des biomasses des copépodes.

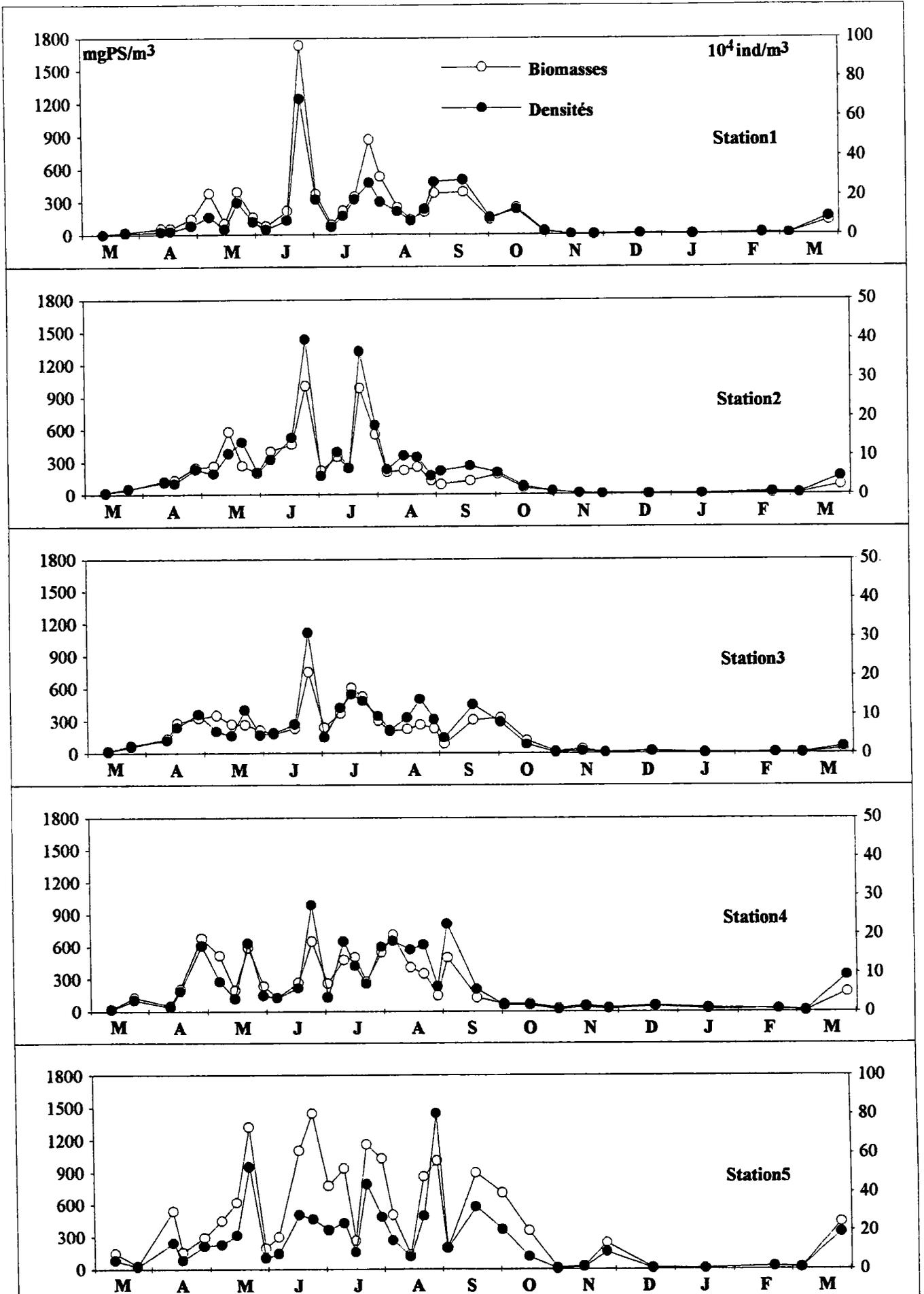


Figure 21 : Variations saisonnières des densités et des biomasses des crustacés totaux dans la retenue du Mirgenbach (1992/93).

- 167 - 81 et 150 pour les densités et de 809 - 257 - 189 - 110 et 140 pour les biomasses. Une analyse plus fine des variations temporelles du peuplement global est rendue difficile d'une part par la présence d'espèces où de groupes ayant un *preferendum* saisonnier variable, et d'autre part du fait du chevauchement des cycles d'espèces ou de groupes coexistants.

## **2.2. Structure du peuplement global**

Pour cette étude de la structure, les cladocères et les copépodes sont séparés. Parmi les copépodes, on distingue les cyclopoïdes (stades copépodites et adultes), les calanoïdes (stades copépodites et adultes) et les stades naupliens dont l'appartenance aux cyclopoïdes ou aux calanoïdes n'a pas été déterminée.

L'analyse de l'évolution des densités relatives a montré que le peuplement est composé essentiellement de cladocères et des stades naupliens de copépodes quel que soit le point de prélèvement. Les copépodes (stades copépodites et adultes de cyclopoïdes et de calanoïdes) sont faiblement représentés.

Si l'on exclut les stades naupliens, les cladocères représentent dans toutes les stations une densité relative moyenne annuelle supérieure à 75 %. L'importance des cyclopoïdes et des calanoïdes diffère suivant les stations. En terme de densité relative moyenne annuelle, les calanoïdes sont mieux représentés que les cyclopoïdes dans les stations 1, 2 et 5, l'inverse est observé dans les stations 3 et 4.

L'étude des biomasses ne concerne que les cladocères et les stades copépodites et adultes des copépodes. Les biomasses suivent les mêmes variations saisonnières que les effectifs. Dans chaque station, les cladocères sont fortement dominants au printemps, à la fin de l'été et en hiver (fig. 22). Les calanoïdes sont relativement abondants au début du printemps en été et en automne. Les cyclopoïdes sont bien représentés au printemps dans les stations 1 et 5 puis en été pour toutes les stations. Quand on s'intéresse à la participation des différents groupes aux biomasses totales annuelles, le schéma est différent de celui des densités. Les biomasses relatives moyennes annuelles des cladocères varient de 54 à 71 % suivant les stations, les valeurs les plus élevées sont observées dans les stations 3 et 4. Cette réduction de l'importance des cladocères est due essentiellement aux biomasses conséquentes des calanoïdes. Ils représentent entre 18 et 34 % des biomasses totales annuelles. Les plus faibles valeurs sont enregistrées dans les stations 3 et 4. Les cyclopoïdes contribuent faiblement aux biomasses annuelles avec un maximum de 10 % à la station 5.

## **2.3. Cladocères**

Les densités moyennes annuelles obtenues sont de 8,65 - 6,10 - 5,21 - 6,42 et 12,38  $10^4$  ind/m<sup>3</sup> respectivement de la station 1 à la station 5 (fig. 23). Leurs amplitudes annuelles sont respectivement de 1853 - 368 - 295 - 128 et 564. Les biomasses moyennes annuelles

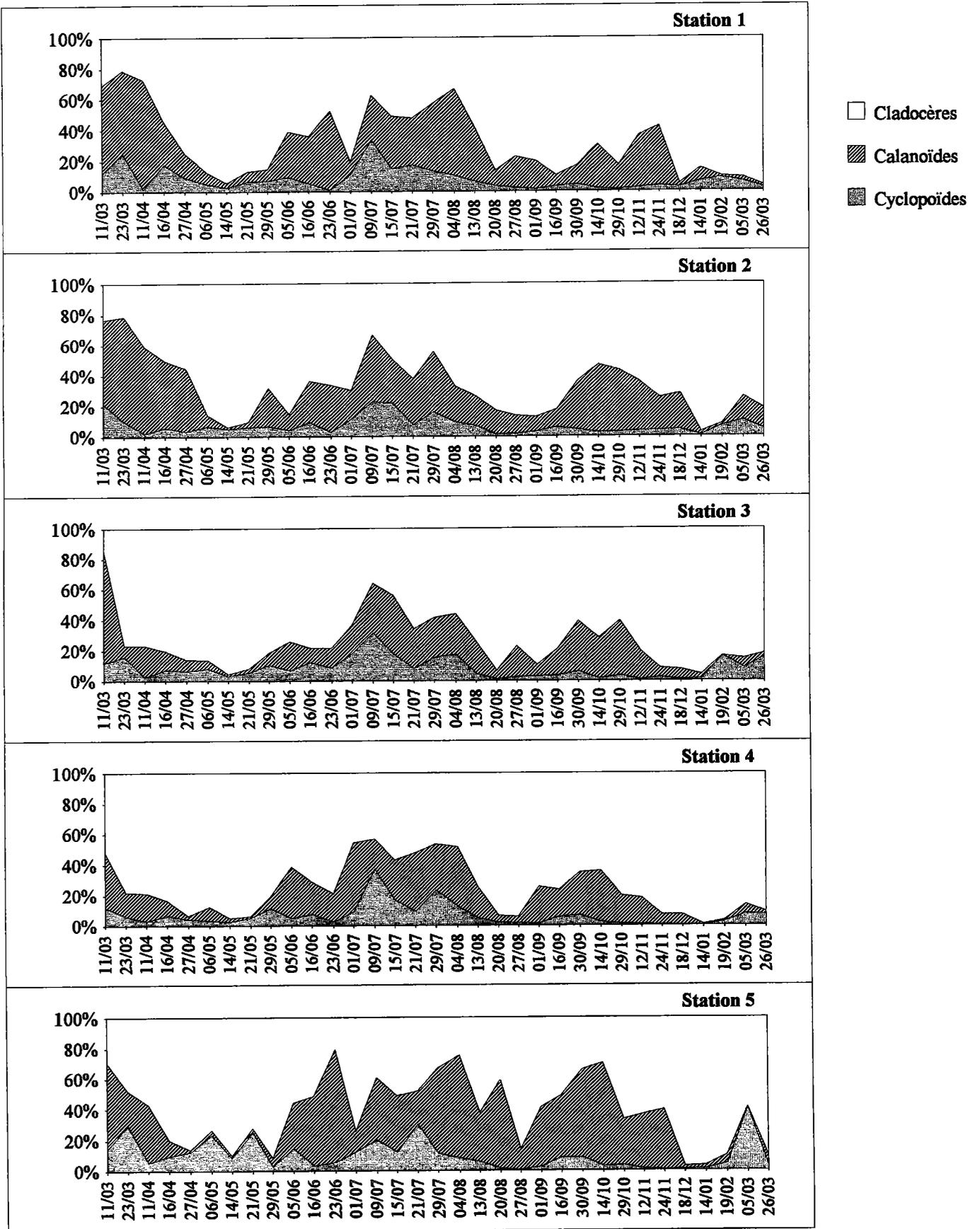


Figure 22: Evolution saisonnière des biomasses relatives des crustacés planctoniques (1992/93).

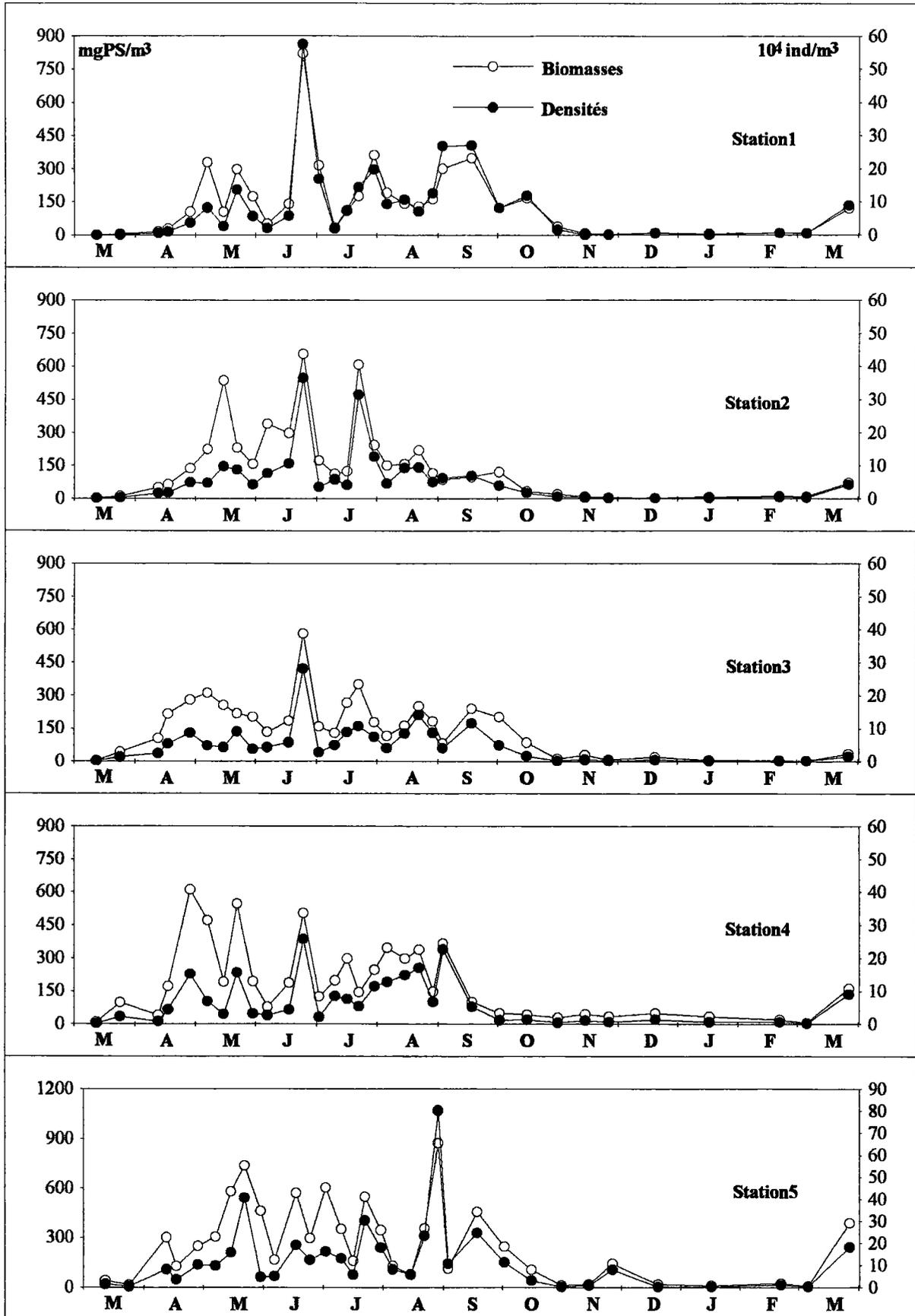


Figure 23: Variations saisonnières des densités et des biomasses des cladocères dans la retenue du Mirgenbach (1992/93).

sont de 146,1 - 154,1 - 153,1 - 187,1 et 267,9 mgPS/m<sup>3</sup> avec des amplitudes annuelles de 825 - 285 - 177 - 130 et 175.

Pour toutes les stations, les densités et biomasses moyennes saisonnières les plus élevées se rencontrent au printemps et en été (fig. 24A et B). Pendant ces deux périodes, les effectifs moyens restent relativement stables aux stations 2, 3 et 4, alors que pour les stations 1 et 5, les moyennes estivales sont supérieures aux valeurs printanières. La situation est totalement différente en ce qui concerne les biomasses. Les biomasses printanières sont supérieures aux biomasses estivales avec des amplitudes différentes suivant les stations. Cette situation est due à l'abondance, en été, d'individus d'espèces au poids moyen individuel faibles (fig. 24C).

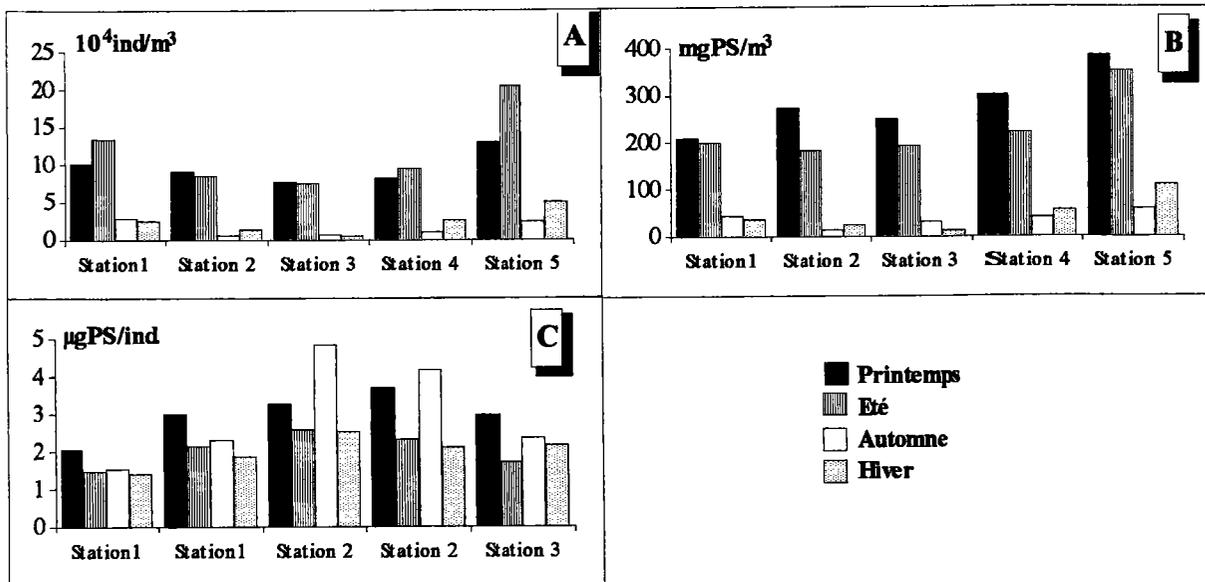


Figure 24 : Variations des moyennes saisonnières des effectifs (A), des biomasses (B) et du poids moyen individuel (C) des cladocères.

Le peuplement est composé essentiellement par cinq espèces : *B. longirostris*, *C. dubia*, *D. longispina*, *D. cucullata* et *D. brachyurum*. Au cours du cycle annuel étudié, deux espèces sont pérennes, *D. longispina* et *D. cucullata* (fig. 25). De mars à mai, une troisième espèce vient s'ajouter *C. dubia*. A partir de mai, le peuplement devient plus diversifié avec l'apparition dans le milieu successivement de *B. longirostris* et de *D. brachyurum*. Cette dernière espèce, strictement estivale, se maintient jusqu'au mois d'octobre. Ce schéma de la succession saisonnière est commun à toutes les stations prospectées. L'analyse de la représentativité de chaque espèce au sein du peuplement permet de distinguer deux types de stations. Cette différence entre les deux groupes est liée essentiellement à la participation respective des deux espèces *D. longispina* et *B. longirostris* au sein du peuplement. Les stations littorales 1 et 5 sont caractérisées par une dominance estivale de *B. longirostris* en effectifs et en biomasses, alors que dans les autres stations, malgré une bonne représentativité en effectifs, les biomasses de cette espèce restent faibles.

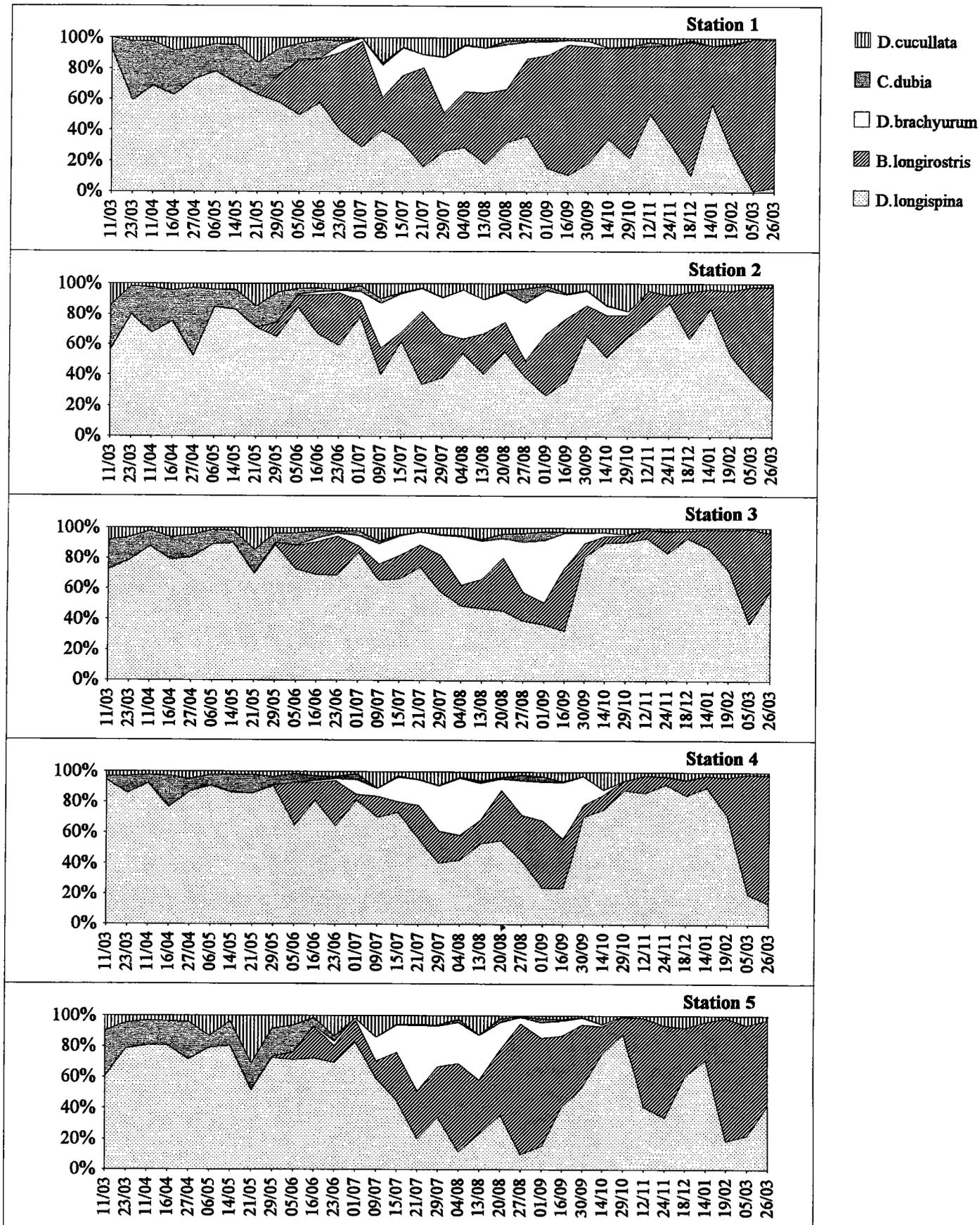


Figure 25: Evolution saisonnière des biomasses relatives des cladocères (1992/93).

## 2.4. Copépodes

Les variations saisonnières des densités et des biomasses de copépodes (cyclopoïdes et calanoïdes) sont illustrées par la figure 26. Les densités moyennes annuelles des calanoïdes varient entre 0,54 et  $2,12 \cdot 10^4$  ind/m<sup>3</sup> suivant la station pour des amplitudes annuelles minimales et maximales respectivement de 4141 et 6872. Les biomasses moyennes annuelles fluctuent entre 40 et 176 mgPS/m<sup>3</sup> avec des amplitudes annuelles comprises entre 1681 et 6467. La période de développement des calanoïdes s'étend du mois de mars à octobre. Les effectifs et les biomasses maxima sont observées entre mai et septembre suivant les stations. Les densités et les biomasses moyennes saisonnières les plus élevées sont relevées au printemps et en été. Ces valeurs diffèrent suivant les stations. La station 5 se distingue au printemps et en été des autres stations par ses fortes densités et biomasses.

Les cyclopoïdes présentent des biomasses moins élevées que les calanoïdes. Selon la station leur densité moyenne annuelle varie entre 0,57 et  $1,97 \cdot 10^4$  ind/m<sup>3</sup> pour une amplitude annuelle de 401 à 2204. Les biomasses moyennes annuelles varient de 16 à 52 mgPS/m<sup>3</sup> avec une amplitude annuelle comprise entre 1883 à 3265. Contrairement aux calanoïdes, la période des fortes densités et biomasses de cyclopoïdes est courte ; elle est comprise entre les mois de juin et août sauf pour la station 5 où elle se prolonge. Quelle que soit la station, les plus fortes moyennes saisonnières sont relevées en été. Comme chez les calanoïdes, la station 5 se singularise en présentant de fortes valeurs.

Le peuplement de copépodes est composé de quatre espèces, deux calanoïdes (*E. gracilis* et *E. velox*) et deux cyclopoïdes (*A. robustus* et *T. crassus*). *A. robustus* et *E. velox* sont les seules espèces pérennes durant le cycle annuel étudié. *T. crassus* est présent de juillet à octobre, dans toutes les stations sauf à la station 5 où quelques individus sont présents jusqu'au mois de février. La période de présence de *E. gracilis* s'étend du mois de juin au mois de février. La contribution relative des différentes espèces au sein du peuplement en biomasse est fournie par la figure 27. L'analyse des variations saisonnières des densités et biomasses relatives permet de distinguer deux périodes dans la structure des populations de copépodes. Durant la première période de mars à juin, le peuplement est composé du calanoïde *E. velox* et du cyclopoïde *A. robustus*. L'importance de l'une ou l'autre espèce diffère selon les stations. A la station 1, les biomasses relatives de *E. velox* sont les plus élevées pendant la majeure partie de leur période de développement. Dans les autres stations, *E. velox* domine en avril et juin et *A. robustus* en mai et juillet. La seconde période débute à la fin du mois de juin. La contribution de ces deux espèces diminue avec l'apparition dans le milieu du calanoïde *E. gracilis* et du cyclopoïde *T. crassus*. Cette dernière espèce de petite taille ne participe que très peu aux biomasses des copépodes lorsqu'elle est présente. La réduction de la contribution de *A. robustus* et *E. velox* est due surtout au développement de *E. gracilis* qui domine largement en biomasse les trois autres espèces et ce jusqu'au mois de novembre.

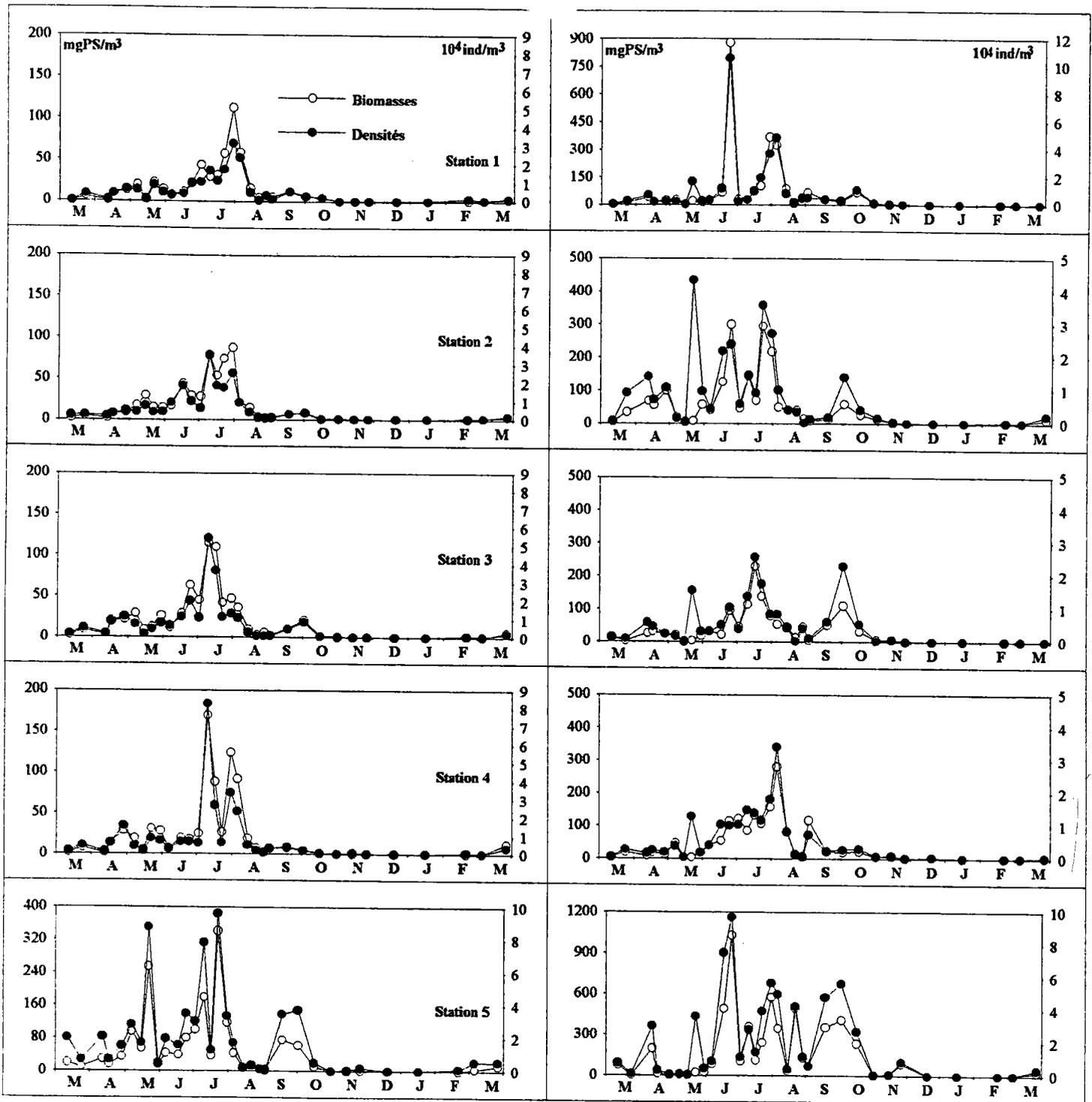


Figure 26 Variations saisonnières des densités et des biomasses des cyclopoïdes (à gauche) et des calanoïdes (à droite) dans la retenue du Mirgenbach (1992/93).

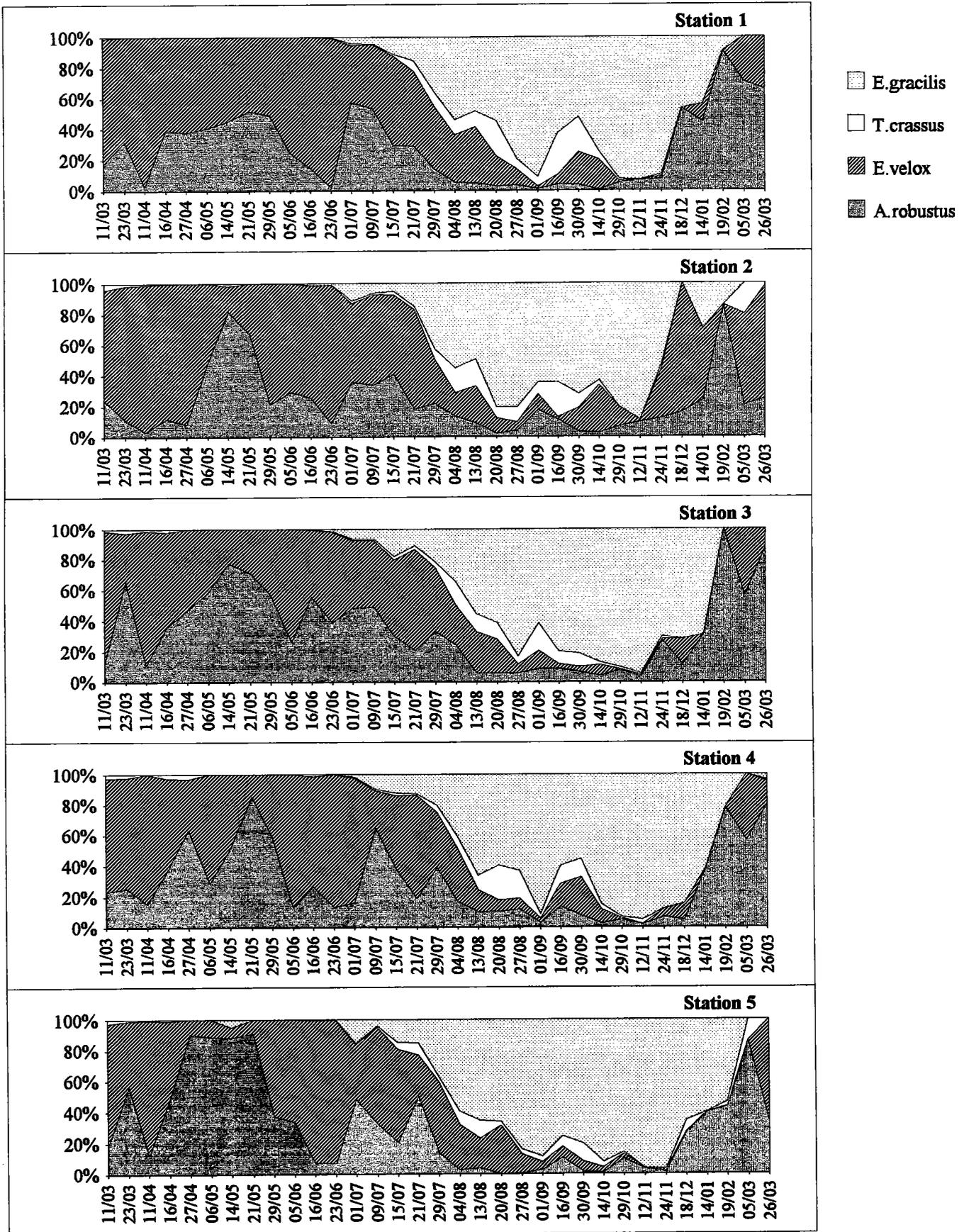


Figure 27: Evolution saisonnière des biomasses relatives des copépodes (1992/93).

### 3. Discussion

La dynamique des populations et la structure du peuplement zooplanctonique sont contrôlées par plusieurs facteurs, qu'ils soient abiotiques ou biotiques. L'influence des facteurs biotiques sur la dynamique des populations de cladocères dans le milieu naturel, semi-naturel ou expérimental est largement abordée dans la littérature. L'évolution du zooplancton peut être influencée par les ressources trophiques phytoplanctoniques (Vaga *et al.*, 1985 ; Ducan, 1989 ; Urabe, 1991 ; Johansson & O'Gorman, 1991 ; Rothhaupt & Lampert, 1992), la prédation exercée par les poissons ( Hall & Ehlinger, 1989 ; Meijer *et al.*, 1990 ; Cerny & Bytel, 1991 ; Brett, 1992 ; Rudstam *et al.*, 1993), ou par les invertébrés (Lunte & Luecke, 1990 ; Tollrian, 1990 ; Branstrator et Lehman, 1991 ; Vanderploeg *et al.*, 1993) ou enfin par compétition (Matveev, 1991).

La répartition spatiale du peuplement zooplanctonique a fait l'objet de nombreuses études ; cette répartition est souvent régie par les paramètres du milieu qui peuvent être d'ordre biotique (Havens, 1991 ; Lair *et al.*, 1992 ; Lair *et al.*, 1993 ; Viljanen & Karjalainen, 1993), ou d'ordre physico-chimique (Hart, 1990 ; Verreth, 1990 ; Jouffre *et al.*, 1991 ; Patalas & Salki, 1992).

A l'issue des résultats observés pour la répartition longitudinale du peuplement global on peut distinguer deux grandes zones dans cette retenue. Une zone, influencée par le circuit hydraulique, située entre les ouvrages de prise et de rejet d'eau (stations 2, 3 et 4) est soumise à une perturbation permanente liée au fonctionnement de la centrale. Cette zone de la retenue est caractérisée par un peuplement moins dense avec une présence de toutes les espèces. Les courants générés par le rejet et la prise d'eau peuvent influencer la dynamique des espèces dans cette zone (nous ne disposons pas d'information sur la vitesse et l'orientation des courants par contre la vitesse d'injection de l'eau au niveau de l'ouvrage de rejet est de  $1 \text{ m.s}^{-1}$ ). Les petites espèces comme *B. longirostris* sont entraînées par des courants supérieurs à  $2,5 \text{ cm.s}^{-1}$  (Kairesalo & Penttila, 1990) et la plupart des cladocères ne résistent pas à des courants supérieurs à  $3 \text{ cm.s}^{-1}$  (Richardson, 1992). De plus, compte tenu des débits importants ( $5 \text{ m}^3.\text{s}^{-1}$ ), la quantité du zooplancton exportée vers la Moselle ne doit pas être négligeable. La seconde zone concerne la partie de la retenue située en dehors du circuit de prise et de rejet d'eau (stations 1 et 5) est caractérisée par un peuplement plus dense lié vraisemblablement à une stabilité plus importante dans cette partie de la retenue.

Lorsque l'on s'intéresse à la structure du peuplement dans les deux zones de la retenue on remarque que bien que toutes les espèces sont présentes dans toutes les stations, leur importance au sein du peuplement ainsi que la structure des populations sont différentes. Ainsi, dans la partie de la retenue soumise au fonctionnement hydraulique de la centrale, les populations ne montrent pas d'hétérogénéité spatiale dans les différentes stations prospectées

dans cette zone. A l'inverse, dans la zone située en dehors du circuit hydraulique, bien que le peuplement est plus dense dans les deux stations prospectées, on observe des structures différentes. Ainsi dans la station 1, aux fortes densités observées correspondent de faibles biomasses. Cette station est caractérisée par une domination de *B. longirostris* dont le poids individuel est faible. De même la structure de la population de *D. longispina* y est caractérisée par une abondance des individus de petite taille. Cette station est soumise à la fois à la remise en suspension des sédiments par l'ouvrage de rejet d'eau et par les vents dominants. Nous avons constaté dans le chapitre précédant qu'elle est caractérisée par une faible transparence et la présence de fortes teneurs en matière inorganique en suspension. Cette caractéristique peut expliquer l'abondance d'espèces comme *B. longirostris* qui se trouve plus compétitive dans un tel environnement (Twombly & Lewis, 1989). De même la présence des matières inorganiques en suspension peut réduire l'ingestion du phytoplancton par les daphniidae (Hart, 1988 ; Kirk & Gilbert, 1990). La seconde station située dans la zone non soumise au circuit hydraulique (station 5) est caractérisée par une abondance de toutes les espèces, comparativement au reste de la retenue. La stabilité de cette station est d'autant plus importante, en plus de sa position par rapport au circuit de rejet et de prise d'eau, qu'elle est située dans une zone complètement abritée des vents dominants. Ceci est vraisemblablement à l'origine de la différence observée au niveau de la population dans les deux stations.

#### 4. Cinétique des populations

Compte tenu du nombre important des espèces, pour faciliter la lecture, les résultats relatif au cycle de chaque espèce sont prolongés par la discussion correspondante.

##### 4.1. Cladocères

###### *Daphnia longispina*

C'est le principal crustacé planctonique de la retenue du Mirgenbach. Présent en permanence depuis le début de l'étude du zooplancton, il représente la moitié des biomasses moyennes annuelles du peuplement dans la zone pélagique.

L'évolution des densités est caractérisée par trois périodes (fig. 28). Les effectifs augmentent dès le mois de mars pour atteindre un premier pic en avril ou mai suivant les stations. Une succession de trois pics est relevée entre avril et juin. Les plus fortes densités annuelles correspondent à cette période et représentent entre 58 et 65 % des captures annuelles suivant les stations. Durant cette période printanière, les plus faibles densités apparaissent à la fin du mois de mai pour toutes les stations. Cette situation dure à peu près deux semaines et précède le pic observé à la fin du mois de juin. A partir du mois de juillet, les fluctuations d'effectifs sont moins amples que pendant la période précédente. Les effectifs

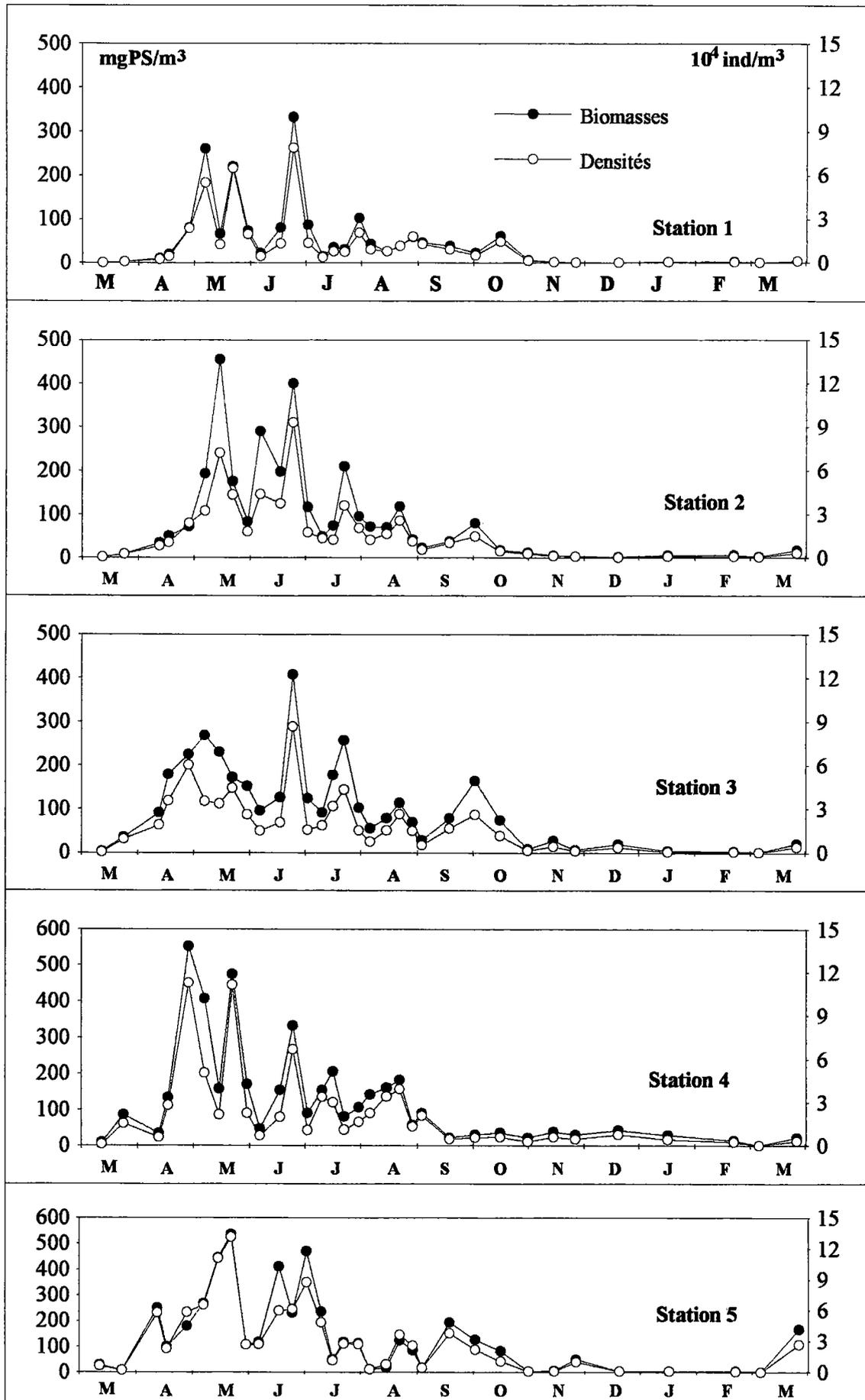


Figure 28: Variations saisonnières des densités et des biomasses de *Daphnia longispina* dans la retenue du Mirgenbach (mars 1992 - mars 1993).

demeurent faibles pendant toute la période estivale. A partir de la fin du mois d'octobre, les effectifs de *D. longispina* chutent considérablement pour se maintenir à un niveau très faible tout au long de la période hivernale.

Les femelles éphippiales sont rencontrées seulement de fin avril jusqu'à la mi-mai. Les proportions les plus élevées sont constatées en une seule occasion le 27 avril. Elles varient de 14 à 34 % suivant les stations. Cette apparition des femelles éphippiales s'observe en même temps que la présence des mâles de cette espèce (< 3% de la population). C'est la seule période de l'année où on observe ce phénomène dont l'origine est probablement liée à une dépression des ressources trophiques.

La fécondité est exprimée ici en deux termes : le nombre moyen d'oeufs parthénogénétiques portés par les femelles ovigères et la proportion de femelles portant des oeufs par rapport au nombre total de femelles adultes (fig. 29). L'évolution saisonnière de la fécondité présente un schéma comparable pour toutes les stations. Elle se caractérise par quatre périodes : deux périodes de forte fécondité sont observées au printemps et en automne et deux périodes de faible fécondité en été et en hiver. La fécondité augmente dès le début du mois de mars ; le premier pic se situe fin mars. Le deuxième pic intervient vers la mi-avril. Après cette date, la fécondité est considérablement réduite et stagne tout au long de la période estivale. Par la suite elle augmente aux mois de septembre et octobre avant la chute hivernale.

La proportion de femelles ovigères est variable durant l'année. Elle varie dans le même sens que la fécondité mais présente des amplitudes plus importantes. De fortes valeurs sont relevées tout au long du cycle annuel. Quelle que soit la station, le pourcentage maximal de femelles ovigères intervient au début du printemps (70 à 80%) et le taux minimal en mai en même temps que l'apparition des femelles éphippiales. Selon la saison les proportions élevées précèdent généralement d'une à deux semaines les pics des densités.

Les biomasses moyennes annuelles présentent un gradient croissant de la station 1 à la station 5 et varient de 54 à 138 mgPS/m<sup>3</sup>. Entre avril et juin, les biomasses représentent une grande partie des biomasses annuelles respectivement 64,9 - 64,7 - 55,7 - 59,8 et 57,8 % de la station 1 à 5. L'évolution saisonnière des biomasses est comparable pour les 5 stations. C'est au printemps entre les mois d'avril et juin que les biomasses maximales sont relevées (333,8 à 552,2 mgPS/m<sup>3</sup>). A partir du mois de juillet, on assiste à une réduction générale des biomasses. Elle est plus marquée au niveau des stations 1 et 5 surtout en raison de la réduction de l'effectif des adultes.

Les variations saisonnières des principaux paramètres démographiques (b : taux de natalité, r : taux de croissance et m : taux de mortalité) sont reportés sur la figure 30. Les valeurs maximales du taux de natalité (b) précèdent les pics d'abondance quelle que soit la station. De même, les densités minimales sont précédées par de faibles valeurs de b. Dans la station 1, de faibles taux de natalité apparaissent du mois d'août jusqu'au printemps suivant. Dans les autres stations, à l'exception de l'hiver, on observe une succession de valeurs élevées

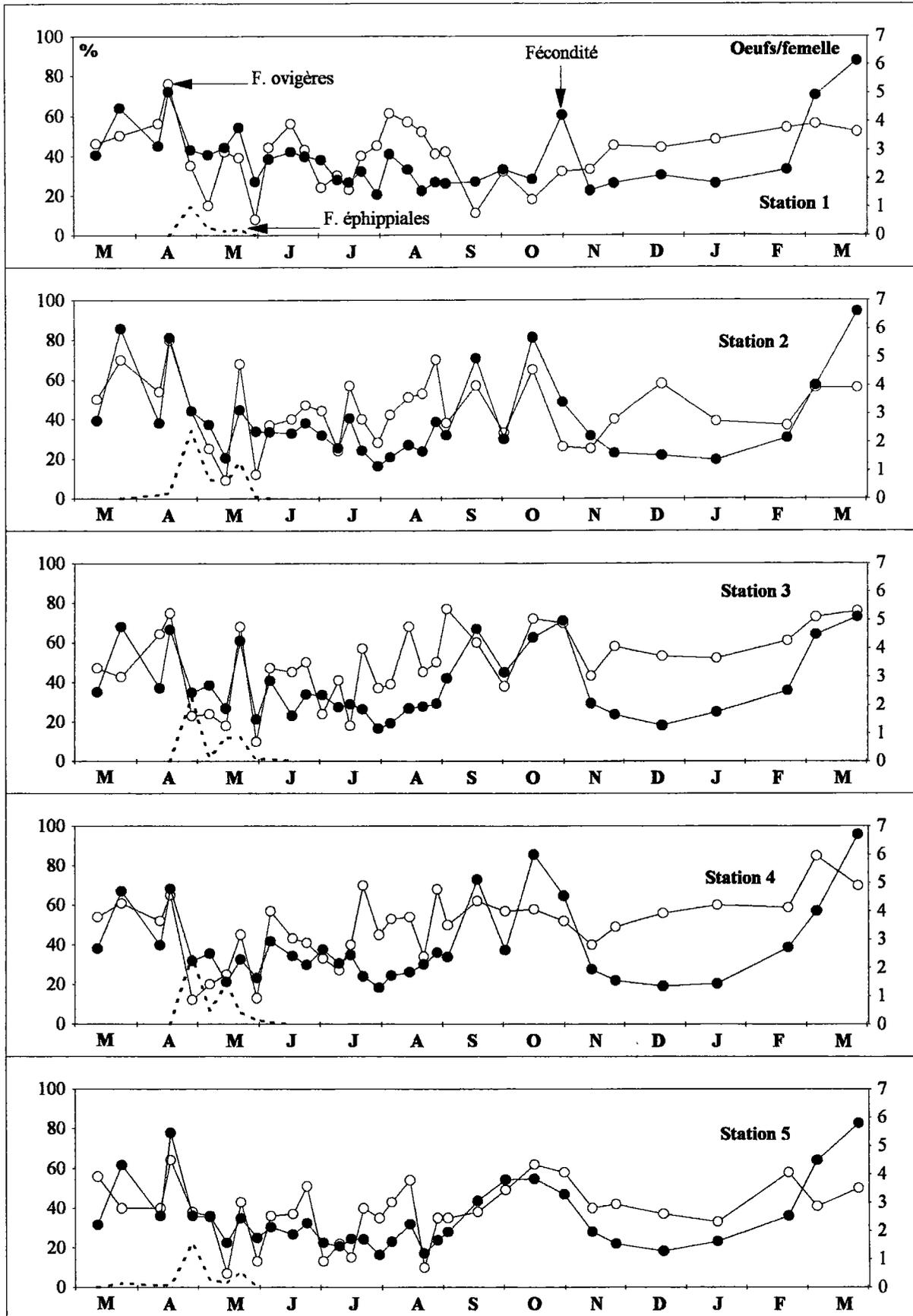


Figure 29: Variations saisonnières de la fécondité moyenne et des proportions des femelles ovigères et éphippiales de *D. longispina* dans la retenue du Mirgenbach (mars 1992 -mars 1993).

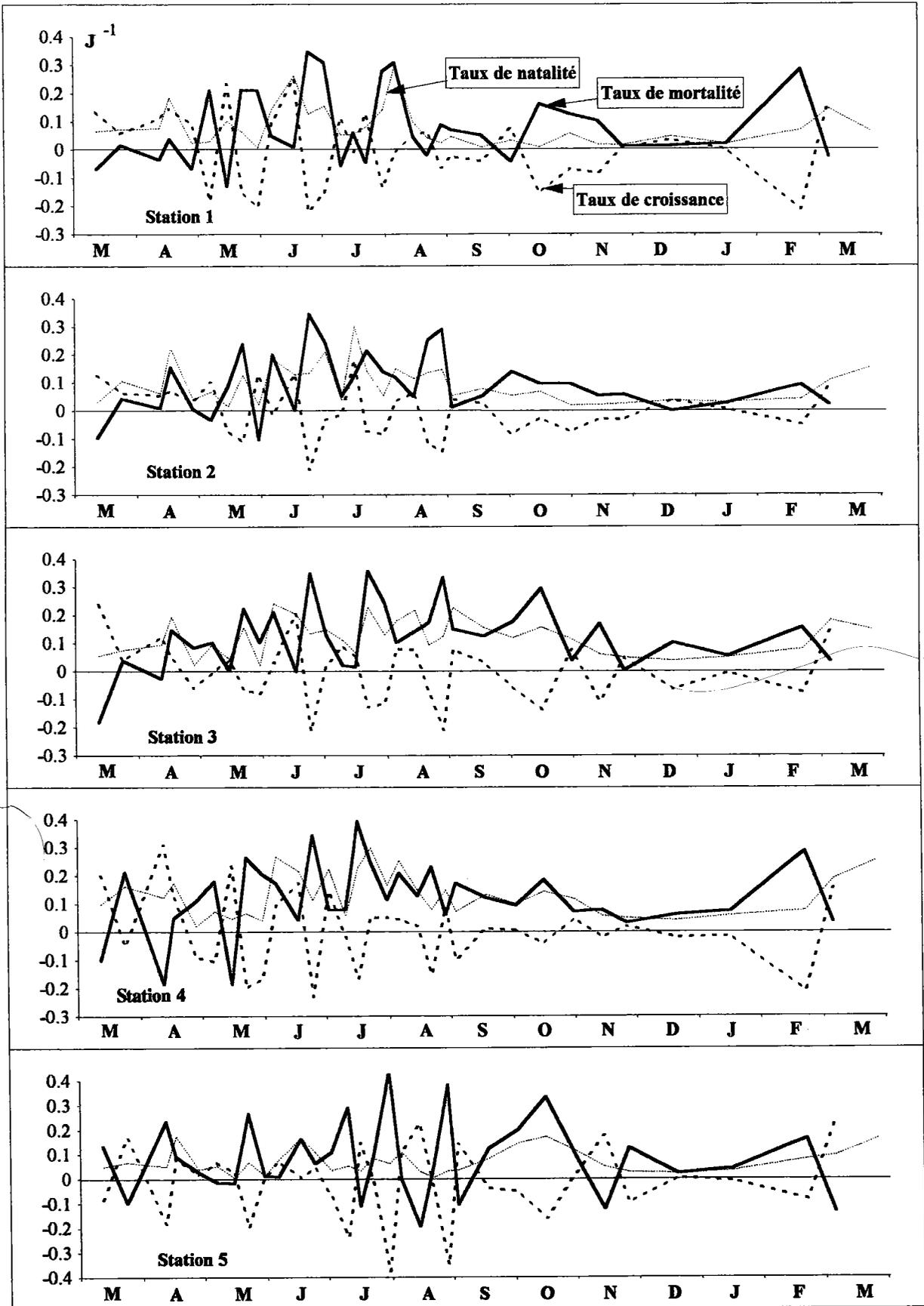


Figure 30: Variations saisonnières des paramètres démographiques de *D. longispina* dans la retenue du Mirgenbach.

et faibles tout au long de l'année surtout dans les stations pélagiques 3 et 4. Pendant la saison de croissance, les valeurs minimales de  $b$  sont printanières.

Le taux de croissance de la population ( $r$ ) varie constamment au cours de l'année. Au début du printemps et jusqu'à la fin avril, on obtient des valeurs de  $r$  généralement positives. Après cette période, le taux de croissance fluctue avec une alternance de valeurs positives et négatives. Lors du développement printanier de la population, chaque pic de densité est suivi immédiatement d'une chute généralement de même amplitude. Les variations les plus importantes de  $r$  sont observées au printemps. A partir du mois de juillet, les amplitudes des variations sont faibles avec une exception à la station 5 où les variations les plus importantes de  $r$  sont observées en été.

Le taux de mortalité ( $m$ ) de la population est variable selon la saison et la station. Pour les 5 stations de mars à début mai,  $m$  présente les mêmes variations généralement faibles ou négatives. En été, on assiste à des variations différentes du taux de mortalité suivant la station. Dans les stations 2, 3 et 4, il est élevé et reste positif tout au long de l'été. Dans les stations 1 et 5, il varie considérablement dans une gamme de valeurs souvent négatives. La mortalité négative serait consécutive des déplacements horizontaux de la population ou de l'éclosion des oeufs de résistance.

Dans la retenue du Mirgenbach, *D. longispina* est la plus grande espèce de crustacé planctonique. Cette espèce est commune et largement répartie (Lair, 1975). Son cycle de développement est variable suivant les milieux. Elle peut être monocyclique comme dans le lac Port-Biehl (Rey et Capblancq, 1975), mais la plupart du temps, elle est pérenne et présente un développement estival comme dans les lacs Pavin et Tazenat (Lair, 1975) ou le lac d'Aydat (Lair, 1991), printanier dans le lac de Sainte-Croix (Pont et Amrani, 1990), printanier et automnal : lac de Serre-Ponçon (Bressac, 1983) ou hivernal : Dayt er Roumi (Berthon, 1991). Dans la retenue du Mirgenbach, l'évolution annuelle des effectifs de *D. longispina* présente une prolifération printanière importante qui se prolonge jusqu'à la fin du mois de juin. La population est caractérisée pendant cette période par une fécondité, des taux de reproduction et des taux de croissance importants. Le réchauffement de l'eau et la prolifération du phytoplancton facilement accessible à cette espèce sont autant de facteurs favorables. Le phytoplancton printanier est composé de diatomées notamment *Actinocyclus normanii* et de petites chlorophycées comme *Scenedesmus* sp et *Coelastrum microsporum*. La fécondité élevée de *D. longispina* pendant cette période peut être directement liée à la quantité et à la qualité du phytoplancton présent dans la retenue. Matveev *et al.* (1992) ont montré que la fécondité de *Daphnia* est régulée par le nannophytoplancton. La taille du phytoplancton est souvent utilisée comme critère de sa consommation par le zooplancton. Les cladocères microfiltreurs, comme *Daphnia longispina*, consomment généralement des particules inférieures à 20  $\mu\text{m}$ . La chute des densités printanières, enregistrée pendant une période de deux semaines à la fin du mois de mai, est caractérisée par une chute de la

biomasse phytoplanctonique en terme de concentration en chlorophylle a qui descend en dessous de 5  $\mu\text{g/l}$  et avoisine zéro à la station 4. Dans la retenue du Mirgenbach où la transparence de l'eau est contrôlée par l'abondance algale, cette période correspond à la phase "des eaux claires"<sup>1</sup>. Cette phase est régulièrement observée dans les lacs tempérés méso et eutrophes (Lampert *et al.*, 1986 ; Sommer *et al.*, 1986 ; Balvay *et al.*, 1990). Elle constitue une phase de transition entre le développement des algues de petites et de grandes tailles. Les mécanismes de ce remplacement sont largement évoqués dans la littérature. Selon Dawidowicz (1990), le broutage important exercé par le zooplancton sur le phytoplancton élimine le nannoplancton considéré comme compétiteur pour les grandes algues; cette élimination entraîne un développement de ces dernières. Dans la retenue, la phase des eaux claires est principalement liée au développement de *D. longispina* qui est le principal cladocère présent à cette période. Cependant, selon Horn (1991), le phénomène est complexe : " *It is known from different investigations that water transparency can be influenced by the crustacean plankton biomass. However, the biomass of crustacea is only an incomplete parameter, because the feeding mechanisms, the selectivity, and the individual performance of the species or stages are very different. Very important are the herbivorous filter-feeding daphnids*". Ce même auteur ainsi que Balvay *et al.* (1990) ont observé une corrélation hautement significative entre les biomasses de *Daphnia* et la transparence de l'eau. La phase des eaux claires est produite par biomanipulation dans un lac eutrophe et turbide, en introduisant une population de *D. magna* à raison de 10 ind/l (Theiss *et al.*, 1990). Selon Lampert & Taylor (1984), Pinto-Coelho (1991), les grandes espèces du genre *Daphnia* contribuent à la majeure partie de l'activité de broutage et l'activité des petites espèces de cladocères, notamment *Bosmina*, ainsi que des copépodes est faible. Au Mirgenbach les plus faibles concentrations de chlorophylle a printanières intéressent la partie Est de la retenue près de la digue. Si les densités de *D. longispina* sont élevées dans cette zone et contribuent probablement à une grande partie de la consommation algale, la participation du bivalve *Dreissena polymorpha* ne doit pas être négligeable. Dans cette zone du lac, une abondante population de ce mollusque est installée sur le fond rocheux de la digue. Selon Reeders *et al.* (1989), les adultes de *D. polymorpha* peuvent filtrer jusqu'à 9 l.ind<sup>-1</sup>.j<sup>-1</sup>.

Après cette période, une nouvelle augmentation de la biomasse phytoplanctonique est suivie par un dernier développement printanier important à la fin du mois de juin, auquel succède immédiatement une réduction des densités en juillet. A partir du mois de juillet, on assiste à une prolifération des dinophycées représentées par l'espèce *Ceratium hirundinella*. A partir de la deuxième semaine de juillet jusqu'à septembre, une prolifération importante de cyanobactéries principalement *Aphanizomenon flos-aquae* accompagnée de *Microcystis aeruginosa* est observée dans la retenue. Durant la période estivale, une stagnation à des valeurs faibles de la fécondité de *D. longispina* accompagne la réduction des effectifs, qui touche surtout les grandes classes de tailles. Il y a dans le même temps une augmentation de

<sup>1</sup> La transparence de l'eau, mesurée jusqu'à 1990, a permis de mettre en évidence la phase des eaux claires au mois de mai (fig. 8-2). Depuis ce phénomène est régulièrement observé sur le terrain à la même période.

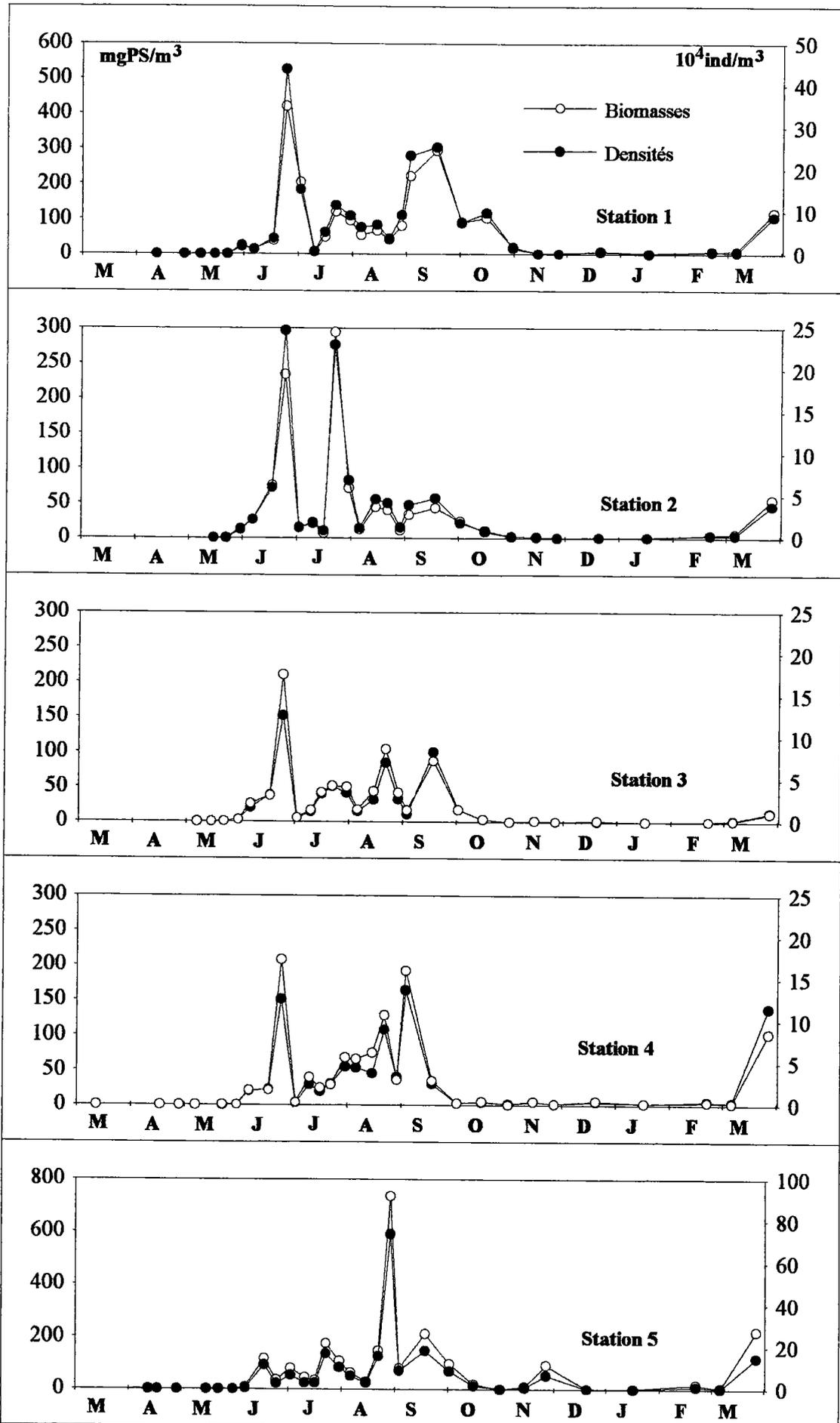


Figure 32: Variations saisonnières des densités et des biomasses de *Bosmina longirostris* dans la retenue du Mirgenbach (mars 1992 - mars 1993).

la mortalité de cette espèce. Pendant cette période, deux facteurs principaux régulent la dynamique de la population :

- i) une dégradation de la qualité nutritionnelle du milieu caractérisé par une prolifération des algues non utilisables par cette espèce. Il est connu qu'en présence de conditions du milieu défavorables, les cladocères tendent à diminuer leur fécondité et à augmenter la taille des oeufs (Gliwicz & Guisande, 1992). Ce phénomène est particulièrement visible chez l'espèce étudiée dans la retenue du Mirgenbach. Cette stratégie est souvent décrite dans la littérature. Elle permet aux cladocères d'investir de l'énergie dans un nombre réduit d'oeufs et de ce fait induit une augmentation des chances de survie des néonates sous des conditions nutritionnelles défavorables (Goulden *et al.*, 1987 ; Gliwicz & Guisande, 1992).
- ii) L'importance de prédation exercée par les poissons est discutée ultérieurement.

Les paramètres démographiques de cette espèce, ont montré une forte participation des éclosions des oeufs de résistance au démarrage du cycle de cette espèce. En effet, en dehors des erreurs liées à l'échantillonnage et au dénombrement, on remarque au début du printemps une mortalité négative dans toutes les stations. Ce phénomène qui joue un rôle important dans la détermination de la taille initiale de la population chez les espèces planctoniques (De Stasio, 1990) est souvent observé (Lampert, 1991, Masundire, 1992). Le second paramètre important concerne la mortalité. Ce paramètre présente une hétérogénéité longitudinale durant la période estivale. En effet une forte mortalité est observée dans les stations 2, 3 et 4 par rapport aux stations 1 et 5. Ce phénomène est vraisemblablement lié à la prédation qui serait différente dans les deux zones. L'étude des poissons dans le chapitre suivant nous permettrait de répondre à cette question.

### ***Bosmina longirostris***

Les densités moyennes annuelles de *B. longirostris* varient de 2,37 à 7,21 10<sup>4</sup> ind/m<sup>3</sup> suivant les stations, pour des biomasses moyennes annuelles de 25,4 et 83,8 mgPS/m<sup>3</sup> (fig. 31). Durant sa période de présence, *B. longirostris* représente par rapport aux cladocères des proportions moyennes qui peuvent atteindre 64,3 % en densités (station 1) et 49,5 % en biomasse.

Les premiers individus de cette espèce sont récoltés au mois de mai. La période de développement de la population s'étend de juin à octobre puis les effectifs se maintiennent à un niveau faible le reste de l'année. Le premier pic des densités et des biomasses est observé au mois de juin dans toutes les stations, avec un développement maximum à la station 1. Les effectifs chutent au début du mois de juillet et atteignent les plus faibles niveaux observés durant la période de développement de l'espèce. Ensuite, les effectifs augmentent de nouveau et une succession de 3 pics est observée entre juillet et septembre marqués par des amplitudes différentes suivant les stations.

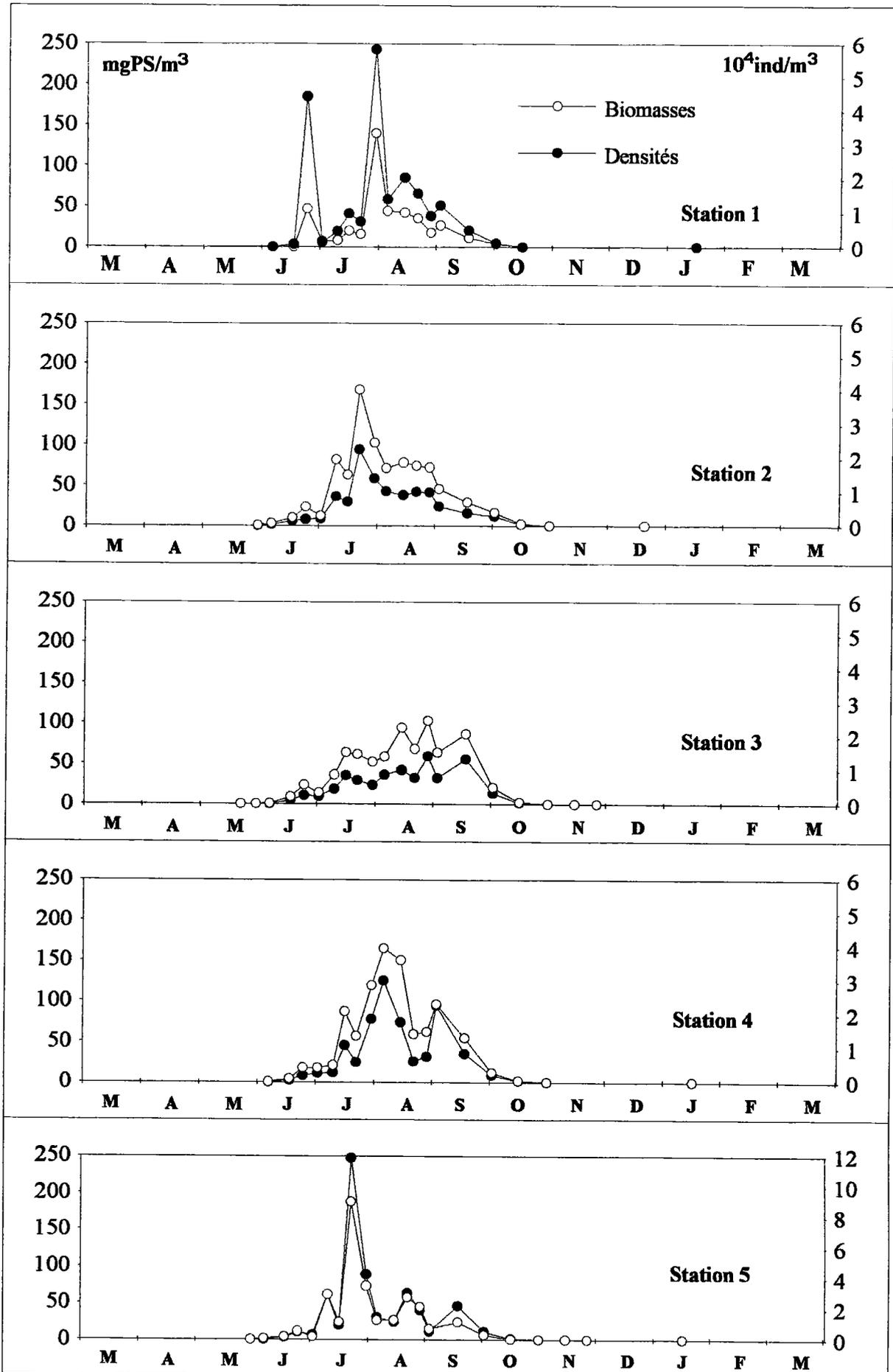


Figure 32: Variations saisonnières des densités et des biomasses *Diaphanosoma brachyurum* (mars 1992 - mars 1993).

En se référant aux résultats déjà exposés dans le chapitre précédent, on remarque que le cycle annuel étudié est atypique par rapport aux années antérieures. Durant les premières années de l'étude, l'espèce était pérenne et présentait régulièrement un développement printanier conforme à ce qui est généralement décrit dans la littérature.

Le décalage observé dans le cycle annuel de *B. longirostris* dans la retenue du Mirgenbach ne peut être expliqué qu'en relation avec le développement printanier de *C. dubia*. C'est la première fois qu'un développement printanier de cette espèce est observé. Il survient en l'absence de *B. longirostris* pendant la même période. D'ailleurs au mois de juin, le déclin de *C. dubia* est accompagné par un développement de *B. longirostris*. Wattiez (1979) a soupçonné une compétition entre *B. longirostris* et *C. reticulata*, en observant une diminution des effectifs de la première espèce parallèlement à l'augmentation de ceux de la seconde. Balseiro *et al.* (1991) notent une faible fécondité de *B. longirostris* pendant la période de coexistence avec *C. dubia*. Burns (1992) considère *Bosmina meridionalis* et *C. dubia* comme des compétiteurs potentiels du fait que les juvéniles de la dernière espèce utilisent les mêmes ressources que la première. *B. longirostris*, ne consommant en général que des particules dont le diamètre est inférieur à 20  $\mu\text{m}$ , maintient des effectifs élevés dans la retenue du Mirgenbach lors de la prolifération des Cyanobactéries. *B. longirostris* consomme des algues, des détritiques et du bactérioplancton avec une préférence pour les particules dont la taille est comprise entre 1 et 5  $\mu\text{m}$  (Lair, 1991). Mason & Abdul-Hussein (1991), en analysant les contenus digestifs de cette espèce sur un cycle annuel, ont trouvé que *B. longirostris* manifeste une forte sélectivité vis-à-vis des algues de petite taille en été lors de la prolifération de cyanobactéries. En dehors d'une toxicité éventuelle des cyanobactéries, l'interférence des filaments de ces derniers avec le processus de filtration est souvent évoquée comme l'un des problèmes posés aux cladocères en présence de ces algues. D'après De Bernardi & Giussani (1990), *B. longirostris*, de par sa petite taille, est relativement moins affectée que les grandes daphnies.

### *Diaphanosoma brachyurum*

C'est une espèce strictement estivale. Dans la retenue du Mirgenbach, les premiers individus apparaissent à la fin du mois de mai et la population se maintient jusqu'au mois d'octobre. D'après Taticchi *et al.* (1991), la température optimale est comprise entre 25 et 30°C pour cette espèce qui ne survit pas en dessous de 17 °C. Dans une culture au laboratoire, Tifnouti *et al.* (1993) ont observé que cette espèce ne peut survivre et se reproduire qu'à partir de 20°C et que dans un intervalle de 20 à 25°C, la température influence assez peu la croissance et la reproduction.

Dans la retenue du Mirgenbach, les effectifs et les biomasses les plus élevés sont observés en juillet et août (fig. 32), avec une exception à la station 1 où un développement marqué mais bref est noté au mois de juin. Les moyennes annuelles varient 0,87 à 1,30  $10^4$  ind/m<sup>3</sup> pour les densités et de 20,5 et 39,4 mg/m<sup>3</sup> pour les biomasses respectivement suivant

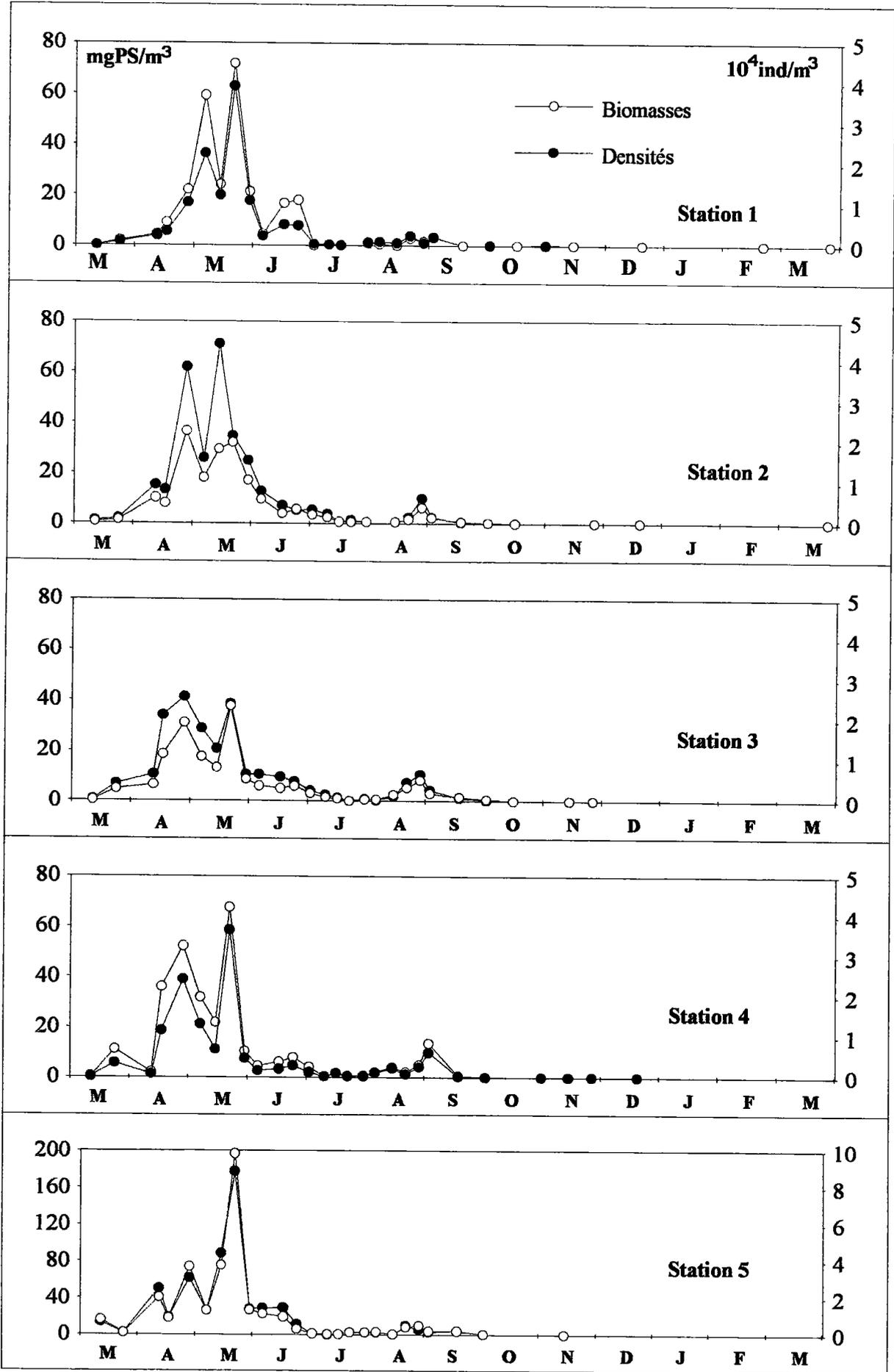


Figure 33: Variations saisonnières des densités et des biomasses de *Ceriodaphnia dubia* (mars 1992 - mars 1993).

les stations. Les stations 1 et 5 se caractérisent par les amplitudes de variation les plus fortes et la station 3 par les plus faibles. Les stations 2 et 4 présentent une situation intermédiaire.

La gamme de taille de cette espèce dans la retenue du Mirgenbach est comparable à celle rapportée par Vijverberg & Koelewijn (1991) et Vuille (1991), mais nettement supérieure à celle observée par Taticchi *et al.* (1991). En se basant sur le travail de Vijverberg & Koelewijn (1991) sur la même espèce, la taille moyenne des adultes est de 0,9 mm qui correspond dans ce travail aux classes de tailles III et IV. La structure de la population est caractérisée par deux périodes. Jusqu'à la fin du mois d'août, la population est composée essentiellement par les deux premières classes de tailles ; de rares individus de la classe V sont observés. En septembre, juste avant le déclin de la population, l'importance des deux premières classes est réduite et les adultes sont relativement abondants. Vijverberg & Koelewijn (1991) imputent cette structure, d'une part à la prédation sélective par les poissons qui éliminent les individus de grande taille, et d'autre part à un taux de mortalité des adultes qui est de 10 à 15 fois plus importants dans le milieu naturel qu'en culture.

*D. brachyurum* maintient des densités élevées tout au long de l'été. La prolifération des cyanobactéries ne semble pas altérer le cycle de cette espèce.

### ***Ceriodaphnia dubia***

Les moyennes annuelles dans les différentes stations varient de 0,42 à 1,12  $10^4$  ind/m<sup>3</sup> pour des biomasses de 9,1 et 24,7 mgPS/m<sup>3</sup>.

*Ceriodaphnia dubia* est présente dès le mois de mars à de faibles densités et biomasses. La période principale de développement de cette espèce s'étend d'avril à juin pour toutes les stations. Une prolifération moins forte intervient à la fin du mois d'août. L'essentiel des densités et des biomasses de *C. dubia* est observé en avril et mai (fig. 33). Deux pics de densité et de biomasse sont observés durant la période de croissance de la population. A l'exception de la station 1 où les deux pics surviennent au mois de mai, les deux phases de prolifération surviennent à la fin du mois d'avril et durant la deuxième quinzaine du mois de mai dans les autres stations.

### ***Daphnia cucullata***

Les valeurs moyennes annuelles maximales des densités et des biomasses de la population sont observées à la station 5 et sont respectivement de 1,05  $10^4$  ind/m<sup>3</sup> et 20,9 mg/m<sup>3</sup>.

Dans la retenue du Mirgenbach, l'espèce est pérenne. La période de développement de cette espèce se situe entre avril et septembre (fig. 34). Cette espèce occupe un rôle mineur au sein du peuplement. Le développement maximal en densités et biomasses intervient au printemps dans toutes les stations. La station 5 se caractérise par les valeurs les plus élevées.

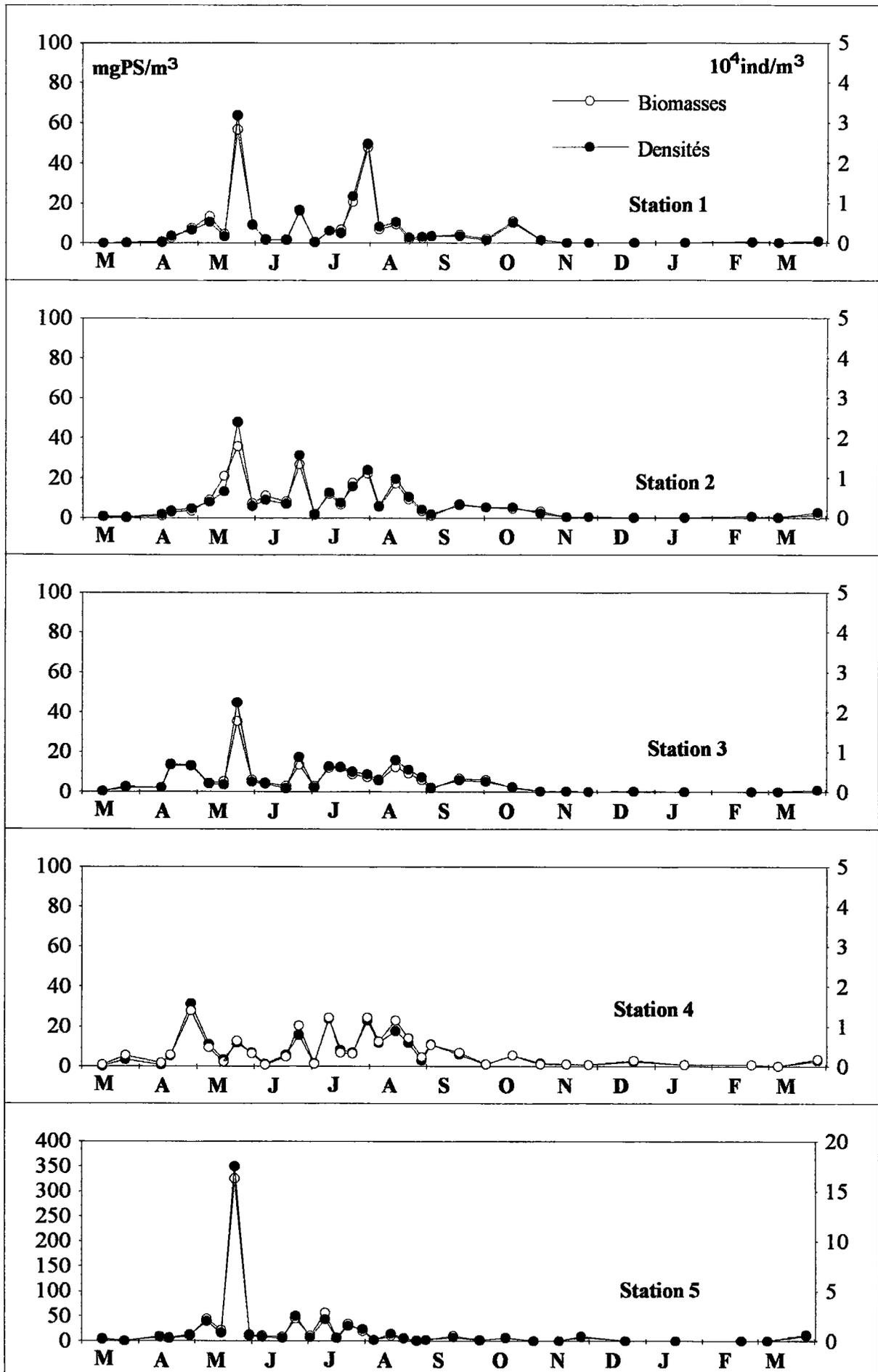


Figure 34: Variations saisonnières des densités et des biomasses de *Daphnia cucullata* (mars 1992 - mars 1993).

En été, la population se maintient à un niveau modéré avec une succession de petits pics. La structure de la population, (fig. 34) montre que la population est dominée par les individus de la classe II. Les individus de la classe III sont observés au printemps. Les individus de la classe IV sont très rares.

#### 4.2. Copépodes

##### *Acanthocyclops robustus*

C'est une espèce eurypote et cosmopolite (Pont, 1983). Dans la retenue du Mirgenbach, cette espèce est pérenne si on tient compte des rares individus rencontrés pendant la période hivernale (fig. 35). Les moyennes annuelles des effectifs varient de 0,43 (station 1) à  $1,64 \cdot 10^4$  ind./m<sup>3</sup> (station 5) pour des biomasses moyennes annuelles de 11,6 et 45,2 mgPS/m<sup>3</sup>. En ce qui concerne les biomasses dans les 5 stations, le maximum est observé à la station 5 avec 294,9 mgPS/m<sup>3</sup> et le minimum à la station 1 avec 66,62 mgPS/m<sup>3</sup>, soit un rapport de 3,75 entre les deux stations. Durant le cycle annuel étudié, la période de développement de cette espèce s'étend de mars à août. En mars et avril, la population est composée essentiellement de stades copépodites. Le premier pic des adultes est observé au mois de mai. Le développement maximal de cette espèce tout stades confondus se situe au mois de juillet. Ceci est vérifié pour 4 stations car dans la station 5, une forte poussée de stades copépodites est observée dès le mois de mai.

Le même schéma de développement de cette espèce est rapporté par Garnier & Lescher-Moutoué (1984) dans le lac de Créteil où l'espèce est pérenne avec un développement estival. Dans le lac Biel, l'espèce n'apparaît qu'à une température voisine de 14°C (Vuille, 1991). Le régime alimentaire d'*A. robustus* est très variable. Cette espèce est caractérisée par une grande plasticité en particulier au niveau de son régime alimentaire (Pont, 1983). Pourriot & Champ (1982) la considèrent comme espèce omnivore. Cependant, d'autres travaux montrent que cette espèce, notamment les femelles, peut consommer des proies animales (rotifères, nauplii, petits cladocères...) (Maier, 1990). Dans la retenue du Mirgenbach l'influence que peut avoir ce prédateur potentiel sur les autres espèces de crustacés n'a pas fait l'objet d'investigation dans cette étude. Cependant, il serait intéressant d'étudier cet aspect dans le prolongement des observations réalisées jusqu'à présent.

##### *Thermocyclops crassus*

C'est une espèce strictement sténotherme. Dans la retenue du Mirgenbach, hormis quelques individus récoltés sporadiquement, cette espèce apparaît régulièrement à partir du mois de juin quand la température de l'eau avoisine 21°C ; elle se maintient dans le milieu jusqu'au mois d'octobre (fig. 35). Les moyennes annuelles des densités varient de 0,11

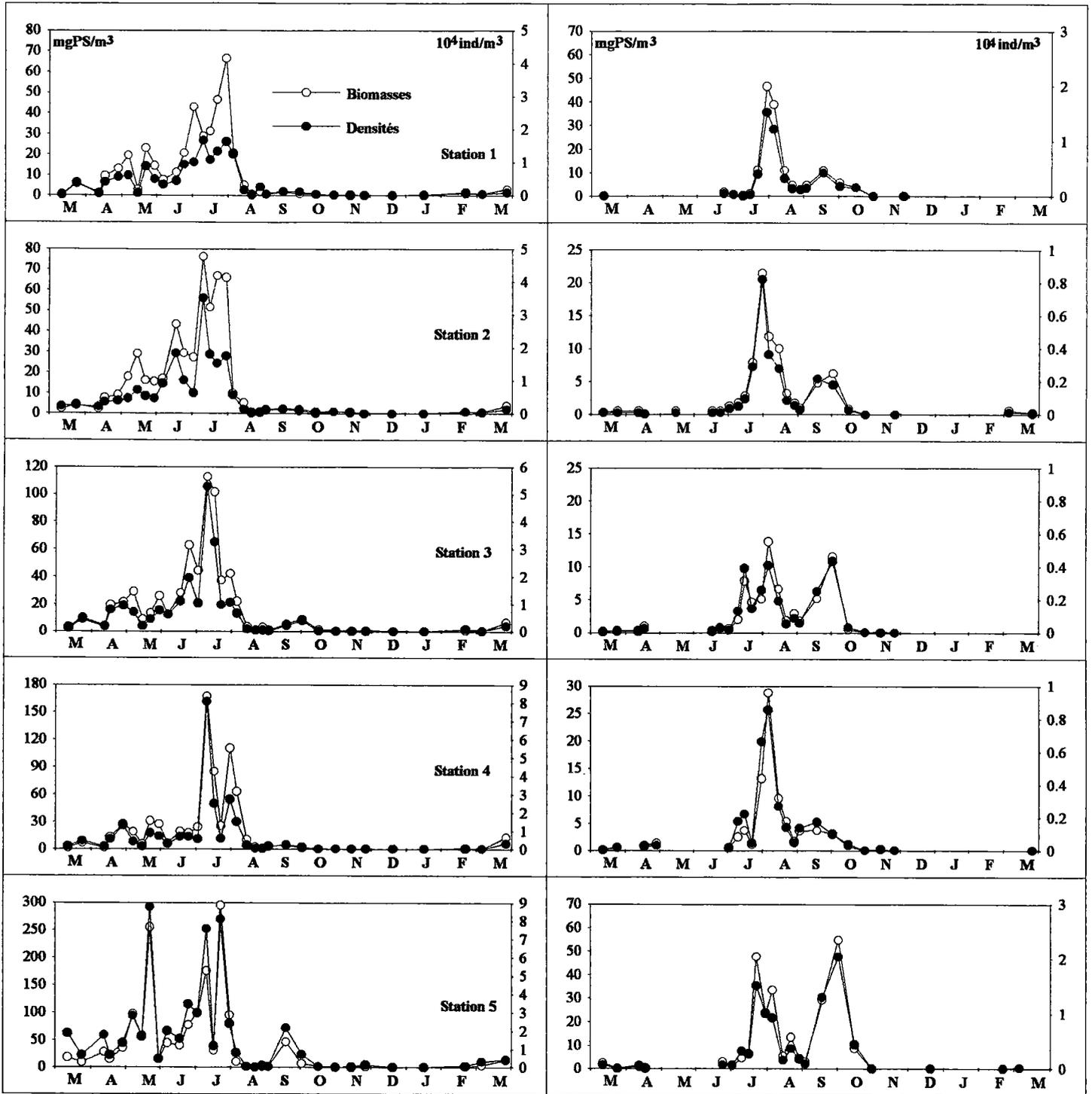


Figure 35: Variations saisonnières des densités et des biomasses d' *A. robustus* (à gauche) et de *T. crassus* (à droite) dans la retenue du Mirgenbach (1992/93).

(station 3) à 0,41 ind/m<sup>3</sup> (station 5) pour des biomasses de 3,01 et 11,1 mgPS/m<sup>3</sup>. Le maximum de biomasse est observé aux stations 1 et 5 qui sont les stations les moins profondes. Le minimum est observé dans la station 3 (station centrale de la retenue). Les stations 2 et 4 présentent une situation intermédiaire. Durant sa période de développement, l'espèce montre de fortes densités et biomasses de juillet à mi-octobre dans toutes les stations. Le premier pic est observé à la fin du mois de juillet ou au début du mois d'août suivant les stations. Une chute des densités et des biomasses est observée dans toutes les stations à la fin du mois d'août. La deuxième période de prolifération est observée au mois de septembre.

La disparition de *T.crassus* est observée à une température de 15°C. La température de l'entrée en diapause de *T.crassus* dans la retenue du Mirgenbach est comparable à celle observée dans le lac Gronne (Maier, 1989 c). Cependant, son apparition est beaucoup plus tardive dans la retenue du Mirgenbach, compte tenu de son *préférendum* thermique. Dans le lac Gronne, les premières femelles ovigères apparaissent quand la température dépasse 10°C (Maier, 1989 c). Dans le lac de Créteil, cette espèce se développe dès le mois de mai (Garnier & Lescher-Moutoué, 1984). Le développement tardif de *T.crassus* peut être dû à une compétition notamment avec *A.robustus*. Le développement de *T.crassus* coïncide avec le déclin de la population de *A.robustus*. La même constatation est faite par Lacroix *et al.* (1989) concernant *T.oithonoides* et *A.robustus* dans le lac de Créteil.

### *Eudiaptomus gracilis*

C'est le calanoïde le plus commun des lacs européens (Zánkai, 1991). Il se développe principalement au printemps (Serafimova-Hadzisce, 1975, 1978 ; Garnier & Lescher-Moutoué, 1984 ; Wöfl, 1991). Dans la retenue du Mirgenbach, cette espèce est présente régulièrement depuis la mise en eau de la retenue. La première année qui a suivi la mise en eau, cette espèce était accompagnée par un autre calanoïde, *E.vulgaris*, qui a disparu par la suite. Durant le cycle annuel étudié, *E.gracilis* montre un développement estival et automnal. La période de développement s'étend de mi-juillet à fin novembre pour toutes les stations (fig. 36). Les moyennes annuelles des effectifs varient de 0,33 (station 2) à 1,33 10<sup>4</sup> ind/m<sup>3</sup> (station 5) pour des biomasses de 22,3 et 108,1 mgPS/m<sup>3</sup>. Le premier pic important et commun à toutes les stations, est observé en juillet. Ensuite les densités et les biomasses évoluent différemment selon la station. Le deuxième pic important commun à toutes les stations intervient en automne. Dans les stations 3 et 5 c'est le pic majeur de l'année. Après le mois de novembre, de rares individus sont récoltés pendant la période hivernale.

Au début de l'étude du zooplancton de la retenue du Mirgenbach, *E.gracilis* avait un développement printanier et automnal (Marzou, 1989). L'importance que commence à prendre un autre calanoïde à développement printanier, *Eurytemora velox*, au sein du peuplement zooplanctonique de la retenue, peut être à l'origine du déplacement du cycle annuel de *E.gracilis*. La compétition entre ces deux espèces est discutée par Hutchinson

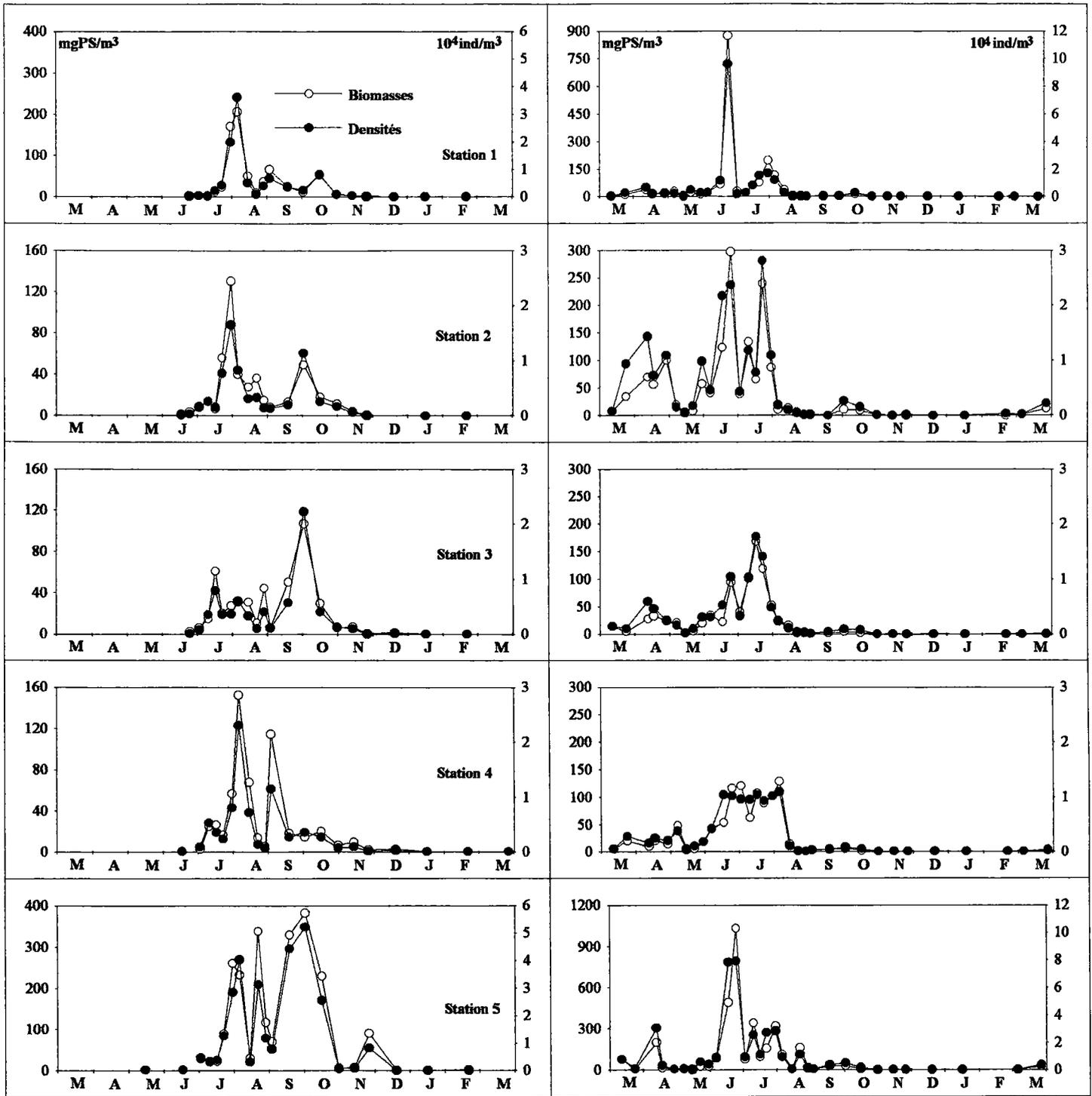


Figure 36: Variations saisonnières des densités et des biomasses d'*E. gracilis* (à gauche) et de *E. velox* (à droite) dans la retenue du Mirgenbach (1992/93).

(1957). Dans la retenue du Mirgenbach ces deux espèces semblent se maintenir en s'évitant temporellement.

### *Eurytemora velox*

C'est une espèce euryhaline qui avec *E.affinis* vit dans les eaux saumâtres et peut rentrer dans les eaux intérieures plus souvent que cette dernière (Hutchinson, 1967). Dans la retenue du Mirgenbach, cette espèce est apparue deux ans après sa mise en eau. Espèce accessoire au début, elle commence à prendre plus d'importance au sein du peuplement. La capacité de *E.velox* à coloniser les milieux aquatiques est due probablement à sa capacité de produire des oeufs de résistance.

Durant le cycle étudié, la période de prolifération d'*E.velox* s'étend de mars à août dans toutes les stations (fig. 36). Au cours de cette période, on distingue une première prolifération aux mois de mars et avril, suivie d'une chute des densités et des biomasses tout au long du mois de mai, plus prononcée dans les stations 1 et 5, et une seconde prolifération, la plus importante de l'année, en juin et juillet. Les moyennes annuelles observées pour les effectifs de cette espèce varient de 0,30 (station 3) à  $1,24 \cdot 10^4$  ind/m<sup>3</sup> (station 5) pour des biomasses de 27,1 et 120,1 mgPS/m<sup>3</sup> pour les biomasses respectivement de la station 1 à la station 5. La biomasse maximale ainsi que la moyenne annuelle les plus élevées sont observées dans la station 5. La moyenne annuelle la plus basse est observée dans la station 3 qui est la plus pélagique. A partir du mois d'octobre jusqu'au printemps suivant, de rares individus sont récoltés dans toutes les stations.

L'importance que prend cette espèce au sein du peuplement zooplanctonique de la retenue du Mirgenbach, depuis son apparition dans ce milieu en 1988, se traduit par des valeurs de biomasse proches de celles observées pour l'autre calanoïde *E.gracilis*, considéré comme espèce commune des lacs européens. La littérature traitant de cette espèce est rare (à notre connaissance), d'où l'intérêt d'une étude plus approfondie de cette espèce, notamment les interactions entre les deux calanoïdes, dans ce milieu particulier.

## **5. Conclusions**

Les variations saisonnières des effectifs du peuplement ont montré une variabilité interannuelle beaucoup plus importante au début de cette étude (1988 et 1989). Depuis 1990, cette variabilité diminue en même temps qu'une stabilité de la composition du peuplement qui se confirme en 1992. Malgré cette stabilité, l'évolution temporelle de certaines populations est variable d'une année à l'autre. Ce phénomène est particulièrement marqué en 1992 notamment pour *B. longirostris* et *E. gracilis*. Ces variations peuvent être engendrées par une compétition interspécifique (vraisemblable dans le cas de *B. longirostris* et *C. dubia*) ou par la pression de prédation, notamment par les poissons, qui varie d'une année à l'autre.

La répartition spatiale du peuplement dans la retenue du Mirgenbach montre en général deux grandes zones.

- La première, située entre les ouvrages de rejet et de prise d'eau, est caractérisée par de faibles effectifs et une variabilité saisonnière moins importante.

- La seconde concerne la partie de la retenue non soumise à l'influence du flux d'eau. Dans cette zone, le peuplement est caractérisé par des effectifs élevés, particulièrement ceux des espèces de petites tailles, et une forte variabilité saisonnière.

La répartition spatiale des crustacés planctoniques est liée vraisemblablement en grande partie au fonctionnement hydrologique de la retenue. Ceci est particulièrement visible lorsque l'on s'intéresse d'une part aux stations soumises directement à ce fonctionnement et d'autres part aux stations relativement éloignées du circuit hydraulique. Dans cette dernière catégorie, d'autres facteurs interviennent dans la détermination de la structure du peuplement notamment la position géographique des stations (influence des vents dominant). La part des poissons dans cette organisation spatiale est discutée dans le chapitre suivant.

## Chapitre III

**ETUDE DU PEUPELEMENT  
PISCIAIRE ET SES RELATIONS  
AVEC LES CRUSTACES  
PLANCTONIQUES**

**MATERIEL ET METHODES**

Depuis la création de la retenue du Mirgenbach, le suivi de l'impact du fonctionnement de la centrale électronucléaire a concerné principalement les paramètres physiques et chimiques ainsi que les peuplements phytoplanctoniques et zooplanctoniques. Avant 1990, Le peuplement piscicole était peu connu hormis une étude monospécifique de la perche (*Perca fluviatilis*) utilisant une pêche sélective (Flesch, 1994). La mise en eau de la retenue ayant été effectuée par pompage direct à partir de la Moselle. De ce fait, la plupart des espèces présentes dans la retenue proviennent de cette rivière.

L'étude de la population de la perche (Flesch, 1994) a permis d'obtenir les principaux résultats suivants :

- dans cette étude plusieurs techniques de pêche ont été utilisées ( pêche à la ligne, pêche électrique, nasses, filets maillants traditionnels et filets maillants verticaux). L'étude comparative des ces différents engins à montrer que les filets maillants verticaux permettent une meilleure approche de l'abondance et de la structure de la population.
- l'utilisation de la méthode scalimétrique s'est révélée efficace dans la détermination de l'âge des individus de cette population malgré les températures hivernales relativement élevées dans ce milieu. L'étude de la croissance a montré une croissance individuelle de la perche relativement rapide dans la retenue du Mirgenbach.
- le régime alimentaire de cette espèce est composé principalement de crustacés planctoniques avec une prédation sélective sur le cladocère *Daphnia longispina*.

A la lumière des résultats obtenus pour la population de la perche, l'objectif de la présente étude est double et concerne d'une part, la connaissance de la composition du peuplement piscicole de la retenue ainsi que la biologie des espèces dominantes et d'autre part, les relations du peuplement piscicole avec le compartiment zooplanctonique.

## **1. Echantillonnage**

### **1.1. Choix des stations**

La difficulté du choix des zones de prélèvement réside dans la méconnaissance du peuplement en place et par conséquent de la distribution spatiale des différentes populations et des facteurs qui la régissent. Pour ce faire, on a opté dans un premier temps pour l'échantillonnage d'un maximum d'habitats. Au total, 8 stations sont retenues. Plusieurs critères sont intervenus dans ce choix dont les principaux sont la typologie des rives, la profondeur, l'exposition aux vents dominants ainsi que la position par rapport au circuit hydraulique de prise et de rejet de l'eau (tableau VI). Les huit stations sont représentées dans la figure 37.

Tableau VI - Caractéristiques des stations prospectées.

Caractéristiques Stations	Pr	Typ	Drj	Dpr	Riv	Sub	Cor	Sou	Win
A	1	3	2	3	2	1	2	2	2
B	1	3	2	3	1	1	2	2	2
C	2	3	1	2	2	1	1	2	2
D	3	2	3	1	1	3	1	1	2
E	1	1	3	1	1	2	1	1	2
F	3	2	3	1	3	3	1	1	2
G	1	3	3	2	1	1	3	1	2
H	2	3	2	1	3	1	1	1	1

## Variables modales descriptives des différentes stations.

## Profondeur

Pr1: 0-5 m

Pr2: 6-12 m

Pr3: 13-20 m

## Typologie de la rive la plus proche

Typ1: nue

Typ2: enrochement

Typ3: couvert végétal

## Distance au rejet d'eau

Drj1: &lt;100 m

Drj2: entre 100 et 350 m

Drj3: &gt;350 m

## Distance à la prise d'eau

Dpr1: &lt;250 m

Dpr2: entre 250 et 450 m

Dpr3: &gt;450 m

## Distance à la rive la plus proche

Dri1: &lt;30 m

Dri2: entre 30 et 80 m

Dri3: &gt;80 m

## Substrat de la rive

Sub1: vase

Sub2: grossier

Sub3: roches

## Cornes ou anses

Cor1: absence de corne

Cor2: présence de corne

## Souches

Sou1: absentes

Sou2: présentes

## Vents d'Ouest

Win1: absence

Win2: présence

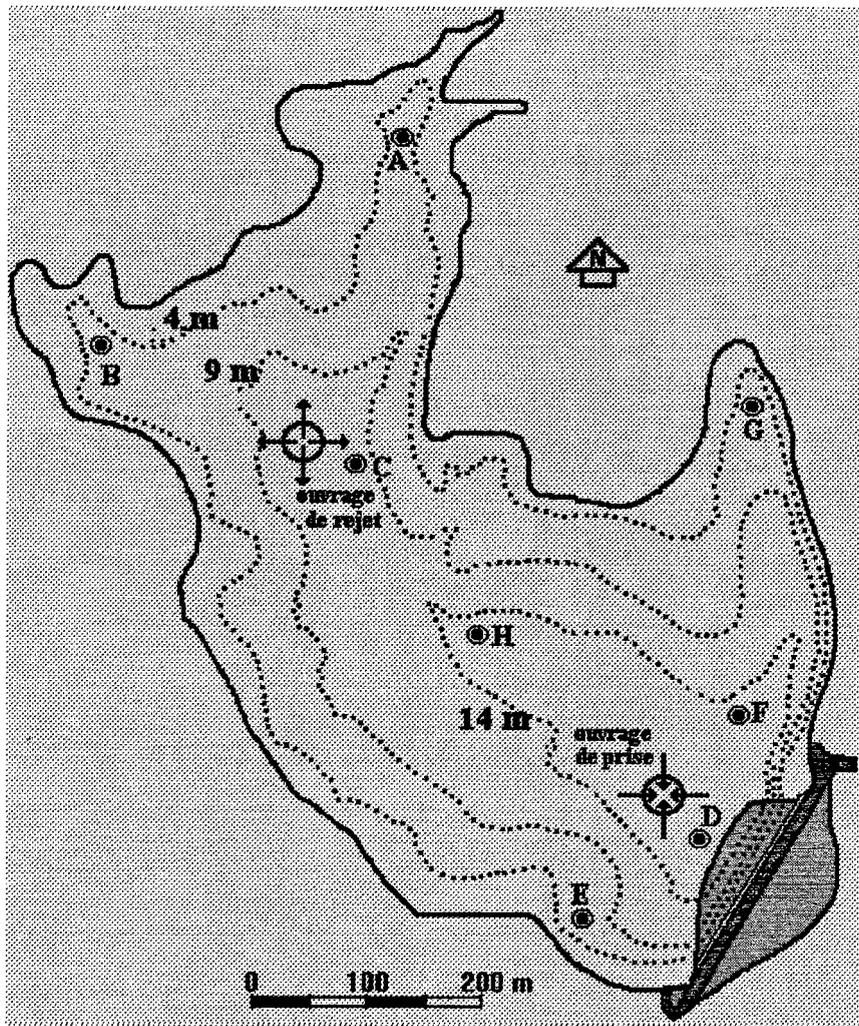


Figure 37 : localisation des stations échantillonnées.

## 1.2. Engins de capture

Les filets utilisés dans cette étude sont des filets maillants verticaux à enroulement qui présentent l'avantage d'une facilité d'utilisation et permettent la prospection de toute la colonne d'eau (fig. 38). La comparaison de cette technique avec d'autres engins de pêche (Flesch, 1994) a permis de montrer leur efficacité. Par ailleurs, l'utilisation des engins actifs ne permet pas l'exploration de certaines zones de la retenue en raison de la présence de souches.

Dans chaque station, six filets de mailles carrées de 10, 20, 30, 40, 50 et 60 mm sont utilisés. La largeur de chaque filet est 2,5 m, leur profondeur est celle de l'endroit où ils sont posés. Dans les stations profondes, les filets sont rigidifiés en rajoutant des raidisseurs horizontaux en PVC à mi-hauteur. Ces raidisseurs ne semblent pas influencer les captures, plusieurs poissons sont maillés à ce niveau. Tous les filets sont métrés latéralement afin de localiser les profondeurs de capture des poissons. Le calendrier des pêches est fourni dans le tableau VII.

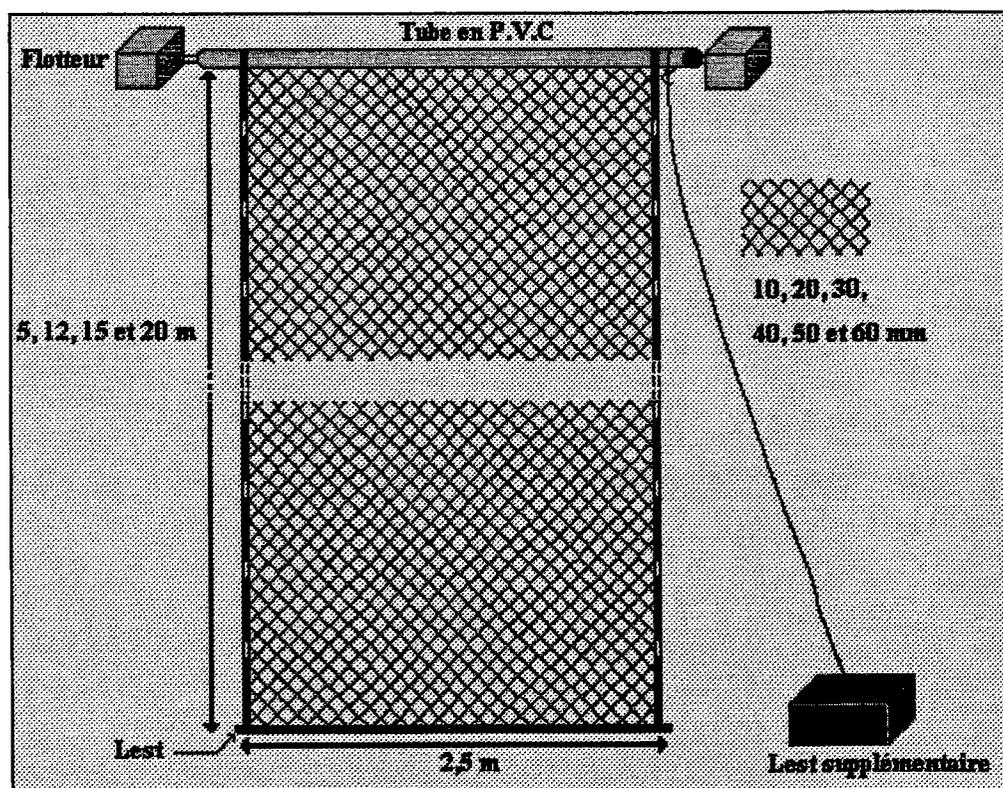


Figure 38 : Schéma d'un filet vertical.

**Tableau VII - Calendrier des pêches.**

Campagnes	Nombre de station	Effort de pêche
novembre 1990	8 (A à H)	48 h (2 x 24h)
février 1991	8 (A à H)	48 h (2 x 24h)
juin 1991	8 (A à H)	48 h (2 x 24h)
octobre 1991	8 (A à H)	48 h (2 x 24h)
juillet 1992	4 (A, C, F et G)	24h (jour et nuit)*
septembre 1992	4 (A, C, F et G)	24h (jour et nuit)*
novembre 1992	4 (A, C, F et G)	24h (jour et nuit)*
février 1993	4 (A, C, F et G)	24h (jour et nuit)*
avril 1993	4 (A, C, F et G)	24h (jour et nuit)*

\* : la répartition des 24h d'effort de pêche entre les périodes diurnes et nocturnes dépend de la saison. Les filets sont posés au crépuscule, relevés à l'aube puis reposés pour être relevés au crépuscule.

## **2. Calcul de l'indice d'abondance**

Les variations d'abondance de chaque espèce sont estimées à partir de l'indice de capture par unité d'effort (CPUE). Les résultats sont exprimés en nombre de poissons pêchés par mètre carré de filet et par heure. Pour chaque espèce, cet indice est appliqué dans un premier temps à toute la population et ensuite en décomposant cette dernière en cohortes.

## **3. Croissance**

Lorsque l'on s'intéresse à la croissance des poissons, l'un des paramètres essentiels à déterminer est l'âge des individus capturés. La lecture des écailles est l'un des principes les plus couramment utilisés en ichthyologie pour la connaissance de l'âge des poissons. En hiver, le ralentissement de l'activité biologique du poisson se traduit au niveau des écailles par un resserrement des circuli. L'âge du poisson est déterminé alors par le nombre d'hivers qu'il a vécus.

### **3.1. détermination de l'âge**

Dans cette étude l'âge des trois espèces est déterminé par scalimétrie. La partie du poisson sur laquelle les écailles sont prélevées ne doit pas varier pour les individus d'une même espèce et peut différer d'une espèce à l'autre (Baglinière & Le Louarn, 1987). Les écailles sont prélevées entre la base de la nageoire dorsale et la ligne latérale pour les trois espèces étudiées.

Avant la lecture, les écailles sont nettoyées dans une solution de peroxyde de sodium à 5 %. La lecture est effectuée sur un lecteur de microfiche. Le rayon total de l'écaille, entre le nucleus et le bord de l'écaille, ainsi que les rayons correspondant aux différents arrêts de croissance sont mesurés. Au total 1100 écailles sont examinées pour les trois espèces.

### 3.2. Rétro-calcul

Les poissons peuvent être capturés à n'importe quel moment de l'année, la longueur alors observée correspond à l'âge réel du poisson qui est difficilement déterminable. Le rétro-calcul permet de déterminer les variations de la longueur des poissons à intervalle de temps "régulier" qui correspond aux périodes des arrêts de croissance.

L'existence d'une relation entre la taille du poisson et le rayon de son écaille permet de calculer la taille du poisson à la formation des anneaux d'arrêt de croissance. Dans cette étude, nous avons utilisé une relation linéaire dont l'origine n'est pas nulle. Cette méthode tient compte du fait que le poisson a commencé sa croissance avant la formation de l'écaille. L'équation est de la forme :

$$L = bR_t + a$$

Pour chaque arrêt de croissance "i", la taille du poisson est déterminée par la formule de Lee (1920) :

$$L_i = a + \frac{R_i}{R_t} (L - a)$$

$L_i$  : longueur du poisson à l'âge considéré ;

$L$  : longueur du poisson au moment de sa capture ;

$R_i$  : rayon de l'écaille à l'âge considéré ;

$R_t$  : rayon de l'écaille au moment de la capture ;

$a$  : longueur théorique à laquelle le poisson aurait formé son écaille. C'est l'ordonnée à l'origine de l'équation de la droite de régression entre la longueur du poisson et le rayon de l'écaille.

### 3.3. Modèle de croissance

La croissance des poissons est conditionnée par plusieurs paramètres tels que l'alimentation, la température et l'état physiologique de l'individu. Tous ces paramètres présentent des variations saisonnières et la taille de l'animal à la fin de la saison de croissance résulte d'une interaction continue entre ces différents facteurs. La relation fonctionnelle qui lie ces paramètres est complexe. La prédiction de la taille du poisson à n'importe quel moment de l'année en relation avec ces différents facteurs est difficile. Pour palier à ces problèmes on a souvent recours à des modèles de croissance. Les modèles les plus couramment utilisés sont des modèles descriptifs, la relation entre le taux de croissance et les paramètres qui le contrôlent n'y sont pas incorporés. Les modèles dynamiques sont rarement utilisés.

Le modèle de croissance de Von Bertalanffy est l'expression mathématique la plus couramment utilisée dans l'étude de la croissance chez les organismes en milieu aquatique

(Lasserre, 1974 ; Do Chi, 1978 ; Moreteau & Vicente, 1982 ; Moreteau, 1995). L'équation du modèle permet de lier l'âge du poisson à sa longueur, elle est de la forme :

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

$L_\infty$ : longueur asymptotique

$k$ : coefficient de croissance

$t_0$ : âge hypothétique auquel le poisson aurait été de longueur zéro

Dans la présente étude ce modèle est appliqué seulement à la population de gardon en raison du nombre de classes d'âge suffisamment élevé. Les trois paramètres du modèle sont calculés à partir de toutes les longueurs rétrocalculées pour chaque âge.

#### **4. Etude de l'alimentation**

Durant la première période de l'étude, le temps de pose des filets (24 heures) ne permet pas une bonne conservation des contenus digestifs et par conséquent une difficulté pour l'identification des proies consommées.

Le régime alimentaire des trois populations de cyprinidés est suivi durant la deuxième période de cette étude sur un cycle annuel (juillet 1992 à avril 1993). Pour chaque campagne les pêches sont réalisées sur un cycle nyctémérale. Les filets sont posés au crépuscule, relevés à l'aube et immédiatement reposés pour être relevés au crépuscule.

##### **4.1. Prélèvements et analyses**

Les poissons capturés sont rapidement congelés afin de préserver les contenus stomacaux. Après décongélation, l'ensemble du tractus digestif est prélevé. Une solution de formaldéhyde à 4,5% est utilisée pour la conservation des contenus digestifs. Lorsque les effectifs par classe de taille sont faibles, l'ensemble des tubes digestifs présentant des proies sont analysés. En période de fortes captures, un sous échantillonnage est effectué et au moins 50 % des tubes digestifs pleins sont analysés.

En l'absence d'estomac chez les espèces étudiées, l'ensemble du contenu digestif est analysé. Cette méthode est rendue possible d'une part grâce à une bonne conservation des proies et d'autre part par la connaissance des proies présentes dans le milieu au moment des pêches (zooplancton), ce qui facilite l'identification. L'analyse du contenu de chaque tube digestif est réalisée sous une loupe binoculaire et/ou microscope pour l'identification des items. Le niveau de détermination dépend des proies rencontrées. Seuls les cladocères sont identifiés jusqu'à l'espèce. La totalité du contenu digestif est analysé dans un premier temps pour l'identification des proies les moins abondantes ensuite un sous-échantillonnage est réalisé pour le dénombrement des proies présentant de grands effectifs.

## 4.2. Regroupement par classe de taille

Dans les études du régime alimentaire des poissons, le regroupement des résultats de bols alimentaires est le plus souvent basé sur l'âge des individus. Dans notre étude, ce type de regroupement nous est apparu difficile à réaliser compte tenu des variations importantes de la taille des individus d'une même classe d'âge au cours d'un cycle annuel. L'alimentation d'un poisson dépend principalement de sa taille. Pour ces raisons, nous avons opté pour un regroupement par classe de taille. Les classes de taille pour chaque espèce sont données dans le tableau VIII.

**Tableau VIII - Classes de tailles définies pour les trois espèces étudiées.**

Classe	Espèce	<i>Rutilus rutilus</i>	<i>Blicca bjoerkna</i>	<i>Abramis brama</i>
Classe 1		< 10 cm	15 - 20 cm	< 10 cm
Classe 2		15 -23 cm	21 - 25 cm	11 - 15 cm
Classe 3		24 - 30 cm	26 - 30 cm	16 - 22 cm
Classe 4		> 30cm	>30 cm	23 - 29 cm
Classe 5				30 - 40 cm
Classe 6				> 40 cm

## 4.3. Composition du régime alimentaire

### 4.3.1. Contribution numérique

L'indice de la contribution numérique traduit le rapport entre le nombre d'individus d'une proie donnée et le nombre total d'organismes présents dans le contenu digestif. Il est exprimé en pourcentage.

$$N_{(\%)} = (N_i / N_{tot}) \times 100$$

N<sub>i</sub> : nombre d'individus de la proie i.

N<sub>tot</sub> : nombre total des organismes dans le contenu digestif.

### 3.3.2. Indice de fréquence

L'indice de fréquence pour une proie donnée est le pourcentage du nombre de contenus digestifs où cette proie est présente par rapport au nombre total des contenus analysés. Cet indice permet une visualisation de l'éventail des ressources utilisées sans tenir compte de leur contribution numérique. Il est complémentaire de l'indice précédent. En effet, une proie pourra être présente dans tous les contenus digestifs donc à une fréquence très élevée mais les effectifs peuvent être très faibles.

#### 4.4. Indice d'Electivité

Dans le cadre de notre étude, cet indice est appliqué seulement aux proies zooplanctoniques. L'indice d'Electivité d'Ivlev (1961) que nous avons retenu est souvent utilisé pour estimer l'électivité des proies par les prédateurs (Gophen *et al.*, 1988 ; Ravera & Jamet, 1991 ; Strus & Hurley ; 1992 ; Ugwumba & Adebisi, 1992). Cet indice est défini par la formule :

$$E_i = (r_i - p_i) / (r_i + p_i)$$

$r_i$  : proportion de l'item "i" dans le contenu digestif.

$p_i$  : proportion de l'item "i" dans le milieu.

Cet indice varie de -1 à +1. Lorsque  $E > 0$ , on estime qu'il existe une sélection des proies ingérées.

#### 4.5. Recouvrements des niches alimentaires

L'utilisation des ressources trophiques par le peuplement de poissons peut différer à la fois à l'échelle spatiale et temporelle. L'organisation des communautés résulterait de l'action combinée des facteurs biotiques et environnementaux (Schoener, 1982).

Afin d'évaluer le recouvrement des niches alimentaires entre les trois espèces étudiées, nous avons utilisé l'indice de Schoener (1970). Cet indice est le plus adéquat, en comparaison avec d'autres indices, dans le cas où une catégorie de proies n'est utilisée que par l'une des espèces. En ichtyologie, c'est l'indice le plus utilisé (Muth & Busch, 1989 ; Glova & Sagar, 1991 ; Jachner, 1991 ; Langeland *et al.*, 1991 ; Hartman *et al.*, 1992).

$$\alpha = 1 - 0,5 \left( \sum |P_{x_i} - P_{y_i}| \right)$$

$P_{x_i}$  : proportion de l'item "i" dans l'alimentation de l'espèce x.

$P_{y_i}$  : proportion de l'item "i" dans l'alimentation de l'espèce y.

Cet indice varie de 0, lorsque le régime alimentaire des espèces ne contient aucune proie en commun, à 1 lorsque le régime alimentaire des espèces est strictement identique.

#### 4.6. Taux de consommation journalier

Le taux de consommation journalier (F) est calculé d'après la formule d'Eggers (1977). Il est donné par la formule :

$$F = 24 \times S \times R$$

S : quantité moyenne de la nourriture dans le contenu digestif.

R : taux d'évacuation gastrique.

Le taux d'évacuation gastrique dépend de la température et de l'espèce. Pour une espèce donnée, ce taux est une fonction exponentielle de la température :

$$R = a \cdot e^{bT}$$

Pour le gardon, les paramètres a et b utilisés sont issus des travaux de Persson (1982) : a = 0,032 et b = 0,115

**RESULTATS ET DISCUSSION**

## **1. Composition et répartition spatiale du peuplement**

### **1.1. Composition du peuplement**

Au total 3846 poissons appartenant à 12 espèces différentes ont été capturés avec les filets maillants verticaux durant la période de l'étude. L'anguille est observée mais non capturée. Le peuplement piscicole de la retenue du Mirgenbach est caractérisé par une prédominance de la famille des cyprinidés. Le gardon (*Rutilus rutilus*) est l'espèce la plus abondante dans les captures en nombre et en biomasse de 1990 à 1992. En 1993, cette espèce est sensiblement moins représentée. La deuxième espèce la plus abondante est la brème commune (*Abramis brama*). Le gardon et la brème à eux seuls représentent de 40 à 80 % des effectifs capturés selon les campagnes (tableau IX). La brème bordelière (*Blicca bjoerkna*) représente un cas particulier et intéressant ; au début de notre étude cette espèce est présente en très faibles effectifs et ne suscitait aucun intérêt particulier (moins de 2 %). Depuis, son importance au sein du peuplement n'a pas cessé d'augmenter pour représenter en avril 1993 48 % des effectifs capturés. Les autres espèces de cyprinidés sont toujours capturées de manière sporadique et en de faibles effectifs parmi lesquelles la tanche (*Tinca tinca*), l'ablette (*Alburnus alburnus*), la carpe (*Cyprinus carpio*), le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) et le chevaine (*Leuciscus cephalus*).

Parmi les autres familles, les percidés sont les mieux représentés. La perche (*Perca fluviatilis*), abondante au début de l'étude (jusqu'à 47 % des effectifs capturés) a vu ses effectifs régresser pour ne présenter qu'entre 1 et 9 % en 1992. Le sandre (*Stizostedion lucioperca*) est capturé régulièrement et représente 5 à 15 % des effectifs. Le brochet (*Esox lucius*) n'a été échantillonné qu'à de rares occasions et aucun individu n'est capturé depuis février 1991. Un hotu est capturé en 1991.

En dehors des captures aux filets, l'échantillonnage des alevins du printemps à l'été nous a permis d'observer d'autres espèces comme la perche soleil (*Lepomis gibbosus*) et la loche (*Cobitis taenia*).

### **1.2. Répartition spatiale du peuplement**

Pour l'étude de la répartition spatiale du peuplement, nous avons utilisé l'analyse factorielle des correspondances multiples (AFCM). Cette analyse porte sur les pêches réalisées pendant le premier cycle de l'étude (1990/1991). Pendant cette période, un maximum d'habitats est prospecté.

L'AFCM est réalisée sur une matrice des 8 stations x 9 variables modales de description du milieu (tableau VI). Dans une seconde étape, on a réalisé une corrélation des sept espèces, considérées comme variables supplémentaires, avec les axes factoriels de l'AFCM.

**Tableau IX - Liste et effectifs des espèces de poissons capturés à l'aide des filets verticaux dans la retenue du Mirgenbach de 1990 à 1993.**

	<b>Gardon</b>	<b>Brème commune</b>	<b>Perche</b>	<b>Sandre</b>	<b>Brème bordelière</b>	<b>Ablette</b>
Novembre 1990	185	105	76	22	7	4
Février 1991	121	61	192	17	5	11
Juin 1991	206	61	298	30	4	10
Octobre 1991	218	274	53	26	13	2
Juillet 1992	341	63	8	84	40	0
Septembre 1992	152	53	16	16	28	1
Novembre 1992	85	56	2	9	20	1
Février 1993	32	53	2	15	24	1
Avril 1993	72	47	30	11	158	8

	<b>Tanche</b>	<b>Gremille</b>	<b>Rotengle</b>	<b>Carpe</b>	<b>Chevaine</b>	<b>Brochet</b>
Novembre 1990	2	2	1	0	0	2
Février 1991	0	6	1	0	2	2
Juin 1991	13	3	1	0	2	0
Octobre 1991	1	0	1	0	0	0
Juillet 1992	2	0	3	0	0	0
Septembre 1992	4	0	3	2	0	0
Novembre 1992	0	0	1	0	0	0
Février 1993	0	0	0	1	0	0
Avril 1993	1	0	0	1	0	0

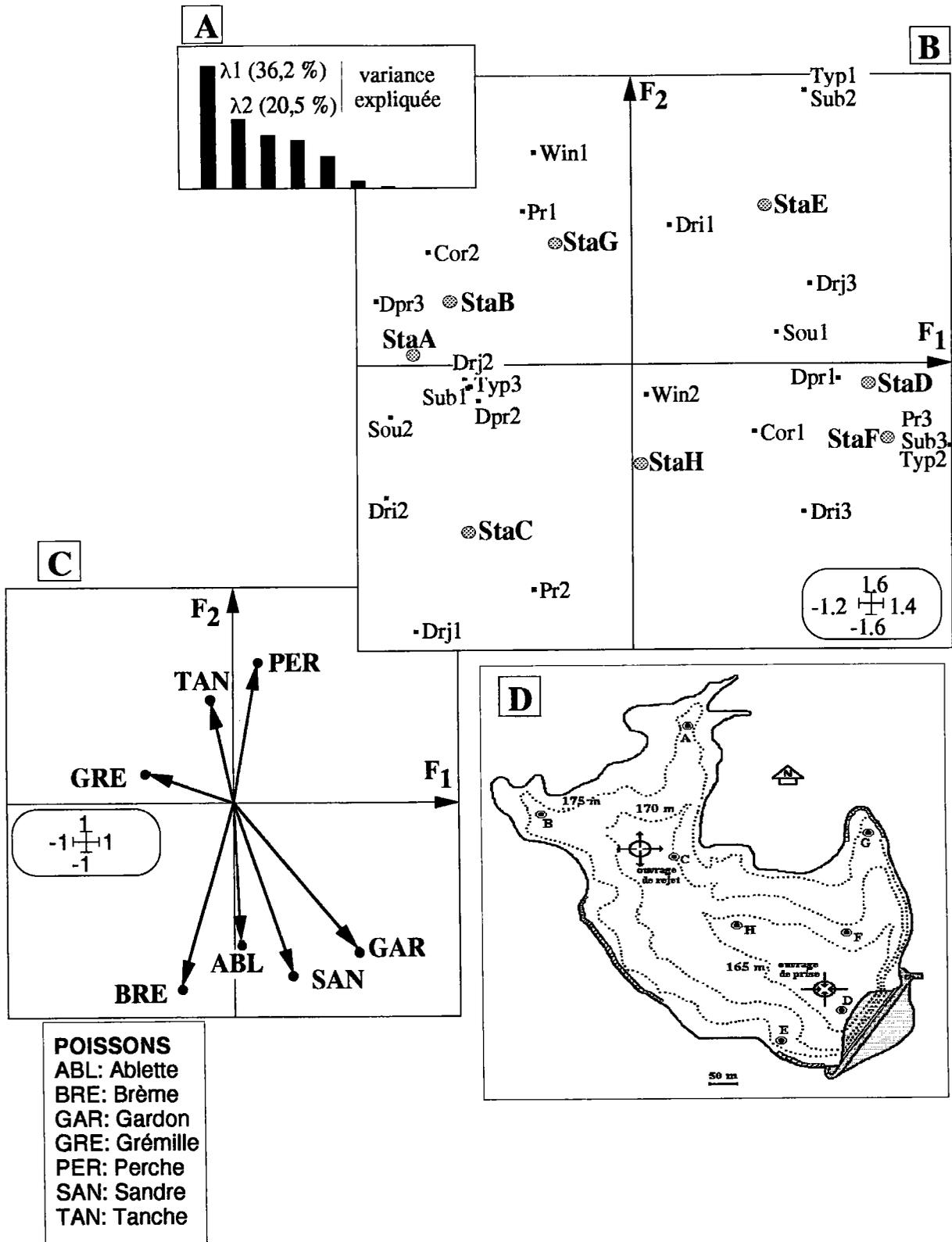


Figure 39: Ordination des stations et des variables modales par analyse des correspondances multiples. Histogramme des valeurs propres (A). Distribution des variables modales et des stations sur le plan F1xF2 (B). Corrélations des sept espèces de poissons, considérées comme variables supplémentaires, avec les deux axes factoriels (C). Localisation des stations prospectées (D).

Les histogrammes des valeurs propres (fig. 39A) montrent que 36,2 % de l'inertie totale du nuage de points est expliquée par le premier axe de l'AFCM. Les résultats de l'AFCM sont donnés dans la figure 39B.

L'AFCM (variables modales x stations) montre qu'aucune variable modale ne permet d'expliquer directement un axe. Ceci montre que le système est complexe et que chaque station possède un ensemble de caractéristiques qui la diffèrent des autres stations.

La projection des espèces de poissons capturées sur l'AFCM permet de distinguer trois grandes zones dans la retenue :

- Les stations A, B et G sont situées dans trois cornes de la retenue et sont caractérisées par une faible profondeur, la proximité des rives et un couvert végétal important au niveau de ces dernières. Deux espèces sont associées à ces stations : la perche et la grémille.
- Les stations C et H sont soumises au courant entre la prise et le rejet d'eau. La station C est plus proche de la rive, avec un couvert végétal important, que la station H. Dans ces deux stations la brème se distingue par son abondance.
- La station F située près de la prise d'eau est caractérisée par une abondance du gardon et du sandre.

Les stations E et D sont caractérisées par une faible présence des poissons. La station D est située à proximité de la prise d'eau. La station E est caractérisée par une faible profondeur, une rive nue et une exposition aux vents dominants.

En prenant comme référence le point situé à mi-distance entre l'ouvrage de rejet et de prise d'eau, le peuplement est dominé au nord de la retenue par la brème et à l'est par le gardon. La brème est pêchée en grand nombre à la station C près du rejet ; le gardon à la station F.

En considérant les proportions des gardons et des brèmes communes pêchées dans chaque station par rapport à l'effectif total de chacune de ces deux espèces, on remarque que plus de 50 % sont capturés dans trois stations sur huit : stations A, B et C pour la brème et les stations F, G et H pour le gardon (fig. 40).

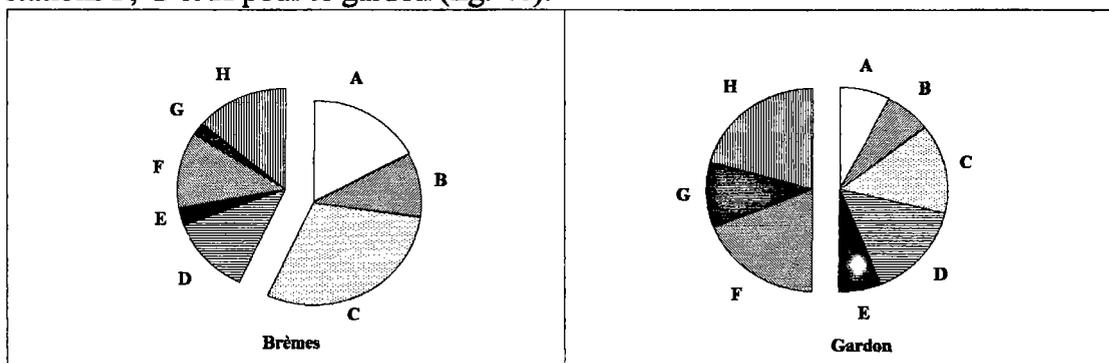


Figure 40 : Proportion des poissons pêchés dans chaque station par rapport aux captures totales

Ces résultats nous ont amenés au cours du second cycle annuel à ne prospecter que quatre stations (A, C, F et G)<sup>1</sup>.

## **2. Structure et répartition spatiale des principales populations**

Dans cette partie seule l'étude des trois populations les plus représentées est approfondie.

### **2.1. Ecologie des espèces étudiées**

#### ***Rutilus rutilus***

C'est une espèce eurytherme (Schiemer & Wieser, 1992). D'après Spillman (1961), cette espèce peut atteindre une taille maximale de 30 cm. Dans plusieurs études, la taille maximale de ces poissons est toujours inférieure à 30 cm et dépasse rarement 25 cm (Persson, 1983 ; Gerdeaux, 1985 ; Gerdeaux & Ponton, 1987 ; Hamrin, 1993 ; Jamet & Desmolles, 1994).

La reproduction du gardon s'opère lorsque la température de l'eau atteint 20°C (Gillet, 1989). Cependant d'autres auteurs ont observé la fraie à des températures inférieures à ce seuil (Jamet & Desmolles, 1994). D'après Gillet (1989), l'amplitude des fluctuations journalières de la température à l'époque de la fraie de cette espèce peut expliquer cette disparité. Contrairement à la plupart des autres cyprinidés, le gardon ne présente pas de reproduction fractionnée. Les femelles déposent l'ensemble des oeufs en une seule fois.

Le gardon possède une grande flexibilité à la fois dans le choix de la nourriture et des habitats (Schiemer & Wieser, 1992). Le régime de cette espèce est très diversifié et varie en fonction du milieu et des autres espèces de poissons présentes. Suivant le biotope où elle est présente, son alimentation peut être dominée par les végétaux (Prejs & Jackowska, 1978), par les invertébrés benthiques (Prejs et al., 1990 ; Martyniak et al., 1991 ; Balkuvienė & Pernaraviciute, 1994 ; Rutkowski, 1994) ou par le zooplancton (Bergstrand, 1990 ; Giles et al., 1990).

Dans les lacs où les espèces zooplanctonophages strictes sont absentes, le gardon occupe préférentiellement la zone pélagique et se nourrit en grande partie de zooplancton (Persson, 1986 a) et les cladocères constituent une part importante dans son alimentation (Riemann et al., 1990 ; Nost & Langeland, 1994).

#### ***Abramis brama***

Cette espèce peut atteindre une taille maximale de 50 cm (Kiener, 1985). Sa période de reproduction est plus tardive que celle du gardon et survient à une température de 22°C. Contrairement au gardon, cette espèce fait partie des cyprinidés à ponte fractionnée. La

<sup>1</sup> Ces stations correspondent aux stations 1, 2, 4, et 5 où le zooplancton est régulièrement suivi.

reproduction de chaque femelle comprend plusieurs pontes successives qui sont séparées par des intervalles de quelques jours ou quelques semaines (Gillet, 1989). Cette caractéristique est à l'origine de la disparité des tailles pour une même classe d'âge.

Dans les milieux lacustres, le stock de cette espèce augmente avec l'eutrophisation (Biro, 1978 ; Winfield, 1992). Bien que les auteurs s'accordent d'une manière générale sur le caractère benthophage de cette espèce, son régime alimentaire est variable suivant les milieux et le zooplancton peut constituer une part importante de son alimentation (Giles et *al.*, 1990 ; Biro, 1991).

### ***Blicca bjoerkna***

Plus rare, en France, que la brème commune (Kiener, 1985), sa taille maximale dépasse rarement 35 cm (Muus & Dahlstrom, 1968). A notre connaissance peu d'études portent sur cette espèce. Dans le lac de Tjeukemeer où cette espèce est étudiée (Lammens, 1984 ; Vijverberg & Van Densen, 1984 ; Lammens et al., 1992 b ; Van Den Berg et *al.*, 1992 ; Van Den Berg et *al.*, 1993), elle atteint une taille maximale de 25 cm pour un âge de 10 ans. Son régime alimentaire, comme sa croissance, est intermédiaire entre le gardon et la brème commune. Cette espèce est planctonophage et facultativement benthophage.

## **2.2. Structure des populations**

### **2.2.1. Analyse de la distribution des tailles**

#### **2.2.1.1. *Rutilus rutilus***

Durant les deux cycles annuels, au total 1413 gardons sont capturés. Les tailles minimales et maximales des gardons capturés dans les filets verticaux sont respectivement de 7 et 38 cm. Leur taille maximale dans la retenue du Mirgenbach est largement supérieure aux tailles observées dans d'autres milieux. Les individus de grande taille ne sont pas exceptionnelles dans ce milieu, sur l'ensemble des prises, les gardons appartenant aux classes de tailles 32 et 33 cm sont les mieux représentés (fig. 41).

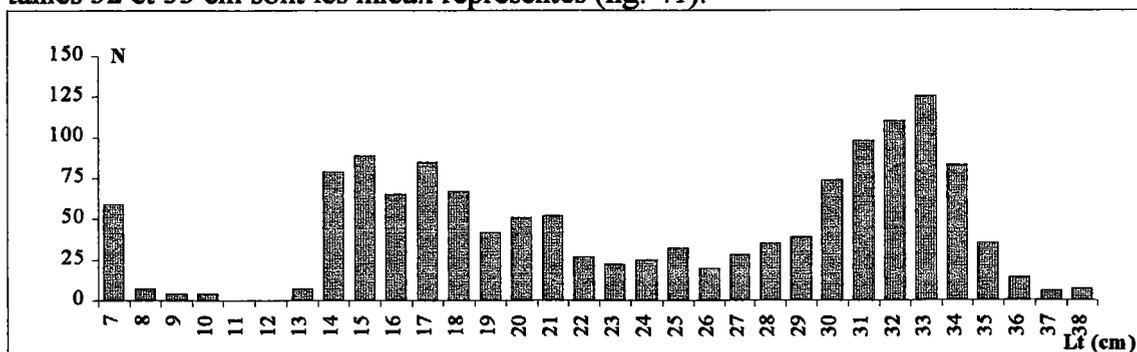


Figure 41 : Répartition des fréquences par classe de taille des gardons capturés dans la retenue du Mirgenbach.

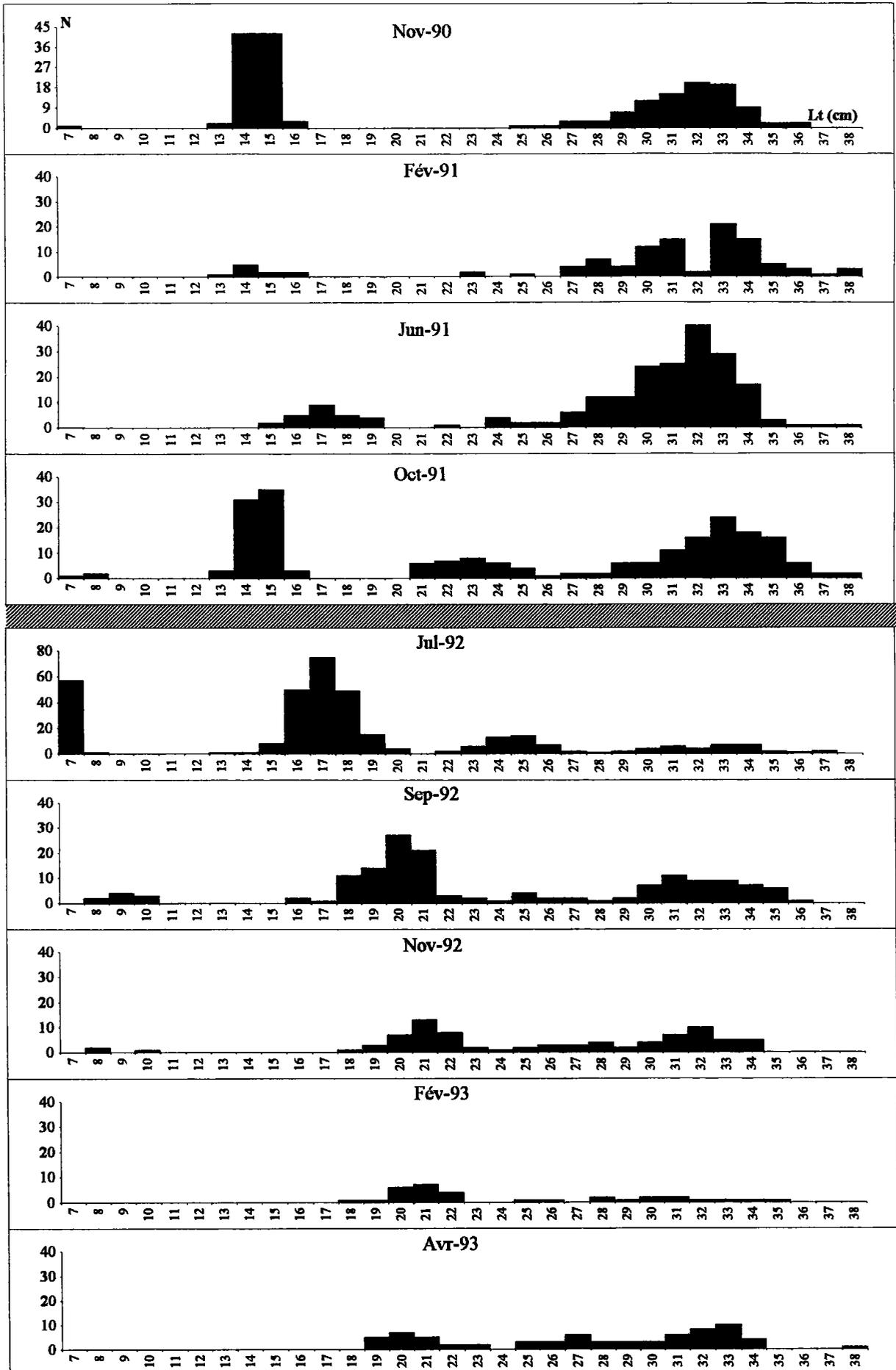


Figure 42: Distribution des fréquences par classe de taille des gardons capturés dans la retenue du Mirgenbach.

L'analyse de la répartition des individus par classe de tailles centimétriques montre qu'au-dessus de 14 cm toutes les classes de tailles sont bien représentées. En dessous de ce seuil, seuls les gardons de la classe 7 cm sont capturés en grand nombre, par contre aucun individu de taille comprise entre 11 et 12 cm n'est capturé.

La distribution des classes de tailles des gardons par campagne est représentée dans la figure 42. Durant la première année de l'étude, le nombre d'intervalle de classes est relativement restreint. De novembre à juin, deux groupes apparaissent, le premier compris entre 13 et 16 cm avec un mode à 14 - 15 cm et le second compris entre 25 et 36 cm avec un mode à 32 cm. En octobre 1991, un troisième groupe est observé. Il comprend des individus de 13 et 16 cm. Durant ce cycle annuel, le mode du premier groupe se déplace de 15 à 23 cm. Ce phénomène est surtout rapide entre juin et octobre (de 17 à 23 cm). A l'exception des individus de taille comprise entre 21 et 25 cm, la répartition automnale des classes de tailles est comparable en 1990 et 1991.

Au cours du second cycle d'étude, l'effort de pêche plus réduit fournit des captures moins nombreuses. Malgré des effectifs faibles pour certaines classes, elles sont en majorité représentées notamment en juillet 1992. Cependant les classes supérieures à 30 cm regroupent proportionnellement moins d'effectifs que les années précédentes. Compte tenu des dates de prélèvement, le déplacement des modes est comparable.

### 2.2.1.2. *Abramis brama*

Pendant la période de l'étude, au total 773 individus sont capturés avec des tailles minimales et maximales respectivement de 7 et 56 cm. Le mode des classes centimétriques est de 8 cm. Comme pour le gardon, la population est dominée par des individus de grande taille. La majorité des brèmes capturées ont une taille comprise entre 27 et 38 cm (fig. 43). La répartition des classes de taille des brèmes montre que toutes les classes de tailles comprises entre les longueurs extrêmes sont capturées. Les plus faibles effectifs appartiennent aux classes 10, 11 et 22 cm.

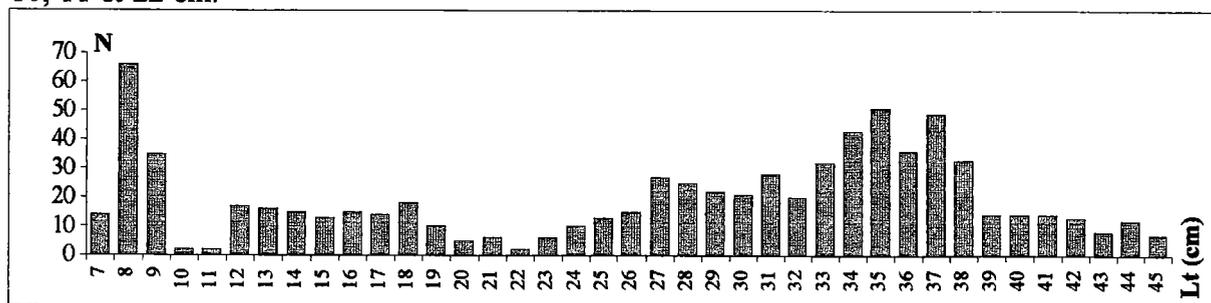


Figure 43 : Répartition des fréquences par classe de taille des brèmes communes capturées dans la retenue du Mirgenbach.

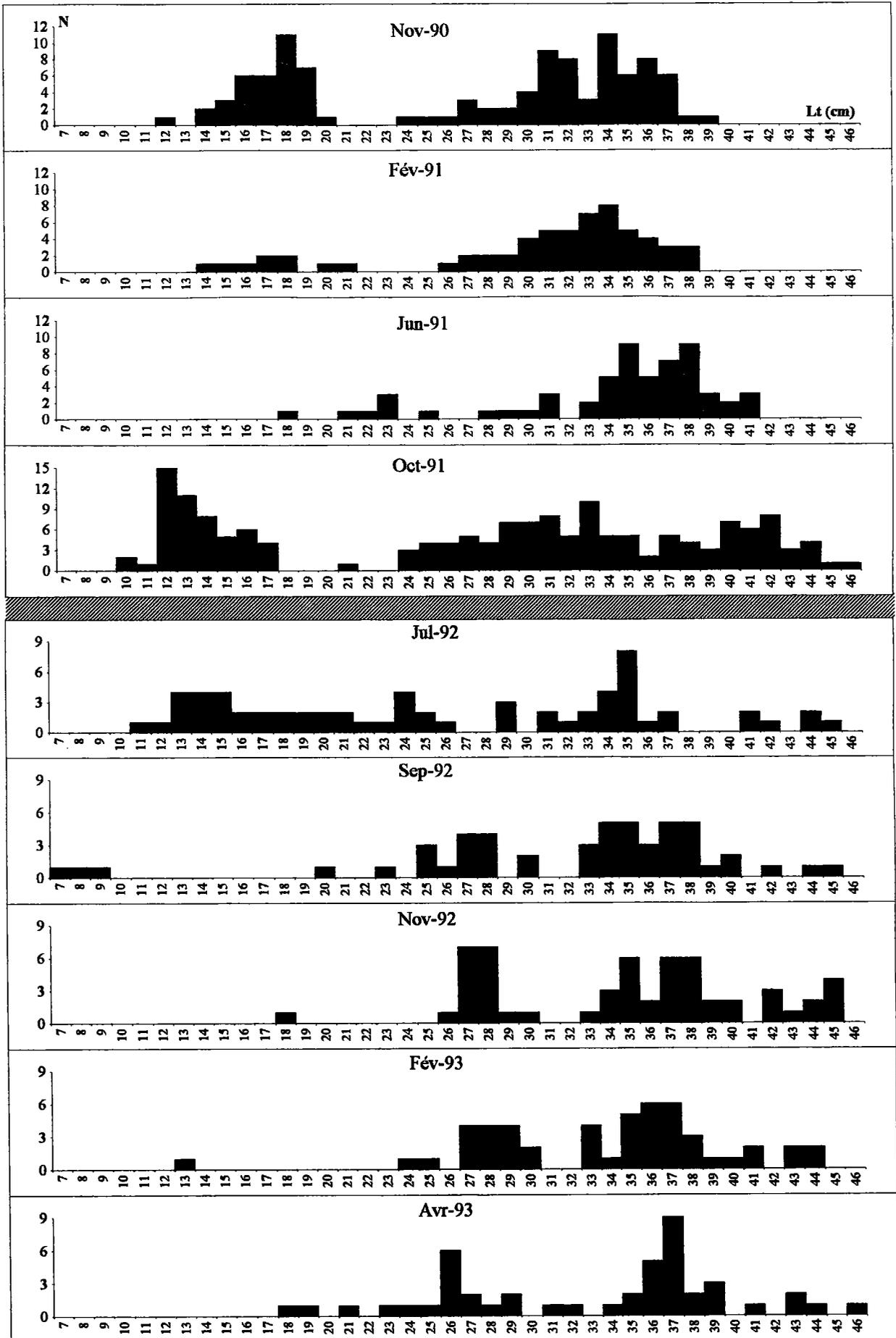


Figure 44: Distribution des fréquences par classe de taille des brèmes communes capturées dans la retenue du Mirgenbach.

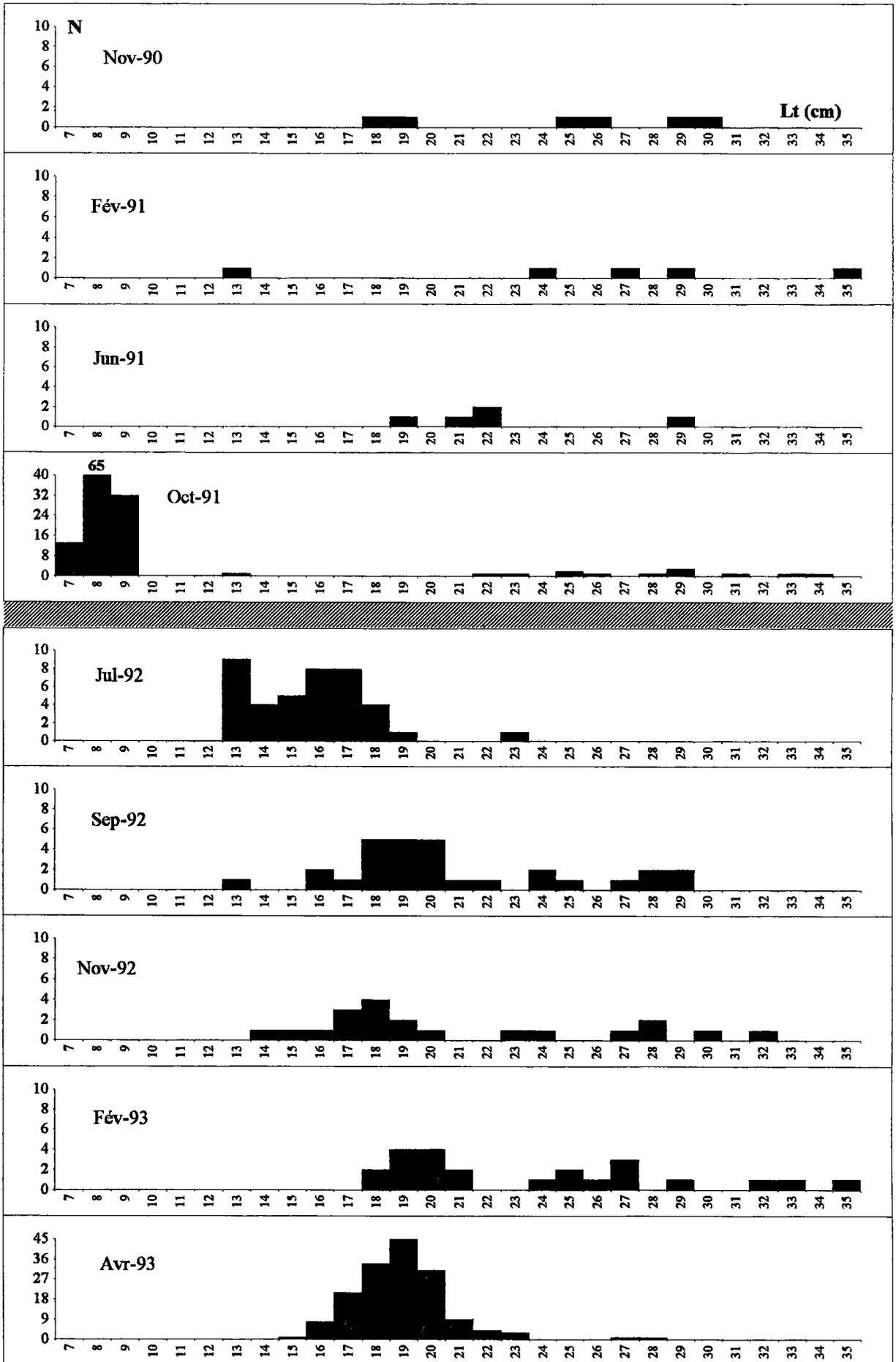


Figure 45: Distribution des fréquences par classe de taille des brèmes bordelières capturées dans la retenue du Mirgenbach.

La distribution des tailles par campagne (fig. 44) montre, de novembre 1990 à juin 1991, une répartition similaire à celle observée précédemment chez le gardon. La population est caractérisée par deux groupes de classe de taille. La translation saisonnière des modes est plus marquée chez le premier groupe. Ces deux groupes se rejoignent en octobre 1991. Cette campagne est caractérisée, comme chez le gardon, par l'apparition d'un troisième groupe dont les tailles sont comprises entre 7 et 17 cm.

En 1992 et 1993, seuls les trois groupes précédents sont observés. Un défaut de recrutement est probablement à l'origine de la quasi-absence, en automne 1992, de jeunes de l'année dans nos captures.

### 2.2.1.3. *Blicca bjoerkna*

Au total, 299 individus sont pêchés dont seulement 10 % (29 individus) lors des campagnes 1990 à 1991. Les captures concernent en majorité la même cohorte dont la taille varie de 13 à 19 cm en juillet 1992 et de 15 à 23 cm en avril 1993. En comparaison avec les deux espèces précédentes, on remarque que le déplacement des modes de la population est beaucoup moins marqué (fig. 45).

## 2.2.2. Variations d'abondance des captures

### 2.2.2.1. *Rutilus rutilus*

Compte tenu de l'utilisation de deux protocoles d'échantillonnage, nous avons utilisé la CPUE globale pour apprécier l'évolution saisonnière et inter-annuelle des captures (fig. 46).

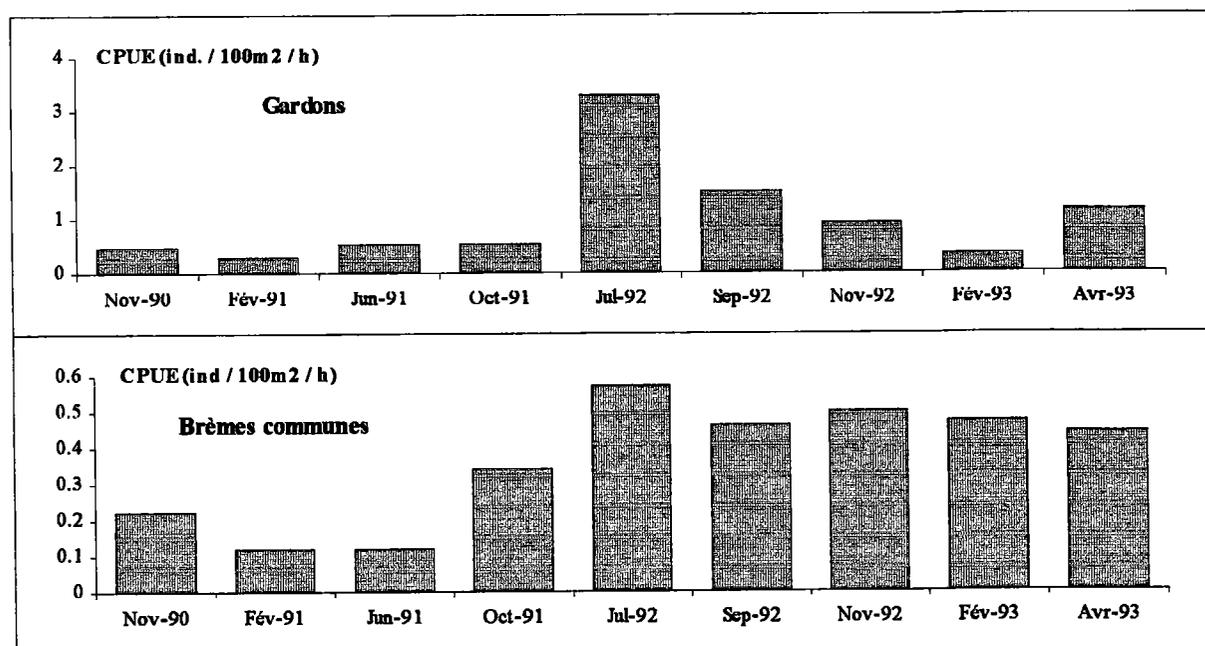


Figure 46 : Evolutions saisonnières et interannuelles des CPUE globales pour le gardon et la brème commune.

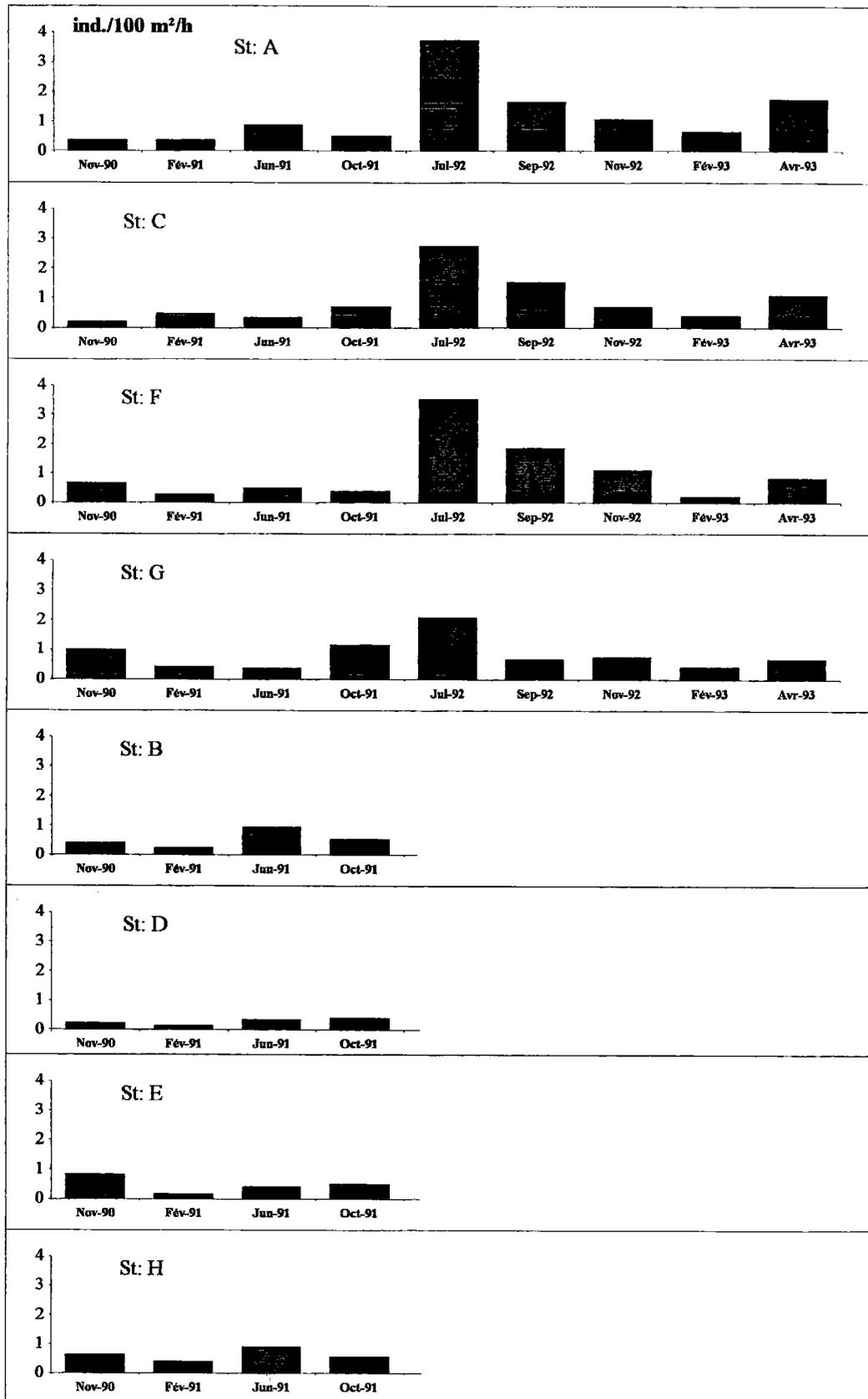


Figure 47: Répartitions saisonnières et spatiales des captures du gardon dans la retenue du Mirgenbach.

Le calcul de la CPUE porte seulement sur les poissons pêchés dans les filets de 20, 30, 40 et 50 mm. La récolte des poissons dans le filet de 10 mm est très ponctuelle et concerne les poissons de l'année dont la taille est comprise entre 7 et 10 cm. La présence de gardons dans le filet de 60 mm est très rare. Quelle que soit l'année considérée, les variations saisonnières de CPUE traduisent l'activité saisonnière des poissons avec les plus faibles valeurs en hiver. Ces fluctuations sont largement plus marquées en 1992 qu'en 1991. La comparaison des deux cycles annuels, saison par saison, montre, excepté en hiver, une nette augmentation de la CPUE durant la deuxième année de l'étude. A l'exception de l'été, ce phénomène est moins marqué dans la station G que dans les autres stations (A, C, F ; fig. 47).

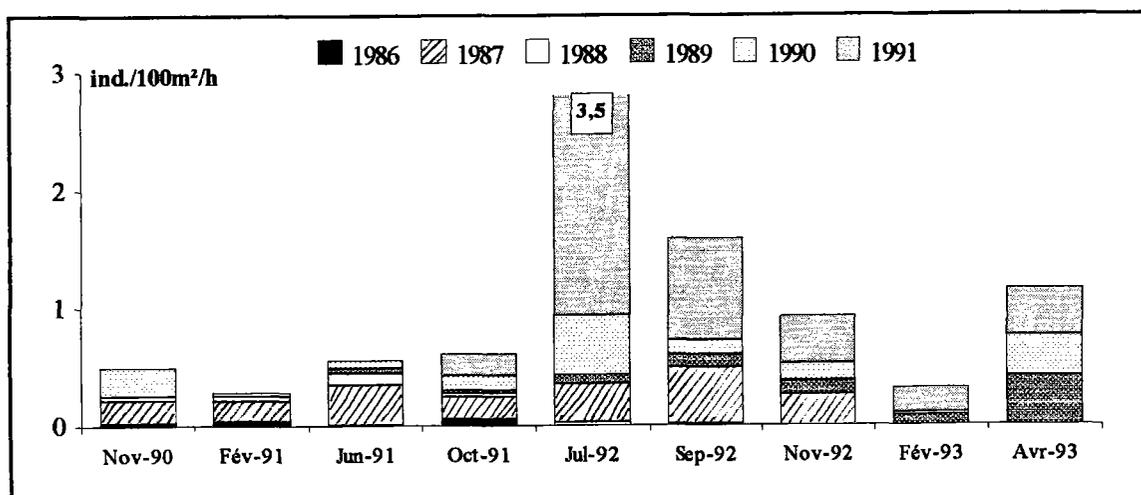


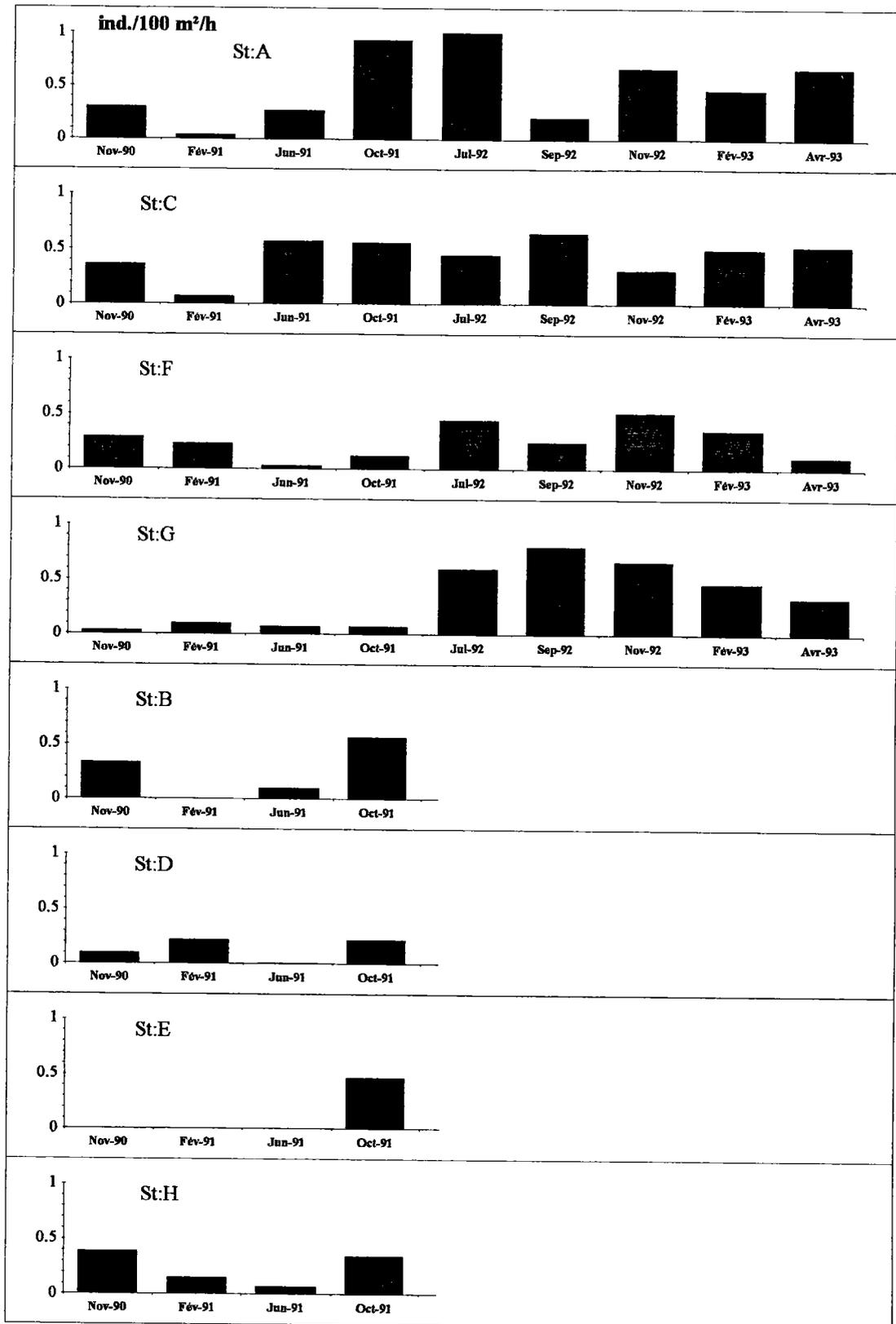
Figure 48 : Captures par unité d'effort des différentes cohortes de gardon dans la retenue du Mirgenbach.

Pour essayer d'expliquer ces variations dans les captures, les CPUE sont calculées par cohorte (fig. 48). Les plus vieux poissons pêchés dans la retenue, lors de cette étude, sont des poissons nés en 1986. De faibles effectifs de cette cohorte sont échantillonnés jusqu'en octobre 1991. Les poissons de la cohorte 1987 sont plus abondants que la cohorte précédente. Leur déclin est marqué en 1992. Cette cohorte disparaît de nos prélèvements à partir de septembre 1992. Pour les autres cohortes, on remarque que les CPUE sont faibles au cours des campagnes 1990-1991 mais augmentent légèrement par la suite. Ce phénomène est plus marqué pour la cohorte 1991. La cohorte 1992 est totalement absente de nos prélèvements.

Ces résultats montrent que l'augmentation observée dans les CPUE globales est due en réalité à une seule cohorte qui est celle de 1991.

#### 2.2.2.2. *Abramis brama*

Pour cette espèce, seuls les poissons capturés dans les filets de maille de 20, 30, 40, 50 et 60 mm sont pris en compte dans le calcul. La CPUE, toutes stations confondues, montre une



**Figure 49: Répartitions saisonnières et spatiales des captures de la brème commune dans la retenue du Mirgenbach.**

nette augmentation en 1992 et 1993 par rapport à 1990 et 1991 (fig. 46). Chez cette espèce, contrairement au gardon, on note peu de variations saisonnières dans les CPUE notamment en 1992. Les valeurs hivernales sont comparables à celles des autres saisons.

La CPUE calculée par station et par saison (fig. 49) confirme l'augmentation observée pour la CPUE globale. A la station C, les captures sont comparables. A la station A, l'augmentation des CPUE est observée depuis octobre 1991 et se confirme tout au long de la deuxième année. A la station F et surtout à la station G, cette progression est plus marquée. En 1991, les CPUE sont caractérisées par un niveau très faible et constant toute l'année. Cette situation est complètement inversée en 1992 où l'on observe en juillet une nette augmentation qui se confirme lors des campagnes suivantes.

L'analyse des captures par cohorte (fig. 50) montre que seule l'évolution de trois cohortes est suivie lors de cette étude. Les plus vieux individus échantillonnés en effectifs significatifs appartiennent à la cohorte des poissons nés en 1989. Les captures de cette cohorte ont diminué régulièrement au cours de l'étude ce qui est en conformité avec le schéma classique de la diminution des effectifs d'une cohorte au cours du temps. Pour la cohorte 1990, l'évolution est différente. Les captures ont diminué de novembre 1990 à juin 1991. Elles ont augmenté ensuite jusqu'au mois de septembre 1992 pour se stabiliser par la suite. La cohorte de 1991 est caractérisée par une augmentation très marquée entre octobre 1991 et juillet 1992. Cette progression est due en partie au fait que lors de la première campagne, de nombreux poissons appartenant à cette cohorte sont capturés à la fois dans les filets de 10 et 20 mm. Or, seuls les poissons capturés dans ce dernier sont comptabilisés dans cette étude. En septembre 1992, les captures diminuent pour se stabiliser le reste de l'année.

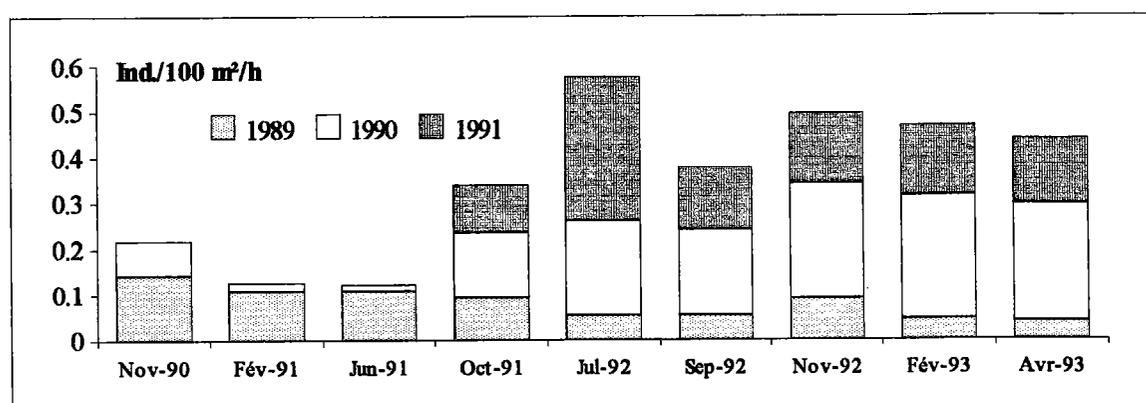
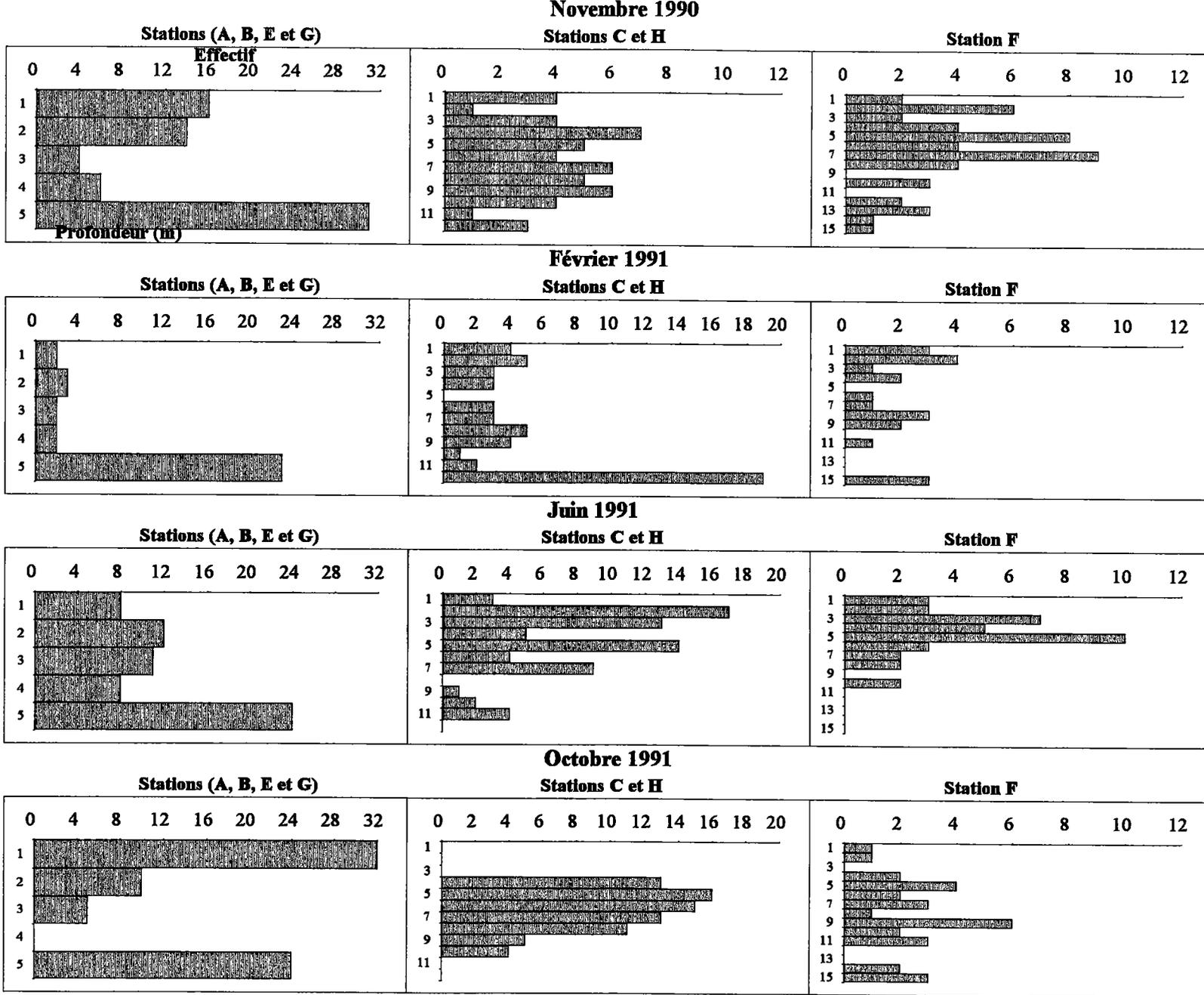


Figure 50 : Captures par unité d'effort des différentes cohortes de la brème commune dans la retenue du Mirgenbach.

Contrairement à ce qui est observé précédemment chez le gardon, les captures des brèmes se caractérisent par une stabilité saisonnière notamment en hiver où l'on n'observe pas de fortes diminutions des captures chez cette espèce.



**Figure 51: Variations saisonnières de la répartition verticale des gardons dans la retenue du Mirgenbach.**

### **2.3. Répartition verticale des captures.**

L'utilisation des filets à développement vertical permet de connaître les variabilités saisonnières et nycthémerales de la répartition verticale des poissons. Les deux cycles (1990/91 et 1992/93) apportent des informations quant à l'évolution saisonnière. La répartition nycthémerale n'est décelable que dans le cas du second cycle ; les filets sont posés 24 heures consécutives en 1990 et 1991. Les résultats regroupent les stations de même profondeur.

#### **2.3.1. *Rutilus rutilus***

L'analyse des résultats obtenus sur les deux cycles montre que, quelles que soient la saison et la station, les gardons occupent toute la colonne d'eau.

Durant le premier cycle, la répartition saisonnière des gardons est relativement comparable dans les stations profondes (12 et 15 m). En automne, cette répartition est sensiblement homogène de la surface au fond (fig. 51). En été, l'essentiel de la population est situé au-dessus de 8 m. L'hiver est la seule saison où la répartition est semblable dans toutes les stations ; le mode de la distribution verticale est situé au fond. En ce qui concerne les stations littorales (5 m), le mode est observé au fond sauf en octobre 1991. La variation saisonnière de la profondeur moyenne de capture ne montre pas de grands changements au niveau des stations littorales. Pour les autres stations, cette profondeur est faible en été et augmente à l'automne et en hiver. Quand on considère les stations de même profondeur, on remarque que les hauteurs moyennes de capture à l'automne 1990 et 1991 sont sensiblement identiques.

Durant le second cycle annuel, nous avons étudié les variations verticales des captures nocturnes et diurnes (fig. 52). Dans les stations de 5 et 12 m, quelle que soit la saison, les profondeurs moyennes des captures nocturnes sont toujours inférieures aux moyennes diurnes. Pour la station de 15 m, la situation précédente est observée seulement en été. En septembre, les profondeurs moyennes nocturnes et diurnes sont identiques et en novembre la tendance s'inverse légèrement. En février, aucun gardon n'est pêché la nuit. La pêche nocturne d'avril n'a pas pu être effectuée pour cette station.

#### **2.3.2. *Abramis brama* et *Blicca bjoerkna***

Les variations saisonnières de la répartition verticale (fig. 53) montrent que quelles que soient la saison et la zone de prélèvement, les brèmes sont présentes sur toute la colonne d'eau. En hiver, les effectifs capturés sont faibles et le mode de la répartition est situé au fond quelle que soit la station. En dehors de cette période, dans les stations littorales (5 m), la répartition est globalement homogène sur toute la colonne d'eau. Dans les stations intermédiaires (12 m), l'essentiel des effectifs est prélevé au-dessus de 7 m à l'exception de l'automne 1990 où l'on observe un deuxième mode à 8 m. En octobre 1991, le nombre élevé de poissons dans les premiers mètres est dû essentiellement aux jeunes de l'année. Dans les stations profondes (15

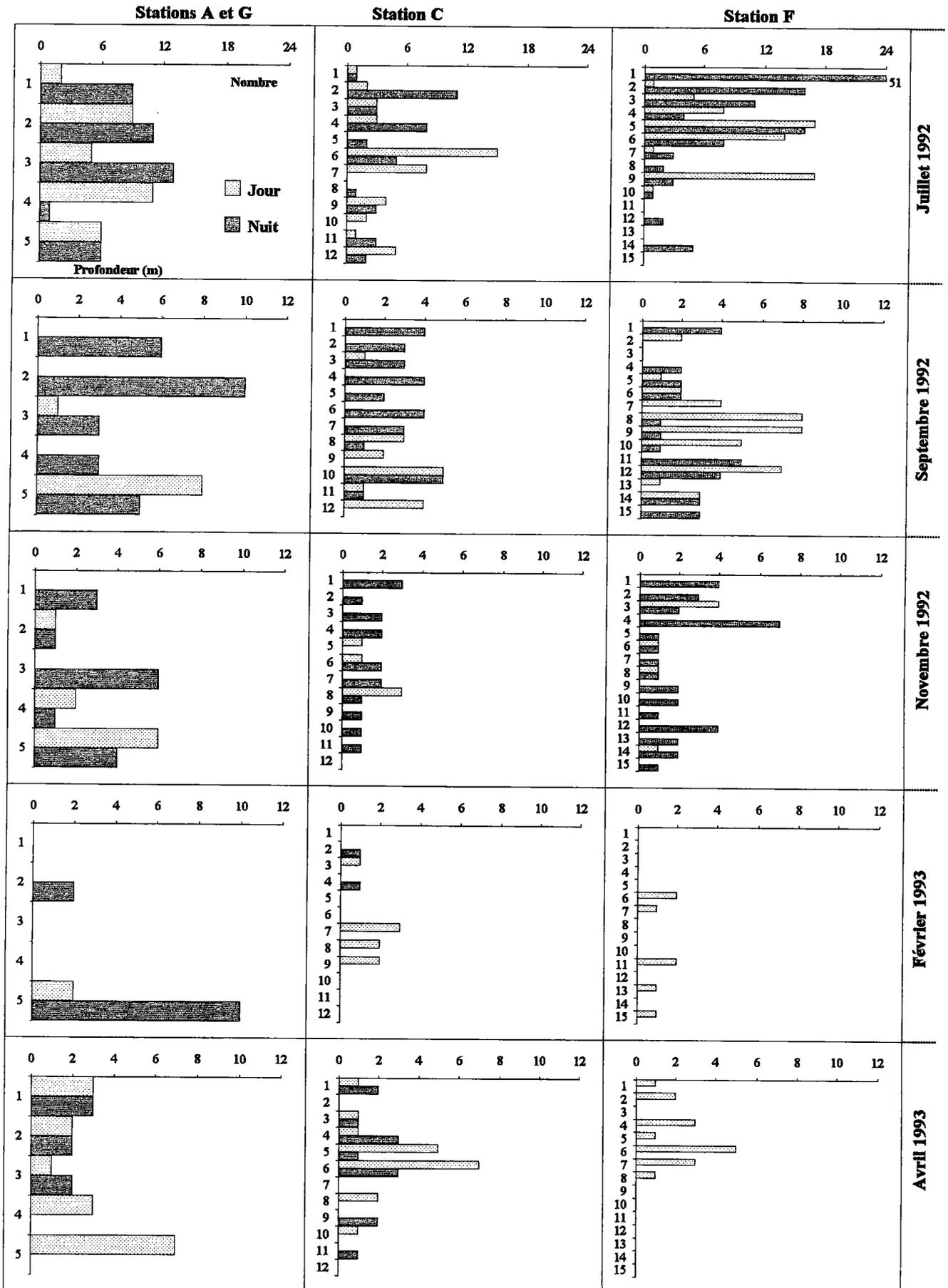


Figure 52: Variations saisonnières et nyctémérales de la répartition verticale du gardon dans la retenue du Mirgenbach.

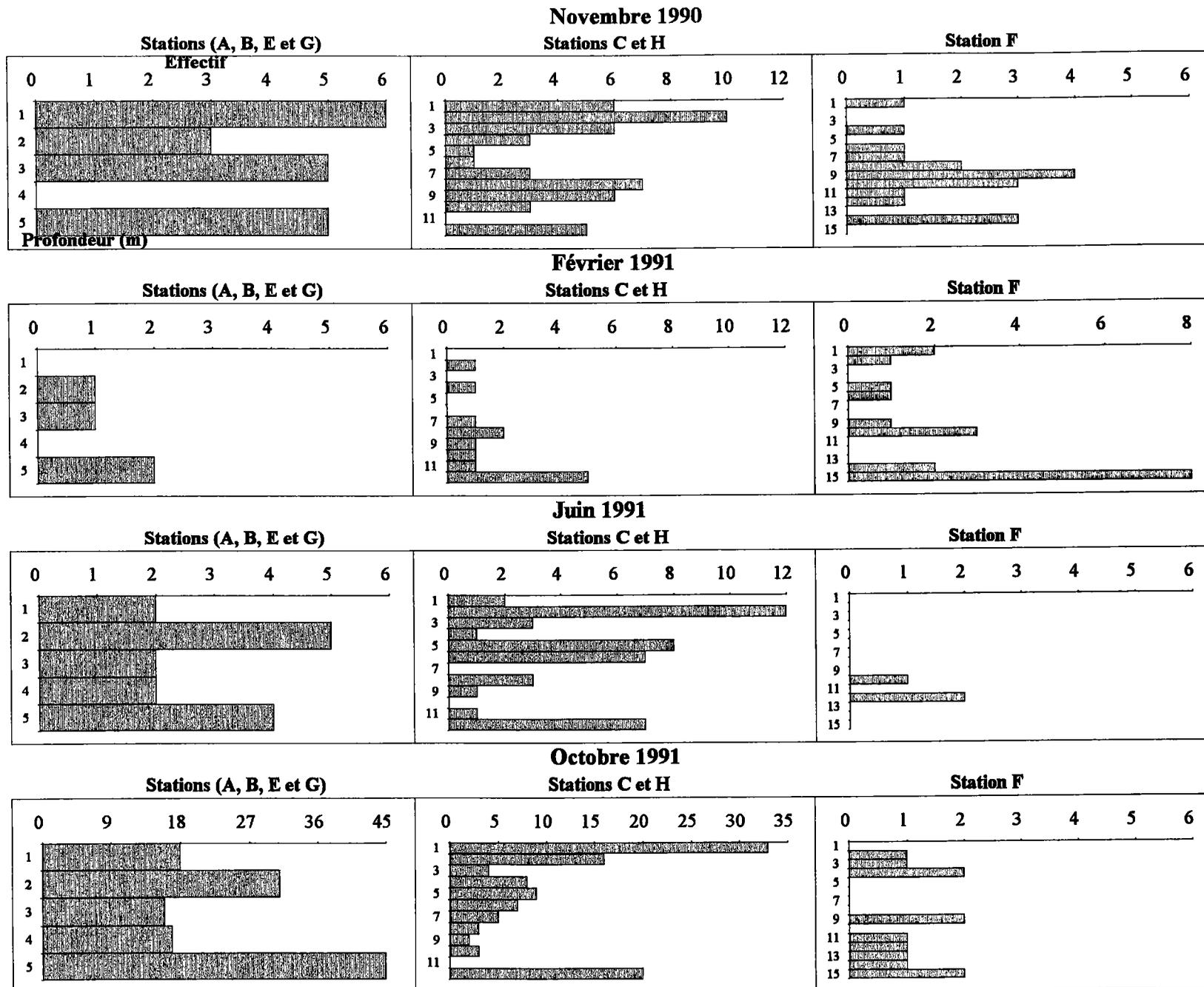


Figure 53: Variations saisonnières de la répartition verticale de la brème commune dans la retenue du Mirgenbach.

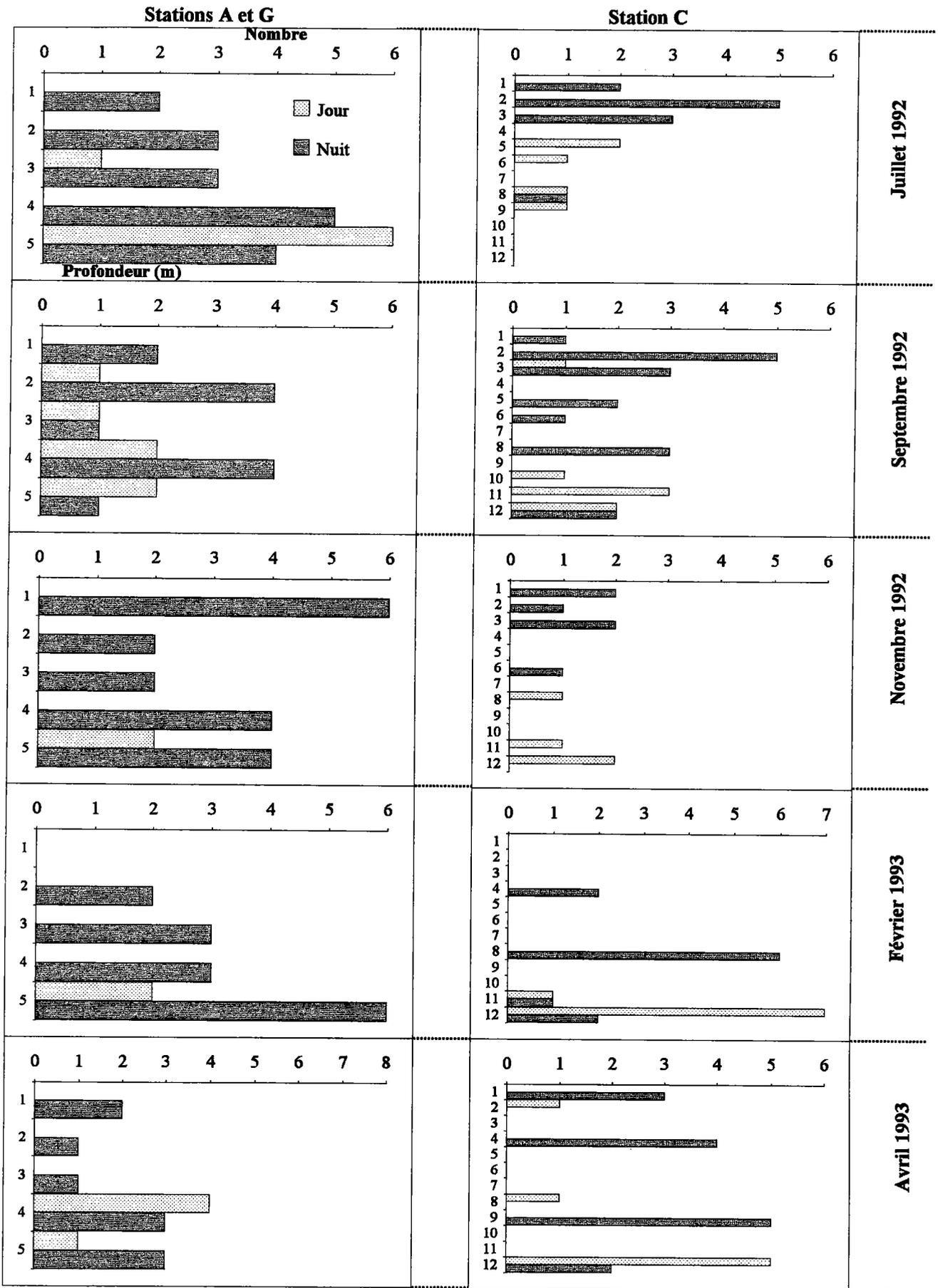


Figure 54: Variations saisonnière et nyctémérale de la répartition verticale de la brème commune dans la retenue du Mirgenbach (station 5 et 12m).

m), on remarque que, malgré les faibles effectifs capturés, la plus grande partie est située en dessous de 5 m.

En 1992, la répartition saisonnière est comparable à celle observée précédemment (fig. 54). En hiver, aucun poisson n'est pêché en surface. Durant ce cycle, on s'est intéressé aux variations entre les répartitions verticales diurne et nocturne. Deux phénomènes ressortent de cette étude :

i) Quelles que soient la station et la saison, les captures nocturnes sont plus abondantes que celles de jour.

ii) Les répartitions verticales du jour et de la nuit sont différentes. Les captures diurnes sont essentiellement localisées en profondeur alors que celles de la nuit sont plus proches de la surface.

Les mêmes constatations peuvent être faites pour la répartition verticale de la brème bordelière. Les variations entre le jour et la nuit sont encore plus marquées.

#### **2.4. Discussion**

Les captures dans les filets verticaux fournissent une image qualitative et quantitative de la composition du peuplement ichtyologique de la retenue. Cependant certaines espèces ne peuvent en aucun cas être capturées par les filets (ex. anguille et loche). La représentativité de la structure des populations ainsi que les abondances spécifiques dans les captures peuvent être discutées. Ainsi, pour les espèces les plus abondantes rendues vulnérables par leurs comportements et leur morphologie, les captures sont un assez bon reflet du peuplement en place. Ces constatations sont renforcées par l'analyse de la composition des captures d'alevins à l'issue de la reproduction. Cinq espèces peuvent rentrer dans cette catégorie. Ce sont le gardon, la brème commune, la brème bordelière, la perche et le sandre. Des réserves peuvent être émises dans le cas des espèces territoriales ou des espèces benthiques capturées ponctuellement lorsqu'elles sont actives au moment de la reproduction. Parmi ces espèces figurent la carpe, la tanche et le brochet dont on ne capture que de gros individus dans les filets malgré la présence de carpes et de tanches dans nos échantillons d'alevins. Un alevinage de la retenue a été réalisé en 1987 pour ces deux dernières espèces.

L'utilisation des filets verticaux pour l'échantillonnage du peuplement de poissons lacustres est largement discutée par Grandmottet & Vaudaux (1989), Degiorgi *et al.* (1993). D'après ces auteurs, l'utilisation des filets verticaux suivant des protocoles adéquats fournit, en terme de prise par unité d'effort, des images semi-quantitatives comparables espèce par espèce d'un système à l'autre ou au cours du temps. Dans notre étude, l'utilisation de ces filets verticaux s'est avérée efficace pour la majorité des espèces présentes dans la retenue. Cependant, le suivi du protocole standard préconisant le choix des six mailles utilisées n'est pas totalement adapté dans notre étude. Certaines classes de taille sont sous-estimées dans les captures. En effet, que ce soit chez le gardon comme chez la brème, aucune classe de taille

n'est commune aux filets de 10 et 20 mm. Les captures globales des gardons sont interrompues dans les classes 10 et 11 cm ; les effectifs sont faibles en ce qui concerne la brème. Deux hypothèses peuvent être avancées pour expliquer ces observations.

i) compte tenu de la croissance de ces espèces, les dates des campagnes de pêche ne permettent pas l'échantillonnage des poissons de cette gamme de taille.

ii) les mailles utilisées ne sont pas efficaces pour ces individus. Pour cela, nous préconisons l'utilisation dans l'avenir d'une maille intermédiaire entre 10 et 20 mm pour l'échantillonnage de ces deux espèces. Dans de telles études, notamment pour le gardon, les mailles des filets utilisés varient généralement entre 10 et 35 mm (Jamet, 1991 ; Horpilla, 1994).

L'utilisation des filets verticaux a permis d'apprécier les variations saisonnières et nyctémérales de l'occupation de la colonne d'eau par les poissons. Cet aspect est peu abordé dans la littérature. Eloranta & Eloranta (1978) ont étudié la répartition verticale en été et en automne de plusieurs espèces et ont remarqué pour le gardon une répartition homogène sur toute la colonne d'eau. En revanche, la brème commune et bordelière sont localisées exclusivement en profondeur (dans la majorité des études les engins de prélèvement les plus couramment utilisés sont des filets de surface). D'autres études ponctuelles, souvent en relation avec la répartition des espèces proies, sont signalées (Eie & Borgstrom, 1981 ; Hamrin, 1985 ; Langeland & Nost, 1994). Dans la retenue du Mirgenbach, à l'exception de la période hivernale, les poissons se répartissent sur toute la colonne d'eau. L'occupation importante des zones profondes par toutes les espèces en hiver est liée vraisemblablement à la réduction de l'activité biologique d'une part et l'utilisation préférentielle des proies benthiques d'autre part. Le refroidissement des couches superficielles ne peut pas expliquer cette répartition compte tenu des faibles écarts thermiques dans la colonne d'eau (fig. 9). Quelles que soient la saison et la zone de prélèvement, les captures nocturnes (les captures nocturnes englobent les périodes du crépuscule et l'aube) sont plus importantes et situées généralement à des profondeurs inférieures à celles du jour. Les variations des effectifs capturés peuvent être en relation avec les changements nyctéméraux de l'activité alimentaire des poissons. Chez les poissons, le rythme d'alimentation varie en fonction des espèces, du milieu et de l'âge pour une même espèce. Ainsi pour le gardon, Jamet (1991) a observé que les individus de 2 et 3 ans se nourrissent de l'après-midi au crépuscule et les poissons de 5 ans à l'aube et au crépuscule. Persson (1982) a observé que le gardon s'alimente surtout le matin. Les diminutions des profondeurs moyennes des captures nocturnes sont vraisemblablement liées aussi en partie à une visibilité diurne des filets en surface.

### 3. Croissance

#### 3.1. Rétrocalcul

##### 3.1.1. *Rutilus rutilus*

Les résultats de la croissance rétrocalculée sont donnés dans le tableau X et les représentations graphiques correspondantes sont présentées dans la figure 55 respectivement pour la population totale, les mâles et les femelles. Pour les mâles seuls les poissons âgés de 1 à 5 ans sont pris en compte. Les poissons de 6 ans sont représentés par un seul individu.

##### 3.1.2. *Abramis brama*

La lecture scalimétrique chez cette espèce a révélé que la quasi-totalité des poissons capturés ont un âge compris entre 0 et 3 ans. Les plus grands individus, très rares, présentent quatre arrêts de croissance. Les résultats du rétrocalcul pour la population totale, les mâles et les femelles sont présentés dans le tableau XI.

##### 3.1.3. *Blicca bjoerkna*

Cette espèce, très rare au début de notre étude, est devenue importante au sein du peuplement en 1992. L'essentiel de la population est composé par une seule cohorte. Au total 218 écailles sont examinées. A l'exception de deux femelles de 35 cm auxquelles l'âge de 4 ans est attribué, l'âge maximal des autres poissons est de 3 ans.

### 3.2. Modèle de croissance

#### *Rutilus rutilus*

Les paramètres du modèle sont calculés à la fois pour la population totale, les mâles et les femelles. Les résultats sont donnés dans le tableau XII.

**Tableau XII - Equations de la croissance linéaire des gardons calculées d'après le modèle de Von Bertalanffy.**

<b>Population:</b>	$L_t = 38,5 \left[ 1 - e^{-0,42(t+0,13)} \right]$	<b>N = 369</b>	<b><math>r^2 = 0,93</math></b>
<b>Mâles:</b>	$L_t = 35,7 \left[ 1 - e^{-0,48(t+0,03)} \right]$	<b>N = 151</b>	<b><math>r^2 = 0,92</math></b>
<b>Femelles:</b>	$L_t = 38,5 \left[ 1 - e^{-0,42(t+0,10)} \right]$	<b>N = 216</b>	<b><math>r^2 = 0,95</math></b>

Les courbes obtenues à partir des équations du modèle pour la population totale et les deux sexes sont représentées dans la figure 56.

**Tableau X - Croissance linéaire rétrocalculée (en cm) des gardons dans la retenue du Mirgenbach.**  
( ) : écart-type.

Population							
Groupes d'âge	Nombre	1	2	3	4	5	6
1+	78	14,8 (1,4)					
2+	80	15,3 (1,4)	22,6 (2,1)				
3+	105	15,2 (1,2)	23,8 (1,5)	28,6 (1,8)			
4+	87	15,1 (1,0)	22,9 (1,7)	28,5 (2,1)	31,6 (1,6)		
5+	15	14,7 (1,3)	22,7 (1,6)	29,4 (2,1)	32,4 (2,3)	34,3 (2,2)	
6+	6	14,4 (1,0)	23,0 (1,3)	28,4 (2,5)	31,6 (2,0)	33,6 (2,0)	35,0 (2,3)
Total	371						
Moyenne		14,9 (0,3)	23,0 (0,4)	28,7 (0,5)	31,9 (0,5)	34,0 (0,5)	35,0

Mâles							
Groupes d'âge	Nombre	1	2	3	4	5	6
1+	27	14,3 (1,4)					
2+	40	15,1 (1,4)	22,0 (2,3)				
3+	49	15,1 (1,3)	23,4 (1,3)	27,8 (1,3)			
4+	27	14,9 (1,0)	22,6 (1,2)	27,7 (1,6)	30,7 (1,2)		
5+	4	14,1 (2,0)	22,3 (2,4)	27,7 (2,0)	30,7 (2,4)	32,7 (2,5)	
6+	1	14,1	21,2	26,2	27,9	29,7	30,9
Total	148						
Moyenne		14,6 (0,5)	22,3 (0,9)	27,4 (0,8)	29,8 (1,6)	31,2 (2,1)	30,9

Femelles							
Groupes d'âge	Nombre	1	2	3	4	5	6
1+	47	15,1 (0,9)					
2+	36	15,4 (1,4)	23,0 (1,9)				
3+	55	15,3 (1,1)	24,1 (1,6)	29,3 (1,9)			
4+	60	15,1 (1,0)	23,5 (1,8)	29,1 (2,0)	32,2 (1,5)		
5+	11	15,0 (1,0)	22,8 (1,4)	30,0 (1,8)	33,0 (2,0)	34,9 (1,9)	
6+	5	14,4 (1,1)	23,4 (1,1)	28,8 (2,5)	32,3 (1,2)	34,3 (0,8)	35,8 (1,2)
Total	214						
Moyenne		15,0 (0,3)	23,4 (0,5)	29,3 (0,5)	32,5 (0,4)	34,56 (0,4)	

**Tableau XI - Croissance linéaire rétrocalculée (en cm) des brèmes communes dans la retenue du Mirgenbach. ( ) : écart-type.**

Population					
Groupes d'âge	Nombre	1	2	3	4
1+	48	16,1 (3,0)			
2+	78	18,1 (2,0)	31,1 (3,5)		
3+	18	18,8 (1,9)	28,5 (3,4)	36,5 (3,3)	
4+	2	19,4 (3,2)	27,8 (5,3)	39,5 (5,3)	49,3 (3,2)
Total	146				
Moyenne		18,1 (1,4)	29,1 (1,7)	38,0 (2,1)	49,3

Mâles				
Groupes d'âge	Nombre	1	2	3
1+	20	16,9 (2,5)		
2+	42	18,5 (2,2)	31,5 (3,4)	
3+	10	18,9 (1,4)	28,0 (3,6)	36,2 (2,2)
Total	72			
Moyenne		18,1 (1,0)	29,7 (2,5)	36,2

Femelles				
Groupes d'âge	Nombre	1	2	3
1+	14	15,4 (3,0)		
2+	33	17,8 (1,6)	30,9 (3,7)	
3+	8	18,7 (2,4)	29,2 (3,3)	36,8 (4,4)
Total	55			
Moyenne		17,3 (1,7)	30,1 (1,2)	36,8

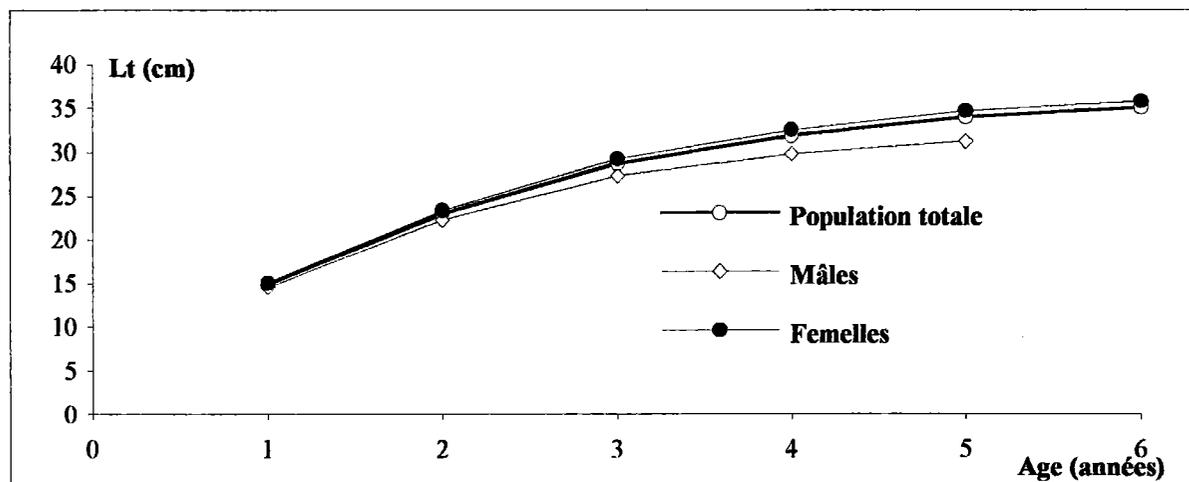


Figure 55: Croissance linéaire rétrocalculée pour le gardon dans la retenue du Mirgenbach.  
Les écarts-types (très faibles) ne sont pas représentés.

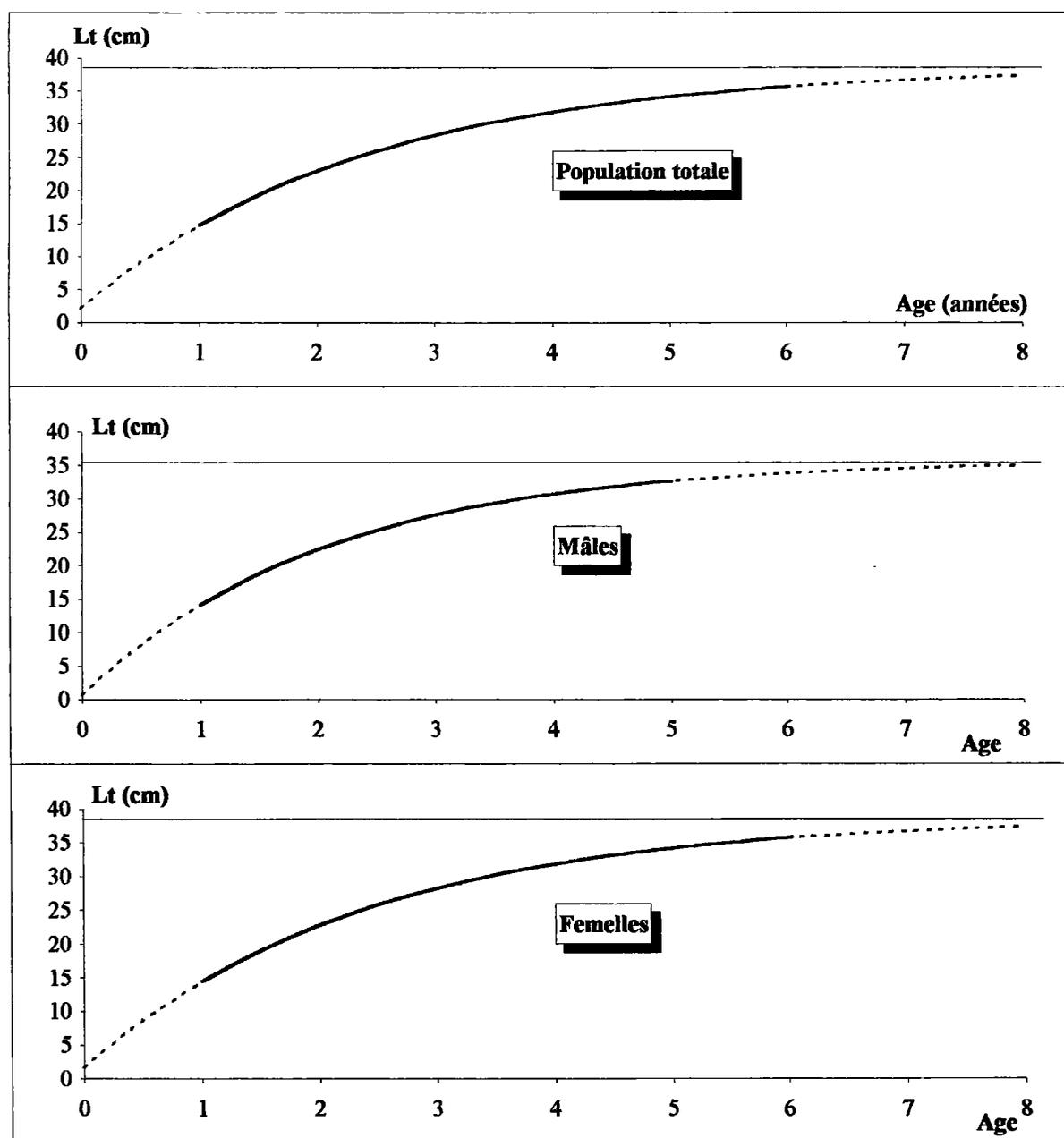


Figure 56: Croissance en longueur du gardon dans la retenue du Mirgenbach  
(d'après le modèle de Von Bertalanffy).

### 3.3. Discussion

La première constatation que l'on peut faire, dans le cadre de l'étude de la croissance des poissons dans la retenue du Mirgenbach, est l'existence des arrêts de croissance bien marqués compte tenu de l'origine de ces populations. En effet, ces populations sont issues de la rivière Moselle où les températures hivernales sont relativement faibles par rapport à celles de la retenue. Il semble donc que ces populations se sont rapidement adaptées à leur nouvel environnement caractérisé par des variations thermiques différentes de celui d'origine. Cet aspect a permis de déterminer sans difficulté l'âge des poissons étudiés.

La population de gardons dans la retenue du Mirgenbach est caractérisée par des tailles maximales (38 cm) largement supérieures à celles décrites à notre connaissance dans la littérature. Spillman (1961) décrit cette espèce comme pouvant atteindre une taille maximale de 30 cm. Dans plusieurs études, la taille maximale de ces poissons est toujours inférieure à 30 cm et dépasse rarement 25 cm (Persson, 1983 ; Gerdeaux, 1985 ; Gerdeaux & Ponton, 1987 ; Hamrin, 1993 ; Jamet & Desmolles, 1994). L'âge correspondant à ces tailles maximales est largement supérieur à ce qu'on a pu observer dans la retenue du Mirgenbach. Ainsi, Vijverberg & Van Densen (1984) ont observé une taille maximale de 30 cm pour un âge de 10 ans. Harberlehener (1988) a fait la même observation.

D'après le modèle de croissance, le coefficient de croissance pour cette espèce est supérieur à celui calculé par d'autres auteurs. Jamet & Desmolles (1994) ont fait une synthèse des paramètres de croissance de l'équation de Von Bertalanffy à partir de nombreuses études concernant différentes populations de gardons. A partir de ces données ils ont calculé le paramètre  $\phi'$ . Cet indice permet la comparaison des paramètres de croissance en tenant compte à la fois de  $L_\infty$  et de  $k$  ( $\phi' = \log k + 2\log L_\infty$ ). A partir de 11 populations ils ont calculé un  $\phi'$  de  $2,06 \pm 0,34$  avec un maximum de 2,4. Chez la population du Mirgenbach la valeur de ce paramètre ( $\phi' = 2,79$ ) est largement supérieure à celles qui sont habituellement observées.

La croissance rapide des gardons dans la retenue du Mirgenbach semble s'accompagner d'une diminution de la longévité. L'âge maximal observé est de six ans alors que la durée de vie observée pour cette espèce est comprise entre sept et dix ans (Chappaz et al., 1990 ; Horpilla, 1990).

Dans la retenue du Mirgenbach ; la taille maximale observée pour la brème commune est de 58 cm. Kiener (1985) signale une longueur maximale de 50 cm. Les tailles de la brème dans la retenue du Mirgenbach sont supérieures à celles habituellement décrites (Vijverberg & Van Densen, 1984 ; Jestin et al., 1985 ; Dauba & Biro, 1992). Jestin et al. (1985), ont observé une croissance rapide de cette espèce dans le lac du Der juste après sa mise en eau et les valeurs rétrocalculées pour cette espèce restent légèrement inférieures à celles observées dans la retenue du Mirgenbach. Ces auteurs ont expliqué cet effet de la mise en eau sur la croissance

par une dilution de la densité ainsi qu'une explosion des ressources trophiques. Dans la retenue du Mirgenbach, la croissance reste élevée six ans après la mise en eau.

La longévité de la brème commune dans la retenue du Mirgenbach est largement inférieure aux observations faites concernant cette espèce qui dépasse le plus souvent huit ans. Vijverberg & Van Densen (1984) ont observé une longévité maximale de quinze ans pour cette espèce.

La croissance de la brème bordelière semble relativement plus faible que chez les autres espèces. Dans les lacs et réservoirs français, cette espèce est souvent signalée mais nous ne disposons pas d'études suffisantes pour la comparaison. Dans les retenues des Pays Bas cette espèce est souvent abondante. Elle atteint une taille maximale de 25 cm pour un âge de dix ans.

Tableau XIII - Liste des proies rencontrées dans l'alimentation des trois espèces étudiées.

<i>Rutilus rutilus</i>	<i>Abramis brama</i>	<i>Blicca bjoerkna</i>
<b>Crustacés Cladocères</b>	<b>Crustacés Cladocères</b>	<b>Crustacés Cladocères</b>
Daphniidae : <i>Daphnia longispina</i> <i>Daphnia cucullata</i> <i>Ceriodaphnia dubia</i>	Daphniidae : <i>Daphnia longispina</i> <i>Daphnia cucullata</i> <i>Ceriodaphnia dubia</i>	Daphniidae : <i>Daphnia longispina</i> <i>Daphnia cucullata</i> <i>Ceriodaphnia dubia</i>
Sididae <i>Diaphanosoma brachyurum</i>		Sididae <i>Diaphanosoma brachyurum</i>
Bosminidae <i>Bosmina longirostris</i>	Bosminidae <i>Bosmina longirostris</i>	Bosminidae <i>Bosmina longirostris</i>
Chydoridae : <i>Leydigia acanthocercoides</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Alona</i> sp.	Chydoridae : <i>Leydigia acanthocercoides</i> <i>Alona</i> sp.	Chydoridae : <i>Leydigia acanthocercoides</i>
Macrothricidae <i>Macrothrix</i> sp.	Macrothricidae <i>Macrothrix</i> sp.	
<b>Copépodes</b>	<b>Copépodes</b>	<b>Copépodes</b>
Cyclopoïdes : <i>Acanthocyclops robustus</i> <i>Thermocyclops crassus</i> <i>Paracyclops fimbriatus</i>	Cyclopoïdes : <i>Acanthocyclops robustus</i> <i>Thermocyclops crassus</i> <i>Paracyclops fimbriatus</i>	Cyclopoïdes : <i>Acanthocyclops robustus</i> <i>Thermocyclops crassus</i> <i>Paracyclops fimbriatus</i>
Calanoïdes <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Eurytemora velox</i>	Calanoïdes <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Eurytemora velox</i>	Calanoïdes <i>Eudiaptomus gracilis</i> <i>Eurytemora velox</i>
<b>Ostracodes</b>	<b>Ostracodes</b>	<b>Ostracodes</b>
<b>Amphipodes</b>	<b>Amphipodes</b>	<b>Amphipodes</b>
<b>Insectes</b>	<b>Insectes</b>	<b>Insectes</b>
Larves (essentiellement des chironomidae)	Larves (essentiellement des chironomidae)	Larves (essentiellement des chironomidae)
Hétéroptères	Hétéroptères	Hétéroptères
Insectes terrestres		Insectes terrestres
<b>Mollusques</b>	<b>Mollusques</b>	<b>Mollusques</b>
Gastéropodes	Gastéropodes	Gastéropodes
Bithyniidae	Bithyniidae	Bithyniidae
Bivalves <i>Dreissena polymorpha</i>		

## 4. Alimentation

Au total 489 tubes digestifs sont analysés (250 gardons, 128 brèmes communes et 11 brèmes bordelières). Les items rencontrés dans l'alimentation des trois espèces sont donnés dans le tableau XIII et leurs effectifs figurent en annexe.

### 4.1. Analyse globale

Dans un premier temps, nous avons procédé à une analyse globale des variations saisonnières de la composition du régime alimentaire des différentes espèces. Cette analyse prend en compte la composition numérique et la fréquence de toutes les proies présentes dans le bol alimentaire à chaque campagne.

#### 4.1.1. Rutilus rutilus

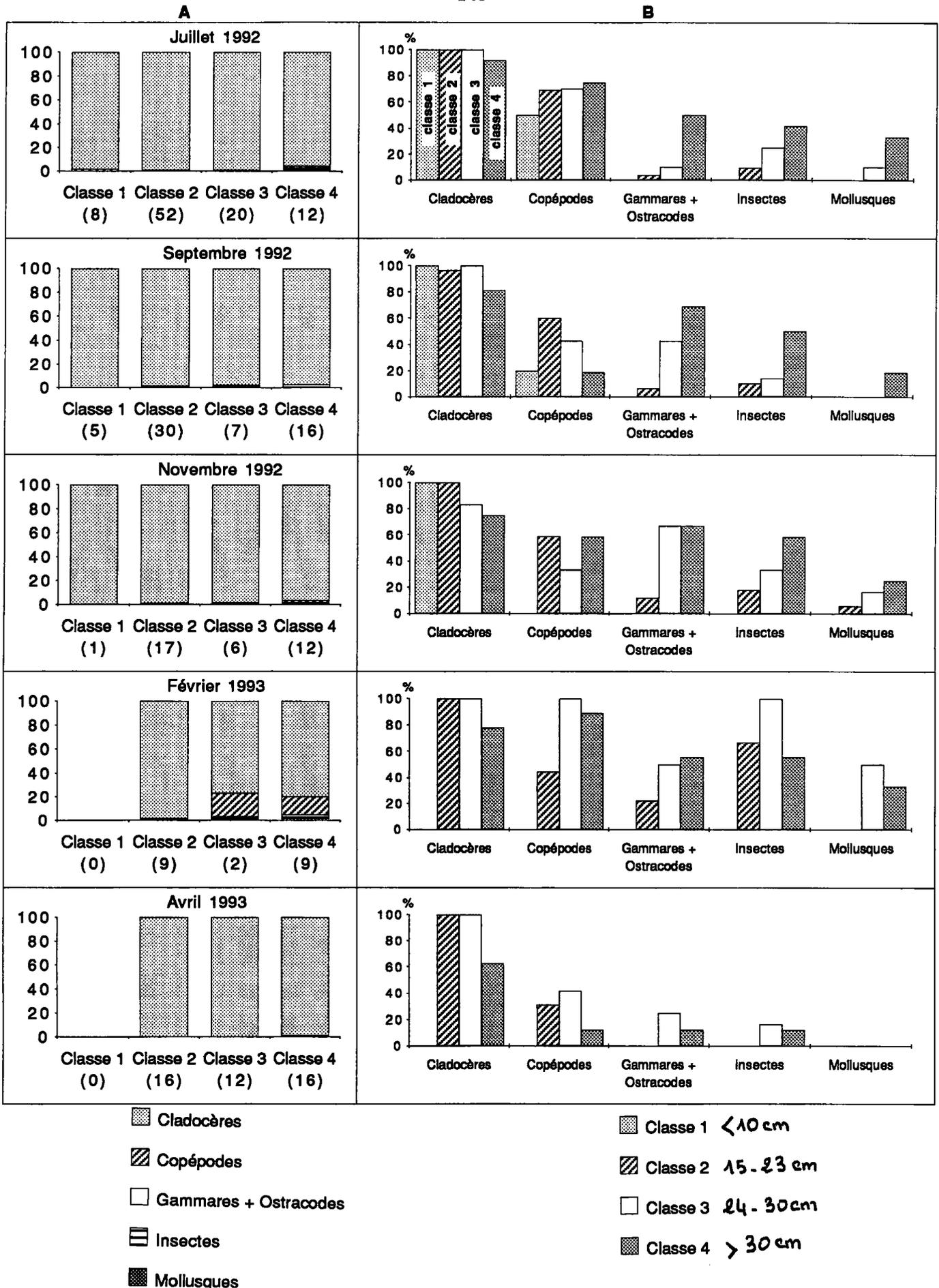
Le régime alimentaire du gardon dans la retenue du Mirgenbach est caractérisé par une domination numérique des proies zooplanctoniques, essentiellement des cladocères, qui représentent plus de 90 % et ce quelles que soient la saison et la classe de taille considérée.

En juillet, les cladocères constituent plus de 95 % des proies consommées par toutes les classes de taille et à des fréquences supérieures à 90 % (fig. 57). Cependant, en se basant sur l'indice de fréquence, on remarque que la diversité des items ingérés augmente avec la taille des poissons. Les gardons de la classe 1 consomment exclusivement des proies zooplanctoniques. En plus du zooplancton, le bol alimentaire des gardons de la classe 2 révèle la présence, à des fréquences très faibles, des crustacés benthiques ainsi que des insectes (le terme insecte regroupe les larves, essentiellement des chironomes, les hétéroptères et les insectes terrestres). Les gardons des classes 3 et 4 consomment en outre des mollusques.

A la fin de l'été, la composition des proies dans le régime alimentaire reste inchangée avec une prédominance numérique du zooplancton (fig. 57). Cependant, on note une augmentation des fréquences des autres proies notamment les crustacés benthiques chez les classes 3 et 4 et les insectes chez la classe 4. Comme en été, les gardons de la classe 1 sont exclusivement zooplanctonophages. Les végétaux présents dans les tubes digestifs des classes 2, 3 et 4, sont essentiellement des *Microcystis* dont les quantités ne sont pas très importantes.

En automne, les cladocères dominent toujours la composition des items ingérés. A l'exception de l'unique individu de la classe 1, les autres classes recouvrent l'ensemble des proies présentes.

En hiver, les effectifs des gardons sont faibles. Les individus de la classe 1 ne sont pas capturés. Malgré cet inconvénient, on remarque que les proies zooplanctoniques dominent largement. Si l'importance des cladocères est toujours aussi grande dans le régime alimentaire



**Figure 57: Variations saisonnières de la contribution des différents items au régime alimentaire du gardon. Contribution numérique des items (A) et leurs fréquences dans les tubes digestifs analysés pour chaque classe de taille des poissons (B). ( ): nombre de tubes digestifs observé pour chaque classe de taille.**

des individus de la classe 2, ceux des classes 3 et 4 consomment d'avantage de copépodes. Les autres groupes sont ingérés par tous les poissons avec des fréquences plus ou moins élevées.

Au printemps, l'importance des cladocères augmente à nouveau et représente chez toutes les classes plus de 97 %. Les poissons de la classe 2 ne consomment que des proies zooplanctoniques et l'importance des autres groupes chez les classes 3 et 4 est très réduite.

#### 4.1.2. *Abramis brama*

Le régime alimentaire de cette espèce se caractérise par des variations très importantes de sa composition en fonction de la taille des individus.

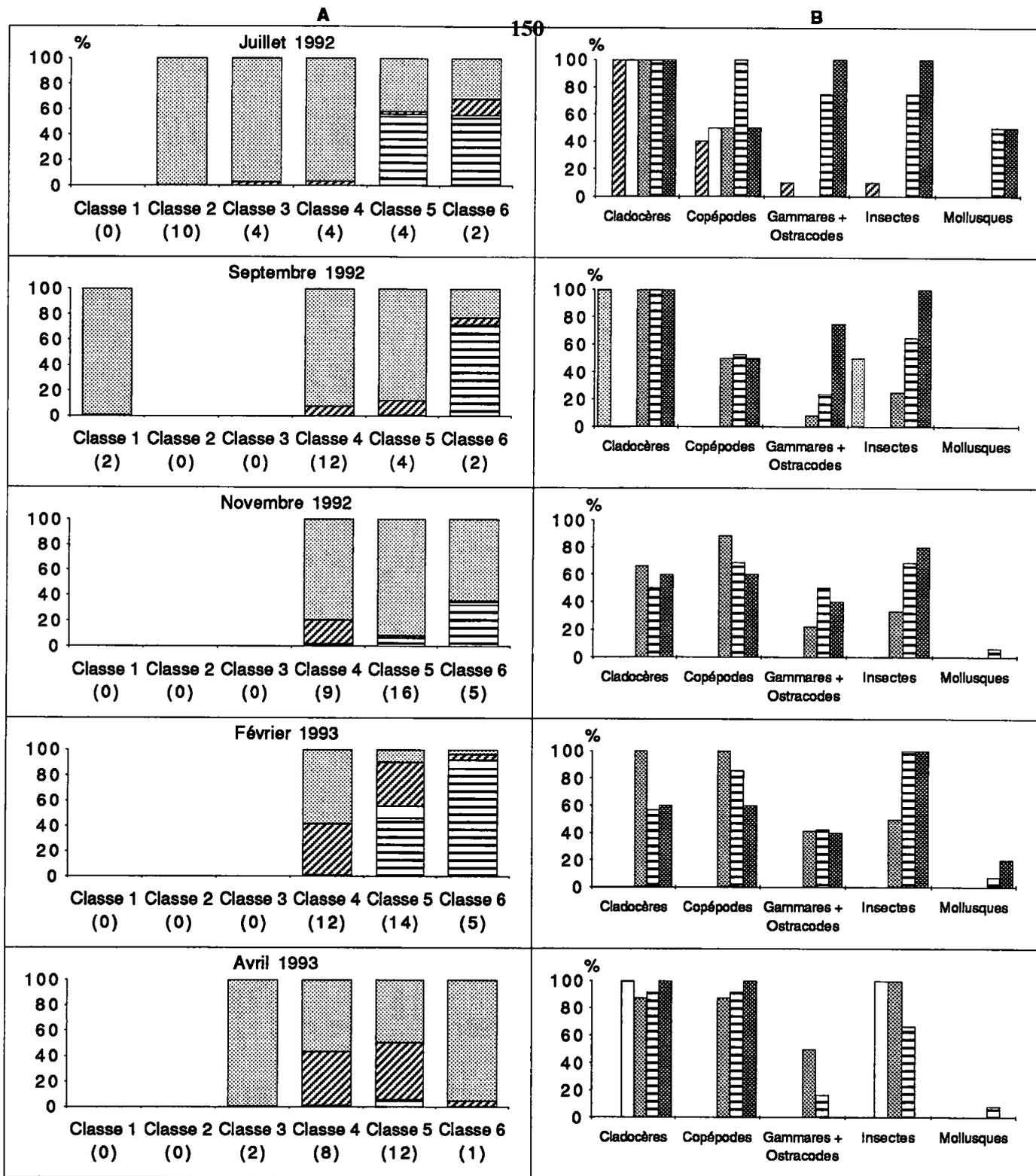
En juillet, les poissons appartenant aux classes de tailles inférieures à 30 cm (classes 2, 3 et 4) ont une alimentation très voisine avec une dominante zooplanctonique (cladocères) qui représente plus de 98 % des proies consommées (fig. 58). Les autres groupes sont présents à des fréquences très faibles. Chez les individus de taille supérieure à 30 cm (classes 5 et 6), le zooplancton représente moins de 50 % au détriment des insectes (essentiellement des larves). Tous les groupes de proies sont présents à des fréquences élevées.

En septembre, les classes 2 et 3 sont absentes. Les deux individus de la classe 1 se nourrissent essentiellement de cladocères. La composition du régime alimentaire des classes 4 et 6 ne change pas par rapport à la période précédente. La première se nourrit quasi-exclusivement de zooplancton et la seconde des proies benthiques. Le seul changement pour cette période est observé chez les individus de la classe 5 avec une réduction importante de la part des insectes dans la composition numérique des proies ingérées.

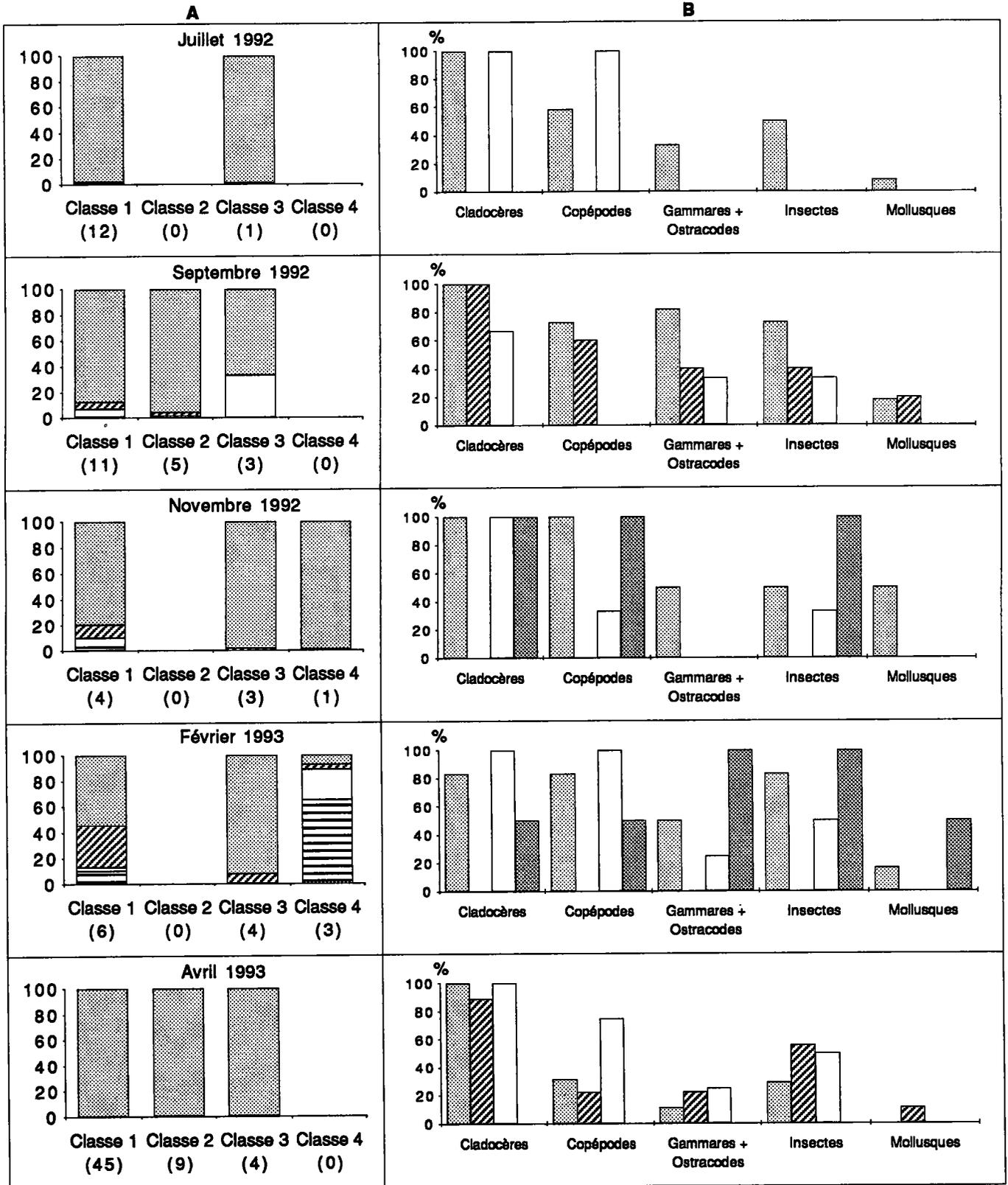
En automne, seules les brèmes des classes 4, 5 et 6 sont capturées. Chez la classe 4, les cladocères sont toujours dominants avec une légère augmentation de la part de copépodes. Les individus de la classe 5 se nourrissent toujours majoritairement de cladocères. La part des insectes dans l'alimentation des poissons de la classe 5 diminue au profit des cladocères par rapport aux campagnes précédentes. On note pour cette période une diminution de la fréquence des cladocères et une augmentation de celle des copépodes.

La période hivernale se caractérise, chez les 3 classes (4, 5 et 6), par une réduction importante de la contribution des cladocères au régime alimentaire de cette espèce. Cette diminution se fait au profit des copépodes pour les classes 4 et 5 et des insectes pour les classes 5 et 6.

Au printemps, l'alimentation des brèmes est composée en grande partie de zooplancton avec une importance comparable des cladocères et des copépodes chez les classes 4 et 5. Les effectifs des classes 3 et 6 sont très faibles.



**Figure 58:** Variations saisonnières de la contribution des différents items au régime alimentaire de la brème commune. Contribution numérique des items (A) et leurs fréquences des dans les tubes digestifs analysés pour chaque classe de taille des poissons (B).  
 ( ): nombre de tubes digestifs observé pour chaque classe de taille.



**Figure 59: Variations saisonnières de la contribution des différents items au régime alimentaire de la brème bordelière. Contribution numérique des items (A) et leurs fréquences dans les contenus digestifs analysés pour chaque classe de taille des poissons (B).**

( ): nombre de tubes digestifs observé pour chaque classe de taille.

#### 4.1.3. *Blicca bjoerkna*

Pour cette espèce, en raison des faibles effectifs des autres classes qui seront présentées à titre indicatif, seules les variations saisonnières du régime alimentaire des poissons de la classe 1 seront suivies.

De juillet à novembre, le régime alimentaire de cette espèce est dominé par les cladocères (fig. 59). En juillet ils représentent plus de 95 % des proies ingérées à des fréquences de 100 %. En septembre et novembre, on note une légère augmentation des effectifs d'autres groupes respectivement les copépodes, les crustacés benthiques et les insectes. On remarque, compte tenu des effectifs comparables entre juillet et septembre, une augmentation des fréquences de ces trois groupes.

En hiver, le nombre de cladocères ingérés régresse et représente un peu plus de 50 % au profit des copépodes et des insectes.

Au printemps, le nombre de poissons capturés est élevé. Le régime alimentaire des brèmes bordelières à cette période est composé presque exclusivement de cladocères. Les fréquences des autres groupes sont faibles.

### 4.2. Analyse des proies zooplanctoniques

Compte tenu de l'importance numérique du zooplancton dans le régime alimentaire des différentes espèces, nous allons nous intéresser dans cette partie à la contribution des différentes espèces au régime alimentaire des espèces de poissons étudiées.

#### 4.2.1. *Rutilus rutilus*

En juillet, *D. longispina* est l'espèce la plus consommée par toutes les classes. Elle représente plus de 80 % de proies zooplanctoniques ingérées par les gardons (fig. 60). Le reste des proies est composé majoritairement par *B. longirostris* chez les trois premières classes et par *L. acanthocercoides* chez la dernière.

En septembre, les classes 2, 3 et 4 consomment quasi-exclusivement des *D. longispina*. En revanche chez les jeunes individus, classe 1, le nombre de *B. longirostris* ingéré est comparable à celui de la première espèce.

En automne, à l'exclusion du seul individu de la classe 1, la composition du zooplancton consommé ne varie pas beaucoup par rapport aux campagnes précédentes et reste dominée par le cladocère *D. longispina*. Lors de cette période, la fréquence de *B. longirostris* diminue.

En hiver, l'importance de *D. longispina* dans le régime alimentaire des gardons décroît progressivement en fonction de la taille pour ne représenter que 50 % chez la classe 4. Chez la classe 2, cette diminution se fait au profit de *B. longirostris* et de *L. acanthocercoides*. Chez la



classe 3, *D. longispina* est remplacée essentiellement par les copépodes cyclopoïdes alors que chez la classe 4 en plus de ces derniers, la contribution de *L. acanthocercoides* est importante.

Au printemps, on revient à la situation observée avant l'hiver c'est-à-dire une domination de *D. longispina* accompagnée de *B. longirostris* avec des fréquences très élevées.

#### 4.2.2. *Abramis brama*

En juillet, les brèmes des classes 2 et 3 se nourrissent de trois espèces *L. acanthocercoides*, *B. longirostris* et *D. longispina* (fig. 61). La première espèce représente plus de 50 % des effectifs ingérés par la classe 2 et plus de 80 % pour les individus de la classe 3. Les classes 4 et 5 présentent une composition comparable avec plus de 95 % de *D. longispina*, le reste étant essentiellement des copépodes cyclopoïdes. Chez les plus grands individus (classe 6), on note une augmentation de la part de cyclopoïdes ingérés.

En septembre, les deux individus de la classe 1 consomment exclusivement *B. longirostris*. La classe 4 ingère en majorité des *L. acanthocercoides* en plus de *D. longispina*, *B. longirostris* et des calanoïdes. Les individus de la classe 5 consomment les mêmes espèces avec une diminution de l'importance de *L. acanthocercoides* au profit de *D. longispina*. Les brèmes de la classe 6 se nourrissent principalement de *D. longispina*.

En novembre, les brèmes ingèrent en grande partie *D. longispina* qui représente plus de 95 % chez les classes 5 et 6. Chez les individus de la classe 4, elle représente près de 75 %, le reste est composé de *L. acanthocercoides* et de copépodes cyclopoïdes et calanoïdes.

En hiver, seuls deux groupes dominant la composition du régime alimentaire des brèmes, *L. acanthocercoides* et les copépodes cyclopoïdes. Ces derniers sont dominants chez la classe 5.

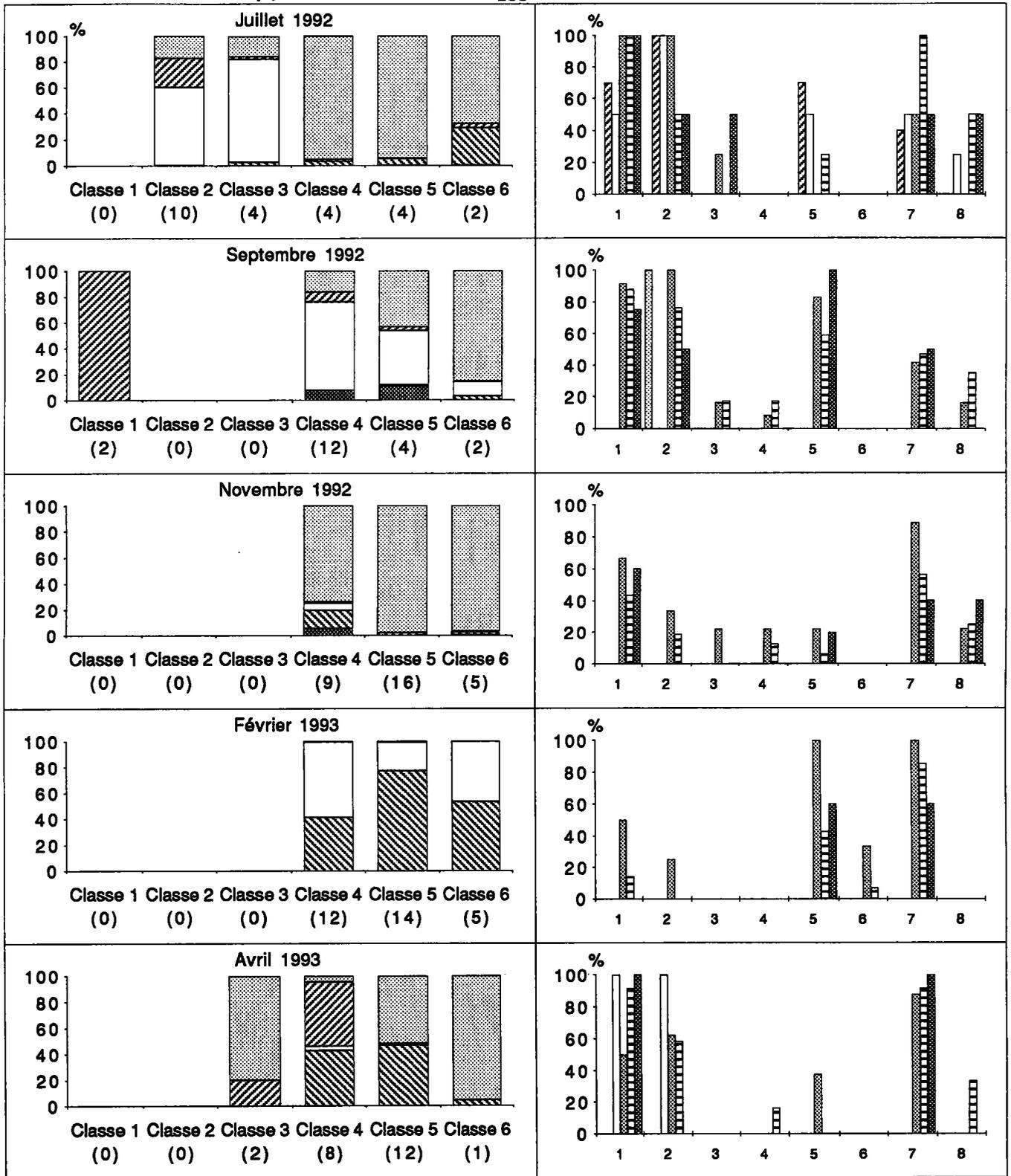
Au printemps, les classes 4 et 5 se nourrissent essentiellement de deux taxons en proportions comparables. Chez la classe 4, ce sont les copépodes cyclopoïdes et *B. longirostris*. Chez la classe 5, cette dernière espèce est remplacée par *D. longispina*.

#### 4.2.3. *Blicca bjoerkna*

En été, la classe 1 de cette espèce se nourrit essentiellement de cladocères (fig. 62). Deux espèces dominant dans les contenus digestifs, *D. longispina* et *L. acanthocercoides*. *B. longirostris* et les calanoïdes sont faiblement représentés.

En septembre, *B. longirostris* est plus abondante au détriment de *D. longispina* qui représente un peu moins de 50 % et de *L. acanthocercoides* quelle que soit la classe de taille. Les copépodes sont toujours présents à de faibles effectifs.

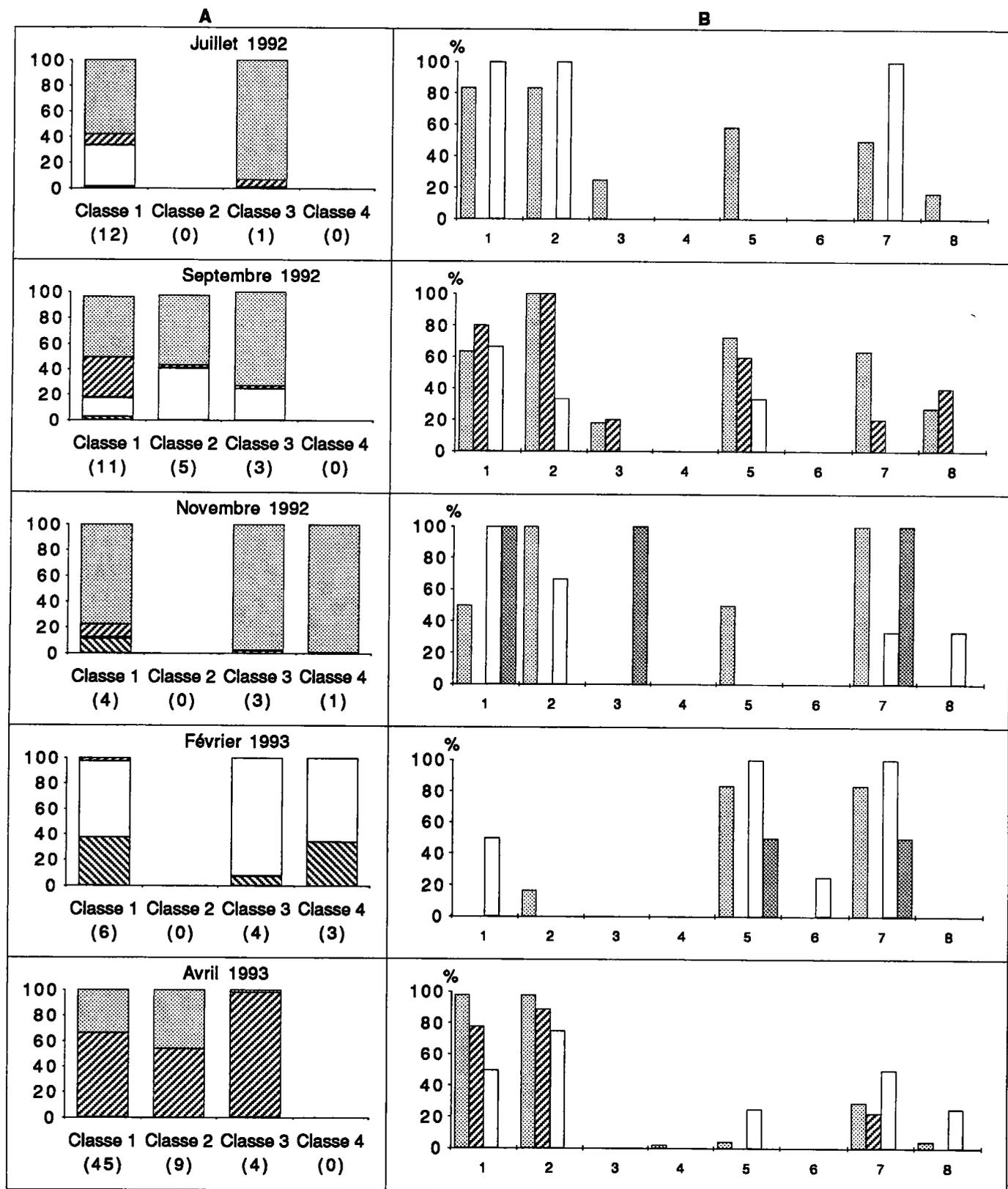
En novembre, *D. longispina* représente 75 % du zooplancton consommé. Le reste des proies est composé principalement de *B. longirostris* et de cyclopoïdes.



[Pattern 1] *D.longispina* 1    [Pattern 2] *L. canthocercoides* 5  
 [Pattern 3] *B.longirostris* 2    [Pattern 4] *Autres (Cladoc.)* 6  
 [Pattern 5] *C.dubia* 3    [Pattern 6] *Cyclopoïdes* 7  
 [Pattern 7] *D.cucullata* 4    [Pattern 8] *Calanoïdes* 8

[Pattern 1] Classe 1    [Pattern 2] Classe 4  
 [Pattern 3] Classe 2    [Pattern 4] Classe 5  
 [Pattern 5] Classe 3    [Pattern 6] Classe 6

Figure 61: Variations saisonnières de la contribution des différentes espèces de crustacés zooplanctoniques au régime alimentaire de la brème commune. Contribution numérique des espèces (A) et leurs fréquences dans les tubes digestifs analysés pour chaque classe de taille des poissons (B). ( ): nombre de tubes digestifs observé pour chaque classe de taille des poissons.



■ *D.longispina* 1    □ *L. canthocercoides* 5  
 ▨ *B.longirostris* 2    ▤ *Autres (Cladoc.)* 6  
 ▩ *C.dubia* 3    ▧ *Cyclopoïdes* 7  
 ▪ *D.cucullata* 4    ■ *Calanoïdes* 8

▨ Classe 1  
 ▩ Classe 2  
 □ Classe 3  
 ▪ Classe 4

**Figure 62:** Variations saisonnières de la contribution des différentes espèces de crustacés zooplanctoniques au régime alimentaire de la brème bordellère. Contribution numérique des espèces (A) et leurs fréquences dans les tubes digestifs analysés pour chaque classe de taille des poissons (B). ( ): nombre de tubes digestifs observé pour chaque classe de taille.

En hiver, *D. longispina* disparaît du régime alimentaire. L'espèce majoritaire est *L. acanthocercoides* accompagnée de copépodes cyclopoïdes.

Au printemps, les cladocères composent l'essentiel des proies ingérées. L'espèce dominante est *B. longirostris* accompagnée de *D. longispina*.

### 4.3. Recouvrement de niches alimentaires

#### 4.3.1. Peuplement global

Le degré du recouvrement alimentaire des trois espèces est calculé d'après l'indice de Schoener (1970). Dans un premier temps, nous avons considéré l'ensemble des items présents dans l'alimentation des trois espèces de poissons. Ces proies sont regroupées en quatre catégories (crustacés planctoniques, crustacés benthiques, insectes et mollusques). L'analyse des résultats du recouvrement alimentaire des espèces considérées deux à deux (fig. 63 A) montre que quelle que soit la saison, les valeurs de l'indice sont proches de 1 ce qui suggère un recouvrement quasi-total des niches alimentaires des trois espèces. Cette situation est liée essentiellement à la part du zooplancton dans l'alimentation de ces poissons. Dans une seconde analyse, seules les proportions des proies planctoniques sont prises en compte dans le calcul de l'indice. Pour ce faire, les items sont considérés jusqu'à l'espèce pour les cladocères et aux calanoïdes et cyclopoïdes pour les copépodes.

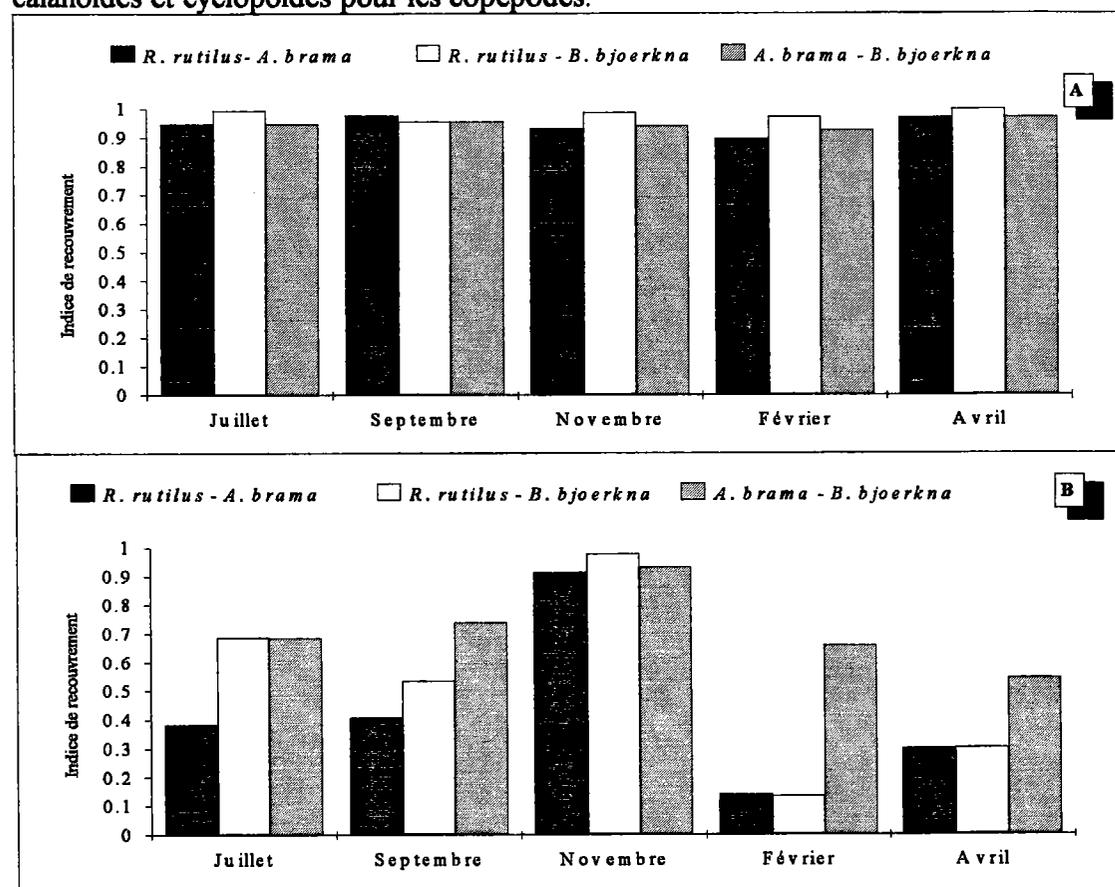


figure 63 : Indice de recouvrement des niches alimentaires des trois espèces de poissons étudiées en considérant toutes les proies (A) et uniquement le zooplancton (B).

Les résultats obtenus (fig. 63B) apportent une image complètement différente du phénomène décrit précédemment. A l'exception du mois de novembre où l'indice est élevé lorsque les trois espèces se nourrissent du cladocère *D. longispina* ( $IC > 0,9$ ), la chute des valeurs de l'indice révèle une prédation variable exercée sur les différentes espèces zooplanctoniques ( $0,12 < IC < 0,75$ ). Le recouvrement entre les brèmes communes et bordelières reste supérieur à 0,5 et varie peu d'une saison à l'autre. Ce recouvrement est lié essentiellement à la prédation de ces poissons sur deux espèces de cladocères *D. longispina* et *L. acanthocercoides*.

Le degré de recouvrement de l'alimentation du gardon avec l'une ou l'autre des brèmes présente des variations saisonnières plus marquées. L'indice le plus faible apparaît dans le cas du gardon et de la brème commune ( $0,12 < IC < 0,40$ ). On sait que le gardon consomme toute l'année le cladocère *D. longispina*. Les deux autres espèces consomment en plus *L. acanthocercoides* et des copépodes en proportions plus importantes chez la brème commune que chez la brème bordelière.

#### 4.3.2. Répartition spatiale

Compte tenu des faibles effectifs de poissons capturés dans les stations A et G, l'analyse de la répartition spatiale par station nous est apparue difficile. Le choix du regroupement des stations A et C d'une part et F et G d'autre part est fait en se basant sur la distribution des prédateurs (brèmes plus abondantes dans les premières stations et le gardon dans les autres). D'autre part la distribution de l'espèce proie la plus consommée (*D. longispina*) est moins abondante dans les stations A et C par rapport aux deux autres stations.

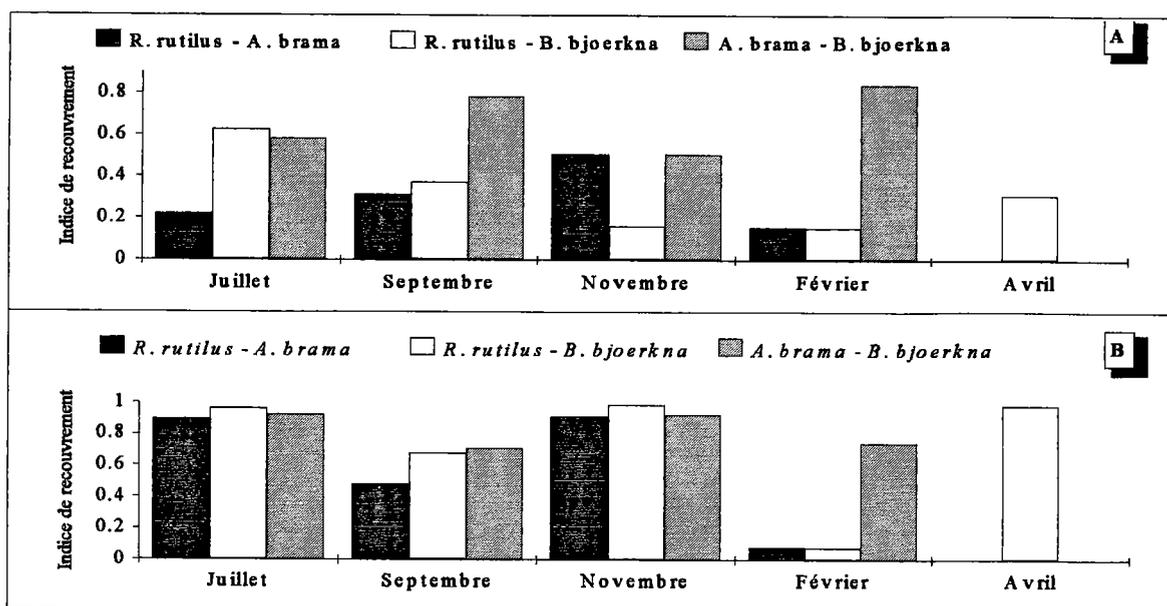


Figure 64 : Indice de recouvrement des niches alimentaires dans les deux zones de la retenue pour les trois espèces étudiées. (A : zone 1 ; B : zone 2)

Dans l'objectif de déterminer une éventuelle variation du recouvrement alimentaire à l'échelle spatiale, nous avons calculé cet indice pour les deux zones de la retenue (zone 1 : stations AC ; et zone 2 : FG) en ne prenant en compte que les espèces zooplanctoniques. L'analyse des résultats obtenus (fig. 64) montre que le degré de recouvrement peut varier pour une même campagne suivant la zone considérée.

Globalement le recouvrement est plus marqué dans la zone 2 (fig. 64B). Au mois de juillet, dans cette zone, *D. longispina*, la proie commune aux trois espèces, apparaît en proportions élevées dans le bol alimentaire. Dans la zone 1, elle est consommée quasi-exclusivement par le gardon alors que les brèmes, plus particulièrement la brème commune, se nourrissent de *L. acanthocercoides*. En septembre, le recouvrement diminue dans la zone 2 en raison de l'apparition de *L. acanthocercoides* dans l'alimentation des deux brèmes. Cependant la proportion de cette espèce dans les contenus digestifs reste moins importante que dans la zone 1. En novembre, les indices de la zone 2 sont équivalents aux valeurs du mois de juillet, dans la zone 1 l'indice est faible entre le gardon et les deux brèmes. Durant cette période automnale, toutes les espèces se nourrissent de *D. longispina* dans la zone 2, alors que dans la zone 1, les brèmes consomment des proportions élevées de copépodes cyclopoïdes alors que le gardon consomme essentiellement *D. longispina*. En février, les indices de recouvrement sont comparables pour les deux zones. Quelle que soit la station, le gardon consomme *D. longispina*. Cette espèce est pratiquement absente dans les contenus digestifs des deux brèmes. Celles-ci consomment *L. acanthocercoides* et les copépodes cyclopoïdes avec une domination de la première espèce dans l'alimentation des poissons de la zone 1 et de la seconde dans la zone 2. Au mois d'avril, seuls les régimes alimentaires du gardon et de la brème bordelière ont pu être comparés. Dans la zone 1, le gardon s'alimente principalement de *D. longispina* et la brème bordelière de *B. longirostris* alors que dans la zone 2, les deux espèces consomment essentiellement *D. longispina*.

#### **4.4. Indice d'Electivité.**

L'indice d'Electivité d'Ivlev est calculé pour toutes les espèces zooplanctoniques dans les deux zones de la retenue. Seule *D. longispina* est soumise à une prédation sélective. Le gardon sélectionne cette espèce toute l'année quelle que soit la zone considérée alors que les brèmes ont une électivité variable suivant la zone et la saison (fig. 65).

Ces constatations nous conduisent à nous intéresser à l'impact des poissons sur la dynamique de ce cladocère durant la période de l'étude. Le gardon est la seule espèce abondante qui présente des effectifs suffisants par classe de taille pour une analyse plus fine.

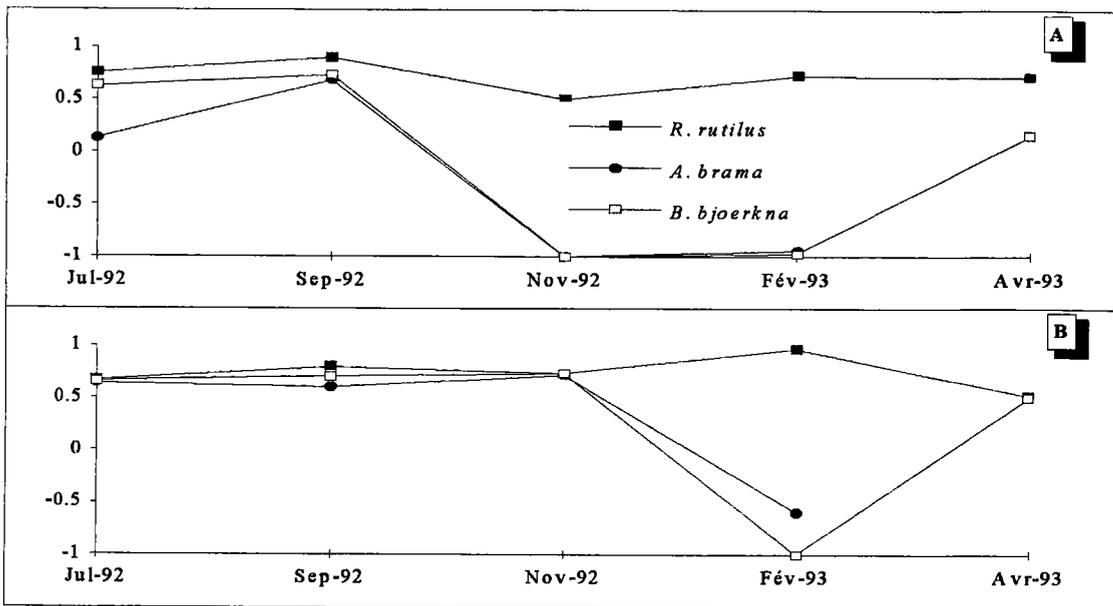


Figure 65 : Variations saisonnières de l'Indice d'Electivité des trois espèces de poissons par rapport à *D. longispina*. (A : zone 1, B : zone 2).

#### 4.5. Structure de la population proie

La sélection du gardon sur la population de *D. longispina* ne s'exerce pas de la même façon sur toutes les classes de taille. En effet, seuls les grands individus de cette espèce sont soumis à la prédation. L'analyse de la taille moyenne des proies consommées a montré que seules les daphnies de grande taille sont ingérées. De plus, cette taille augmente avec la taille du prédateur (fig. 66).

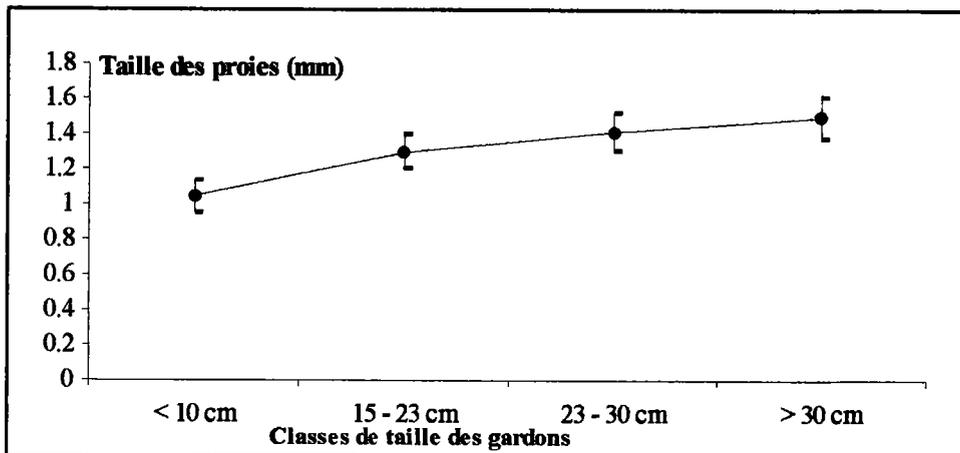


Figure 66 : Variations de la taille moyenne de *Daphnia longispina* dans l'alimentation du gardon.

La distribution des tailles des proies dans le milieu et les tubes digestifs pour les différentes saisons (fig. 67) montre une certaine constance dans la gamme des tailles de *D. longispina* sélectionnée par les poissons. D'une manière globale, seuls les individus dont la

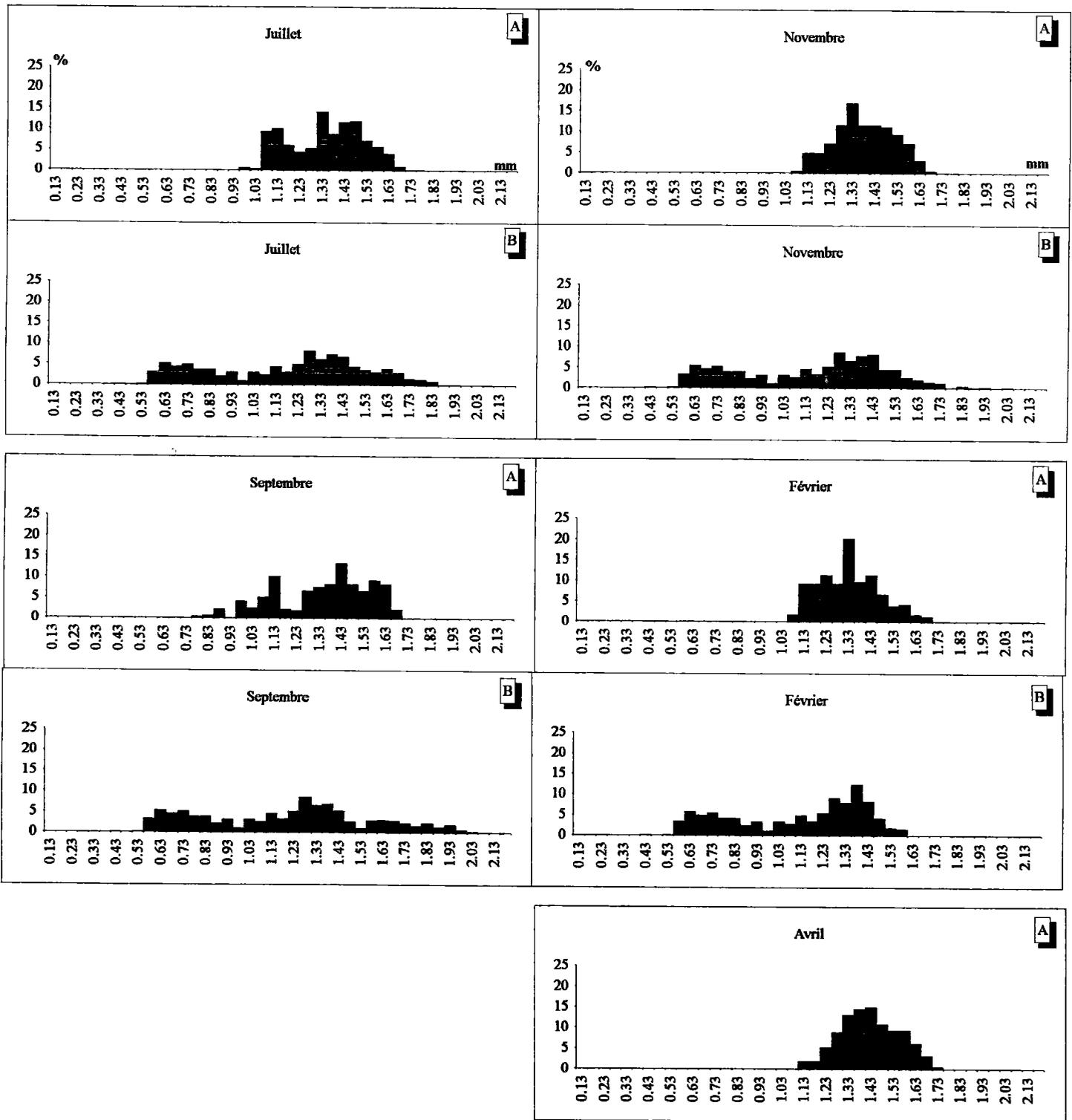


Figure 67: Distribution des tailles de *Daphnia longispina* dans l'alimentation du gardon (A) et dans le milieu (B) pour chaque campagne.

taille dépasse 1 mm sont soumis à la prédation. Les observations faites lors du dénombrement ont révélé que la majorité des daphnies présentes dans les contenus digestifs sont ovigères.

#### 4.6. Impact sur la population cible

La quantification absolue de l'impact de la population du gardon sur *D. longispina* est difficile à obtenir en raison de l'absence d'information sur l'abondance des poissons dans la retenue.

Afin de pouvoir suivre les variations saisonnières de la consommation de *D. longispina* par les gardons, les résultats présentés sont obtenus en considérant la pression de prédation exercée par un effectif théorique, constant d'une campagne à l'autre, de 1000 poissons dont la distribution des longueurs est établie proportionnellement aux longueurs des poissons capturés pour chaque campagne. Le taux de consommation journalier connaît des variations saisonnières marquées. Ce taux maximal en été décroît progressivement et la valeur minimale est observée en hiver (fig. 68).

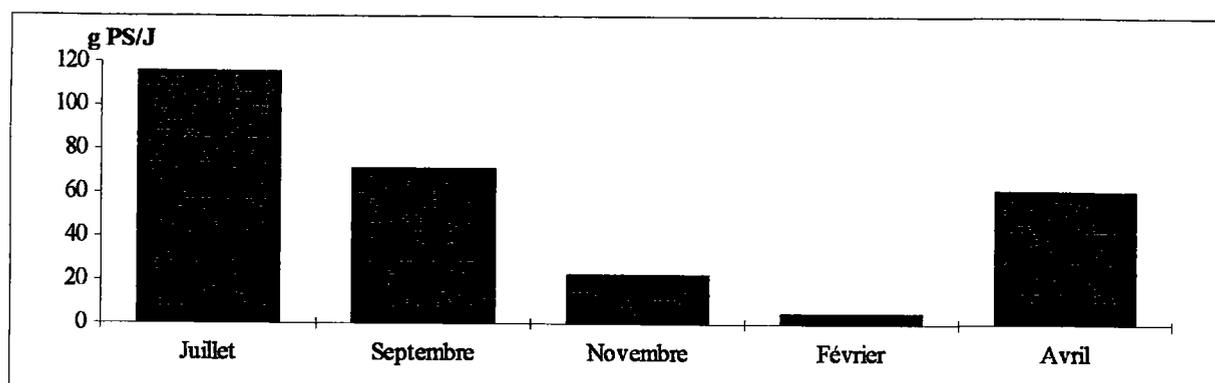


Figure 68 : Variations saisonnières du taux de consommation journalier de *Daphnia longispina* par la population du gardon (n=1000).

En se basant sur la biomasse moyenne de *D. longispina* par mètre cube d'eau pour chaque campagne, nous avons estimé la biomasse de cette espèce dans la totalité du volume d'eau de la retenue. Le rapport entre le taux de consommation des gardons (n = 1000) et la biomasse du cladocère nous a permis de déterminer la part de la biomasse exploitée par rapport à la biomasse disponible. Les résultats obtenus révèlent que cette part représente 0,015 - 0,014 - 0,017 et 0,012 % respectivement du mois de juillet au mois de février.

Dans une seconde étape nous avons repris le calcul en ne tenant compte que des biomasses des individus potentiellement exploitables par les poissons (L > 1 mm). Les valeurs obtenues (0,019- 0,016 - 0,019 et 0,012 %) sont légèrement supérieures à celles observées précédemment.

Ces résultats montrent que la part de la biomasse exploitée par le prédateur ne présente pas de variations saisonnières marquées. Si l'on se réfère au cycle saisonnier de *D. longispina*, on remarque que l'impact sur la dynamique de cette population est plus important en automne et en hiver (novembre et février) lorsque les densités sont faibles. D'autre part, les courbes de

mortalité de *D. longispina* montrent, en dépit des faibles variations des paramètres environnementaux entre les différentes stations, une mortalité plus importante dans les stations profondes notamment la station F (station 4, fig. 28) là où les gardons sont plus abondants.

#### 4.7. Discussion

La prédation exercée par les poissons sur le zooplancton dans les milieux lacustres a fait l'objet de plusieurs études. Les conséquences de cette prédation sur la structure du peuplement et la dynamique des populations cibles sont nombreuses :

i) La prédation sélective exercée sur les grandes espèces entraîne une composition du peuplement dominée par les espèces de petite taille (Hall & Ehlinger, 1989 ; Rudstam *et al.*, 1993 ; Nost & Langeland, 1994).

ii) Changement de la structure spatiale du peuplement (Pont & Amrani, 1990 ; Kalikhman *et al.*, 1992).

iii) Variation de la taille maximale, de la fécondité et de la taille à maturité (Reinersten *et al.*, 1989 ; Johannsson & O'Gorman, 1991).

iiii) Variations de la distribution verticale du peuplement et des individus d'une même espèce (Stirling *et al.*, 1990 ; Bollens *et al.*, 1992 Lair *et al.*, 1992 ; Pijanowska, 1992).

Dans la retenue du Mirgenbach, le zooplancton représente une part importante dans le régime alimentaire des cyprinidés étudiés et couvre l'ensemble du cycle annuel. Les variations saisonnières du régime alimentaire sont très faibles dans cette retenue. Dans d'autres milieux, chez les espèces étudiées, notamment le gardon, la composition numérique des proies consommées présente des variations saisonnières très importantes (Chappaz *et al.*, 1990 ; Meijer *et al.*, 1990 ; Jamet, 1991 ; Martyniak *et al.*, 1991 ; Horpilla 1994). Cette constance dans la présence du zooplancton dans le régime alimentaire, quelles que soient la saison et la taille de l'individu, est plus marquée chez le gardon et la brème bordelière que chez la brème commune. Dans un lac eutrophe, Vijverberg et Van Densen (1984) qualifient le comportement alimentaire de ces trois espèces comme étant planctonophage et facultativement benthophage. Cependant, le gardon est généralement considéré comme une espèce opportuniste qui exploite les ressources alimentaires les plus abondantes dans le milieu. Cette caractéristique expliquerait son abondance dans les lacs eutrophes (Persson, 1983). Dans la retenue du Mirgenbach, les changements de la composition du régime alimentaire du gardon en fonction de la taille des individus ne sont pas aussi marqués que ce qui est habituellement observé chez cette espèce (Jamet, 1991 ; Horpilla 1994). Chez la brème commune, ces changements sont observés seulement chez les individus dont la taille est supérieure à 30 cm avec une consommation plus importante des larves de chironomidés. Ce changement est observé pour cette espèce par Biro (1991) à partir d'une taille de 25 cm. Dans cette étude, on note une quasi-absence des végétaux dans le régime alimentaire du gardon. Dans les lacs eutrophes, cette ressource est largement utilisée par cette espèce (Brabrand, 1985) et dépend le plus souvent non pas d'une abondance

des végétaux mais d'une compétition interspécifique. Cette constatation peut aussi être liée au comportement de cette espèce. Dans la retenue du Mirgenbach, le gardon occupe essentiellement la zone pélagique. D'autres auteurs (Persson, 1986 b ; Degerman *et al.*, 1988) considèrent cette espèce comme étant pélagique. L'abondance des ressources alimentaires dans cette zone de la retenue doit expliquer que le gardon s'y nourrit essentiellement.

L'analyse de la composition du zooplancton dans le régime alimentaire des espèces étudiées a montré que ce sont principalement les cladocères qui sont concernés et essentiellement les grandes espèces. Dans le cas du gardon, toutes les classes de taille se nourrissent surtout de *D. longispina*. Les brèmes communes et bordelières se nourrissent, en plus de *L. acanthocercoides*, de *B. longirostris* et de copépodes cyclopoïdes. Ces derniers, ne sont présents qu'en faibles quantités dans le régime alimentaire du gardon. La sélection préférentielle des cladocères par le gardon est souvent observée (Winfield *et al.*, 1983 ; Bergstrand, 1990).

*L. acanthocercoides* est un cladocère benthique. De ce fait, notre méthode d'échantillonnage du zooplancton ne nous a pas permis d'estimer son abondance au sein du peuplement zooplanctonique. Sa participation dans le régime alimentaire des brèmes semble indiquer qu'elle est abondante dans la zone ouest de la retenue (stations A et C). L'importance de cette espèce détritivore peut s'expliquer par l'abondance de la matière organique en décomposition dans cette zone de la retenue où une partie de la forêt est déboisée lors de la mise en eau de la retenue.

La prédation exercée par ces poissons sur les grandes espèces de zooplancton est souvent décrite (Giles *et al.*, 1990 ; Tessier *et al.* 1992) et intéresse surtout la période estivale. Le mode de prédation par les espèces étudiées sur le zooplancton peut se faire selon deux modes : par sélection visuelle "particulate-feeding" et/ou par filtration "filter-feeding". Le mode de prise de nourriture dépend des facteurs du milieu, densité des proies et visibilité, et de l'espèce du poisson ainsi que de la taille pour une même espèce (Lammens, 1984 ; Vijverberg *et al.*, 1990 ; Hoogenboezem *et al.*, 1992 ; Uiblein, 1992 ; Van Den Berg *et al.*, 1993). Dans la retenue du Mirgenbach, le gardon utiliserait le premier mode de prise de nourriture. La domination d'une proie et les grandes tailles de celle-ci dans les contenus digestifs de cette espèce peuvent confirmer cette hypothèse. Dans des conditions de visibilité très réduites, Uiblein (1992) a observé que le gardon garde le même mode de prise de nourriture alors que la brème passe d'une sélection visuelle à la filtration. Chez les brèmes communes et bordelières le mode d'alimentation dépend de la taille des individus. Le passage d'une sélection visuelle à la filtration s'opère à une longueur supérieure à 15 cm (Vijverberg *et al.*, 1990 ; Lammens, 1984). Dans la retenue du Mirgenbach, la diversité des proies zooplanctoniques chez ces deux espèces est plus importante que chez le gardon, ce qui laisse supposer un mode d'alimentation par

filtration. De plus ces espèces s'alimentent à la fois du zooplancton de pleine eau et épibenthique.

L'étude du recouvrement alimentaire des espèces étudiées a montré que les résultats dépendent du niveau de détermination des proies ainsi que de la répartition spatiale des poissons. L'étude portant sur les grands groupes systématiques a montré l'existence d'un recouvrement important entre les trois espèces. Lorsque l'on s'intéresse aux espèces zooplanctoniques le degré de recouvrement est variable en fonction de la saison et de la zone considérée. Les différences observées entre le gardon et les deux brèmes sont conformes à l'hypothèse de Schoener (1982). Le recouvrement est d'autant plus faible que l'abondance des proies est restreinte. Sa valeur minimale est observée en hiver. Par ailleurs, il est plus important dans la zone 2 (stations F et G) que dans la zone 1. Les résultats obtenus au niveau du zooplancton ont montré que la zone 2 présente les biomasses les plus élevées notamment celles de *D. longispina* ce qui peut expliquer les variations du recouvrement entre les deux zones.

Le recouvrement du régime alimentaire du gardon et des brèmes est plus marqué dans le cas de la brème bordelière que dans celui de la brème commune. La première espèce est proche de la brème commune morphologiquement et du gardon de point de vue de sa croissance. Son utilisation des ressources trophiques est intermédiaire entre le gardon et la brème commune (Lammens *et al.*, 1987). Son opportunisme alimentaire se trouve limiter lorsque les deux autres espèces sont abondantes (Lammens *et al.*, 1992 b).

Parmi toutes les espèces zooplanctoniques, *D. longispina* est soumise à une prédation forte et sélective par les poissons étudiés. Cette espèce pérenne domine la biomasse zooplanctonique de la retenue. Elle constitue de par sa taille et sa capturabilité une ressource importante pour les poissons zooplanctonophages notamment le gardon. Les femelles adultes constituent une grande part des individus consommés. Les calculs des paramètres démographiques de cette espèce ont révélé une augmentation de la mortalité et une réduction du taux de croissance de la population pendant la période estivale. Ce phénomène est très marqué dans la zone pélagique. D'après Leibold & Tessier (1991), la prédation est le principal facteur de mortalité observé chez *Daphnia* en été. Contrairement à ce qui est souvent décrit pendant cette période (Cerny & Bytel, 1991 ; Lampert, 1991 ; Brett ; 1992) on n'observe pas de diminution de la taille des individus chez cette espèce.

**DISCUSSION GENERALE ET  
CONCLUSIONS**

Durant les premières années de l'existence de la retenue du Mirgenbach, le suivi hydrobiologique était axé surtout sur le compartiment physico-chimique. Le compartiment biologique a été étudié d'une manière globale. Le peuplement zooplanctonique est étudié d'une manière plus fine depuis 1988 et le compartiment pisciaire depuis 1991.

L'étude du zooplancton a été réalisée en deux parties. La première partie avait pour objectif la description du peuplement en place et le suivi de l'évolution saisonnière et inter-annuelle des différentes espèces. La seconde partie a été consacrée à l'étude de la répartition spatiale du peuplement ainsi qu'à la dynamique des différentes populations.

L'étude du peuplement piscicole a porté sur la dynamique des principales espèces de la retenue avec une attention particulière à l'alimentation en relation avec le compartiment zooplanctonique.

Depuis la mise en eau de la retenue, l'évolution du peuplement zooplanctonique est caractérisée par une maturation progressive avec la mise en place d'une structure caractéristique du milieu. La retenue du Mirgenbach, comme tout milieu lacustre artificiel, a connu les principales étapes de l'évolution de ces écosystèmes. En 1986, le peuplement était plus diversifié avec la présence de nombreuses espèces de copépodes et de cladocères qui ont disparu deux ans après la mise en eau de la retenue (Durival, 1986, Pihan, comm. pers). La majorité des espèces qui ont disparu étaient de grandes tailles. Cette caractéristique rend ces zooplanctontes plus vulnérables à la prédation par les poissons et leur disparition est probablement le résultat de ce phénomène. Plusieurs travaux rendent compte des changements de la structure du peuplement zooplanctonique en fonction de la pression de prédation par les poissons. Ces changements peuvent se traduire par une diminution de la taille des espèces soumises à la prédation (Bergstrand, 1990) ou par leur disparition (Nost & Langeland, 1994). D'autres résultats qui corroborent ces observations sont obtenus par biomanipulation à grande échelle (lacs et retenues) (Faafeng & Brabrand, 1990 ; Riemann et al., 1990 ; Hansen & Jeppesen, 1992 ; Ronneberger et al., 1993) ou à échelle réduite (mésocosmes) (Mazumder et al., 1990, Cerny & Bytel, 1991 ; Lazzaro et al., 1991).

De 1986 à 1989, on a assisté à une explosion trophique caractéristique des retenues récentes avec des quantités importantes de zooplancton et une production phytoplanctonique caractérisée par une prolifération d'*Hydrodictyon reticulatum* (20 tonnes de matière fraîche récoltées en 1988). Après cette période le peuplement zooplanctonique montre une réduction de ses effectifs et la mise en place d'espèces adaptées au milieu avec une dominance de cladocères. La salinité de l'eau, une des caractéristiques de ce milieu, a permis, que ce soit dans le cas du zooplancton ou du phytoplancton, l'installation d'espèces typiquement euryhalines : *E. velox* pour le zooplancton et *Actinocyclus normanii* pour le phytoplancton. De même la température, principale caractéristique de la retenue, a permis la prolifération de *C. dubia*, espèce peu commune en France, et l'étalement du cycle des espèces estivales telles que *D.*

*brachyurum* et *T. crassus*. Les températures hivernales relativement élevées, compte tenu du climat régional, (les plus basses températures, enregistrées généralement en février, restent supérieures à 7 °C) permettent le maintien de certaines populations de cladocères pendant cette période et un redémarrage précoce du cycle du zooplancton dès le mois de mars.

L'accélération du processus d'eutrophisation de la retenue du Mirgenbach est liée principalement aux apports de nutriments en provenance de la rivière Moselle et aux températures relativement élevées qui assurent une activité biologique continue. L'enrichissement en nutriments est accentué par une concentration de ces derniers lors du passage de l'eau dans le circuit de refroidissement de la centrale. Au niveau des aérorefrigérants, le phénomène de "sur-concentration" est particulièrement important dans le cas des nitrates. Le facteur de concentration réel est deux fois plus élevé que le bilan prévu compte tenu des débits. Cette situation est liée au phénomène d'oxydation des formes ammonium et nitrites en nitrates. Ainsi on observe une augmentation continue de la charge des eaux de la retenue en nutriments depuis le démarrage de la première unité de la centrale. L'évolution saisonnière des communautés phyto- et zooplanctoniques de la retenue sont caractéristiques des milieux eutrophes avec une phase printanière caractérisée par un développement des algues de petite taille (Diatomées et Chlorophycées). Les cladocères qui se développent, principalement *D. longispina*, participent en grande partie à la réduction de la biomasse phytoplanctonique. A la fin du mois de mai, la disponibilité de grandes quantités de nutriments entraîne un développement d'algues de grande taille qui se maintiennent jusqu'au mois de septembre (Dinophycées et Cyanobactéries).

La répartition horizontale des crustacés planctoniques dans la retenue du Mirgenbach a montré une prédominance des phénomènes physiques, mouvement de l'eau entre le rejet et la prise ainsi que les conséquences liées à l'injection de l'eau, sur les phénomènes biologiques. Les espèces de petite taille, *B. longirostris* et *T. crassus* qui sont sensibles à ces mouvements, tendent à proliférer dans les zones situées en dehors du circuit hydraulique (stations 1 et 5). De même, à la station située dans l'axe entre le rejet et la prise d'eau, station 3, la majorité des espèces y présentent les plus faibles moyennes annuelles en effectifs et en biomasses.

La part des poissons étudiés dans l'organisation spatiale des populations de crustacés planctoniques n'est pas clairement démontrée. Les espèces étudiées, notamment le gardon, ne semblent pas influencer cette répartition. La population soumise au plus fort taux de prédation, *D. longispina*, présente les plus fortes biomasses dans les zones où le prédateur est le plus abondant (station 4 et 5). Ces constatations sont valables à l'échelle de nos observations. Une étude de la répartition spatiale simultanée des poissons et du zooplancton à une échelle plus fine est envisagée pour compléter les observations déjà réalisées dans ce milieu. De même,

l'influence des alevins sur la dynamique du zooplancton dans la zone littorale ne doit pas être négligeable. Une grande concentration de ces derniers est observée dans cette zone de la fin du mois d'avril jusqu'à septembre (principalement des alevins de gardon). Des prélèvements simultanés d'alevins et de zooplancton ont été réalisés durant cette période et l'exploitation des résultats est en cours.

Depuis la mise en eau de la retenue, la structure du peuplement pisciaire a connu de nombreux changements. Le peuplement de départ, issu de la rivière Moselle, a connu la disparition de nombreuses (Flesch, 1994). De 1987 à 1991, la perche (*Perca fluviatilis*) était la population dominante dans ce milieu. Après cette période, l'espèce a connu une réduction très importante de ses effectifs cédant ainsi la place à un peuplement dominé par le gardon (*Rutilus rutilus*) et la brème commune (*Abramis brama*). A la fin de 1992 et en 1993, ces deux dernières espèces se trouvent de nouveau dominées par la brème bordelière (*Blicca bjoerkna*), espèce jusqu'ici présente en faibles effectifs. Les modifications très rapides de la structure du peuplement sont liées à une forte croissance individuelle et une réduction de la longévité. Ces phénomènes rendent les populations très sensibles au problème du recrutement. Une absence, ou un faible taux de recrutement d'une année peut entraîner une modification de la structure du peuplement pendant plusieurs années. Ce cas est concrètement observé pour le gardon en 1992.)

L'impact de la prédation par les poissons sur le cycle saisonnier des populations des crustacés planctoniques n'est clairement observé que dans le cas de *D. longispina*, notamment dans la zone pélagique. Cet impact est particulièrement sensible durant la période estivale. La population est confrontée à une détérioration des conditions trophiques du milieu et son potentiel de croissance, sous ces conditions, se trouve affecté par une prédation sélective sur les femelles ovigères. L'impact à long terme de la prédation des poissons sur ce cladocères est illustré par les changements de la structure de taille de la population six ans après la mise en eau de la retenue (fig. 69). D'autre part, les alternatives d'échappements offertes à ces proies dans d'autres milieux tels que le refuge dans la zone anoxique (Hanazato *et al.*, 1989 ; Taleb *et al.*, 1993) se trouvent absentes dans la retenue du Mirgenbach. D'après Tessier & Welsch (1991), il est important de faire la distinction entre l'existence du refuge et la simple profondeur. Le refuge dans la zone profonde dépend du déficit en oxygène dans l'hypolimnion et de la profondeur de la thermocline.

Les copépodes sont moins soumis à la prédation que les cladocères par les poissons étudiés. Dans le cas des cyclopoïdes seuls, les stades copépodites sont affectés alors que pour les calanoïdes, la prédation est quasi-absente. Le déséquilibre du sex-ratio observé chez les espèces de cyclopoïdes et calanoïdes ne peut être lié à une prédation par les cyprinidés étudiés. Cependant, les grands effectifs d'alevins de sandre (*Stizostedion lucioperca*) capturés dans la

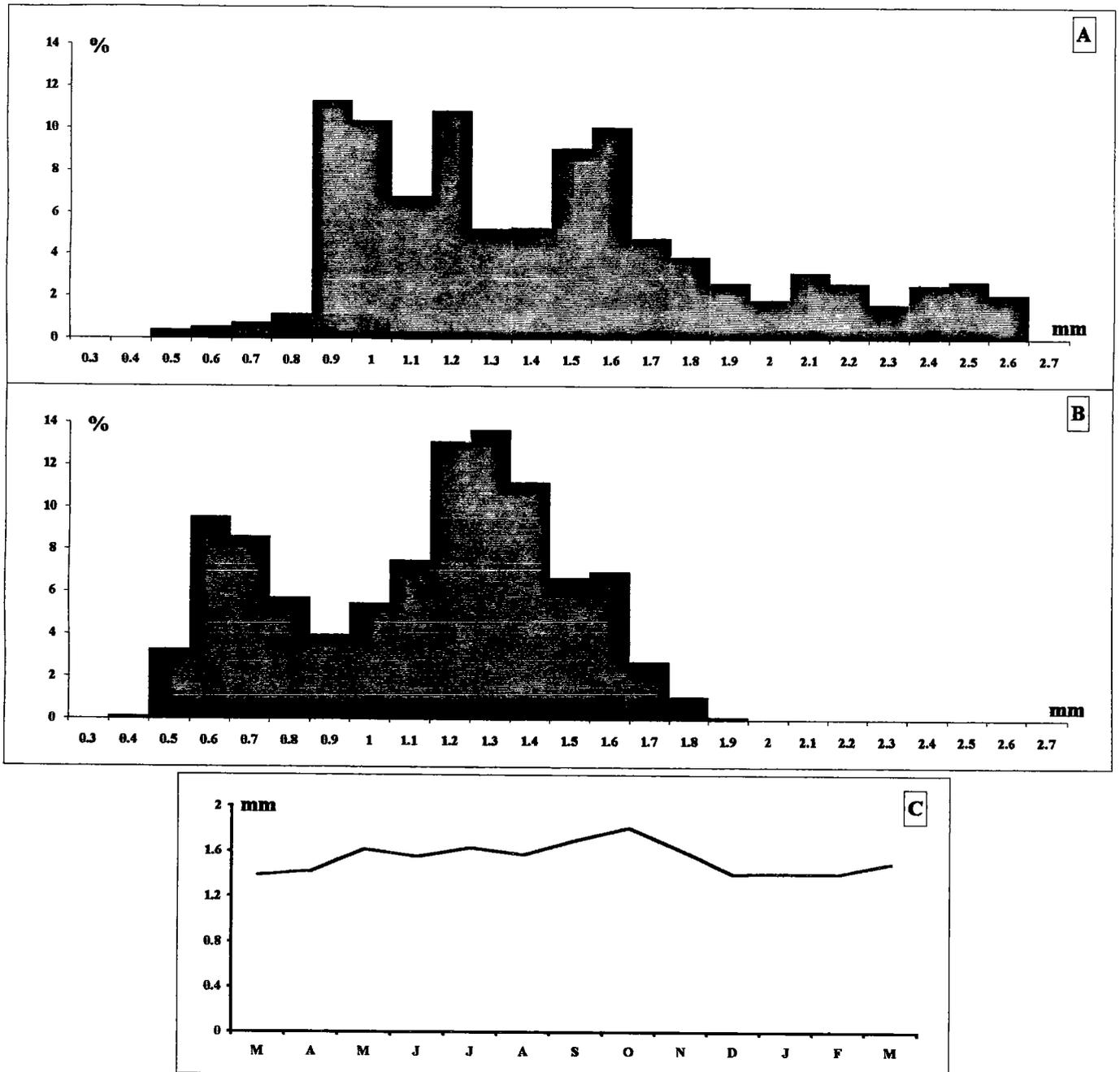


Figure 69 : Structure de la taille de *Daphnia longispina* dans la retenue du Mirgenbach en 1987 (A) et 1992 (B).  
Variation mensuelle de la taille maximale en 1992 (C).

retenue peuvent être à l'origine de ces observations. L'étude en cours va nous permettre de répondre à cette question.

Cette étude, qui constitue un bilan initial, nous a permis, dans une première étape la description des peuplements zooplanctonique et pisciaire et leur évolution après la mise en eau de la retenue du Mirgenbach. Dans une seconde étape, nous avons essayé, compte tenu de l'absence d'informations préalables, de dégager d'une manière globale les grandes lignes du fonctionnement de ce milieu et les niveaux d'organisation des différentes communautés ainsi que leurs interactions. Dans les perspectives de ce travail des études plus fines devront nous permettre de répondre d'une manière plus précise aux questions soulevées.

- 1) Le niveau de stabilité du peuplement zooplanctonique et pisciaire dans ce milieu récent.
- 2) Si l'homogénéité des paramètres chimiques de la masse d'eau permet d'évacuer certaines explications quant à la variabilité de l'organisation spatiale des communautés, d'autres facteurs, essentiellement physiques et biotiques, méritent un approfondissement de leur étude.
- 3) Le fonctionnement hydraulique semble jouer un rôle important dans cette retenue. Il est indispensable d'étudier d'une manière plus fine les mouvements de la masse d'eau ainsi que la vitesse et l'orientation des courants.
- 4) En ce qui concerne le peuplement pisciaire, l'importance que commence à prendre la population du sandre dans la retenue mérite le suivi de la dynamique de celle-ci, surtout en relation avec les populations proies (cyprinidés). Le comportement de cette population, qui constitue le sommet de la pyramide trophique dans ce milieu, peut influencer par une réaction en cascades tout le fonctionnement de la chaîne trophique.

**REFERENCES  
BIBLIOGRAPHIQUES**

- Amoros C., 1984. Introduction pratique à la systématique des organismes des eaux continentales française. 5 - Crustacés Cladocères. *Bull. Soc. Linn. Lyon*, 53: 71-143.
- Amrani J., 1987. Organisation spatio-temporelle du peuplement zooplanctonique du lac de barrage de Ste Croix (Provence, France). *Thèse de 3ème cycle. Université d'Aix Marseille*. 136p.
- Baglinière J.L. & Le Louarn H., 1987. Caractéristiques scalimétriques des principales espèces de poissons d'eau douce de France. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 306: 1-39.
- Balkuvienė G. & Pernaraviciute B., 1994. Growth rates of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in a cooling water reservoir under different thermal conditions. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 79: 139-142.
- Balseiro E.G., Queimalinos C.P. & Modenutti B.E., 1991. Evidence of interference of *Asterionella formosa* with feeding of *Bosmina longirostris*: a field study in a south Andes lake. *Hydrobiologia*, 224: 111-116.
- Balvay G., 1985. Structure et fonctionnement du réseau trophique dans les retenues artificielle. In Gerdeaux D. & Billard R. (Ed.): gestion piscicole des lacs et retenues artificielles. *INRA, Paris*: 39-66.
- Balvay G., Gawler M. & Pelletier J.P., 1990. Lake trophic status and the developpment of clear-water phase in lake Geneva. In Tilzer M.M. & Serruya C. (Ed.) Large lakes: ecological structure and function. *Brock / Springer Series in Contemporary Bioscience*. 580-591.
- Baudoin M.F., 1971. Recherches quantitatives sur le seston d'un écosystème d'eau douce: Lago di Monate (Italie du nord). *Thèse Dr. 3ème cycle, Université de Marseille*.
- Beattie D.M., Golterman H.L. & Vijverberg J., 1978. An introduction to the limnology of Friesian lakes. *Hydrobiologia*, 58: 49-64.
- Bergstrand E., 1990. Changes in the fish communities of Ringsjön, a Swedish lake undergoing man-made eutrophication. *Hydrobiologia*, 191: 57-66.
- Berthon J.L., 1990. Stratégies adaptatives mises en oeuvre par *Daphnia longispina* dans trois lacs de statuts trophiques différents. *Actes du congrès commun Limnologie-océanographie*, 226-229.
- Biro P., 1978. Exploitation of fishery resources of lake Balaton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 2146-2149.
- Biro P., 1991. Food resource partitioning between bream (*Abramis brama*) and razor fish (*Pelecus cultratus*) in lake Balaton (Hungary). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 2513-2516.
- Bollens S.M. & Stearns D.E., 1992. Predator-induced changes in diel feeding cycle on a planktonic copepod. *J. Exp. Biol. Ecol.*, 156: 179-186.
- Bollens S.M., Frost B.W., Thoreson D.S. & Watts S.J., 1992. Diel vertical migration in zooplankton: field evidence in support of the predator avoidance hypothesis. *Hydrobiologia*, 234: 33-39.

- Bottrel H.H, Ducan A., Gliwicz Z., Grygierek E., Herzig A., Hilbricht-Ilkowska A., Kurasawa H., Larsson P. & Weglenska T., 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Norw. J. Zool.*, 24: 419-456.
- Brabrand A., 1985. Food of roach and ide. *Oecologia*, 66: 461-467.
- Branstrator D.K. & Lehman J.J., 1991. Invertebrate predation in lake Michigan: regulation of *Bosmina longirostris* by *Leptodora kindtii*. *Limnol.Oceanogr.*, 36: 483-495.
- Bressac Y., 1983. Recherche sur le peuplement zooplanctonique d'un lac de barrage: la retenue de Serre-Ponçon. *Revue Française des Sciences de l'Eau*, 2: 173-188.
- Bressac Y., 1985. Le zooplancton des lacs de barrage. Les retenues du sud-est de la France. Influence des arrivées d'eau et de la qualité du seston sur la structure spatiale du peuplement. *Thèse doct. Université Aix-Marseille I*: 144p.
- Brett M.T., 1992. *Chaoborus* and fish-mediated influence on *Daphnia longispina* population structure, dynamic and life history strategies. *Oecologia*, 89: 69-77.
- Brooks J.L. & Dodson S.I., 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science*, 150: 28-36-5.
- Burns C.W., 1992. Population dynamics of Crustacean zooplankton in a mesotrophic lake, with emphasis on *Boeckella hamata* BREHM (Copepoda: Calanoïda). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 77: 553-577.
- Cerny D.J. & Bytel J., 1991. Density and size distribution of *Daphnia* population at different fish predation levels. *Hydrobiologia*, 225: 199-208.
- Chappaze R., Brun G. & Olivari G., 1990. Les facteurs de développement du gardon, *Rutilus rutilus* (L., ), introduit dans une retenue oligotrophe récente: analyse des paramètres mésologiques (température) et biologiques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 310: 27-33.
- Connor T.E. & Jones R.C., 1993. Population dynamics of *Bosmina longirostris* in a tidal freshwater ecosystem. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 984-987
- Dauba F. & Biro P., 1992. Growth of bream, *Abramis brama* L., in two outside bassins of different trophic state of lake Balaton. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 77: 225-235.
- Dawidowicz P., 1990. Effectiveness of Phytoplankton control by large-bodied and small-bodied zooplankton. *Hydrobiologia*, 200/201: 43-47.
- De Bernardi R., Giussani G., Pedretti E.L. & Ruffoni T., 1985. Population dynamics of pelagic cladocerans in three lakes with different trophy. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 3035-3039.
- De Bernardi R. & Giussani G., 1990. Are blue-green algae a suitable food for zooplankton? An overview. *Hydrobiologia*, 200/201: 29-41.

- Degerman E., Nyberg P. & Appelberg M., 1988. Estimating the number of species and relative abundance of fish in oligotrophic swedish lakes using multi-mesh gillnets. *Nordic J. Freshw. Res.*, 64: 91-100.
- Degiorgi F., Grandmottet J.F. & Gerdeaux D., 1993. Les techniques d'étude de l'ichtyofaune lacustre utilisées en France.: bilan et perspectives. *Hydroécol. Appl.*, 5: 27-42.
- De Stasio B.T., 1990. The role of dormancy and emergence patterns in the dynamics of a freshwater zooplankton community. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 1079-1090.
- Do Chi T., 1978. Modèles cinétiques et structuraux en dynamique des populations exploitées. Application aux squilles, *Squilla mantis* (L.) (Crustacé Stomatopode) du golfe du Lion. *Thèse Doct. Etat, Univ. Sci. Tech., Languedoc*, 272p.
- Ducan A., 1989. Food limitation and body size in life cycles of planktonic rotifers and cladocerans. *Hydrobiologia*, 186/187: 11-28.
- Dumont H.J., Van de Velde I. & Dumont S., 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19: 75-97.
- Durival P., 1986. Analyse quantitative du zooplancton de la retenue artificielle de la centrale nucléaire de Cattenom. *D. A. A.: ENSAIA - Nancy*, 65p.
- Dussart B., 1967a. Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale. I: Calanoïdes et Harpacticoïdes. *Boubée N. et Cie (Ed.)*: 500 pp.
- Dussart B., 1967b. Les copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale. II: Cyclopoïdes et biologie. *Boubée N. et Cie (Ed.)*: 292 pp.
- Edmondson W.T., 1971. Methods for processing samples developing data. *In*: Edmondson W.T. & Winberg G.G., (Ed.) : A manual on methods for assessment of secondary productivity in fresh waters. *Blackwell Sci. Publ., Oxford*, 358 pp.
- Eggers D.M., 1977. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. *In* : Hayes H.B., Taylor W.W. & Schneider J.C., 1992. Response of yellow perch and benthic invertebrate community to a reduction in abundance of white suckers. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 121: 36-53.
- Eie J.A. & Borgstrom R., 1981. Distribution and food of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) and perch (*Perca fluviatilis* L.) in the eutrophic lake Arungen, Norway. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 21: 1257-1263.
- Elliot J.M., 1971., Some methods of the statistical anlysis of benthic invertebrates. *Sci. Publ. Freshwater biol. Assoc.*, 5: 144 p.
- Eloranta P. & Eloranta A., 1978. Vertical distribution of fishes in one lake deep (Lake Kuusvesi, Central Finland). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 2092-2097.
- Evans M.S., 1990. Large-lake reponses to declines in the abundance of a major fish planktivore - the Lake Michigan example. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 47: 1738-1754.

- Ewald S., 1991. Long-term changes of crustacean plankton during successful restoration of lake Schlachtensee (Berlin-West). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 866-872.
- Faafeng B.A. & Brabrand A., 1990. Biomanipulation of a small, urban lake - removal of the fish exclude bluegreen blooms. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 597-602.
- Flesch A., 1994. Biologie de la perche (*Perca fluviatilis*) dans le reservoir du Mirgenbach (Cattenom, Moselle). *Thèse. doct. : Université de Metz*, : 241p.
- Garnier J. & Lescher-Moutoué F., 1984. Successions saisonnières phyto-zooplanctoniques dans un écosystème lacustre peu profond (lac de Créteil, France). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 996-1002.
- Geller W. & Muller H., 1981. The filtration apparatus of Cladocera: filter mesh-size and their implications on food selectivity. *Oecologia*, 49: 316-321.
- Gerdeaux D., 1985. Evolution des populations de gardon et de sandre dans le lac de Créteil. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 2605-2610.
- Giles N., Street M. & Wright R.M., 1990. Diet composition and prey preference of tench, *Tinca tinca* (L.), common bream, *Abramis brama* (L.), perch, *Perca fluviatilis* L. and roach, *Rutilus rutilus* (L.), in two contrasting gravel pit lake: potential trophic overlap with wildfowl. *J. Fish Biol.*, 37: 945-957.
- Gillet C., 1989. Le déroulement de la fraie des principaux poissons lacustres. *Hydroécol. Appl.*, 1/2: 117-143.
- Gliwicz Z.M., 1990. Why do cladocerans fail to control algal blooms? *Hydrobiologia*, 200/201: 83-97.
- Gliwicz Z.M. & Guisande C., 1992. Family planning in *Daphnia*: resistance to starvation in offspring born to mothers at different food levels. *Oecologia*, 91: 463-467.
- Glova G.J. & Sagar P.M., 1991. Dietary and spatial overlap between stream populations of a native and two introduced fish species in New Zealand. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 42: 423-433.
- Gophen M., Azoulay B. & Bruton M.N., 1988. Selective predation of lake Kinneret zooplankton by fingerlings of *Clarias gariepinus*. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23: 1763-1765.
- Gophen M. & Trelkeld S., 1989. An experimental study of zooplankton consumption by the lake kinneret sardine. *Arch. Hydrobiol.*, 115: 91-95.
- Goulden C.E., Henry L.L. & Berrigan D., 1987. Egg size, post-embryonic yolk and survival ability. *Oecologia*, 91: 463-467.
- Grandmottet J.P. & Vaudaux P., 1989. Utilisation des filets verticaux pour l'échantillonnage des peuplements pisciaires. Premiers résultats et perspectives. *Actes du colloque de l'IGEE*, juin89: 17 pp.

- Gulati R.D., Siewertsen K. & Postema G., 1985. Zooplankton structure and grazing activities in relation to food quality and concentration in dutch lakes. In: Gulati R.D. 1990 Zooplankton structure in Loosdrecht lakes in relation to trophic status and recent restoration measures. *Hydrobiologia*, 191: 173-188.
- Gulati R.D., 1990. Zooplankton structure in Loosdrecht lakes in relation to trophic status and recent restoration measures. *Hydrobiologia*, 191: 173-188.
- Hall D.J. & Ehlinger T.J., 1989. Perturbation, planktivory and pelagic community structure: the consequence of winterkill in a small lake. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 46: 2203-2209.
- Hamrin S.F., 1985. Vertical distribution and diel rhythm of different age classes of vendace, *Coregonus albula*, in thermally stratified lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 2554.
- Hamrin S.F., 1993. Lake restoration by cyprinid control in Sätöfta Bay (Lake Ringsjön). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 25 : 487-493.
- Hanazato T. & Yasuno M., 1985. Population dynamics and production of cladoceran zooplankton in highly eutrophic lake Kasumigaura. *Hydrobiologia*, 124: 13-22.
- Hanazato T., Yasuno M. & Hosomi M., 1989. Significance of low oxygen layer for a *Daphnia* population in lake Yunoko, Japan. *Hydrobiologia*, 185: 19-27.
- Hanazato T., Iwakuma T. & Hayashi H., 1990. Impact of whitefish on an enclosure ecosystem in a shallow eutrophic lake: selective feeding of fish and predation effects on the zooplankton communities. *Hydrobiologia*, 200/201: 129-140.
- Hansen A.M. & Jeppesen E., 1992. Life cycle of *Cyclops vicinus* in relation to food availability, predation, diapause and temperature. *J. Plankton Res.*, 14 : 591-605.
- Harberlehner E., 1988. Comparative analysis of feeding and schooling behaviour of the cyprinidae *Alburnus alburnus* (L., 1758), *Rutilus rutilus* (L., 1758) and *Scardinius erythrophthalmus* (L., 1758) in a backwater of the Danube near Vienna. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 73: 537-546.
- Hart R.C., 1986. Aspects of feeding ecology in turbid water zooplankton, in situ studies of community filtration rate in Silt-Laden Lake la Roux, Orange River, South Africa. *J. Plankton Res.*, 8: 401-426.
- Hart R.C., 1988. Zooplankton feeding rates in relation to suspended sediment content: potential influences on community structure in a turbid reservoir. *Freshwater Biology*, 19: 123-139.
- Hart R.C., 1990. Zooplankton distribution in relation to turbidity and environmental gradients in a large subtropical reservoir: patterns and implications. *Freshwater biology*, 24: 241-263.
- Hart R.C. & Jarvis A.C., 1993. *In situ* determination of bacterial selectivity and filtration rates by five cladoceran zooplankters in a hypertrophic subtropical reservoir. *J. Plankton Res.*, 15: 295-315.
- Hartman K.J., Muth K.M., Vondracek B. & Parrish D., 1992. Diet of emerald and spottail shiners and potential interactions with other western lake Erie planctivorous fishes. *J. Great Lakes Res.*, 18: 43-50.

- Havens K.E., 1991. Summer zooplankton dynamics in the limnetic and littoral zones of a humic acid lake. *Hydrobiologia*, 215: 21-29.
- Hayes H.B., Taylor W.W. & Schneider J.C., 1992. Response of yellow perch and benthic invertebrate community to a reduction in abundance of white suckers. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 121: 36-53.
- Henrikson L., Nyman H.G., Oscarson H.G. & Stenson J.A.E., 1980. Trophic changes, without changes in the external nutrient loading. *Hydrobiologia*, 68: 257-263.
- Hessen D.O., Andersen T. & Faafeng B., 1992. Zooplankton contribution to particulate phosphorus and nitrogen in lakes. *J. Plankton Res.*, 14: 937-947.
- Hoogenboezem W., Lammens E.H.R.R., Van Vugt Y. & Osse J.W.M., 1992. A model for switching between particulate-feeding and filter-feeding in the common bream, *Abramis brama*. *Env. Biol. Fish.*, 33: 13-21.
- Horn W., 1991. The influence of biomass and structure of the crustacean plankton on the water transparency in the Saidenbach storage reservoir. *Hydrobiologia*, 225: 115-120.
- Horpilla J., 1994. The diet of roach (*Rutilus rutilus* (L.)) in Lake Vesijarvi and possible changes in the course of biomanipulation. *Hydrobiologia*, 294: 35-41.
- Hutchinson G.E., 1967. A treatise on limnology. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton. Jhon Wiley and Sons, Inc., 1115 pp.
- Ivlev , V.S. 1961. Experimental ecology of feeding of fishes. In : Naesje T.F., Jonsson B., Sandlund O.T. & Kjellberg G., 1991. Habitat switch and niche overlap in coregonid fishes: effects of zooplankton abundance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 2307-2315.
- Jachner A., 1991. Food and habitat partitioning among juveniles of three species in the pelagial of a mesotrophic lake. *Hydrobiologia*, 26: 81-89.
- Jamet J.L., 1991. Importance de la faune ichtyologique dans le lac d'Aydat, milieu eutrophe de la zone tempérée Nord, ses relations trophiques avec les autres composants de l'écosystème. *Thèse Doct. Univ., Univ. Blaise Pascal: Clermont-Ferrand*, 263 pp.
- 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). *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 79 : 305-322.
- Jestin J.M., Lefrançois O. & Renoncourt L., 1985. Influence de la mise en eau des barrages-réservoirs sur la croissance de la carpe (*Cyprinus carpio*) et la brême (*Abramis brama*). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 2598-2604.
- Johannsson O.E. & O'Gorman R., 1991. Roles of predation, food, and temperature in structuring the epilimnetic zooplankton populations in lake Ontario, 1981-1986. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 120: 193-208.

- Jouffre D., Lam-Hoai T., Millet B. & Amanieu M., 1991. Structuration spatiale des peuplements zooplanctoniques et fonctionnement hydrodynamique en milieu lagunaire. *Oceanologica Acta*, 14: 489-504.
- Kairesalo T. & Penttia S., 1990. Effect of light and water flow on the spatial distribution of littoral *Bosmina longirostris* LEYDIG (Cladocera). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 682-687.
- Kalikhman I., Walline P. & Gophen M., 1992. Simultaneous patterns of temperature, oxygen, zooplankton and fish distribution in lake Kinneret, Israel. *Freshwater Biology*, 28: 337-347.
- Kiener A., 1985. Au fil de l'eau ...en pays méditerranéen. 307 pp. St Pierre en Avignon: Aubanel.
- Kirk K.L. & Gilbert J.J., 1990. Suspended clay and population dynamics of planktonic rotifers and cladocerans. *Ecology*, 71: 1741-1755.
- Lacroix G., Boët P., Lescher-Moutoué F., Pourriot R. & Testard P., 1989. Factors controlling the planktonic community in the shallow Lake of Créteil, France. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 74: 353-370.
- Lair N., 1975. Rôle du zooplancton dans les réseaux trophiques de deux lacs du massif central français. *Thèse Etat. Clermont-Ferrand.*, 166 p.
- Lair N., 1991. Grazing and assimilation of natural populations of planktonic cladocerans in a eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 215: 51-61.
- Lair N., Taleb H. & Jamet J.L., 1992. Estival diel migration of *Daphnia longispina* (O.F. Müller) at three different stations in Lake Aydat, an escape response to predation. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie*, 13: 37-46.
- Lair N., Taleb H. & Reyes-Marchant P., 1993. Zooplankton diversity responses to predation pressure in littoral and limnetic zones of a eutrophic lake, France. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 25: 603-607.
- Lammens E.H.R.R., 1984. A comparison between the feeding of white bream (*Blicca bjoerkna*) and bream (*Abramis brama*). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 886-890.
- Lammens E.H.R.R., Geursen J. & McGillavry P.J., 1987. Diet shifts, feeding efficiency and coexistence of bream (*Abramis brama*), roach (*Rutilus rutilus*), and white bream (*Blicca bjoerkna*) in hypertrophic lake. *Proc. V. Cong. Eur. Ichtyol.*, 153-162.
- Lammens E.H.R.R., Bruyn N.B., Hoogveld H. & Van Donk E., 1992 a. P-load, phytoplankton, zooplankton and fish stock in Loosdrecht Lake and Tjeukemeer: confounding effects of predation and food availability. *Hydrobiologia*, 233: 87-94.
- Lammens E.H.R.R., Frank-Landman A., McGillavry P.J. & Vlink B., 1992 b. The role of predation and competition in determining the distribution of common bream, roach and white bream in Dutch eutrophic lakes. *Env. Biol. Fish.*, 33: 195-205.
- Lampert W., 1991. The dynamics of *Daphnia magna* in a shallow lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 795-798.

- Lampert W. & Taylor B.E., 1984. *In situ* grazing rates and particule selection by zooplankton: effects of vertical migration. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 943-946.
- Lampert W., Fleckner W., Rai H. & Taylor B.E., 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: a study on spring clear-water phase. *Limnol. Oceanogr.*, 31: 478-490.
- Langeland A., L'Abée-Lund J.H., Jonsson B. & Jonsson N., 1991. Resource partitioning and niche shift in arctic charr *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Anim. Ecol.*, 60: 895-912.
- Langeland A. & Nost T., 1994. Introduction of roach (*Rutilus rutilus*) in an oligohumic lake: 1. Competition impacts on whitefish (*Coregonus lavaretus*). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 25: 2113-2117.
- Lasserre G., 1974. Recherches sur la dynamique des populations des daurades royales *Sparus auratus* L. des régions de Sète et d'Arcachon. *Thèse Doct., 3<sup>e</sup> Cycle, Univ. Sci. Tech., Languedoc*, 214 pp.
- Lazzaro X., Drenner R.W., Stein R.A. & Smith J.D., 1992. Planktivores and plankton dynamics: effect of fish biomass and planktivore type. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 1466-1473.
- Lee R.M., 1920. A review of the methods of age and growth determination in fish by means of scales. *In: Boët P. & Le Louarn H., 1985. La croissance du poisson. Techniques d'étude. In: Gerdeaux D. & Billard R. (Ed.): gestion piscicole des lacs et retenues artificielles. INRA, Paris: 125-142.*
- Lehman J.T., 1980. Release and cycling of nutrients between planktonic algae and herbivores. *Limnol. Oceanogr.*, 25: 620-632.
- Leibold M. & Tessier A.J., 1991. Contrasting patterns of body size for *Daphnia* species that segregate by habitat. *Oecologia.*, 86: 342-348.
- Levy D.A., 1990. Reciprocal diel vertical migration behavior in planktivores and zooplankton in British Columbia lakes. *Can. J. Fish. aquat. Sci.*, 47: 1755-1764.
- Lunte C.C. & Luecke C., 1990. Trophic interactions of *Leptodora* in lake Mendota. *Limnol. Oceanogr.*, 35: 1091-1100.
- Lyche A., Faafeng B.A. & Brabrand A., 1990. Predictability and possible mechanisms of plankton reponse to reduction of planktivorous fish. *Hydrobiologia*, 200/201: 251-261.
- Lynch M., 1982. How well does the Edmondson-Paloheimo model approximat instantaneous birth rate? *Ecology*, 63: 12-18.
- Maier G., 1989. The seasonal cycle of *Thermocyclops crassus* (Fisher, 1853) (Copepoda: Cyclopoida) in a shallow, eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 178 : 43-58.
- Maier G., 1990. Coexistence of the predatory cyclopoids *Acanthocyclops robustus* (Sars) and *Mesocyclops leuckarti* (Claus) in a small eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 198 : 185-203.
- Martyniak A., Girtler K. & Adamek Z., 1991. Food biology of roach (*Rutilus rutilus*) in the Pierzchaly reservoir (Poland). *Folia zool.*, 40 : 377-384.

- Marzou R., 1989. Etude faunistique et variations spatio-temporelles des crustacés zooplanctoniques de la retenue artificielle du Mirgenbach. Mem. D.E.A., ENSAIA, Nancy: 97p
- Mason C.F. & Abdul-Hussein M.M., 1991. Population dynamics and production of *Daphnia hyalina* and *Bosmina longirostris* in a shallow, eutrophic reservoir. *Freshwater Biology*, 25: 243-260.
- Masundire H.M., 1992. Population dynamics of *Bosmina longirostris* (Crustacea: Cladocera) in lake Kariba, Zimbabwe. *Hydrobiologia*, 243/244: 167-173.
- Matveev V., 1991. Exploitative and interference competition among planktonic crustaceans in subtropical lake. *Arch. Hydrobiol.*, 123: 53-68.
- Matveev V., Martinez C.C., Frutos S.M. & Domitrovic V.Z., 1992. Population control on planktonic crustaceans of a subtropical lake during seasonal succession. *Arch. Hydrobiol.*, 124: 1-18.
- Mazumder A., Taylor W.D., McQueen D.J. & Lean D.R.S., 1989. Effects of fertilization and planktivorous fish on epilimnetic phosphorus sedimentation in larges lakes enclosures. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 1735-1742.
- Mazumder A., Taylor W.D., McQueen D.J. & Lean D.R.S., 1990. A comparison of lakes and lake enclosures with contrasting abundance of planktivorous fish. *J. Plankton Res.*, 12: 109-124.
- Meijer M.L., Lammens E.H.R.R., Raat A.J.P., Grimm M.P. & Hosper S.H., 1990. Impact of cyprinids on zooplankton and algae in ten drainable ponds. *Hydrobiologia*, 191: 275-284.
- Miura T., 1990. The effects of planktivorous fishes on the plankton community in a eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 200/201: 567-579.
- Moreteau J.C. & Vicente N., 1982. Evolution d'une population de *Pinna nobilis* L. (Mollusca, Bivalvia). *Malacologia*, 22: 341-345.
- Moreteau J.C., 1995. Méthodes d'étude de la croissance chez les mollusques. *Mém. Inst. Océanogr. Paul Ricard* : 65-76.
- Muth K.M. & Busch W.N., 1989. Food of forage fishes in western lake Erie. *J. Great Lakes Res.*, 15: 217-222.
- Nost T. & Langeland A., 1994. Introduction of roach (*Rutilus rutilus*) in an oligohumic lake: 2. Selective predation impacts on the zooplankton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 25: 2118-2122.
- OCDE, 1982. Eutrophisation des eaux. Méthodes de surveillance, d'évaluation et de lutte. OCDE, Paris, 164 pp.
- Olsson H., Blomqvist P. & Olofsson H., 1992. Phytoplankton and zooplankton community structure after nutrient addition to oligotrophic lake Hecklan, Sweden. *Hydrobiologia*, 243/244: 147-155.
- Paerl H.W., 1988. Growth and reproductive strategies of freshwater bleu-green algae (Cyanobacteria). In Sandgren C.D., (Ed.): *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton*. Cambridge University Press: 261-315.
- Paloheimo J. E., 1974. Calculation of instantaneous birth rate. *Limnol. Oceanogr.* 19: 692-694.

- Patalas K. & Salki A., 1992. Crustacean plankton in lake Winnipeg: variation in space and time as a function of lake morphology, geology, and climate. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 1035-1059.
- Persson L., 1982. Rate of food evacuation in roach (*Rutilus rutilus*) in relation to temperature, and application of evacuation rate estimates for studies on the rate of food consumption. In : Amundsen P.A. & Klemetsen A., 1988. Diet, gastric evacuation rates and food consumption in a stunted population of arctic charr, *Salvelinus alpinus* L., in Takvatn, northern Norway. *J. Fish Biol.*, 33: 697-709.
- Persson L., 1983. Food consumption and the significance of detritus and algae to intraspecific competition of roach *Rutilus rutilus* in a shallow eutrophic lake. *Oikos*, 41: 118-125.
- Persson L., 1986 a. Temperature-induced shift in foraging ability in two fish species (*Rutilus rutilus*) and perch (*Perca fluviatilis*): implications for coexistence between poikilotherms. *J. Anim. Ecol.*, 55: 829-839.
- Persson L., 1986 b. Effect of reduced interspecific competition on resource utilization in perch (*Perca fluviatilis*). *Ecology*, 67: 355-364.
- Pijanowska J., 1992. Anti-predator defence in three *Daphnia* species. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 77: 153-163.
- Pinto-Coelho R.M., 1991. The importance of *Daphnia* for zooplankton grazing in lake Constance. *Arch. Hydrobiol.*, 121: 319-342.
- Pont D., 1983. Recherches quantitatives sur le peuplement de copépodes, cladocères et ostracodes des rizières de camargue. *Thèse d'état, Université d'Aix-Marseille I.*: 353pp.
- Pont D. & Amrani J., 1990. The effects of selective fish predation on horizontal distribution of pelagic Cladocera in southern French reservoir. *Hydrobiologia*, 207: 259-267.
- Pont D. & Gerdeaux D., 1987. La population du gardon (*Rutilus rutilus* (L.)) du lac Léman en 1983-1985. Structure en âge, déterminisme du recrutement, analyse de croissance. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 305: 43-53.
- Pourriot R. & Champ P., 1982. Consommateurs et production secondaire. In : Pourriot R. (ED.): *Ecologie du plancton des eaux continentales. Masson et Cie, Paris, Coll. Ecol.* 16: 49-112.
- Prejs A. & Jackowska A., 1978. Lake macrophytes as the food for roach (*Rutilus rutilus* L.) and rudd (*Scardinius erythrophthalmus* L.). I. Species composition and dominance relations in the lake and food. *Ekol. Pol.*, 26: 429-438.
- Prejs A., Lewandowski K. & Stanczykowska-Piotrowska A., 1990. Size-selective predation by roach (*Rutilus rutilus*) on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*): field studies. *Oecologia*, 83: 378-384.
- Ravera O. & Jamet J.L., 1991. The diet of rudd (*Scardinius erythrophthalmus*, L.) in relation to the possible consequences for the removal of this species from an eutrophic lake. *Arch. Hydrobiol.*, 123: 99-109.

- Reeders H.H., Vaate A.B.D. & Slim F.J., 1989. The filtering rate of *Dreissena polymorpha* (Bivalvia) in three lakes with reference to biological water quality management. In: Wu L. & Culver D.A., 1991. Zooplankton grazing and phytoplankton abundance: assessment before and after invasion of *Dreissena polymorpha*. *J. Great Lakes Res.*, 17: 425-436.
- Reinertsen H., Jensen A., Koksvik J.I., Langeland A. & Olsen Y., 1989. Effects of fish removal on limnetic ecosystem of a eutrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 166-173.
- Rey J. & Capblancq J., 1975. Dynamique des population et production du zooplancton du lac de Port-Bielh (Pyrenées centrales). *Annls Limnol.*, 11: 1-45.
- Reynolds C.S., 1982. Phytoplankton productivity: its motivation, mechanisms and manipulation. In: ROTT E., 1984. Phytoplankton as a biological parameter for the trophic characterization of lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 1078-1085.
- Richardson W.B., 1992. Microcrustacea in flowing wate: experimental analysis of washout times and a field test. *Freshwater Biology*, 28: 217-230.
- Riemann B., Christoffersen K. Jensen H.J., Müller J.P., Lindegaard C. & Bosselmann S., 1990. Ecological consequences of a manual reduction of roach and bream in a eutrophic, temperate lake. *Hydrobiologia*, 200/201: 241-250.
- Ronneberger D., Kasprzak P. & Krienitz L., 1993. Long-term changes in the rotifer fauna after biomanipulation in Haussee (Feldberg, Germany, Mecklenburg-Vorpommern) and its relationship to the crustacean and phytoplankton. *Hydrobiologia*, 255/256: 297-304.
- Rothaup K.O. & Lampert W., 1992. Growth-rate dependent feeding rates in *Daphnia pulicaria* and *Brachionus rubens*: adaptation to intermediate time-scale variations in food abundance. *J. Plankton Res.*, 14: 737-751.
- Rudstam L.G., Lathrop R.C. & Carpenter S.R., 1993. The rise and the fall of dominant planktivore: direct and indirect effects on zooplankton. *Ecology*, 74: 303-319.
- Rutkowski D., 1994. Impact of roach (*Rutilus rutilus*) predation on abundance and body size of zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) in mesotrophic lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 25: 2355-2357.
- Schiemer F. & Wieser W., 1992. Epilogue: food and feeding, ecomorphology, energy assimilation and conversion in cyprinids. *Env. Biol. Fish.*, 33: 223-227.
- Schmid-Araya J.M. & Zuniga L.R., 1992. Zooplankton community structure in two Chilean reservoirs. *Arch. Hydrobiol.*, 123: 305-335.
- Schoener T.W., 1970. Non-synchronous spatial overlap of lizards in patchy habitat. *Ecology*, 51: 408-418.
- Schoener T.W., 1982. The contreversy over interspecific competition. *Am. Sci.*, 70 : 586 -595.

- Serafimova-Hadzisce J., 1975. Seasonal variations of the reproductive rate of pelagic copepods of Lake Ohrid. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19: 2976-2982.
- Serafimova-Hadzisce J., 1978. Population dynamics of *Eudiaptomus gracilis* (SARS) in Lake Ohrid. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 2546-2550.
- Siegfried C.A. & Sutherland J.W., 1992. Zooplankton communities of Adirondack lakes: changes in community structure associated with acidification. *J. Freshw. Ecol.*, 7: 97-112.
- Sommer U., Gliwicz Z.M., Lampert W. & Ducan A., 1986. The PEG-model of seasonal succession of planktonic events in fresh waters. *Arch. Hydrobiol.*, 106: 433-471.
- Soto D., 1989 The relevance of reproductive characteristics of zooplankters to experimental studies in outdoors enclosures. *Hydrobiologia*, 182: 35-47.
- Spillmann C.J., 1961. 65 poissons d'eau douce. Lechevalier P. (Ed.) Faune de France, Paris, 303 pp.
- Stirling D.G., McQueen D.J. & Johannes M.R.S., 1990. Vertical migration in *Daphnia galeata mendota* (Brooks): demographic responses to change in planktivores abundance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 47: 395-400.
- Stout V.M., 1991. Year to year fluctuations in zooplankton in a small mountain lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 1145-1148.
- Strus R.H. & Hurley D.A., 1992. Interactions between alewife (*Alosa pseudoharengus*), their food, and phytoplankton biomass in the bay of Quinte, lake Ontario. *J. Great Lakes Res.*, 18: 709-723.
- Taleb H., Lair N., Reyes-Marchant P. & Jamet J.L., 1993. Observations on vertical migrations of zooplankton at four different stations of a small, eutrophic, temperate zone lake, in relation to their predators. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 39: 199-216.
- Taticchi M.I., Artegiani I. & Isa C., 1991. Cladocera populations in Trasimeno lake (Italy) 16/07/87 to 28/12/88. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 1049-1057.
- Taticchi M.I., Pandolfi P. & Biondi M.T., 1992. Population dynamics of *Daphnia galeata* Sars and *Bosmina longirostris* Muell in lake Trasimeno, Italy. *Bull. Zool.*, 59: 427-435.
- Tessier A.J. & Welser J., 1991. Cladoceran assemblages, seasonal succession and importance of a hypolimnetic refuge. *Freshwater Biology.*, 25: 85-93.
- Tessier A.J., Young A. & Leibold M., 1992. Population dynamic and body-size selection in *Daphnia*. *Limnol. Oceanogr.*, 37: 1-13.
- Theiss J., Zielinski K. & Lang H., 1990. Biomanipulation by introduction of herbivorous zooplankton. A helpful shock for eutrophic Lakes? *Hydrobiologia*, 200/201: 59-68.
- Tifnouti A., Pourriot R. & Rougier C., 1993. Influence de la température sur le développement et la fécondité de quatre espèces de Cladocères palnctoniques (Crustacés) en présence de ressources naturelles. *Annls Limnol.*, 29: 3-13.

- Tollrian R., 1990. Predator-induced helmet formation in *Daphnia cucullata* (SARS). *Arch. Hydrobiol.*, 119: 191-196.
- Tranter D.J. & Smith P.E., 1968. Zooplankton sampling: filtration performance. In Lamotte M. & Bourliere F. L'échantillonnage des peuplement animaux des milieux aquatiques, Masson: 27-56.
- Twombly S. & Lewis W.M., 1989. Factors regulating cladoceran dynamics in a Venezuelan floodplain lake. *J. Plankton Res.*, 11: 317-333.
- Ugwumba A.A.A. & Adebisi A., 1992. The food and feeding ecology of *Sarotherodon melanotheron* (RUPPEL) in a small freshwater reservoir in Ibadan, Nigeria. *Arch. Hydrobiol.*, 124: 367-382.
- Uiblein F., 1992. Food searching decisions in four cyprinid species. *Env. Biol. Fish.*, 33: 47-52.
- Urabe J., 1991. Effects of food concentration on growth, reproduction and survivorship of *Bosmina longirostris* (Cladocera): an experimental study. *Freshwater Biology*, 25: 1-8.
- Vaga R.M, Culver D.A. & Munch C.S., 1985. The fecundity ratio of *Daphnia* and *Bosmina* as a function of inedible algal standing crop. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 3072-3075.
- Van Den Berg C., Sibbing F.A., Osse J.W.M. & Hoogenboezem W., 1992. Structure, development and function of branchial sieve of the common bream, *Abramis brama*, white bream, *Blicca bjoerkna* and roach, *Rutilus rutilus*. *Env. Biol. Fish.*, 33: 105 - 124.
- Van Den Berg C., Van Den Boogaart J.G.M., Sibbing F.A., Lammens E.H.R.R. & Osse J.W.M., 1993. Shape of zooplankton and retention in filter feeding: quantitative comparison between industrial sieves and the branchial sieves of common bream (*Abramis brama*) and white bream (*Blicca bjoerkna*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 716-724.
- Vanderploeg H.A., Liebig J.R. & Omair M., 1993. *Bythotrephes* predation on Great lakes' zooplankton measured by an *in situ* method: implication for zooplankton community structure. *Arch. Hydrobiol.*, 127: 1-8.
- Van der Vlugt J.C., Walker P.A., Van der Does J. & Raat A.J.P., 1992. Fisheries management as an additional lake restoration measure: biomanipulation scaling-up problems. *Hydrobiologia*, 233: 213-224.
- Vein D., Gignoux MP., Flesch A., Pierre J.F., Marzou R. & Pihan J.C., 1990. Trophic evolution of a reservoir with overheated water : nuclear power station at Cattenom, Moselle, East France. *Annls Limnol.* 27: 87-98.
- Verreth J., 1990. The accuracy of population density estimates of a horizontally distributed zooplankton community in Dutch fish ponds. *Hydrobiologia* 203: 53-61.
- Vijverberg J. & Van Densen W.L.T., 1984. The role of the fish in the foodweb of Tjeukemeer, The Netherlands. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 891-896..
- Vijverberg J., Boersma M., Van Densen W.L.T., Hoogenboezem W., Lammens E.H.R.R. & Mooij W.M., 1990. Seasonal variation in the interactions between piscivorous fish, planktivorous fish and zooplankton in a shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 207: 279-286.

- Vijverberg J. & Koelewijn H.P., 1991. Size dependent mortality and productoin of *Diaphanosoma brachyurum* (LIEVIN) in an eutrophic lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 2768-2771.
- Viljanen M. & Karjalainen J., 1993. Horizontal distribution of zooplankton in two large lakes in Eastern Finland. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 25: 548-551.
- Vuille T., 1991. Abundance, standing corp and production of microcrustacean populations (Cladocera, Copepoda) in the littoral zone of Lake Biel, Switzerland. *Arch. Hydrobiol.*, 123: 165-185.
- Wattiez C., 1979. Développement, croissance et fécondité de caldocères en fonction de la température et du niveau trophique. Elevage experimental *in situ* dans deux étangs. *Hydrobiologia* 63, 263-283.
- Wetzel R.G. & Likens G.E., 1991. Limnological analyses. *Springer-verlag (Ed.)* : 391p.
- Winfield I.J., Pierson G., Cryer M. & Townsend C.R., 1983. The behavioural basis of prey selection underyearling bream (*Abramis brama*) and roach (*Rutilus rutilus*). *Freshwat. Biol.*, 13: 139-149.
- Winfield I.J., 1992. Threats to the lake fish communities of the U.K. arising from eutrophication and species introductions. *Netherlands J. Zool.*, 42: 233-242.
- Wölfel S., 1991. The pelagic copepod species in Lake Constance: Abundance, biomass, and secondary productivity. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 854-857.
- Wolf H.G. & Weider L.J., 1991. Do life-history parameters of *Daphnia* as determined in the laboratory correctly predict species succession in field. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 1799-2801.
- Zagarese H.E., 1991. Planktivory by larval *Odontesthes bonariensis* (Atherinidae: Pisces) and its effects on zooplankton community structure. *J. Plankton Res.*, 13: 549-560.
- Zankai N.P., 1991. Feeding of nauplius stages of *Eudiaptomus gracilis* on mixed plastic beads. *J. Plankton Res.*, 13: 437-453.

**ANNEXES**

Tableau I - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des gardons en juillet 1992 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : < 10 cm      Classe 3 : 23 - 30 cm  
Classe 2 : 15 - 23 cm      Classe 4 : > 30 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
<b>Cladocères</b>				
<i>Daphnia longispina</i>	1293	85126	40835	9107
<i>Bosmina longirostris</i>	116	6903	5412	21
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0	64	46	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0	0	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>	4	117	331	0
<i>Leydigia acanthocercoides</i>	0	0	0	888
<i>Alona sp.</i>	0	0	0	0
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	0	0	108
<i>Macrothrix sp.</i>	0	0	0	35
<b>Cyclopoïdes</b>	7	431	145	136
<b>Calanoïdes</b>	15	24	4	11
<b>Amphipodes</b>	0	9	22	172
<b>Ostracodes</b>	0	0	0	14
<b>Insectes</b>				
Larves	0	4	15	49
Hétéroptères	0	0	0	18
Insectes terrestres	0	15	10	8
<b>Mollusques</b>				
Gastéropodes	0	0	3	0
Bivalves	0	0	2	48
N	8	52	20	12

Tableau II - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des gardons en septembre 1992 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : < 10 cm      Classe 3 : 23 - 30 cm  
Classe 2 : 15 - 23 cm      Classe 4 : > 30 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
<b>Cladocères</b>				
<i>Daphnia longispina</i>	584	35239	3726	16728
<i>Bosmina longirostris</i>	420	631	33	5
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	1	19	4	8
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	1	4	0	5
<i>Daphnia cucullata</i>	0	12	0	2
<i>Leydigia acanthocercoides</i>	0	0	0	0
<i>Alona sp.</i>	0	0	0	3
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	0	0	0
<i>Macrothrix sp.</i>	0	0	0	0
<b>Cyclopoïdes</b>	1	258	10	2
<b>Calanoïdes</b>	0	113	44	5
<b>Amphipodes</b>	0	6	29	346
<b>Ostracodes</b>	0	0	0	5
<b>Insectes</b>				
Larves	0	0	2	7
Hétéroptères	0	0	0	5
Insectes terrestres	0	3	0	8
<b>Mollusques</b>				
Gastéropodes	0	0	0	0
Bivalves	0	0	0	69
N	5	30	7	16

Tableau III - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des gardons en novembre 1992 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : < 10 cm

Classe 3 : 23 - 30 cm

Classe 2 : 15 - 23 cm

Classe 4 : > 30 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
<b>Cladocères</b>				
<i>Daphnia longispina</i>	2130	21560	6016	7618
<i>Bosmina longirostris</i>	0	342	3	295
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0	3	0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0	0	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>	0	0	0	0
<i>Leydigia acanthocercoides</i>	0	47	0	122
<i>Alona sp.</i>	0	0	0	0
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	0	0	0
<i>Macrothrix sp.</i>	0	0	0	0
<b>Cyclopoïdes</b>	0	133	58	146
<b>Calanoïdes</b>	0	4	0	0
<b>Amphipodes</b>	0	8	18	9
<b>Ostracodes</b>	0	2	0	40
<b>Insectes</b>				
Larves	0	4	20	39
Hétéroptères	0	0	3	5
Insectes terrestres	0	1	1	0
<b>Mollusques</b>				
Gastéropodes	0	0	0	8
Bivalves	0	4	6	20
N	1	17	6	12

Tableau IV - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des gardons en février 1993 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : < 10 cm

Classe 3 : 23 - 30 cm

Classe 2 : 15 - 23 cm

Classe 4 : > 30 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
<b>Cladocères</b>				
<i>Daphnia longispina</i>		5078	280	784
<i>Bosmina longirostris</i>		674	0	32
<i>Ceriodaphnia dubia</i>		2	0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>		0	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>		0	0	0
<i>Leydigia acanthocercoides</i>		284	11	360
<i>Alona sp.</i>		0	0	97
<i>Chydorus sphaericus</i>		0	0	0
<i>Macrothrix sp.</i>		0	0	0
<b>Cyclopoïdes</b>		73	78	244
<b>Calanoïdes</b>		0	0	0
<b>Amphipodes</b>		1	1	5
<b>Ostracodes</b>		2	0	24
<b>Insectes</b>				
Larves		9	7	22
Hétéroptères		2	1	1
Insectes terrestres		0	0	0
<b>Mollusques</b>				
Gastéropodes		0	1	1
Bivalves		0	0	22
N	0	9	2	9

Tableau V - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des gardons en avril 1993 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : < 10 cm

Classe 3 : 23 - 30 cm

Classe 2 : 15 - 23 cm

Classe 4 : > 30 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
<b>Cladocères</b>				
<i>Daphnia longispina</i>		36337	45310	9348
<i>Bosmina longirostris</i>		3369	1141	864
<i>Ceriodaphnia dubia</i>		1	2	1
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>		0	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>		68	41	15
<i>Leydigia acanthocercoides</i>		0	0	0
<i>Alona sp.</i>		0	0	0
<i>Chydorus sphaericus</i>		0	0	0
<i>Macrothrix sp.</i>		0	0	0
<b>Cyclopoïdes</b>		11	2	91
<b>Calanoïdes</b>		0	4	44
<b>Amphipodes</b>		0	4	5
<b>Ostracodes</b>		0	0	10
<b>Insectes</b>				
Larves		0	0	3
Hétéroptères		0	0	0
Insectes terrestres		0	4	1
<b>Mollusques</b>				
Gastéropodes		0	0	0
Bivalves		0	0	0
<b>N</b>	<b>0</b>	<b>16</b>	<b>12</b>	<b>16</b>

Tableau VI - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des brèmes communes en juillet 1992 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : < 10 cm      Classe 3 : 16 - 22 cm      Classe 5 : 30 - 40 cm  
Classe 2 : 11 - 15 cm      Classe 4 : 23 - 29 cm      Classe 6 : > 40 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5	Classe 6
<b>Cladocères</b>						
<i>Daphnia longispina</i>		4268	1080	3870	1153	344
<i>Bosmina longirostris</i>		5459	119	65	7	16
<i>Ceriodaphnia dubia</i>		0	0	1	0	1
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>		0	0	0	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>		0	0	0	0	0
<i>Leydigia acanthocercoides</i>		14681	5290	0	4	0
<i>Alona sp.</i>		0	0	0	0	0
<i>Chydorus sphaericus</i>		0	0	0	0	0
<i>Macrothrix sp.</i>		0	0	0	0	0
<b>Cyclopoïdes</b>		64	186	136	58	142
<b>Calanoïdes</b>		0	5	0	2	3
<b>Amphipodes</b>		7	0	0	32	5
<b>Ostracodes</b>		5	0	0	24	23
<b>Insectes</b>						
Larves		7	0	0	1480	587
Hétéroptères		4	0	0	2	0
Insectes terrestres		0	0	0	0	0
<b>Mollusques</b>						
Gastéropodes		0	0	0	1	5
Bivalves		0	0	0	8	5
N	0	10	4	4	4	2

Tableau VII - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des brèmes communes en septembre 1992 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : < 10 cm      Classe 3 : 16 - 22 cm      Classe 5 : 30 - 40 cm  
Classe 2 : 11 - 15 cm      Classe 4 : 23 - 29 cm      Classe 6 : > 40 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5	Classe 6
<b>Cladocères</b>						
<i>Daphnia longispina</i>	0			2292	16157	2282
<i>Bosmina longirostris</i>	824			1094	1145	14
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0			18	20	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0			0	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>	0			4	28	0
<i>Leydigia acanthocercoides</i>	0			9687	15799	296
<i>Alona sp.</i>	0			0	0	0
<i>Chydorus sphaericus</i>	0			0	0	0
<i>Macrothrix sp.</i>	0			0	0	0
<b>Cyclopoïdes</b>	0			64	403	83
<b>Calanoïdes</b>	0			998	3925	0
<b>Amphipodes</b>	0			0	17	20
<b>Ostracodes</b>	0			1	0	2
<b>Insectes</b>						
Larves	3			43	194	965
Hétéroptères	0			0	0	0
Insectes terrestres	2			1	5	0
<b>Mollusques</b>						
Gastéropodes	0			0	0	0
Bivalves	0			0	0	0
N	2	0	0	12	17	4

Tableau VIII - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des brèmes communes en novembre 1992 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : < 10 cm

Classe 3 : 16 - 22 cm

Classe 5 : 30 - 40 cm

Classe 2 : 11 - 15 cm

Classe 4 : 23 - 29 cm

Classe 6 : > 40 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5	Classe 6
<b>Cladocères</b>						
<i>Daphnia longispina</i>				4558	11129	992
<i>Bosmina longirostris</i>				18	38	0
<i>Ceriodaphnia dubia</i>				4	0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>				0	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>				26	21	0
<i>Leydigia acanthocercoides</i>				348	14	8
<i>Alona sp.</i>				0	0	0
<i>Chydorus sphaericus</i>				0	0	0
<i>Macrothrix sp.</i>				0	0	0
<b>Cyclopoïdes</b>				882	150	22
<b>Calanoïdes</b>				333	38	7
<b>Amphipodes</b>				64	61	42
<b>Ostracodes</b>				0	4	25
<b>Insectes</b>						
Larves				247	1138	686
Hétéroptères				0	0	0
Insectes terrestres				0	0	0
<b>Mollusques</b>						
Gastéropodes				0	2	0
Bivalves				0	0	0
N	0	0	0	9	16	5

Tableau IX - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des brèmes communes en février 1993 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : < 10 cm

Classe 3 : 16 - 22 cm

Classe 5 : 30 - 40 cm

Classe 2 : 11 - 15 cm

Classe 4 : 23 - 29 cm

Classe 6 : > 40 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5	Classe 6
<b>Cladocères</b>						
<i>Daphnia longispina</i>				90	11	0
<i>Bosmina longirostris</i>				31	0	0
<i>Ceriodaphnia dubia</i>				0	0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>				0	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>				0	0	0
<i>Leydigia acanthocercoides</i>				14674	351	50
<i>Alona sp.</i>				4	0	0
<i>Chydorus sphaericus</i>				0	0	0
<i>Macrothrix sp.</i>				54	2	0
<b>Cyclopoïdes</b>				10378	1234	57
<b>Calanoïdes</b>				0	0	0
<b>Amphipodes</b>				0	1	46
<b>Ostracodes</b>				64	350	49
<b>Insectes</b>						
Larves				157	1659	1142
Hétéroptères				0	1	0
Insectes terrestres				0	0	0
<b>Mollusques</b>						
Gastéropodes				0	0	10
Bivalves				0	1	8
N	0	0	0	12	14	5

Tableau X - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des brèmes communes en avril 1993 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : < 10 cm

Classe 3 : 16 - 22 cm

Classe 5 : 30 - 40 cm

Classe 2 : 11 - 15 cm

Classe 4 : 23 - 29 cm

Classe 6 : > 40 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5	Classe 6
<b>Cladocères</b>						
<i>Daphnia longispina</i>			433	1971	13639	448
<i>Bosmina longirostris</i>			108	19871	264	0
<i>Ceriodaphnia dubia</i>			0	0	0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>			0	0	0	0
<i>Daphnia cucullata</i>			0	0	4	0
<i>Leydigia acanthocercoides</i>			0	1464	0	0
<i>Alona sp.</i>			0	0	0	0
<i>Chydorus sphaericus</i>			0	0	0	0
<i>Macrothrix sp.</i>			0	0	0	0
<b>Cyclopoïdes</b>			0	17350	12364	22
<b>Calanoïdes</b>			0	0	32	0
<b>Amphipodes</b>			0	3	3	0
<b>Ostracodes</b>			0	1	0	0
<b>Insectes</b>						
Larves			0	552	1585	0
Hétéroptères			0	1	0	0
Insectes terrestres			2	4	1	0
<b>Mollusques</b>						
Gastéropodes			0	0	16	0
Bivalves			0	0	0	0
N	0	0	1	8	12	1

Tableau XI - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des brèmes bordelières en juillet 1992 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : 15 - 20 cm

Classe 3 : 26 - 30 cm

Classe 2 : 21 - 25 cm

Classe 4 : > 30 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
<b>Cladocères</b>				
<i>Daphnia longispina</i>	35591		1780	
<i>Bosmina longirostris</i>	5152		110	
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	31		0	
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0		0	
<i>Daphnia cucullata</i>	0		0	
<i>Leydigia acanthocercoides</i>	19398		0	
<i>Alona sp.</i>	0		0	
<i>Chydorus sphaericus</i>	0		0	
<i>Macrothrix sp.</i>	0		0	
<b>Cyclopoïdes</b>	147		20	
<b>Calanoïdes</b>	703		0	
<b>Amphipodes</b>	118		0	
<b>Ostracodes</b>	300		0	
<b>Insectes</b>				
Larves	51		0	
Hétéroptères	1		0	
Insectes terrestres	13		0	
<b>Mollusques</b>				
Gastéropodes	25		0	
Bivalves	30		0	
N	12	0	1	0

Tableau XII - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des brèmes bordelières en septembre 1992 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : 15 - 20 cm

Classe 3 : 26 - 30 cm

Classe 2 : 21 - 25 cm

Classe 4 : > 30 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
<b>Cladocères</b>				
<i>Daphnia longispina</i>	2862	3103	164	
<i>Bosmina longirostris</i>	1931	135	5	
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	6	16	0	
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0	0	0	
<i>Daphnia cucullata</i>	0	0	0	
<i>Leydigia acanthocercoides</i>	930	2348	56	
<i>Alona sp.</i>	0	0	0	
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	0	0	
<i>Macrothrix sp.</i>	0	0	0	
<b>Cyclopoïdes</b>	142	4	0	
<b>Calanoïdes</b>	238	152	0	
<b>Amphipodes</b>	228	40	110	
<b>Ostracodes</b>	165	35	0	
<b>Insectes</b>				
Larves	28	19	0	
Hétéroptères	16	0	0	
Insectes terrestres	5	0	1	
<b>Mollusques</b>				
Gastéropodes	0	0	0	
Bivalves	5	3	0	
N	11	5	3	0

Tableau XIII - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des brèmes bordelières en novembre 1992 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : 15 - 20 cm

Classe 3 : 26 - 30 cm

Classe 2 : 21 - 25 cm

Classe 4 : > 30 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
<b>Cladocères</b>				
<i>Daphnia longispina</i>	1004		4526	32.2
<i>Bosmina longirostris</i>	129		30	2834
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0		0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0		0	4
<i>Daphnia cucullata</i>	0		0	0
<i>Leydigia acanthocercoides</i>	13		0	0
<i>Alona sp.</i>	0		0	0
<i>Chydorus sphaericus</i>	0		0	0
<i>Macrothrix sp.</i>	0		0	0
<b>Cyclopoïdes</b>	150		77	0
<b>Calanoïdes</b>	0		3	24
<b>Amphipodes</b>	11		0	0
<b>Ostracodes</b>	87		0	0
<b>Insectes</b>				
Larves	35		2	0
Hétéroptères	7		0	0
Insectes terrestres	0		0	0
<b>Mollusques</b>				
Gastéropodes	0		0	1
Bivalves	7		0	0
N	4	0	3	1

Tableau XIV - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des brèmes bordelières en février 1993 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : 15 - 20 cm

Classe 3 : 26 - 30 cm

Classe 2 : 21 - 25 cm

Classe 4 : > 30 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
<b>Cladocères</b>				
<i>Daphnia longispina</i>	0		32	0
<i>Bosmina longirostris</i>	33		0	0
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0		0	0
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0		0	0
<i>Daphnia cucullata</i>	0		0	0
<i>Leydigia acanthocercoides</i>	734		16728	44
<i>Alona sp.</i>	0		0	0
<i>Chydorus sphaericus</i>	0		0	0
<i>Macrothrix sp.</i>	0		5	0
<b>Cyclopoïdes</b>	456		1381	23
<b>Calanoïdes</b>	0		0	0
<b>Amphipodes</b>	4		0	75
<b>Ostracodes</b>	34		4	62
<b>Insectes</b>				
Larves	24		74	362
Hétéroptères	119		0	3
Insectes terrestres	0		0	0
<b>Mollusques</b>				
Gastéropodes	1		0	0
Bivalves	0		0	14
N	6	0	4	2

Tableau XV - Effectifs des proies rencontrées dans les contenus digestifs des brèmes bordelières en avril 1993 dans la retenue du Mirgenbach.

N : Effectifs des tubes digestifs analysés.

Classe 1 : 15 - 20 cm

Classe 3 : 26 - 30 cm

Classe 2 : 21 - 25 cm

Classe 4 : > 30 cm

	Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4
<b>Cladocères</b>				
<i>Daphnia longispina</i>	77486	18262	2482	
<i>Bosmina longirostris</i>	153411	21432	125282	
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	0	0	0	
<i>Diaphanosoma brachyurum</i>	0	0	0	
<i>Daphnia cucullata</i>	4	0	0	
<i>Leydigia acanthocercoides</i>	18	0	44	
<i>Alona sp.</i>	0	0	0	
<i>Chydorus sphaericus</i>	0	0	0	
<i>Macrothrix sp.</i>	0	0	0	
<b>Cyclopoïdes</b>	565	18	561	
<b>Calanoïdes</b>	3	0	2	
<b>Amphipodes</b>	8	17	2	
<b>Ostracodes</b>	8	0	0	
<b>Insectes</b>				
Larves	217	118	20	
Hétéroptères	0	0	0	
Insectes terrestres	15	23	3	
<b>Mollusques</b>				
Gastéropodes	0	0	0	
Bivalves	0	30	0	
<b>N</b>	<b>45</b>	<b>9</b>	<b>4</b>	<b>0</b>

D'après Morgan 1980.

\* espèces présentes dans la retenue du Mirgenbach.

Morgan N.C., 1980. Secondary production. In: Lecren E.D. & Lowel-McConnell R.H.(Ed.): The functioning of freshwater ecosystems. Cambridge University Press, 1980, 598pp.

			Size of available food particles (µm)		Food		
			optimum	maximum			
<p>Increase of range of food particles size</p> <p>Increase of the most convenient size of food particles</p> <p>Increase of live algae importance</p> <p>Increase of non-living algae importance</p> <p>Increase of animal food importance</p> <p>Increase of food selectivity</p> <p>Increase of hunting behaviour</p> <p>Increase of animal food importance</p>	<p>Decrease of detritus and bacterial food importance</p> <p>Decrease of non-living algae importance</p>	Ciliata					
		<i>Dreissena veligers</i>					
		Rotifers with malleate and malleoramate mastax	<p><i>Kellicottia longispina</i></p> <p><i>Keratella cochlearis</i></p> <p><i>Keratella quadrata</i></p> <p><i>Notholca</i> spp.</p> <p><i>Conochilus unicornis</i></p> <p><i>Epiphanes senta</i></p> <p><i>Brachionus angularis</i></p>	1	4-12	bacteria, detritus, µ-algae: <i>Cryptomonas</i> , <i>Chrysochromulina</i> , <i>Mallomonas</i>	E, O
				2	12	bacteria, detritus, µ-algae: <i>Quadrigula</i> , <i>Cryptomonas</i>	E, O
					12	bacteria, detritus, µ-algae: <i>Chlamydomonas</i> , <i>Phacus</i>	E, O
				1	3-12	bacteria, detritus, µ-algae: <i>Cryptomonas</i>	O
					15	bacteria, detritus, µ-algae: flagellates	E, O
					5-15	bacteria, detritus, µ-algae	O
						bacteria, detritus, µ-algae: <i>Chlorella</i> , <i>Phacus</i> , <i>Synura</i>	E, O
		Small non-predatory cladocerans	<p><i>Bosminopsis deitersi</i></p> <p><i>Bosmina coregoni</i></p> <p>* <i>Bosmina longirostris</i></p> <p><i>Chydorus sphaericus</i></p> <p><i>Ceriodaphnia cornuta</i></p> <p><i>Ceriodaphnia quadrangula</i></p> <p><i>Daphnia longiremis</i></p> <p>* <i>Daphnia longispina</i></p> <p>* <i>Daphnia cucullata</i></p> <p>* <i>Diaphanosoma brachyurum</i></p> <p><i>Daphnia dubia</i></p> <p><i>Daphnia galeata mendotae</i></p> <p><i>Moina rectirostris</i></p>	2-5	18	bacteria, detritus, small nannoplanktonic algae	E
				2-5	5-18	bacteria, detritus, nannopl./small net algae in fragments: greens/	G, F
					18	bacteria, detritus, nannopl./small net algae: <i>Eudorina</i> , greens, blue-greens	G, E
					18	bacteria, detritus, small nannopl./large phytopl. colonies when feeding as raptor/	G, E, O
					20	bacteria, detritus, nannopl., smaller net algae: blue-greens	G, E
					20	bacteria, detritus, small nannopl. including small blue-greens	E
				3-12	22	bacteria, detritus, nannopl.	G, E
				3-12	22	bacteria, detritus, nannopl., net algae in fragments: diatoms, greens, blue-greens	G, E
				5	25	bacteria, detritus, nannopl., net algae in small fragments	E
					28		E
					35		E
Larger non-predatory cladocerans	<p><i>Moina rectirostris</i></p> <p><i>Daphnia pulex</i></p> <p><i>Daphnia obtusa</i></p> <p><i>Daphnia schödleri</i></p> <p><i>Daphnia magna</i></p> <p><i>Daphnia rosea</i></p>	18	40	bacteria, detritus, nannopl., smaller net algae, fragments of animal food	G, E		
		18	40		E		
			45		E		
			70		E		
			80		E		
Calanoid and cyclopoid nauplii					? probably nanno- and net algae, small rotifers, protozoans, small cladocerans		
Small raptorial rotifers with virgate mastax	<p><i>Polyarthra vulgaris</i></p> <p><i>Trichocerca</i> spp.</p> <p><i>Gastropus stylifer</i></p> <p><i>Chromogaster</i> spp.</p> <p><i>Synchaeta pectinata</i></p>			nannoplankton	E, O		
				net algae: diatoms, desmids, filamentous blue-greens	E, O		
				net algae: diatoms, peridineans	E		
				net algae	E, O		
				nanno- and net algae	E, O		
Non-predatory calanoid copepods	<p><i>Diaptomus oregonensis</i></p> <p><i>Diaptomus gatunensis</i></p> <p><i>Eudiaptomus graciloides</i></p> <p>* <i>Eudiaptomus gracilis</i></p> <p><i>Limnocalanus macrurus</i></p> <p><i>Acanthodiaptomus denticornis</i></p> <p><i>Heterocope appendiculata</i></p> <p><i>Hemidiaptomus amblyodon</i></p> <p><i>Tropodiaptomus incognitus</i></p> <p><i>Thermodiaptomus galebi</i></p>	7	25	nannopl.: <i>Cyclotella</i>	E		
		5-10	25	nannopl.: small desmids and diatoms	E		
		10 and 30	20-50	nannopl., small net algae, bacteria, detritus	G, E		
			20-50	nannopl., small net algae, bacteria, detritus	G, E		
		7 and 30-40	50	nanno- and net smaller algae: flagellates, greens, diatoms, blue-greens, rotifers, bacteria	G, E		
				nanno- and net smaller algae	E		
				nanno- and net algae	E		
				nanno- and net algae, rotifers, small cladocerans and copepods/bacteria, detritus/	E		
				net algae: smaller blue-greens	G		
				net algae: blue-greens	G		
Predatory calanoid copepods	<p>* <i>Eurytemora velox</i></p> <p><i>Heterocope saliens</i></p> <p><i>Diaptomus shoshone</i></p> <p><i>Diaptomus arcticus</i></p> <p><i>Diaptomus nevadensis</i></p>		200	nanno- and net algae; rotifers, cladocerans, copepods/bacteria, detritus/	E		
				nanno- and net algae, rotifers, cladocerans, copepods/bacteria, detritus/	E		
				cyclopoid and calanoid copepods, rotifers	E		
				cyclopoid and calanoid copepods, rotifers	E		
Large raptorial rotifers	<p><i>Asplanchna priodonta</i></p> <p><i>Asplanchna brightwelli</i></p> <p><i>Asplanchna herricki</i></p>			net algae: <i>Ceratium</i> , <i>Peridinium</i> , diatoms; rotifers, small cladocerans	G, E, O		
				net algae, rotifers: up to <i>Brachionus</i>	G, E		
				net algae, rotifers, small cladocerans	G, E		
Non-predatory cyclopoid copepods	<p>* <i>Thermocyclops hyalinus</i></p> <p><i>Thermocyclops neglectus</i></p> <p><i>Eucyclops agilis</i></p> <p><i>Eucyclops macruroides</i> and <i>macrurus</i></p> <p><i>Mesocyclops oithonoides</i></p> <p><i>Mesocyclops leuckarti</i></p> <p><i>Acanthocyclops viridis</i></p> <p><i>Cyclops abyssorum taticus</i></p> <p><i>Cyclops strenuus s. lato</i></p>			net algae: blue-greens	O		
				net algae: blue-greens; cladocerans	G		
				net algae: diatoms, greens, blue-greens/cladocerans, copepods, small benthic fauna/	G		
				net algae: diatoms, greens/blue-greens, copepods, benthic small fauna/	G		
				net algae: peridineans, greens; cladocerans	G, E		
				net algae, cyclop. and calan. nauplii, rotifers/adult copepods, cladocerans/	G, E, O		
				cyclopoid copepods, benthic fauna/cladocerans, rotifers, net algae/	G, E		
				rotifers, benthic small fauna, detritus, algae	O		
				calanoid copepods/cyclopoid copepods, cladocerans, rotifers, net algae/	G, E, O		
				rotifers, protozoans, small cladocerans	E		
Predatory cyclopoid copepods	<p><i>Cyclops scutifer</i></p> <p><i>Thermocyclops incisus</i></p> <p><i>Cyclops bicuspidatus thomasi</i></p> <p><i>Cyclops vernalis</i></p> <p><i>Cyclops vicinus</i></p> <p><i>Cyclops gigas</i></p> <p><i>Macrocyclus fuscus</i></p> <p><i>Macrocyclus albidus</i></p>			cladocerans, cyclopoid copepods, rotifers	G		
				nauplii of calanoid and cyclopoid copepods/rotifers/	E		
				calanoid and cyclopoid copepods	E		
				protozoans	E		
				nauplii and copepodites of copepods	O		
				cladocerans, cyclopoid copepods/cladocerans, rotifers, net algae/	G		
				cyclopoid and calanoid copepods, cladocerans, rotifers, protozoans, small benthic fauna	G, E		
					E		
				cladocerans, calanoid and cyclopoid copepods, rotifers, protozoans	E		
				cladocerans, calanoid and cyclopoid copepods, rotifers, protozoans	E		
				cladocerans, calanoid and cyclopoid copepods, rotifers, protozoans	E		
Diptera larvae	<p><i>Chaoborus flavicans</i></p>	700	400	cladocerans, calanoid and cyclopoid copepods, rotifers, protozoans	E		
		700		cladocerans, calanoid and cyclopoid copepods, rotifers, protozoans	E		
		700		cladocerans, calanoid and cyclopoid copepods, rotifers, protozoans	E		