

SOMMAIRE

Introduction –Site d'étude.....	2
Partie I : Réactualisation de l'inventaire piscicole depuis 1990 et présentation des résultats globaux de l'échantillonnage 1999-2001.....	5
1.1 Matériel et méthode	5
1.2 Résultats	8
1.2.1 Réactualisation de l'inventaire	8
1.2.2 Composition du peuplement sur la période d'étude et comparaison avec l'étude de 1990-1991.....	12
Partie II. Les relations entre les poissons et les macrophytes flottants dans les habitats littoraux et pélagiques : influence des changements de communautés végétales.....	14
2.1 Introduction	14
2.2 Site d'étude.....	16
2.3 Matériel et méthodes.....	17
2.4 Analyse des résultats	18
2.5 Résultats	18
2.6 Discussion.....	21
Partie III. Estimation de l'interaction entre cormorans et pêcheries: l'importance du changement de la communauté piscicole.....	27
3.1. Introduction.....	27
3.2. Site d'étude.....	28
3.3. Matériels et méthodes	28
3.3.1 Echantillonnage des poissons.....	28
3.3.2 Pêcheurie	29
3.3.3 Régime alimentaire du cormoran	30
3.3.4 Analyse des données	30
3.4 Résultats	31
3.4.1 La communauté de poissons	31
3.4.2 Régime alimentaire du cormoran	32
3.4.3 La pêcheurie	33
3.4.4 Interactions entre poissons, oiseaux et pêcheurs.....	34
3.5. Discussion.....	36
3.5.1. Interactions entre cormorans, pêcheurie et communauté de poissons.....	36
3.5.2. Changements dans le régime alimentaire du cormoran et la structure de la communauté de poissons.....	36
Conclusion générale	39
Références	41

Introduction – Site d'étude

Le lac de Grand-Lieu doit la protection de ses richesses naturelles non seulement aux difficultés d'accès qui le caractérisent mais également aux propriétaires privés qui se sont succédés. Un grand nombre d'espèces d'oiseaux et notamment de Ciconiiformes nichent sur les forêts flottantes qui ceignent le lac à l'abri du dérangement humain. Grand-lieu a été la plus grande héronnière au monde de Hérons cendrés *Ardea cinerea* et demeure aujourd'hui la plus importante colonie française de Grands Cormorans, *Phalacrocorax carbo*. Par ailleurs, une tradition de pêche existe depuis très longtemps avec une période faste au 18ème siècle où la pêcherie de Grand-Lieu comptait 180 embarcations (1880) (François, 1986). Le dernier propriétaire de la partie centrale du lac, le parfumeur J-P Guerlain, autorisait la pratique de la pêche sur le lac mais toujours à titre professionnel. Il décida en 1977 de faire don de sa propriété à l'Etat selon certaines conditions : l'interdiction de l'accès au public, le classement en réserve naturelle et la pérennisation des conditions de pêche, le nombre de pêcheurs étant limité aujourd'hui à 8. A cette pression de pêche s'ajoute celle des oiseaux piscivores et notamment celle récente du Cormoran depuis 1984, dont les effectifs ont fortement progressé au départ pour finalement se stabiliser depuis 8 ans. Une question se pose: le peuplement piscicole du lac peut-il supporter cette nouvelle pression sans menacer l'activité des pêcheurs professionnels ou l'équilibre de l'écosystème ?

La protection réglementaire du lac lui-même n'a pas limité l'intensification de l'agriculture sur son bassin versant couvrant 670 km². Un important problème d'eutrophisation accélère son envasement, accentué par la régulation progressive du régime hydraulique au cours du XXème siècle et notamment pour l'agriculture depuis les années 1960. Ces modifications, amplifiées depuis 1973 par le broutage de certaines espèces par une espèce invasive, le Ragondin, a profondément modifié les communautés végétales aquatiques, habitat essentiel de la faune piscicole. Conséquences de ces dysfonctionnements, les herbiers subaquatiques ont quasiment totalement disparu ainsi que de grands héliophytes comme le Typha (*Typha angustifolia*) et le Scirpe lacustre (*Scirpus lacustris*) qui, autrefois omniprésent, a vu sa surface ramenée à quelques hectares. De même, les superficies de Châtaigne d'eau (*Trapa natans*), espèce patrimoniale qui couvrait la plus grande superficie de la zone

des macrophytes en 1982 (490 ha, Marion & Marion 1992), a considérablement diminué pour ne plus représenter que 77 à 97 ha aujourd'hui (Boret & Reeber 2002). Ces régressions de macrophytes n'ont que partiellement été compensées par l'extension du nénuphar blanc et surtout du nénuphar jaune depuis 1989. Un plan de sauvetage, adopté en 1992, s'est donné pour objectif de réduire la vitesse d'envasement en agissant sur trois points (Marion 1999) : une forte diminution des intrants (90%) par la mise en place d'un SAGE, dont l'objectif a cependant été réduit lors de son adoption en 2001 (stabilisation de l'azote sur 10 ans et réduction de moitié du phosphore), le déblocage du bouchon vaseux en sortie du lac effectué en 1993 puis entre 1996 et 1998, enfin le maintien d'un niveau d'eau plus élevé au printemps et en été à partir de 1996, en vue de réduire la productivité des Nénuphars, élément susceptible de modifier de façon sensible les conditions d'habitats pour la faune piscicole.

Parallèlement, le ministère de l'environnement s'est préoccupé de la gestion de la faune piscicole sur la réserve naturelle et une étude préalable du CEMAGREF a été menée au début des années 1990 portant sur les peuplements piscicoles à partir des captures au filet verveux expérimentaux (maillage plus fin) et les captures réalisées par les pêcheurs professionnels (*Adam et Elie, 1993*). Cette étude devait permettre de mettre en adéquation l'effort de la pêche avec les stocks disponibles mais seule l'Anguille a été traitée en tant que tel, donnant lieu à la publication d'une thèse (*Adam, 1997*). Ces travaux sur les peuplements, interrompus en 1992, nous fournissent néanmoins une base de comparaison essentielle pour les études piscicoles actuelles et permettent notamment de mettre en évidence les modifications survenues depuis dans la composition du peuplement.

L'Université de Rennes a repris ce suivi de la faune piscicole en 1999 sur de nouvelles bases indépendantes de la pêche et ce premier rapport, financé partiellement pour le suivi des poissons au printemps 2001 par le budget de la réserve naturelle accordé par la Diren des Pays de la Loire à la SNPN, gestionnaire de la réserve, présente néanmoins le bilan de trois ans d'échantillonnage réalisés entre 1999 et 2001, ainsi que le suivi du régime des cormorans nichant sur le lac pendant les deux périodes d'études 1989-1993 et 1999-2001. Une nouvelle technique, la pêche

électrique adaptée aux systèmes lacustres (Echantillonnage Ponctuels d'Abondance), a permis, sur les conseils de l'ESA CNRS 5023 de Lyon (Laboratoire d'Ecologie des eaux douces et des Grands Fleuves), de réactualiser l'inventaire piscicole et de mettre en évidence l'évolution de ce peuplement depuis 10 ans, sous l'influence des facteurs de perturbation précités. Les résultats globaux des pêches effectués de 1999 à 2001 seront également présentés et discutés. Une deuxième partie évoque les relations existant entre les macrophytes flottants et le peuplement piscicole du fait de l'importance de ces habitats à l'échelle du Lac de Grand-Lieu. Enfin en troisième partie, nous tirons un bilan semi-quantitatif provisoire des relations entre la pêche, la colonie de cormorans et le peuplement piscicole actuel, qui sera complété lors d'études ultérieures par l'approche des biomasses présentes dans le lac, en partie dans le cadre d'une thèse de doctorat (A. Carpentier) consacrée aux relations poissons-macrophytes-cormorans au lac de Grand-Lieu. Nous terminons par une discussion des résultats et des perspectives sur les objectifs futurs pour approfondir les connaissances sur cet important et indissociable maillon fonctionnel que constitue l'ichtyofaune, tant sur le plan écologique que social, dont l'étude à l'échelle d'un lac si vaste et si particulier représente à bien des égards une véritable gageure technique et scientifique qui avait découragé les différents organismes contactés.

Partie I : Réactualisation de l'inventaire piscicole depuis 1990 et présentation des résultats globaux de l'échantillonnage 1999-2001

1.1 Matériel et méthode

La méthode des E.P.A (Echantillonnage Ponctuel d'Abondance) par pêche électrique a été retenue du fait de sa facilité de mise en œuvre, de la faible mortalité engendrée et enfin d'une sélectivité réduite de l'engin aussi bien vis à vis des espèces que des tailles échantillonnées (*Nelva et al. 1979, Copp et Penaz 1988, Persat & Copp 1990, Randall et al. 1996, Huatagalung et al. 1997*, voir la revue de *Lucas & Baras 2000*). Il convient cependant de rester prudent dans les interprétations, compte tenu d'un biais possible dû à la fuite éventuelle de certaines espèces ou classes de taille devant le bateau. Cependant, ces possibles biais, qui restent du domaine de l'hypothèse, restent comparables et n'altèrent pas les comparaisons annuelles.

L'appareil utilisé est de marque EFKO (type FEG 8000) composé d'un groupe électrogène monocylindre de 8000W et d'un boîtier électronique intégré. A cet appareil sont reliées une cathode (-) de cuivre fixe et une anode (+) mobile composée d'un manche de 2 m de long au bout duquel est fixé un cercle métallique de 20 cm de diamètre. Ce matériel est installé dans une embarcation. Le bateau s'approche lentement du point de prélèvement alors que deux personnes à la proue se préparent l'une avec l'anode, l'autre avec une épuisette. L'anode est alors projetée à une distance comprise entre 5 et 10 mètres en avant du bateau afin de surprendre le poisson et le tétaniser. Cela nécessite un courant plus puissant que celui utilisé pour la pêche électrique en cours d'eau (400 à 500V pour une intensité de l'ordre de 20 à 30A). Le bateau se rapproche alors rapidement du point d'impact de l'anode qu'un des manipulateurs récupère pendant que l'autre capture les poissons tétanisés à l'épuisette. La pêche se poursuit sur environ 2 m² de surface jusqu'à ce qu'il n'y ait plus de poissons. Ces derniers sont identifiés et mesurés avant d'être remis à l'eau. Il existe une corrélation bien précise entre la taille et le poids d'un poisson, propre à chaque

espèce et à chaque milieu ce qui évite un travail supplémentaire de pesée toujours hasardeux en extérieur. Ce travail avait été réalisé en 1990-1991 par le CEMAGREF (*Adam et Elie 1993*), les coefficients de corrélation ont donc été repris pour cette étude.

Cette relation reproduite graphiquement donne une courbe qui a pour fonction :

$$\log (Poids) = \log (a) + b \log (Taille)$$

ce qui donne après transformation

$$Poids (g) = a (Taille(mm))^b$$

a est la constante de condition (pente de la courbe), b est le coefficient d'allométrie de croissance.

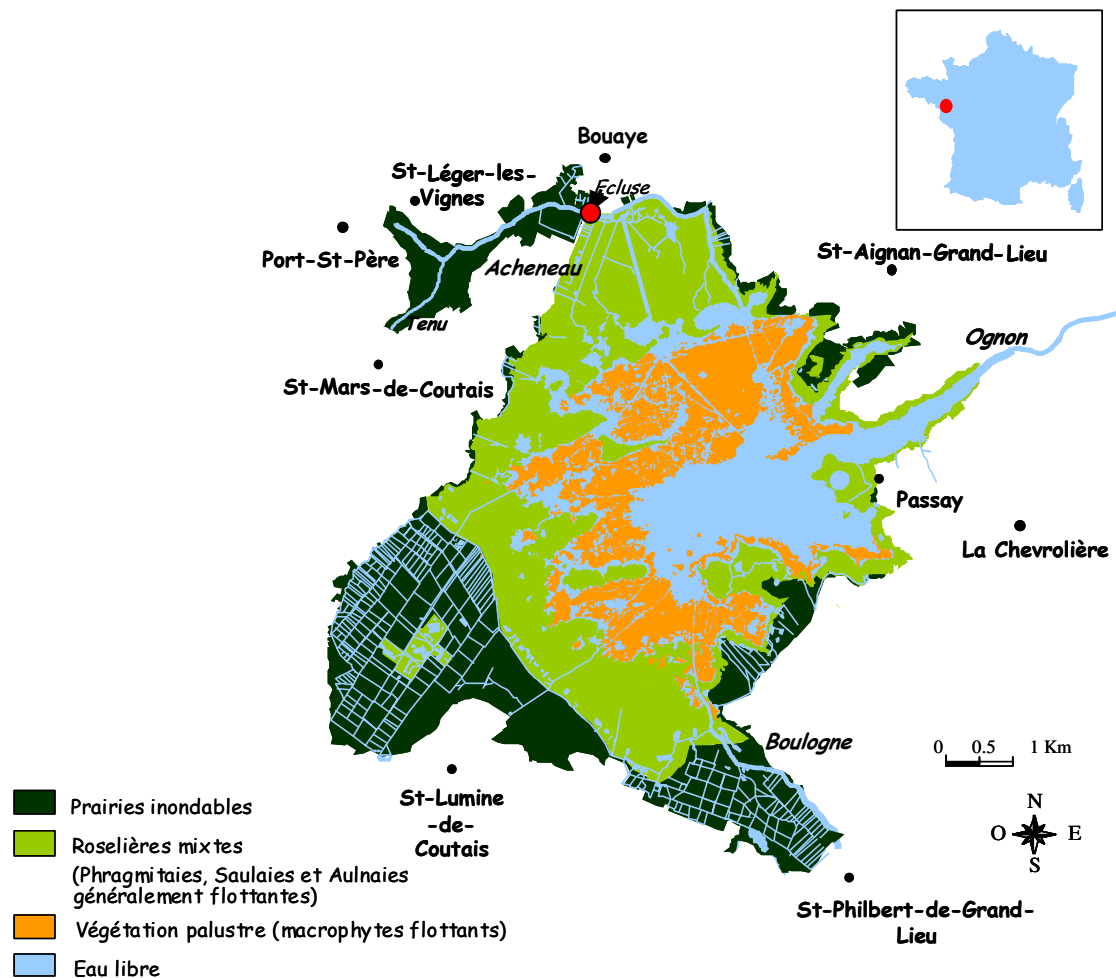
Alors qu'un suivi mensuel a été effectué en 2000 et 2001 (environ 1300 E.P.A. d'avril à octobre) afin d'étudier les variations spatio-temporelles de la communauté piscicole parmi les différents compartiments du lac, l'échantillonnage n'a été effectué qu'en juillet et septembre en 1999 (mise au point méthodologique, $n = 200$ E.P.A.). Nous totalisons donc ainsi 1500 points répartis dans trois macrohabitats (*Carpentier et al. 2002a*). Cette zonation distingue (voir carte n°1) :

✓ **la zone rivulaire** incluant la ripisylve plus ou moins inondée selon le niveau d'eau, riche en racines, souches et arbres morts enchevêtrés. Cette zone, constituée jusque dans les années 1980 d'une végétation émergente variée servant de matrice aux roselières (Prêle des marais, Iris jaune, Trèfle d'eau, divers Carex, ainsi que d'espèces immergées), est aujourd'hui le plus souvent dépourvue de macrophytes aquatiques (excepté par endroits la Jussie, nouvellement introduite), et forme de ce fait une bande d'eau libre variant de 5 à 20 m de large tout le long des roselières de la rive occidentale allant de St-Aignan à St-Philbert de Grand-Lieu. Elle représente une superficie relativement restreinte à l'échelle du lac (environ 30 ha).

✓ **la zone périphérique ou zone des herbiers** (environ 1000 ha) constituée de cinq espèces principales de macrophytes flottants (783 ha de

Nénuphars jaune et blanc, Limnanthème, Mâcre et Scirpe lacustre) distribuées en taches monospécifiques incluant des zones d'eau libre dépourvues d'herbiers.

✓ la zone centrale d'eau libre ou « large » (environ 800 ha), dépourvue d'herbier flottant hormis quelques taches de potamots.



Carte n°1 : Principales unités écologiques du Lac de Grand-Lieu.

1.2 Résultats

1.2.1 Réactualisation de l'inventaire

La campagne de pêches électriques a permis la capture de 20 espèces différentes. Au cours du XX^{ème} siècle, 31 espèces avaient été inventoriées et classées en trois catégories lors de trois inventaires (*Gadeceau 1909, Marion & Marion 1976, Adam & Elie 1993*), complétés par les déclarations des pêcheurs professionnels (*Boret 1999*): courantes, occasionnelles et rares. Au cours de la présente réactualisation de l'inventaire piscicole, préconisé dans le Plan de gestion de la Réserve naturelle, nous avons pu décrire 3 nouvelles espèces dont l'une présente en grandes densités, le Able de Heckel (*Leucaspius delineatus*), considéré jusqu'à l'étude de Keith (1995) comme rare en France (Cf. Tableau I et II). La Bouvière (*Rhodeus sericeus*) est également une espèce particulièrement intéressante pour Grand-Lieu car classée en annexe V du livre rouge des espèces menacées de France, en annexe II de la directive habitat et en annexe III de la convention de Berne. (*Fiers et al. 1997*). Cependant une révision de la Liste Rouge française des poissons d'eau douce (Keith & Marion 2002) montre que ces espèces, probablement en extension, sont plus abondantes en France qu'on ne le pensait, même si la Bouvière reste classée comme vulnérable.

Il est cependant possible qu'une partie de ces espèces aient échappé aux études précédentes du fait des techniques de pêche employées (filets verveux), sélectifs et passifs. La mise à jour de 1999-2001 est par contre beaucoup plus exhaustive grâce à l'effort de pêche et à la technique utilisée (pêche électrique) moins sélective qu'un engin passif comme le verveux. Cet échantillonnage n'a cependant porté que sur la partie du lac classée en réserve naturelle.

Les hypothèses de la disparition de certaines espèces migratrices sont bien sûr liées à la canalisation et à la mise en place d'écluses sur l'exutoire du lac de Grand-Lieu (notamment en sortie du lac en 1960), ayant probablement mis un frein important à la remontée des Mulet, Flet, Lamproie, Eperlan, Saumon, qui bien que non décrits dans l'étude de Gadeceau (1909), devaient être plus abondants avant les aménagements du fait de la proximité de l'estuaire de la Loire. Là n'est cependant pas

la seule explication puisque les premières écluses apparaissent dès 1892 sur la Loire. L'eutrophisation croissante a joué un rôle non négligeable dans la disparition d'un certain nombre de ces espèces migratrices mais également des sédentaires profitant à d'autres mieux adaptées ou moins sensibles. La Vandoise, l'Ablette, la Truite arc-en-ciel, la Lote de rivière, aujourd'hui disparues ou capturées seulement de façon accidentelles, sont sensibles à la qualité de l'eau. Le Sandre, espèce introduite au 20^{ème} siècle et exigeante en O₂ dissous a probablement vu son développement freiné du fait de l'hypereutrophisation de ces dernières décennies. Cette espèce reste par ailleurs très cantonnée sur les zones sableuses de l'Est du lac, sur l'estuaire de l'Ognon ainsi que sur la Boulogne (*données non publiées, Adam & Elie 1993*). Au contraire, d'autres espèces inféodées aux eaux riches en nutriments ou moins exigeantes pourraient avoir été favorisées et ont été décrites seulement ces dernières années (Able de Heckel, Carassin, Epinochette, Epinoche).

Tableau I: Récapitulatif des différents inventaires complétés par les prises des pêcheurs effectués à Grand-Lieu depuis 1909. (*) Gadeceau 1909, (**) Marion & Marion 1976, (***) Adam & Elie 1993. Les espèces **en gras** sont les espèces capturées lors de l'échantillonnage 1999-2001, **en orange** les espèces nouvellement décrites, **en vert**, les espèces ayant été considérées comme disparues en 1990 et redécouvertes en 1999-2001. Les espèces en italique n'ont pas été capturées lors de cette campagne mais ont été signalées par les pêcheurs pendant la période 1990-2001 (Boret, 1999).

<i>CATEGORIES</i>	<i>Peuplement décrit en 1909*</i>	<i>Peuplement décrit en 1975**</i>	<i>Peuplement décrit en 1990***</i>	<i>Peuplement décrit depuis 1990</i>
<i>Espèces communes</i>	Anguille Brochet Carpe Gardon Perche franche Perche soleil Poisson-chat Rotengle Sandre Tanche	Anguille Brème commune Brème bordelière Brochet Carpe Gardon Perche franche Perche soleil Poisson-chat Rotengle Sandre Tanche	Anguille Brème commune Brème bordelière Brochet Carpe Gardon Grémille Perche franche Perche soleil Poisson-chat Rotengle Sandre Tanche	Able de Heckel Anguille Brème commune Brème bordelière Bouvière Brochet <i>Carassin</i> Carpe Epinochette Gardon Grémille Perche franche Perche soleil Poisson-chat Rotengle Sandre Tanche
<i>Espèces occasionnelles</i>	Ablette Goujon Vandoise	Ablette Loche d'étang	Black-bass à grande bouche Truite arc-en-ciel	<i>Black-bass à grande bouche</i> Epinochette <i>Flet</i> Goujon <i>Grande alose</i> <i>Lamproie marine</i> <i>Truite arc-en-ciel</i> <i>Vandoise</i>
<i>Espèces rares</i>		Black-bass Epinochette Flet Lamproie de rivière Mulet	Ablette Eperlan Lamproie de rivière Lote de rivière Saumon atlantique	<i>Eperlan</i> <i>Mulet</i>

Tableau II: Liste des espèces (nom scientifique et vernaculaire) signalées à Grand-Lieu depuis 1909 et zones de captures de l'étude 1999-2001

Noms communs	Noms scientifiques	Zones de capture (99-01)
Anguille	<i>Anguilla anguilla</i> . Linné, 1758	Rive, Herbier
Brochet	<i>Esox lucius</i> . Linné, 1758	Rive, Herbier
Sandre	<i>Stizostedion lucioperca</i> . Linné, 1758	Rive, Herbier
Tanche	<i>Tinca tinca</i> . Linné, 1758	Rive, Herbier
Gardon	<i>Rutilus rutilus</i> . Linné, 1758	Rive, Herbier, Large
Brème	<i>Abramis brama</i> et <i>Blicca bjoerkna</i> . Linné, 1758	Rive, Herbier, Large
Carpe	<i>Cyprinus carpio</i> . Linné, 1758	Rive, Herbier
Poisson-chat	<i>Ictalurus melas</i> . Rafinesque, 1820	Rive
Ecrevisse	<i>Orconectes limosus</i> , Rafinesque, 1817	_____
Rotengle	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	Rive, Herbier
Perche franche	<i>Perca fluviatilis</i>	Rive, Herbier, Large
Grémille	<i>Gymnocephalus cernua</i>	Rive, Herbier
Vandoise	<i>Leuciscus leuciscus</i>	_____
Bouvière	<i>Rhodeus sericeus</i>	Rive, Herbier
Epinochette	<i>Pungitius pungitius</i>	Rive
Mulet sp.	<i>Mugil sp.</i>	_____
Goujon	<i>Gobio gobio</i>	Rive
Saumon	<i>Salmo salar</i>	_____
Ablette	<i>Alburnus alburnus</i>	_____
Lamproie de rivière	<i>Lampetra fluviatilis</i>	_____
Epinoche	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Rive
Able de Heckel	<i>Leucaspis delineatus</i>	Rive, Herbier, Large
Eperlan	<i>Osmerus eperlanus</i>	_____
Truite arc-en-ciel	<i>Salmo gairdneri</i>	_____
Black bass	<i>Micropterus salmoides</i>	_____
Grande alose	<i>Alosa alosa</i>	_____
Loche d'étang	<i>Misgurnus fossilis</i>	_____
Lote de rivière	<i>Lota lota</i>	_____
Flet	<i>Platichthys flesus</i>	_____
Lamproie marine	<i>Petromyzon marinus</i>	_____
Chevaine	<i>Leuciscus cephalus</i>	_____

1.2.2 Composition du peuplement sur la période d'étude et comparaison avec l'étude de 1990-1991

En biomasse, le peuplement est largement dominé par la Brème (41.6 %) suivie de l'Anguille (18.1 %), de la Carpe (14.8%) et du Gardon (11.2%) (Cf Figure n°1). Les Cyprinidae à eux seuls représentent 77 % du peuplement et les espèces piscivores strictes 4.6%. Ces résultats diffèrent quelque peu de ceux trouvés par Adam en 1990 – 1991 puisque les Cyprinidés ne représentaient alors que 58 %, l'Anguille 23 % et les piscivores 6.87 %. Il est important de noter la disparition quasi totale du poisson-chat (moins de 0.1 %) qui représentait encore 9 % du stock en 1990-1991. La forte représentativité de la Carpe est à relativiser par le fait que nous avons essentiellement capturé de gros individus qui ont gonflé artificiellement la biomasse relative de l'espèce. Au bilan, sur ces dix ans, nous remarquons une « Cyprinisation » croissante du stock, une diminution des biomasses des espèces piscivores et de l'Anguille et une augmentation de celles des Percidae et notamment de la Perche franche.

Il convient de rappeler que les techniques de pêche utilisées ne sont pas les mêmes sur les deux périodes et que la surface couverte par l'étude de 1990-1991 est plus importante puisque s'étendant sur l'ensemble de la surface du lac et incluant l'embouchure de l'Ognon. Ceci pourrait expliquer les différences au niveau du Sandre qui est particulièrement localisé au Sud-Est du lac et en grande partie en dehors de la réserve (*Adam et Elie 1993*). Par ailleurs, des échantillonnages dans des milieux annexes du lac (bassins, douves) ont montré une présence accrue du Brochet et du Poisson-chat dans ces zones (Carpentier, données non publiées). Néanmoins, les proportions relatives restent stables confortant l'efficacité des deux techniques.

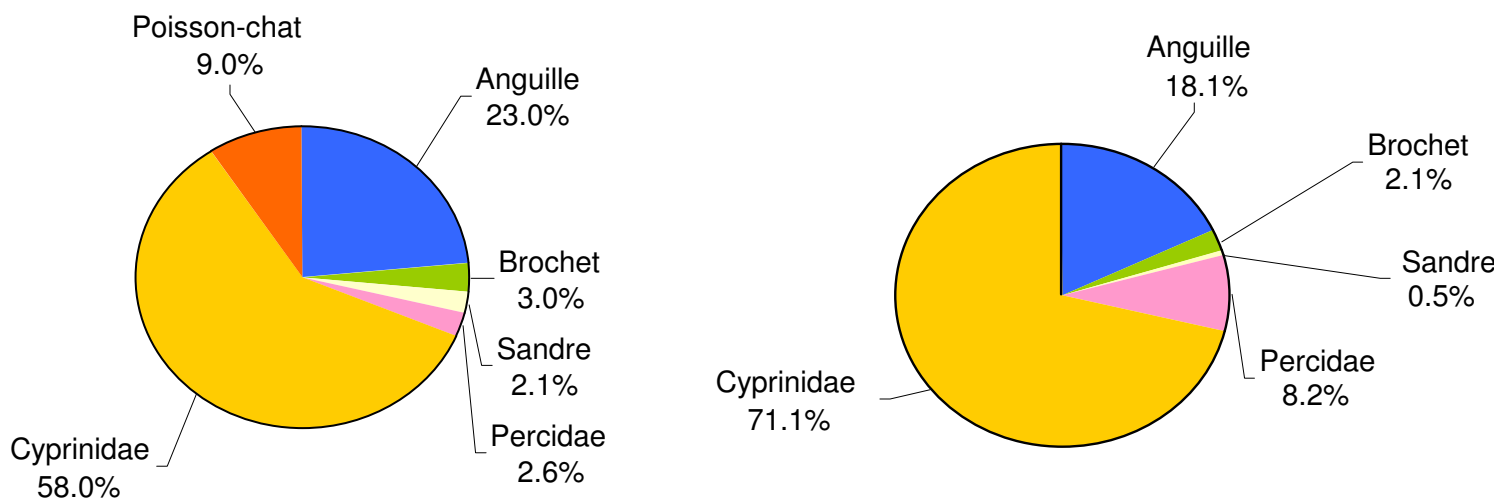


Figure n°1 : Composition moyenne en biomasse du peuplement piscicole du lac de Grand-Lieu sur les périodes 1990-1991 (à gauche) et 1999-2001 (à droite) (été et automne 1990, 1991, 1999 et avril à octobre 2000 et 2001).

Concernant les effectifs nous avons capturés 32366 individus qui font apparaître des proportions très différentes de celles obtenues en biomasses (Cf figure n°2). De façon logique, les petites espèces Able de Heckel et Gardon se trouvent fortement représentées et les espèces dominantes de grande taille sont ici sous estimées par rapport aux données de biomasse (Anguille, Carpe et Brochet), exceptée la Brème.

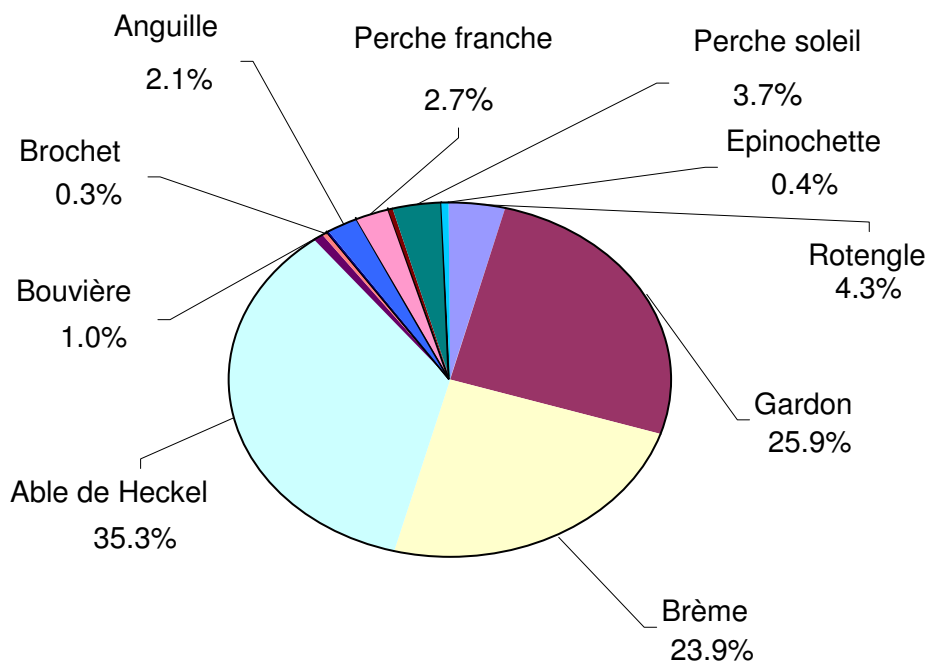


Figure n° 2 : Composition moyenne en effectifs du peuplement piscicole du lac de Grand-Lieu sur la période 1999-2001 (avril-octobre).

Partie II. Les relations entre les poissons et les macrophytes flottants dans les habitats littoraux et pélagiques : influence des changements de communautés végétales.

2.1 Introduction

La présence de la végétation est un des principaux éléments structurant la communauté piscicole dans les milieux lenticques (e.g. *Hearne et al. 1994, Roussel et al. 1998, Grenouillet & Pont 2001*) mais surtout lotiques (e.g. *Lammens 1989*). Elle conduit à une augmentation de la complexité de la structure de l'habitat (*Chambers & Kalff 1987, Testard 1995*) ainsi que des changements d'ordre physique tels la nature du substrat et les courants (*Sand-Jensen & Mebus 1996, Scheffer 1998*). En ce sens, le couvert végétal est un élément déterminant dans le choix de la sélection de l'habitat par la faune piscicole (*Crowder & Cooper 1982, Persson & Crowder 1997*). L'importance de la relation entre la végétation et la faune piscicole est bien illustrée dans la revue de *Meijer et al. (1995)* dans le cadre de l'étude de lacs ayant subi des biomanipulations. Ces expérimentations portent le plus souvent sur des réductions du stock piscicole, notamment des espèces zooplanctonophages dont la surabondance est susceptible d'entraîner des déséquilibres dans la chaîne alimentaire et notamment des phénomènes de blooms de phytoplancton. Suite à ces manipulations, généralement la biomasse piscicole se rétablit et il s'opère un changement dans la composition du peuplement ichthyologique lié au passage d'une eau turbide et sans végétation immergée à une eau claire et riche en plantes aquatiques. Deux facteurs principaux sont généralement mentionnés pour expliquer la densité importante de poissons présents dans les herbiers aquatiques (*Rozas & Odum 1988*). La végétation offre des ressources en nourriture (densités importantes d'invertébrés et d'algues épiphytes) pour la plupart des espèces (*Hansson et al. 1987, Diehl & Kornijów 1997*), mais toutes ne peuvent pas les exploiter de façon homogène (*Scheffer, 1998*). Elle offre également un refuge important pour les poissons contre la prédation et notamment le frai dont les densités peuvent y être très importantes. Cependant, là encore, l'utilisation de ces

refuges diffère selon les espèces (*Eklöv & Persson 1995, 1996*). Au delà de ces deux rôles fonctionnels essentiels, la végétation subaquatique offre des substrats de ponte pour bon nombre d'espèces. Par ailleurs, l'architecture des plantes, comme le densité de feuilles ou leur forme, qui varient selon les espèces (*Cronk & Fennessy 2001*) peuvent avoir une influence sur la distribution des poissons (*Dionne & Folt 1991, Chick & Mc Ivor, 1997, Diehl & Kornijów 1997*). Cependant, la plupart des études concernent des étangs ou de petits lacs avec une végétation littorale réduite. Les stratégies d'utilisation par les poissons d'importantes zones de végétation dans des lacs de grande superficie sont peu connues et notamment le rôle des habitats en « mosaïques ». Dans ce contexte, cette étude propose de rendre compte des relations poissons-habitats dans le lac de Grand-Lieu, qui est le plus grand lac de plaine français, oligotrophe jusque dans les années 1960 mais aujourd'hui devenu hypereutrophe et dominé par la végétation aquatique. L'importance de ces herbiers flottants, qui fait de Grand-Lieu un milieu unique en Europe avec le delta du Danube, rend difficile les comparaisons avec d'autres sites. Cependant, d'une manière générale, les différences d'effectifs entre les cohortes au sein d'une même population, la complexité du cycle de vie et des relations à l'habitat des espèces (changement de régime alimentaire au cours de la croissance, compétition et relations prédateurs-proies : *Werner 1986, Persson & Crowder 1997*), laissent penser que les stratégies d'utilisation par les poissons, des zones à macrophytes et celles qui en sont dépourvues, doivent changer selon les espèces et les classes d'âge.

Pour vérifier ces hypothèses et du fait du caractère saisonnier des habitats fournis par la végétation aquatique accompagnées d'importantes fluctuations du niveau d'eau, nous décrivons dans un premier temps l'utilisation de ces habitats variés par la faune piscicole en terme de diversité et d'abondance pendant la saison de végétation 2000-2001. A cet escient, **seuls les EPA effectués dans la zone des herbiers et sur le large ont donc été pris en compte**. Nous testons les effets de ces différents habitats sur une partie des espèces lors du pic d'abondance, en séparant les jeunes poissons de moins d'un an des plus vieux. Nous discutons enfin des

implications des changements de végétation survenus ces dix dernières années sur la communauté piscicole et sur son utilisation des macrophytes.

2.2 Site d'étude.

Le lac de Grand-Lieu (47°05' N, 1°39' W) est hypereutrophe, turbide et de faible profondeur (1.5 m en moyenne). Dominé par les macrophytes flottants, il est considéré comme le plus vieux lac de France et le plus grand lac de plaine, couvrant 4000 ha en été et 6300 ha en hiver quand les prairies ceinturant le lac sont inondées (Marion 1999). Une deuxième ceinture de roselières, saulaies et aulnaies, en grande partie flottante, est progressivement exondée dès le début de l'été jusqu'à être complètement isolée de la zone en eau. Le partie lacustre à proprement parler qui est toujours en eau comprend une importante ceinture végétale couverte d'avril à octobre par des macrophytes flottants (Nénuphars blanc et jaune *Nymphaea alba* et *Nuphar lutea*, Châtaigne d'eau *Trapa natans* et Limnanthème *Nymphoides peltata*) formant une mosaïque de patchs monospécifiques parsemés de zones d'eau libre, couvrant au total environ 1000 ha. Les Nénuphars blancs et jaunes dominant par leur superficie les autres espèces et représentent aujourd'hui 85% (665 ha, Boret & Reeber 2002) de la surface des macrophytes contre 42% (361 ha) en 1989 (Marion & Marion 1992). Ces macrophytes produisent de la vase en se décomposant, constituant la majorité du substrat de cette partie du lac (Créach 1998). Par opposition, la partie centrale du lac (environ 1000 ha) est en grande partie dépourvue de végétation exceptée quelques bouquets de Potamots (*Potamogeton natans*) et surtout de Scirpes lacustres (*Scirpus lacustris* couvrant 2-3 ha aujourd'hui contre 24 ha en 1989), cette plante étant inféodée aux substrats sableux ou rocailleux de la partie Est du lac alors qu'elle couvrait aussi auparavant toute la zone vaseuse (voir carte n°1).

Les fluctuations du niveau d'eau sur le lac suivent le cycle saisonnier des précipitations sur le bassin versant. Les entrées les plus importantes ont lieu de novembre à mai lorsque les débits des deux rivières alimentant le lac sont maximum. Le niveau d'eau dépasse alors les 2.2 m sur la zone à macrophytes et est régulé par une écluse sur l'unique exutoire du lac, l'Acheneau, qui se jette dans la Loire 25 km plus

loin. Cette écluse permet également de réguler le niveau d'eau en été. En effet, les pluies ne suffisent pas à contrebalancer l'évapotranspiration et le pompage, et le niveau descend généralement jusqu'à 40 à 70 cm sur la zone à macrophytes et 1.2 à 1.7m sur la zone d'eau libre (Marion *et al.* 1994). Cette situation couplée à la pollution organique déjà évoquée a conduit à une eutrophisation croissante du lac de Grand-Lieu depuis les années 1960, le lac jouant le rôle d'un piège à nutriments du fait de sa localisation géographique et de sa nature. A titre d'exemple, les apports en nutriments provenant du bassin versant pendant l'hiver atteignent des valeurs comprises entre 930 et 2877 tonnes d'Azote (Azote total) et 29 à 137 tonnes de Phosphore (Phosphore total) (Marion & Brient 1998, 2000, 2002). Les valeurs de Secchi sont d'environ 40 cm (± 2 cm) pendant la période de végétation sur la zone à macrophytes et sont beaucoup plus faibles en été sur la zone d'eau libre en liaison notamment avec des blooms de cyanobactéries.

2.3 Matériel et méthodes

Le peuplement piscicole a été échantillonné chaque mois pendant la période végétative (d'avril à octobre 2000 et d'avril à août 2001) dans chacune des espèces de macrophytes (Nénuphar blanc [NBL] et jaune [NJA], Mâcre [MAC] et Scirpe lacustre [SCL]) ainsi que dans les zones dépourvues de végétation (la zone d'eau libre du large [ELL] et celles comprises dans les herbiers [ELH]). La technique retenue pour cette étude est celle décrite dans la partie 1.1, c'est à dire un appareil de pêche électrique utilisé selon la méthode des EPA (Echantillonnages Ponctuels d'Abondance) développée par Nelva *et al.* en 1979. *Abramis brama* et *Blicca bjoerkna* sont regroupées du fait de la difficulté de déterminer les stades jeunes sur le terrain. Un total de 333 points ont été réalisés en 2000 et 230 en 2001 se répartissant de la façon suivante: NBL (105/67), NJA (66/32), MAC (21/17), SCL (44/17), ELH (54/55) et ELL (43/42).

2.4 Analyse des résultats

L'utilisation de tous les habitats (avec ou sans macrophytes, dans la zone des herbiers et sur le large) par la faune piscicole (richesse spécifique et abondance par point) a été testée pendant la période de végétation en 2000 et 2001 par une ANOVA à un facteur (facteur mois) dont les différences ont ensuite été testées par un test de Tukey (SYSTAT software, SPSS Inc., 1998, version 8.0). Afin de normaliser les données d'abondance, une transformation logarithmique a été réalisée pour chacun des points d'échantillonnage. Par ailleurs, nous avons déterminé l'utilisation spécifique des habitats disponibles par les différentes classes d'âge de poissons échantillonnés, le nombre de points étant pondéré en fonction des habitats.

Les différences d'utilisation des habitats dans les zones des herbiers ou centrale (avec ou sans macrophytes) par deux classes d'âge (0+ et >0+) des trois espèces dominantes du peuplement (Brème, Gardon, et Able de Heckel) en terme d'abondance et de fréquence d'occurrence, ont été testées pendant le pic estival de production végétale par une ANOVA à un facteur (facteur type d'habitat). Les classes d'âge des différentes espèces de poissons ont été mises en évidence à partir de données de croissance des cohortes pour chaque espèce d'avril à octobre.

2.5 Résultats

Un total de 6833 poissons appartenant à 15 espèces ont été capturés en 2000 et 2001 sur les herbiers de macrophytes et sur le large (Tableau II).

Les espèces les plus abondantes sont le Able de Heckel, les deux espèces de Brèmes et le Gardon avec respectivement 45.50, 29.83 et 19.26% du total des deux années. Les Cyprinidés zooplanctonophages dominent le peuplement, représentant 97.52 % en 2000 et 96.83 % en 2001 alors que les espèces piscivores (Brochet, Sandre et Perche franche) ne comptent que 0.96 % en 2000 et 1.87 % en 2001. Sur les deux ans, un effet mois significatif apparaît pour la communauté piscicole en terme d'abondance ($F_{6,324} = 18.16$, $p < 0.001$ en 2000 et $F_{4,225} = 14.41$, $p < 0.001$ en 2001). Par ailleurs, il y a une colonisation importante des macrophytes par les poissons en été

avec un pic d'abondance enregistré en juin, juillet et août ($p < 0.05$ pour toutes les comparaisons deux à deux, test de Tukey) contrairement à la fin et au début de la période de végétation caractérisés par des densités piscicoles faibles (Figure n°3).

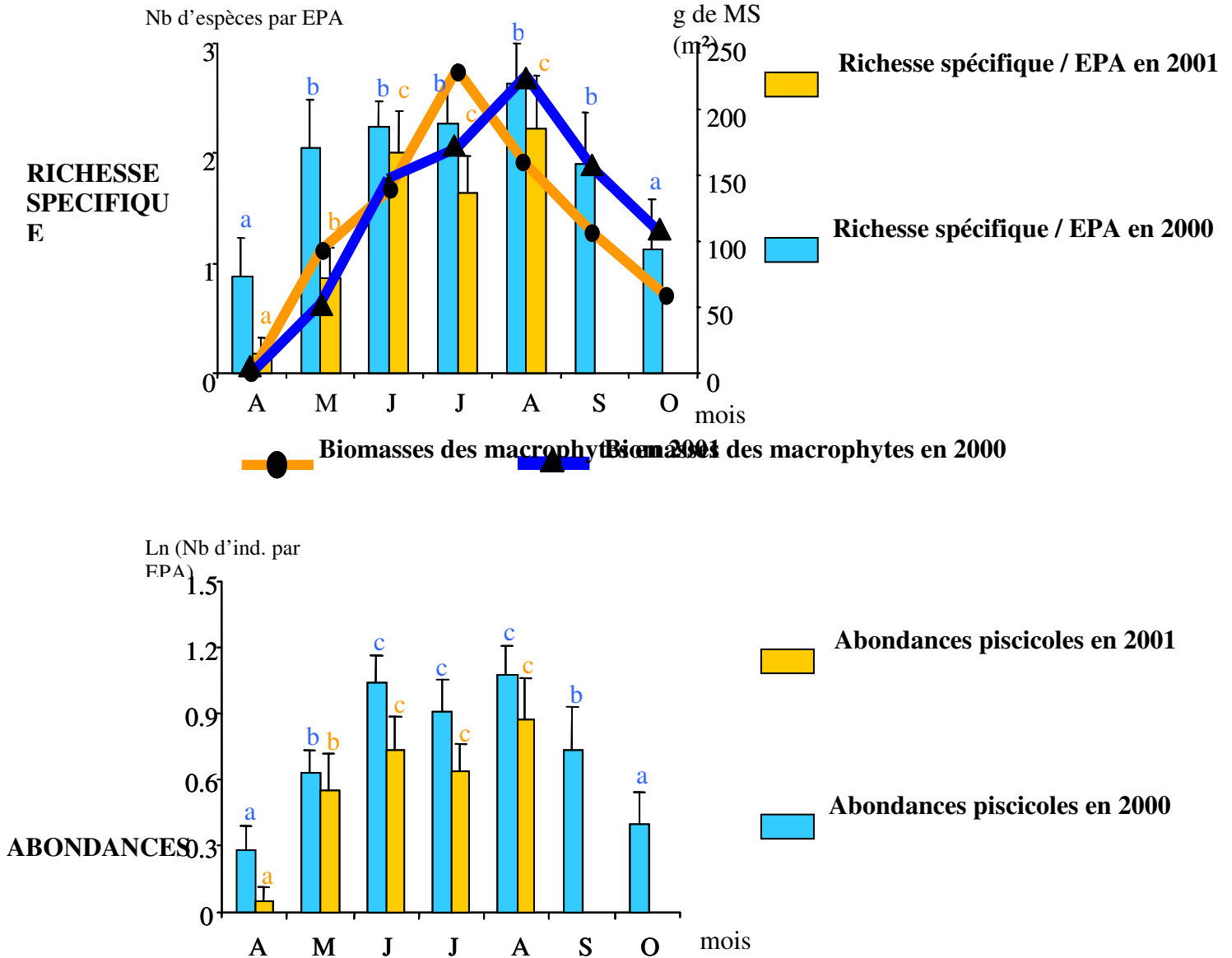


Figure n°3 : Variations mensuelles des CPUE (Captures par EPA) en richesse spécifique et en abondance de poissons (transformée en $\ln(x+1)$) en 2000 et 2001. Pour chaque année, les valeurs annotées avec la même lettre ne sont pas significativement différentes ($p \leq 0.05$, test de Tukey HSD). Les variations de biomasses de macrophytes flottants sont calculées à partir des surfaces pondérées couvertes par chacune des espèces de macrophytes (Nénuphar blanc et jaune, Mâcre et Limnanthème). Voir Boret et Reeber (2001) pour les données sur les surfaces couvertes par les différentes espèces.

Le même phénomène est mis en évidence pour la diversité spécifique avec des différences significatives entre les mois aussi bien en 2000 qu'en 2001 ($F_{6,324} = 9.86$, $p < 0.001$ en 2000 et $F_{4,225} = 19.86$, $p < 0.001$ en 2001). La richesse spécifique varie de 0 à 8 espèces par EPA avec là aussi des valeurs plus importantes en juin, juillet et août (Figure n°3). La densité de poissons présente sur les zones des herbiers et d'eau libre centrale augmente en été en raison du recrutement, avec des mouvements migratoires en provenance de la zone côtière du lac et notamment des roselières. Par ailleurs, les pics estivaux de biomasse et de diversité coïncident avec le pic de biomasse de macrophytes (Figure n°3).

La comparaison des abondances de poissons entre les différents habitats échantillonnés montre l'importance des Scirpes lacustres malgré leur faible étendue, notamment pour les espèces omnivores n'appartenant pas à la famille des Cyprinidae (Anguille, Perche soleil et Grémille) et les espèces piscivores (Brochet, Perche franche et Sandre) et dans une moindre mesure pour les Cyprinidae (Figure n°4).

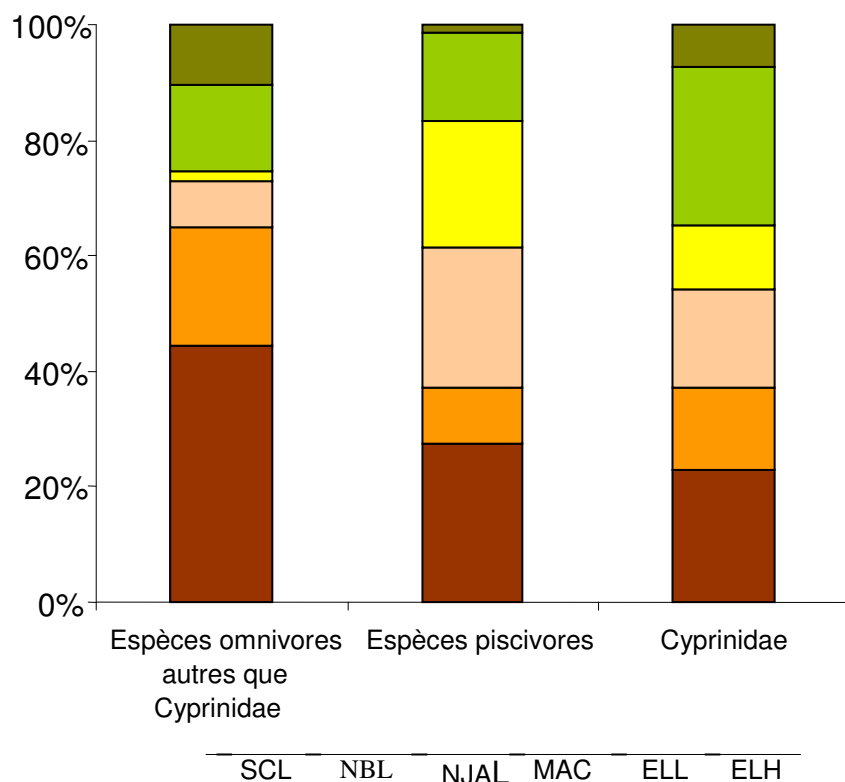


Figure n°4: Abondance relative des trois groupes d'espèces dans les différents habitats des herbiers et de la zone centrale d'eau libre échantillonnées pendant la période de végétation en 2000 et 2001 (n = 6833 individus). Voir le paragraphe sur la méthodologie pour les codes d'habitats.

A l'inverse, l'abondance de ces trois groupes d'espèces est de moindre importance dans les habitats du large sans macrophytes, les Châtaignes d'eau et les Nénuphars jaunes.

Aucune différence significative n'a été trouvée entre les deux années 2000 et 2001 au niveau de la variabilité mensuelle d'utilisation des habitats des herbiers et ceux du large (Test de Kolmogorov-Smirnov, $D_{\max} = 0.60$, $p = 0.82$, $n = 5$ pour les mois échantillonnés pour les deux années) concernant les moyennes de richesse spécifique et d'abondance transformée en $\ln(x + 1)$. De fait, les valeurs de 2000 et 2001 ont été groupées afin d'apprécier les relations espèces-habitats pour les deux classes d'âges précitées concernant les trois espèces le plus abondantes (brème, able de Heckel et gardon représentant 94.45% du peuplement échantillonné en 2000 et 94.87% en 2001). Des différences significatives pour les fréquences d'occurrence et les abondances apparaissent entre les différents habitats (Tableau III) avec, pour les deux classes d'âge et les trois espèces, une densité moindre dans les habitats de la zone du large sans végétation (ELL) que dans les autres habitats et même dans les zones littorales sans macrophytes (ELH). Le Able de Heckel est ubiquiste quelle que soit la classe d'âge considérée alors que les 0+ de Brème et de Gardon sont significativement plus abondants dans les zones à Nénuphars qu'ailleurs. A l'inverse, les Brèmes de plus d'un an sont plus abondantes dans les Scirpes lacustres que dans les autres zones avec ou sans végétation.

2.6 Discussion

Le but de cette étude était de comprendre les interactions poissons-macrophytes d'une part en décrivant l'utilisation des zones des herbiers et du large pendant la période de végétation et d'autre part en examinant les différences inter-cohortes et interspécifiques d'utilisation des zones avec ou sans végétation; ceci en distinguant quatre espèces de plantes morphologiquement contrastées.

Les résultats indiquent, sur les deux ans, un fort processus de colonisation des zones étudiées au cours de la période de végétation. Richesse spécifique et abondance maximum ont été enregistrées en été. Ces résultats sont en accord avec la littérature sur d'autres sites suggérant un phénomène de « littoralisation », autrement dit une augmentation de la richesse spécifique sur les zones des herbiers des systèmes lacustres en été (*Rossier et al. 1995, Brosse et al. 1999*). La particularité de Grand-Lieu par rapport à ces résultats est bien sûr la prédominance de cette zone d'herbier « littorale » vis à vis de la zone centrale d'eau libre, schéma inconnu ailleurs à notre connaissance. Ces zones constituent donc des habitats cruciaux pour la communauté piscicole mais avec des différences selon les espèces. Les espèces de Cyprinidae zooplanctonophages par exemple y sont numériquement largement dominantes au lac de Grand-Lieu. Les espèces piscivores strictes, par contre, n'utilisent que très peu ces zones (0.96% en abondance en 2000 et 1.87% en 2001) comparé à la zone côtière du lac (bande de 5 à 20 mètres dépourvue de végétation et au contact direct avec la rive du lac, voir § 1.1) (2.20% en 2000 et 3.84% en 2001, données non publiées). Par ailleurs, la dominance du frai des Brème, Gardon et Able (fréquence d'occurrence et abondance) dans les zones à macrophytes suggère que ces habitats sont utilisés comme zone de reproduction, de refuge contre les prédateurs et surtout de zone d'alimentation pour ces espèces consommatrices de zooplancton. Des investigations récentes ont montré que dans les habitats aquatiques à macrophytes, les différences de structures entre espèces de plantes offrent des conditions environnementales de qualité variable qui sont donc susceptibles d'influencer l'utilisation de ces habitats par les poissons (e.g. *Dionne & Folt 1991, Grenouillet et al. 2000, Grenouillet & Pont 2001*). Comme pour ces études, nous avons examiné les associations poissons-macrophytes avec des espèces de plantes montrant des morphologies contrastées. La Châtaigne d'eau, les Nénuphars blanc et jaune sont des espèces à feuilles flottantes caractérisées par un feuillage dense recouvrant la surface de l'eau contrairement au Scirpe lacustre qui n'est qu'à moitié immergé et présente des tiges érigées sans « feuilles ». Les trois espèces de macrophytes à feuilles flottantes sont différentes également entre elles dans la structure de leurs feuilles et de leurs tiges, leur densité, la durée de vie des feuilles

(e.g. *Tsuchiya 1991, Marion et al. 1998*). Par ailleurs, les espèces de macrophytes influencent les caractéristiques physiques de la colonne d'eau. La pénétration de la lumière est limitée dans ce type de plantes, plus que dans les macrophytes émergents (e.g. *Moss et al. 1997*). Sur le lac de Grand-Lieu, *Le Rouzic et Brient (1998)* ont noté une pénétration de la lumière plus faible dans les zones à macrophytes (-Radiation Photosynthétique Active PAR = $1448 \pm 565 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ dans les Mâcres, $1883 \pm 693 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ dans les Nénuphars blancs) et des valeurs nettement plus importantes dans les zones du large sans végétaux (PAR = $2550 \pm 561 \mu\text{E}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$). Par ailleurs, la quantité d'oxygène en journée est plus faible dans les Mâcres que dans les Nénuphars ($2.4 \pm 0.95 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ comparés à $4.6 \pm 0.95 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$ dans les Nénuphars) et plus importante également dans la région du large en été ($8.85 \pm 1.10 \text{ mg}\cdot\text{l}^{-1}$, *Le Rouzic & Brient 1998*). Par ailleurs, les facteurs abiotiques sont généralement différents dans les Scirpes lacustres comparés à la zone des herbiers, avec une colonne d'eau plus profonde et plus froide, un substrat sableux, une action du vent et des vagues plus importantes. Ces conditions particulières semblent être favorables pour des espèces moins fréquentes comme les espèces piscivores et omnivores autres que les Cyprinidae ainsi que les Brèmes adultes. De la même façon, la distribution, l'abondance et la composition des invertébrés sont connues pour varier selon les espèces de macrophytes et leur densité (e.g. *Kornijów & Gulati 1992, Moss et al. 1998, Scheffer 1998*). Ces différents habitats avec ou sans macrophytes sont susceptibles de fournir des conditions environnementales physiques et trophiques différentes pour les poissons. Ces différences doivent affecter à la fois l'aptitude des prédateurs à capturer des poissons de plus petite taille et celle des petits poissons à capturer des invertébrés (*Dionne & Folt 1991, Lillie & Budd 1992*). D'autres interactions poissons-macrophytes spécifiques ont été mises en évidence lors de cette étude (par exemple les 0+ de Brèmes et de Gardons significativement associés aux Nénuphars). Ces résultats concordent avec des études menées sur d'autres sites qui ont montré que non seulement la présence mais aussi le type de couverture végétale (morphologie et densité) influencent la réponse des poissons à l'hétérogénéité de l'habitat, avec des effets distincts selon les espèces (*Dionne & Folt 1991, Chick & McIvor 1994, Grenouillet et al. 2000*).

Certaines des relations décrites ici entre les macrophytes et la communauté piscicole ont probablement évolué au cours des dernières décades en relation avec l'augmentation de l'eutrophisation, les changements du régime hydraulique et de la communauté de macrophytes (*Marion 1999*). En particulier, Adam et Elie (1993) décrivaient un repli progressif des filets des pêcheurs de la zone des herbiers flottants proche des roselières de la côte ouest, vers l'eau libre centrale en cours d'été en relation possible avec la baisse de niveau. Nous avons mis en évidence au cours de notre étude une occupation progressive des herbiers au printemps et une augmentation des densités en eau libre centrale mais nous n'avons pas remarqué un repli généralisé des filets de la zone des herbiers ce qui pourrait s'expliquer par les conditions hydrologiques différentes entre les deux périodes d'étude, avec l'application d'un niveau d'eau plus élevé entre 1996 et 2001 (scénario 1ter, cf. *Marion 1999, Carpentier et al. 2003*). Des changements significatifs ont également été enregistrés au niveau de la composition de la communauté piscicole avec une augmentation de la proportion des Cyprinidés, 91.16 % en 2000-2001 sur l'ensemble du lac (*Carpentier et al. sous presse, données non publiées*) contre seulement 74.21% en 1990-1991 (*Adam & Elie 1993*), que l'on retrouve dans l'évolution du régime des cormorans depuis 1989 (*Marion et al. 2000*). Dans le même temps, outre les niveaux d'eau, la physionomie du lac a largement évolué du fait de la disparition quasi complète des Scirpes lacustres (environ 2 à 3 ha en 2000 contre 24 ha en 1989 et 60 ha en 1982, *Marion & Marion 1992, Paillisson & Marion 2001*) et des Typhas *Typha angustifolia* (seules subsistent quelques stations éparses alors que 26 ha existaient encore au début des années 1980). L'eutrophisation des eaux du lac et l'action des ragondins ont probablement conduit au déclin des Scirpes et des Mâcres (un déclin de 86 % pour cette dernière dont les surfaces atteignent aujourd'hui 69 ha). Ces espèces ont été partiellement remplacées par les Nénuphars jaunes qui avec les Nénuphars blancs couvrent désormais 86 % des herbiers flottants. Ces changements dans la communauté de macrophytes et l'eutrophisation ont semblé avoir favorisé les Cyprinidés zooplanctonophages et particulièrement les deux espèces de Brèmes et le Gardon, au détriment des espèces piscivores et omnivores nombreuses dans les Scirpes. En terme de gestion, cette étude

montre que la diversité des macrophytes aquatiques offre une certaine hétérogénéité des habitats favorable à la conservation d'une communauté piscicole riche. Cependant, de plus amples investigations sont nécessaires pour mieux comprendre quels facteurs gouvernent les interactions poissons-macrophytes dans le lac de Grand-Lieu.

Partie III. Estimation de l'interaction entre cormorans et pêcheries: l'importance du changement de la communauté piscicole.

3.1. Introduction

Les interactions entre oiseaux piscivores et poissons en Europe sont bien documentées, mais concernent principalement l'aquaculture intensive ou extensive où les poissons sont concentrés, constituant des proies plus facilement capturables par les oiseaux (*Marquiss & Carss 1994, Russell et al. 1996, Marion 1997a, b*). Cette situation peut conduire à des impacts sévères sur l'activité et à des pertes économiques directes qui sont relativement faciles à estimer. Les impacts sur les stocks naturels de poissons exploités par les pêcheries traditionnelles ou les pêcheurs à la ligne, dans les étendues d'eau importantes, sont plus difficiles à évaluer, en raison des difficultés à estimer les stocks piscicoles et la valeur économique des pêcheries dans de tels écosystèmes (*Feltham et al. 1999*). C'est la raison pour laquelle l'impact aviaire sur les communautés de poissons d'eau douce n'est soulevé que lorsque la pêche décline ou que d'importants changements ont lieu au sein de la communauté de poissons (*Craven & Lev 1987, Carss et al. 1997, Keller et al. 1997, Van Dam 1997*). De plus, dans le cas des espèces d'oiseaux piscivores généralistes comme le Cormoran, qui exerce une prédation sur l'ensemble du peuplement de poissons, il est très difficile d'estimer précisément leur impact sur la communauté piscicole (*Van Eerden & Zijlstra 1997, Marion 1997c*).

Notre étude porte sur la plus grande colonie reproductrice française de cormorans, située sur le Lac de Grand-Lieu, de 1990 à 2000, période suffisamment longue pour estimer à la fois les modifications possibles de la structure de la communauté de poissons et les adaptations alimentaires des oiseaux. Cette population nicheuse s'est établie au début des années 1980, à la suite de la création de la Réserve Naturelle et en 1979 de la protection accordée à l'espèce par la Directive Oiseaux de la CEE. L'inquiétude des pêcheurs professionnels est rapidement apparue en raison de

l'augmentation importante du nombre de couples nicheurs (de 7 en 1981 à 500 en 2000), et par conséquent, de l'augmentation de la prédation sur les stocks de poissons, estimée à 9 t en 1989 et à 68 t en 1998 (*Marion 1997a, Carpentier 1999*) dont une part non négligeable est cependant capturée en dehors du lac. Dans cette étude, le changement d'alimentation des Cormorans en relation avec la structure de la communauté piscicole et le rendement des pêcheries ont été examinés à travers une approche statistique multivariée. D'autre part, les interactions potentielles prédateurs-proies et l'éventuelle compétition entre cormorans et pêche commerciale ont été discutées.

3.2. Site d'étude

Le Lac de Grand-Lieu, comme il l'a été évoqué en introduction générale constitue l'une des aires de halte migratoire et de reproduction parmi les plus importantes en France, hébergeant de grandes populations reproductrices de Ciconiiformes et de cormorans. La zone constitue une aire de protection particulière grâce à la Directive Oiseaux, le classement en site Ramsar et la création d'une réserve naturelle (*Marion 1999*) offrant une protection supplémentaire aux oiseaux nicheurs en réservant la pêche à une pêche professionnelle.

3.3. Matériels et méthodes

3.3.1 Echantillonnage des poissons

L'évaluation de la composition et du stock de poissons a été réalisée au cours de 2 périodes: 1990/1991 (*Adam et Elie 1993*) et 1999/2000 (Université de Rennes 1). Différentes méthodes d'échantillonnage adaptées aux zones lacustres ont été utilisées. Les récoltes ont été effectuées à l'aide de filets verveux expérimentaux de maille de 10 mm (423 relèves) et par pêche électrique au moyen de la technique des EPA déjà décrite (Cf. § 1.1) comptabilisant 380 points d'échantillonnage. La seconde technique a été choisie pour son adéquation aux eaux peu profondes et son efficacité quels que soient l'espèce et le stade de développement (*Randall et al. 1996, Huatagalung et al.*

1997, Copp & Penaz 1998). Les poissons ont été identifiés jusqu'à l'espèce, mesurés (longueur totale au mm près, TL) et immédiatement remis à l'eau. *Blicca bjoerkna* (L.) et *Abramis brama* (L.) ont été regroupées sous le nom de « Brème » en raison des difficultés d'identification des juvéniles en milieu naturel. Les fréquences relatives de chaque espèce ont été définies et considérées comme de bons descripteurs de la structure communautaire piscicole du lac.

3.3.2 Pêche

La pêche a essentiellement lieu au printemps et en été dans la zone centrale d'eau libre et dans les zones à macrophytes jusqu'en bordure de roselières. Elle est contrôlée par l'Etat qui limite le nombre de pêcheurs professionnels à huit, et contrôle les types et le nombre d'engins de pêche (n = 120), la puissance et des moteurs et le type de bateaux. Les engins les plus utilisés sont des verveux passifs de type « capetchade » à trois poches (Cf. figure n°5) et plus occasionnellement des nasses anguillères de type « bosselle », des lignes de fond et des filets maillants monofilament. Les données sur la production annuelle des pêcheries par espèce sont basées sur les déclarations adressées à la préfecture du département. Ces informations indiquent les orientations de la production des pêcheries entre 1990 et 2000. Ces données ne discriminent pas le gardon, *Rutilus rutilus* (L.), et le rotengle, *Scardinius erythrophthalmus* (L.), qui sont donc considérés comme une seule entité.

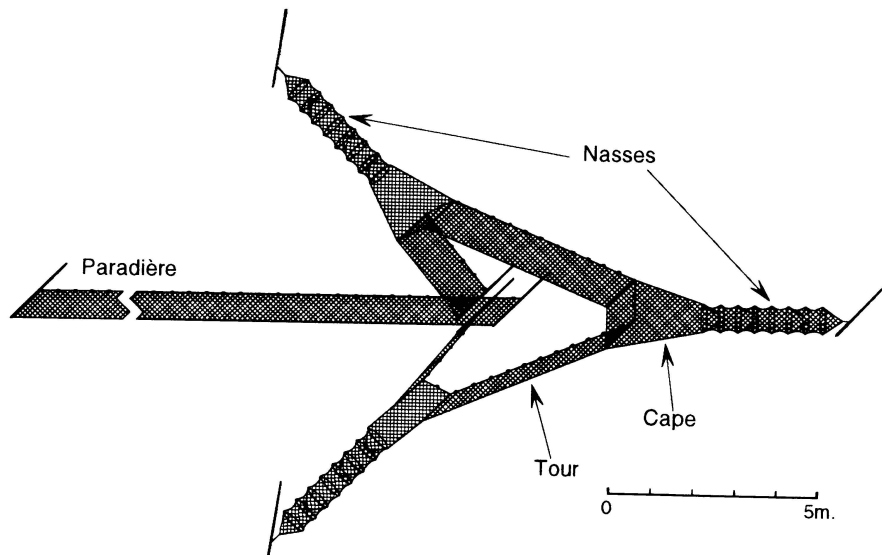


Figure n°5 : Schéma de « capetchade », filet verveux majoritairement utilisé par les pêcheurs de Grand-Lieu (in *Adam & Elie 1993*)

3.3.3 Régime alimentaire du cormoran

Le régime alimentaire du cormoran est établi à partir de deux types de données. D'une part, les régurgitats de poissons de l'ensemble de la colonie sont collectés pendant la période de reproduction, et d'autre part, des observations sont faites sur la capture de poissons par les cormorans lors de pêches collectives sur le lac. Les restes de poissons sont identifiés, mesurés et la biomasse est évaluée à l'aide des relations taille-poids (Cf § 1.1). Il est à noter que le nombre d'oiseaux s'alimentant sur le lac peut varier au cours de la saison : entre 600 (31.5%) oiseaux en Avril, à 1800 (60.0%) en Juillet 1996 (*Marion et al. 2000*). Cependant, la plupart des aires d'alimentation périphériques utilisées par les cormorans présentent une communauté piscicole similaire (*Feunteun & Marion 1994*), ce qui permet de supposer que le régime alimentaire ne varie pas entre les sites de nourrissage (*Marion 1997a*).

3.3.4 Analyse des données

Les changements dans l'utilisation des stocks de poissons par les pêcheries et les cormorans ont été examinés en comparant les modes d'exploitation entre 1989-1993 et 1997-2000. L'analyse en composantes principales (ACP) a porté sur la

communauté piscicole, les pêcheries et les données sur l'alimentation des cormorans transformées en fréquences. Cette analyse multivariée, dérivée des analyses en composantes principales classiques, a récemment été appliquée aux données de composition de régime alimentaire (*de Crespin et al. 2000*) afin de comprendre les stratégies d'alimentation des individus. Pour plus de détails sur le principe et l'interprétation de cette analyse multivariée, voir de Crespin et al. (2000). L'utilisation des proportions permet la comparaison des années ayant un poids différent, procédure qui constitue une alternative aux traditionnels tests statistiques (Chi², G-test et corrélation de rang) pour détecter les interactions entre plusieurs composantes et une éventuelle compétition entre les cormorans et les pêcheurs. Le biplot de l'information annuelle sur les captures de poissons met en évidence des espèces dominantes ou au contraire rares représentées respectivement par des vecteurs longs ou courts. Cette méthode prédit également les changements dans les captures effectuées par les pêcheries ainsi que dans le régime alimentaire des cormorans depuis une stratégie spécialiste (points situés à proximité d'un vecteur) vers une stratégie plus généraliste (points situés entre plusieurs vecteurs). Les analyses multivariées et les graphiques ont été réalisées sous ADE software (version 4, *Thioulouse et al. 1997*).

3.4 Résultats

3.4.1 La communauté de poissons

La Brème est l'espèce prédominante en biomasse sur la période 1999-2000 (Cf. Figure n°6) ($42 \pm 10\%$) suivie par l'Anguille ($19 \pm 6.5\%$) et les Gardon/Rotengle ($15 \pm 5\%$). La proportion de Cyprinidae dans la communauté augmente de 58% à 79% entre 1990-1991 et 1999-2000, principalement en raison de l'augmentation de la contribution du Rotengle, du Gardon et de la Brème. Les espèces plus rares comme le Brochet, *Esox lucius* (L.), tendent à décliner vers la fin de la période étudiée (1999-2000), alors que les biomasses de Perche franche, *Perca fluviatilis* (L.), augmentent. La Carpe, *Cyprinus carpio* (L.), est bien représentée en 1999, essentiellement par plusieurs grands individus capturés. Le Able de Heckel, *Leucaspius delineatus* (L.),

apparaît en 1999 et 2000, alors que le Poisson-chat, *Ictalurus melas* (Rafinesque) a presque disparu.

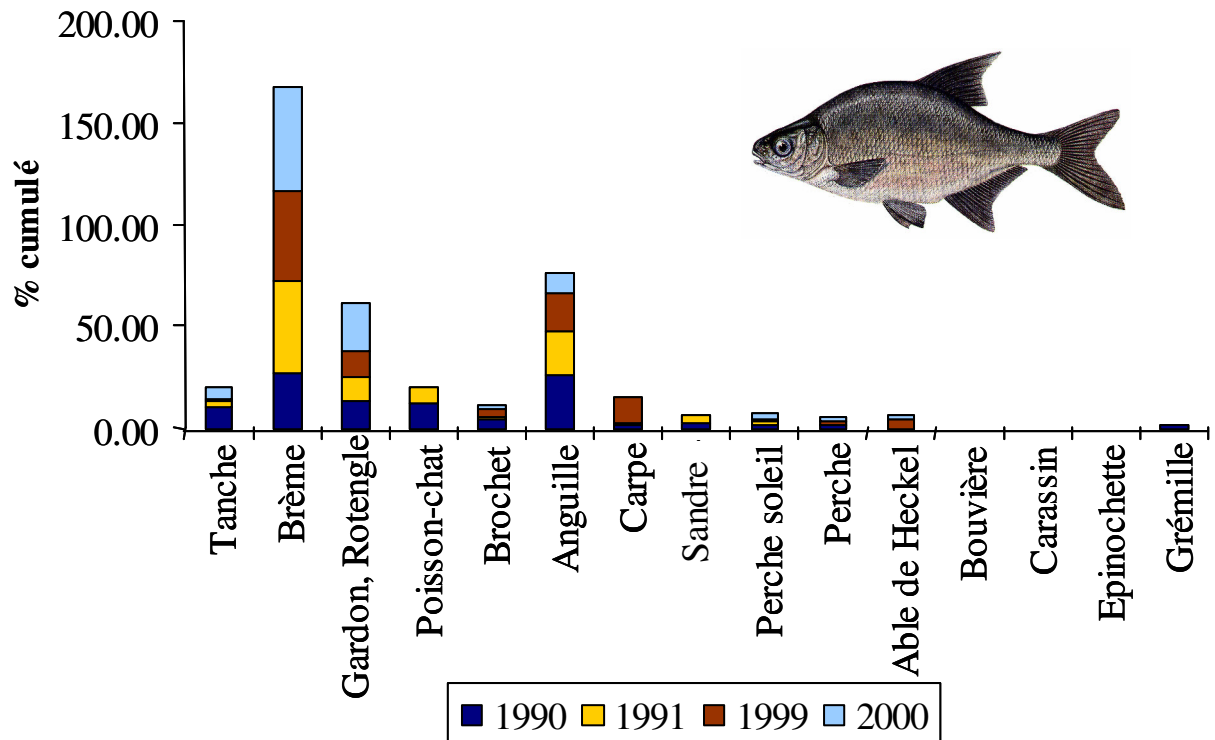


Figure n°6 : Proportion relative en biomasse des différentes espèces du peuplement pendant la période d'étude.

3.4.2 Régime alimentaire du cormoran

Les cormorans ont un régime alimentaire varié comprenant 13 des 15 espèces échantillonnées dans le lac pendant la période d'étude, confirmant ainsi leur régime généraliste. Les Cyprinidae (Brème, Rotengle, Gardon et Tanche) dominent et constituent 52 à 80% des prises alimentaires (Cf. Figure n°7). Le Brochet, le Poisson-chat et l'Anguille sont également des espèces bien représentées dans le régime alimentaire du cormoran.

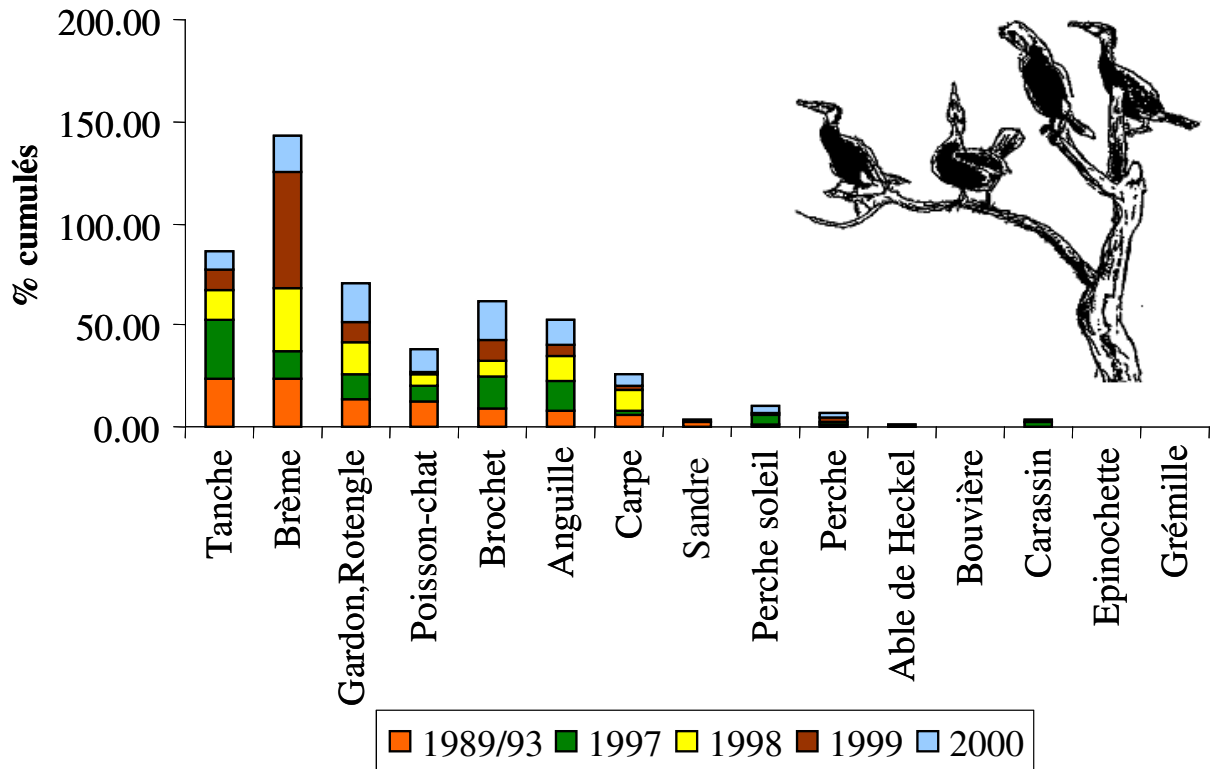


Figure n°7: Variabilité du régime alimentaire de la colonie de grands Cormorans du lac de Grand-Lieu pendant la période d'étude.

3.4.3 La pêche

La pêche a prélevé en moyenne 41250 ± 5860 kg par an entre 1990 et 1999 (Cf Figure n°8). Elle cible presque exclusivement l'Anguille qui constitue 81 ± 3 % des captures au cours de cette période. La biomasse moyenne des autres espèces pêchées varie de 5% pour le Poisson-chat et le Brochet à 3% pour la Tanche, *Tinca tinca* (L.), et le Sandre, *Stizostedion lucioperca* (L.). La Carpe, le Gardon, le Rotengle et la Brème ne sont pêchés qu'occasionnellement.

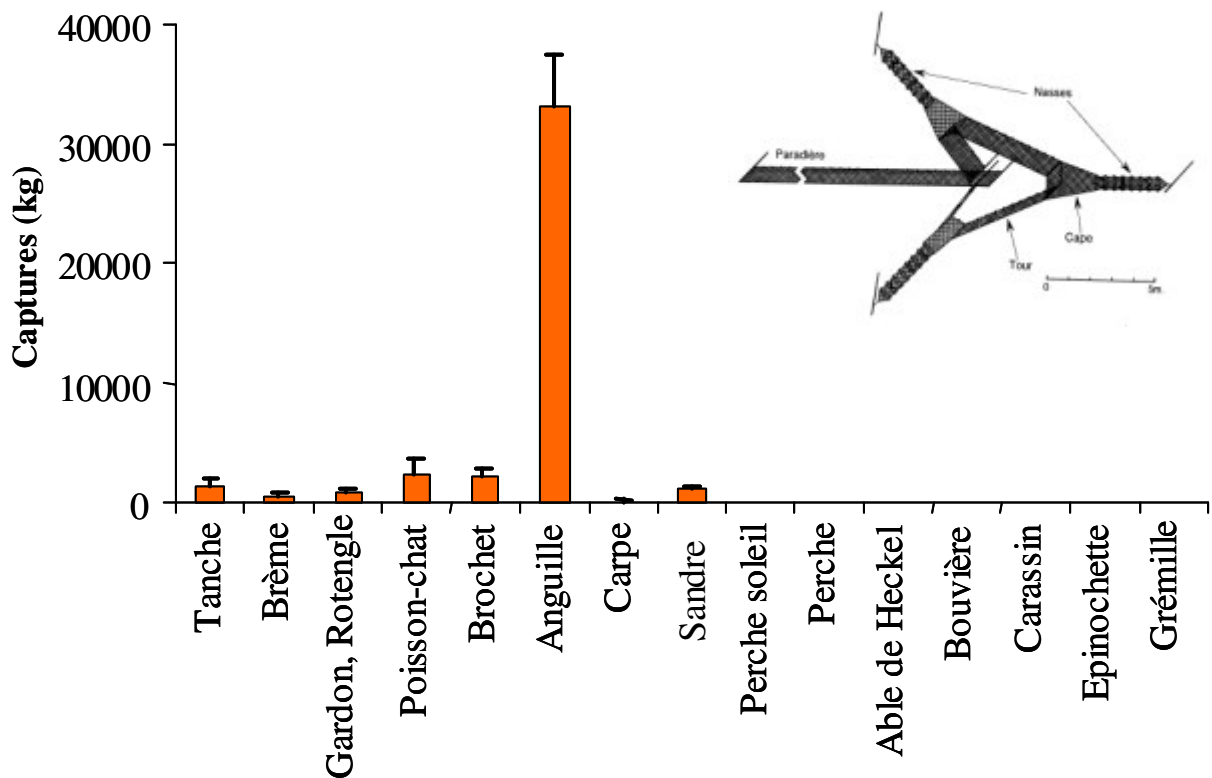


Figure n°8 : Proportion moyenne des espèces capturées par la pêche de Grand-Lieu entre 1990 et 1999.

3.4.4 Interactions entre poissons, oiseaux et pêcheurs

Les deux premiers axes de l'ACP (Cf. Figure n°9) représentent 97% de la variance totale (0.169) de la distribution des poissons. La majeure partie de la variabilité est expliquée par le premier facteur (89.50%) (Cf Figure n°9a). Les espèces dominantes de poissons (Cyprinidae et Anguille) contribuent largement à la séparation des 3 composantes (Cf Figure n°9b) : régime alimentaire du cormoran, captures par la pêche et composition en biomasse relative de la communauté piscicole. Le résultat met en évidence la focalisation de la pêche sur l'Anguille et les changements survenus dans la structure de la communauté sur la période donnée, changements reflétés par le régime alimentaire des grands Cormorans : l'ellipse représentant le régime alimentaire du cormoran chevauche celle du peuplement piscicole mais reste éloignée de celle de la pêche. Ces relations sont importantes en ce qui concerne la Brème et l'Anguille, mais restent moins évidentes pour les espèces secondaires comme la Tanche, le Brochet et le Poisson-chat. Globalement, il apparaît donc une

concurrence faible entre les cormorans et les pêcheurs sur les espèces principales du lac : les espèces majoritaires du peuplement dont l'Anguille, l'espèce la plus recherchée par les pêcheurs ($10.44 \pm 3.48 \%$ dans les régimes contre $80.98 \pm 3.28 \%$ pour la pêche), et deux espèces très peu pêchées, la Brème ($28.58 \pm 15.17 \%$ contre $0.84 \pm 0.50 \%$) et le Gardon ($14.14 \pm 3.09 \%$ contre $1.86 \pm 0.54 \%$). La compétition est par contre possible sur des espèces secondaires plus rares dans le peuplement et à plus forte valeur commerciale comme le Brochet ($12.38 \pm 4.38 \%$ dans les régimes contre $5.27 \pm 1.38 \%$ pour la pêche), ou la Tanche ($17.17 \pm 7.5 \%$ contre $3.30 \pm 1.53 \%$). Par contre le Sandre ne représente que $0.59 \pm 0.73 \%$ du régime du cormoran contre $2.98 \pm 0.61 \%$ pour la pêche. Il est également important de noter que les captures de ces trois espèces par la pêche ne régressent pas sur la décade.

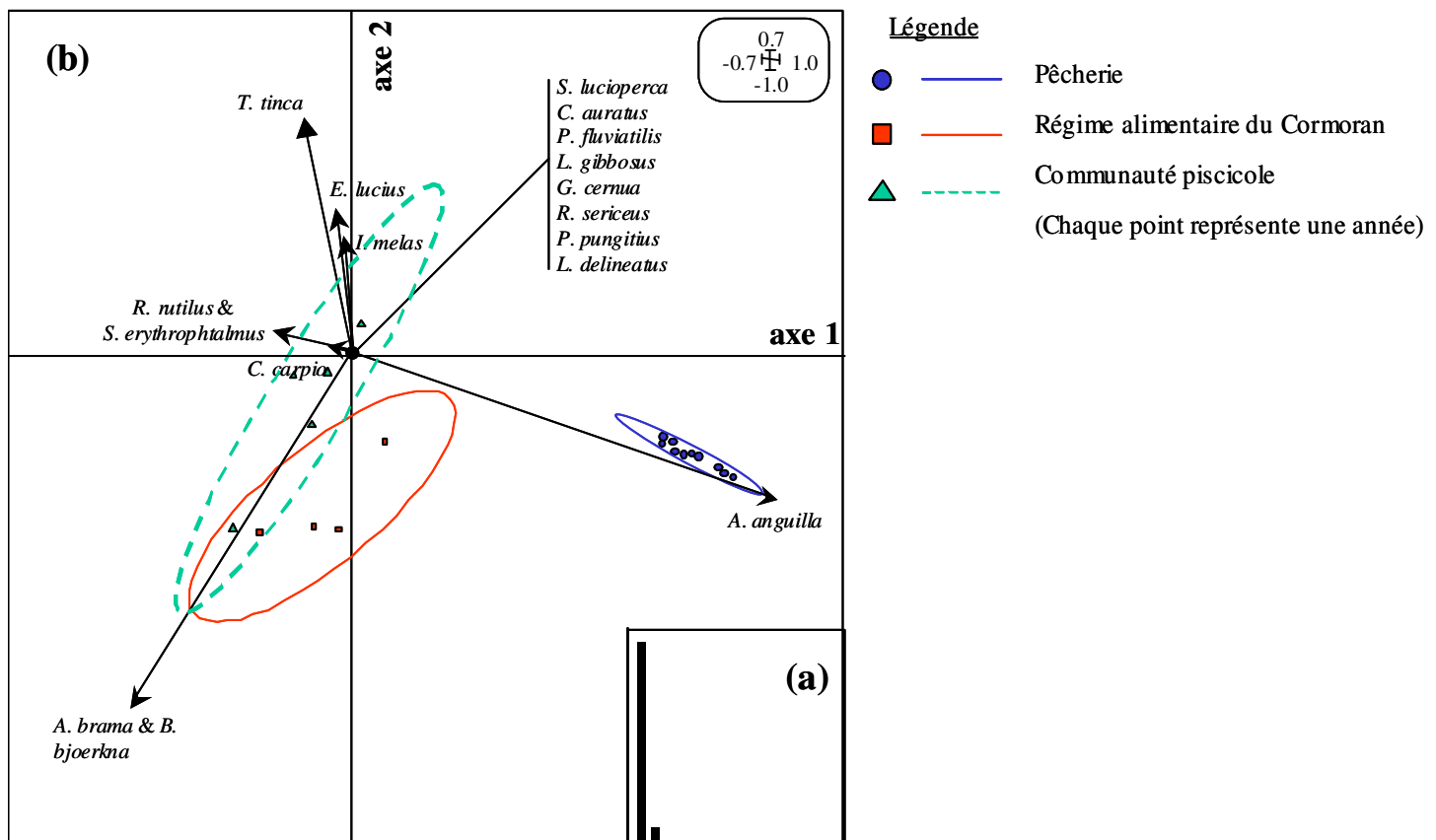


Figure n°9: Analyse en Composantes Principales (ACP) sur les fréquences de biomasse entre les prélèvements par la pêche, le régime alimentaire des cormorans et la structure de la communauté de poissons en fonction des espèces et des années. (a) Histogramme des valeurs identifiant la contribution relative des deux premiers axes qui définissent la structure moyenne. (b) Distribution des composantes annuelles (points) sur le plan factoriel en fonction des espèces de poissons (flèches). Des ellipses (99% de confiance) ont été utilisées pour constituer les groupes de points correspondant à la pêche, au régime alimentaire des cormorans et à la structure de la communauté piscicole.

3.5. Discussion

3.5.1. Interactions entre cormorans, pêcheurie et communauté de poissons

La comparaison directe entre les 3 composantes de l'étude (stocks de poissons, régime alimentaire du cormoran et prélèvement par la pêcheurie) ne montre pas de relation significative. Cependant, l'ACP identifie une relation étroite entre le régime alimentaire du cormoran et la structure de la communauté de poissons, comme l'ont déjà démontré Hald-Mortensen (1997), Suter (1997, 1991) et Leopold *et al.* (1998). Au contraire, la pêcheurie commerciale est presque exclusivement focalisée sur l'Anguille, ce qui suggère peu de compétition entre cormorans et pêcheurs. Des scénarios similaires ont été observés en Europe, en particulier dans les lacs dulcicoles eutrophes (Marteijn & Dirksen 1989, 1991, Suter 1991). Comme l'a déjà démontré Marion (1997a), les cormorans semblent aussi sélectionner des espèces moins abondantes, telles que le Brochet, la Tanche et le Poisson-chat, qui mis à part le Brochet n'ont pas de forte valeur commerciale. Cependant, bien que nous n'ayons pas d'informations sur l'effort de pêche, les prises commerciales de Brochet n'ont pas changé significativement depuis l'établissement de la colonie de cormorans ce qui tendrait à montrer que le stock est suffisant pour supporter la pression de pêche commerciale et celle de la colonie de grands Cormorans.

3.5.2. Changements dans le régime alimentaire du cormoran et la structure de la communauté de poissons

Le régime alimentaire des grands Cormorans du Lac de Grand-Lieu apparaît modulable en réponse à la disponibilité des ressources. La proportion des différentes proies capturées évolue depuis un régime généraliste, avec une distribution homogène des 7 espèces principalement consommées à la fin des années 1980 jusqu'au début des années 1990, vers un régime plus spécialisé de Brème (31% en 1998 et 57% en 1999) à la fin des années 1990 (excepté en 2000). Pour la période 1989-1994, Marion (1997a) observait que les cormorans sélectionnaient fortement la Tanche par rapport

aux faibles biomasses relatives supposées dans le peuplement. Une sélection similaire pour une espèce particulière a déjà été démontrée par Dirksen *et al.* (1995), mais la majorité des études montrent que le régime alimentaire du cormoran tend à refléter la disponibilité en nourriture présente sur les aires de nourrissage (Boldreghini *et al.* 1997; Carss & Marquiss 1997; Noordhuis *et al.* 1997; Van Eerden & Zijlstra 1997).

Cette variabilité du régime alimentaire des Cormorans sur la période étudiée peut être expliquée par deux changements majeurs au sein du lac de Grand-Lieu. Tout d'abord, le lac est devenu plus eutrophe (Marion & Brient 1998, 2000), entraînant des changements progressifs de la structure de la communauté de poissons et notamment une dominance des Cyprinidae, en particulier de la Brème et du Gardon. Ce phénomène est général en Europe (de Nie 1995), en particulier en Suède (e.g. Jeppesen *et al.* 2000) et dans les lacs hollandais (Dirksen *et al.* 1995, Van Dobben 1995, Veldkamp 1995). Le deuxième facteur explicatif concernerait les niveaux d'eau. Même si une étude spécifique n'a pu mettre en évidence sur la période 1999-2002 de relation nette entre le niveau d'eau et le peuplement piscicole en général, une augmentation conséquente du niveau d'eau (accompagnée de fortes crues printanières) a été appliquée pour la première fois depuis trente ans entre 1996 et 2001 (Carpentier 2003). Cette mesure a entraîné une surface lacustre inondée beaucoup plus importante que par le passé et n'est sans doute pas restée sans conséquence sur la reproduction, la distribution des poissons ainsi que sur les conditions de pêche pour les Cormorans. Crivelli signale une augmentation du recrutement des Cyprinidae suite à une hausse de niveau d'eau sur un lac Grec (Crivelli *et al.* 1995). Il semble donc que ces deux phénomènes conjugués, eutrophisation et niveau d'eau, pourraient être à l'origine d'une « cyprinisation » marquée du peuplement piscicole entre 1990 et 2000, les Cyprinidae tendant à l'augmentation dans les prises de la pêche, et les Cormorans modifiant leur comportement de recherche de nourriture afin de s'adapter aux nouvelles conditions de milieux et de stock piscicole présent.

La raison pour laquelle le régime alimentaire des cormorans s'est spécialisé en 2000 (Brochet et Poisson-chat) n'est pas claire, mais peut être liée aux classes d'âge à forts effectifs de ces espèces en raison des conditions optimales de frai en 1998 et

1999. Ces poissons sont plus présents dans les aires périphériques du lac (bassins, prairies, douves) où les cormorans tendent aussi à se nourrir (*Carpentier*, données non publiées). Les faibles densités exprimées dans le peuplement décrit tiennent au fait que l'échantillonnage piscicole est plus axé sur la partie lacustre permanente.

En conclusion, la capacité du cormoran à s'adapter à la disponibilité des proies et aux changements environnementaux (*e.g. Suter 1997, Leopold et al. 1998*) est corroborée par cette étude. L'essentiel du régime du cormoran concerne les Cyprinidae, largement dominants dans le peuplement et presque totalement délaissés par les pêcheurs. Il n'existe pas de forte compétition entre les cormorans et la pêche commerciale pour l'Anguille qui ne représente que 10% du régime du cormoran (et non 30% comme l'avait supposé Adam (1997) à partir de données d'études irlandaises), alors qu'elle représente 80% des captures des pêcheurs. Par contre, une concurrence plus importante est possible pour les espèces secondaires (Brochet, Tanche) sans pour autant que le stock semble en souffrir au vu de la stabilité des prises commerciales. Des données d'effort de pêche, d'estimation affinée des biomasses présentes sur le lac et de proportion de cormorans s'alimentant hors du lac, qui ne pouvaient pas être abordées dans ce premier rapport, sont néanmoins indispensables pour approfondir l'analyse. En se basant sur une hypothèse d'une biomasse de 500 tonnes présentes sur la cuvette centrale du lac, Marion et al. (2000) ont estimé que le prélèvement de la colonie de cormoran, dont les effectifs sont stabilisés depuis 1996, représenterait 4,5 à 7,5% du stock (toutes espèces confondues), et la pêche professionnelle 9%. Pour la période 1989-94, Marion (1997a) avait estimé le prélèvement des cormorans à 3% et celui de la pêche à 15%, lorsque l'effectif de la colonie était plus réduit et le nombre de pêcheurs plus élevé.

Conclusion générale

Ce rapport nous présente deux résultats importants quant à la compréhension globale du fonctionnement de l'écosystème du Lac de Grand-Lieu. L'effet de l'eutrophisation croissante des eaux du lac semble avoir des répercussions directes et indirectes sur la communauté piscicole qui se traduisent par des modifications au niveau de la composition spécifique du peuplement (disparition d'espèces sensibles au profit d'espèces adaptées devenant même très importantes en effectif pour certaines (Able de Heckel)). Une autre modification importante du peuplement est également décelée à partir de la comparaison effectuée avec les données de 1990-91 qui montre que les Cyprinidae zooplanctonophages occupent une place croissante dans le peuplement, étant aujourd'hui largement majoritaires, accentuant encore l'eutrophisation. Indirectement, les effets de l'eutrophisation exercent leur action sur les herbiers de macrophytes avec une tendance à l'homogénéisation des habitats piscicoles du fait de la dominance accrue du Nénuphar au détriment de la Mâcre, du Scirpe lacustre et du Limnanthème. Cette tendance va dans le sens d'une perte de la diversité piscicole, les herbiers de Scirpes lacustres étant colonisés par un peuplement piscicole différent de celui des nupharaies, privilégiant les espèces les moins abondantes (autre que Cyprinidae) sans doute influencées par « l'architecture » différente du Scirpe et les conditions écologiques liées à sa localisation (substrat sableux, vagues). Concernant le rôle fonctionnel des différents zones lacustres pour le peuplement piscicole, une étude complémentaire sur les liaisons entre l'écotone roselières-herbiers flottants et les zones temporaires ou marginales (prairies, douves et bassins) semble indispensable pour bien cibler les secteurs prépondérants pour les différentes espèces (reproduction, nourricerie, alimentation) et mieux apprécier les conséquences de l'eutrophisation et des changements de gestion hydraulique.

Dans le cadre de l'impact de la colonie de Cormoran sur le peuplement piscicole en liaison avec la pêche, la compétition sur les espèces principales semble rester faible, l'essentiel de la prédation par les Cormorans s'exerçant sur les Cyprinidae

peu exploités par les pêcheurs et en nette augmentation en raison de l'eutrophisation et éventuellement d'un déficit en espèces carnassières. Deux espèces sont cependant à la fois recherchées par les pêcheurs et sélectionnées par le cormoran alors que leur abondance relative dans le peuplement piscicole semble faible : la Tanche et le Brochet. Il est par contre particulièrement difficile de statuer sur le Sandre qui, recherché par la pêche est très peu consommé par le Cormoran. Une étude spécifique sur cette espèce serait nécessaire sur les zones en dehors de la réserve naturelle, le nombre d'individus capturés étant actuellement trop faible pour se faire une idée de son statut sur le lac. Cependant, là encore, les captures commerciales de Sandre de ces dernières années n'ont pas diminué et ont eu même tendance à augmenter.

Pour conclure, des données de stock à l'échelle du peuplement font toujours défaut pour pouvoir apprécier le réel impact du prélèvement par les cormorans et les pêcheurs. Par ailleurs, des indications d'efforts de pêche qui ne sont pas communiquées pour le moment seraient indispensables pour apprécier les différences interannuelles des captures commerciales.

Remerciements

Ces études ont été conduites sur la réserve naturelle du lac de Grand-Lieu grâce à des financements émanant du CNRS, de la DIREN des Pays de la Loire et de la Région des Pays de la Loire dans le cadre du budget de la réserve naturelle gérée par la SNPN. Nous remercions E. Feunteun et J.-M Olivier pour leurs conseils concernant la méthodologie, les nombreux collègues et étudiants et notamment J. Le Gentil pour leur aide pour le travail de terrain sur les poissons, ainsi que P. Marion, P. Boret et S. Reeber pour les régimes de cormorans.

Références

- ADAM G. & ELIE P. (1993). — *Etude de la faune ichthyologique et de l'exploitation halieutique professionnelle du lac de Grand-lieu, Loire Atlantique*. CEMAGREF, MNHN, Bordeaux, 171 pp.
- BORET P. (1999). — Poissons, un peuplement riche de 30 espèces. *Le courrier de la nature* **175**, 22-23.
- BORET P. & REEBER S. (2001). *Cartographie de la zone des herbiers flottants. Géoréférenciation, photo, interprétation et mesures de surface des missions photographiques aériennes IGN 1999 et Boittin 2000*. Rapport SNPN, 12 pp.
- BOLDREGHINI P., SANTOLINI R. & PANDOLFI M. (1997). — Abundance and frequency of occurrence of prey-fish in the diet of cormorants *Phalacrocorax carbo* in the Po River delta (Northern Italy) during the wintering period. *Ekologia Polska* **45**, 191-196.
- BROSSE S., DAUBA F., OBERDORFF T. & LEK S. (1999). — Influence of some topographical variables on the spatial distribution of lake fish during summer stratification. *Arch. Hydrobiol.* **145**, 359-371.
- CARPENTIER A. (1999). — *Approche méthodologique de la modélisation de l'impact du grand cormoran sur les peuplements piscicoles et la pêche professionnelle en eaux continentales : cas du lac de Grand-Lieu*. Rapport de DEA, Université d'Orléans, MNHN, 45 pp.
- CARPENTIER A., PAILLISSON J.-M. & MARION L. (2003). — *Effet du niveau d'eau sur la communauté piscicole du lac de Grand-Lieu*. Rapport préliminaire interne au conseil scientifique de la réserve Naturelle du Lac de Grand-Lieu. 20 pp.
- CARPENTIER A., PAILLISSON J.-M. & MARION L. (2003). — Assessing the interaction between cormorants and fisheries: the importance of fish community change. In : I.G. Cowx (Ed.). *Interactions between Fish and Birds: Implications for Management*. Fishing News Books, London (in press).
- CARSS D.N. & MARQUISS M. (1997). — The diet of cormorants *Phalacrocorax carbo* in Scottish freshwaters in relation to feeding habitats and fisheries. *Ekologia Polska* **35**, 207-222.
- CARSS D.N., MARQUISS M. & LAUDER A.W. (1997). — Cormorant *Phalacrocorax carbo* predation at a major trout fishery in Scotland. *Supplemento alle Ricerche di Biologia della Selvaggina* **26**, 281-294.
- CHAMBERS P.A. & KALFF J. (1987). — Light and nutrients in the control of aquatic plant community structure. I. *In situ* experiments. *J. Ecol.*, **75**: 611-619.
- CHICK J.H. & MC IVOR C.C. (1994). — Patterns in the abundance and composition of fishes among beds of different macrophytes: viewing a littoral zone as a landscape. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 2873-2882.

- CHICK J.H. & MC IVOR C.C. (1997). — Habitat selection by three littoral zone fishes: effects of predation pressure, plant density and macrophyte type. *Ecol. Freshw. Fish*, **6**, 27-37.
- COPP G.H. & PENAZ M. (1988). — Ecology of fish spawning and nursery zones in the flood plain, using a new sampling approach. *Hydrobiologia*, **169**, 209-224.
- CRAVEN S.R. & LEV E. (1987). — Double-crested cormorants in the Apostle Island, Wisconsin, USA: population trends, food habits, and fishery deprecations. *Colonial Waterbirds* **19**, 64-71.
- CREACH V. (1998). — *Les conditions de minéralisation des macrophytes et des algues et leur rôle dans la vitesse d'envasement du lac de Grand-Lieu*. Rapport SNPN, Université de Rennes 1, Rennes. 89 pp.
- CRIVELLI A.J., GRILLAS P., JERRETRUP H. & NAZIRIDES T. (1995). — Effects on fisheries and waterbirds of raising water levels at Kerkini reservoir, a Ramsar site in Northern Greece. *Environmental Management* **19**, 431-443.
- CRONK J.K. & FENNESSY M.S. (2001). — *Wetland Plants: Biology and Ecology*. Lewis Publishers, Boca Raton. 462 pp.
- CROWDER L.B. & COOPER W.E. (1982). — Habitat structural complexity and the interactions between bluegill and their prey. *Ecology* **63**, 1802-1813.
- DE CRESPIN V., CHESSEL S. & DOLÉDEC D. (2000). — Biplot presentation of diet composition data: an alternative for fish stomach contents analysis. *Journal of Fish Biology* **56**, 961-973.
- DE NIE H. (1995). — Changes in the inland fish populations in Europe in relation to the increase of the cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*. *Ardea* **83**, 115-122.
- DE CRESPIN V., CHESSEL S. & DOLÉDEC D. (2000). — Biplot presentation of diet composition data: an alternative for fish stomach contents analysis. *Journal of Fish Biology* **56**, 961-973.
- DIEHL S. & KORNIJÓW R. (1997). — Influence of submerged macrophytes on trophic interactions among fish and macroinvertebrates, in : E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (Eds). *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer Verlag, New York. P. 24-46
- DIONNE M. & FOLT C.L. (1991). — An experimental analysis of macrophyte growth forms as fish foraging habitat. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**, 123-131.
- DIRKSEN S., BOUDEWIJN T.J., NOORDHUIS R. & MARTEIJN E.C.L. (1995). — Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* in shallow eutrophic freshwater lakes: prey choice and fish consumption in the non-breeding period and effects of large-scale fish removal. *Ardea* **83**, 167-184.

- EKLÖV P. & PERSSON L. (1995). — Species-specific antipredator capacities and prey refuges: interactions between piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) and juvenile perch and roach (*Rutilus rutilus*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **37**, 169-178.
- EKLÖV P. & PERSSON L. (1996). — The response of prey to the risk of predation: proximate cues for refuging juvenile fish. *Anim. Behav.* **51**, 105-115.
- FELTHAM M.J., DAVIES J.M., WILSON B.R., HOLDEN T., COWX I.G., HARVEY J.P. & BRITTON J.R. (1999). — *Case studies of the impact of fish-eating birds on inland fisheries in England and Wales*. Report to the Ministry of Agriculture, Food and Fisheries, contract number VC0106, 207 pp.
- FEUNTEUN E. & MARION L. (1994). — Assessment of Grey Heron predation on fish communities: the case of the largest European colony. *Hydrobiologia* **279-280**, 327-344.
- FRANÇOIS C. (1986). — *Le lac de Grand-Lieu: Histoire...Ecologie...* Ed. des Paludiers, La Baule, 56 pp.
- GADECEAU E. (1909). — *Monographie phytogéographique du Lac de Grand-Lieu*. Nantes, 154 pp.
- GRENOUILLET G., PONT D. & OLIVIER J.M. (2000). — Habitat occupancy patterns of juvenile fishes in a large lowland river: interactions with macrophytes. *Arch. Hydrobiol.* **149**, 307-326.
- GRENOUILLET G. & PONT D. (2001). — Juveniles in macrophyte beds: influence of food resources, habitat structure and body size. *J. Fish Biol.*, **59**, 939-959.
- HALD-MORTENSEN P. (1997). — Does cormorant food tell more about fish than cormorants? *Supplemento alle Ricerche di Biologia della Selvaggina* **26**, 295-311.
- HUATAGALUNG R.A., LIM P., BELAUD A. & LAGARIGUE T. (1997). — Effets globaux d'une agglomération sur la typologie ichtyenne d'un fleuve : cas de la Garonne à Toulouse (France). *Annales de Limnologie* **33**, 263-279.
- HANSSON L.-A., JOHANSSON L. & PERSSON L. (1987). — Effects of fish grazing on nutrient release and succession of primary producers. *Limnol. Oceanogr.* **32**, 723-729.
- HEARNE J., JOHNSON I. & ARMITAGE P. (1994). — Determination of ecologically acceptable flows in rivers with seasonal changes in the density of macrophyte. *Regul. Riv.* **9**, 177-184.
- JEPPESEN E., JENSEN J.P., SONDERGAARD M., LAURIDSEN T. & LANDKILDEHUS F. (2000). — Trophic structure, species richness and biodiversity in Danish lakes: changes along a phosphorus gradient. *Freshwater biology* **45**, 201-218.
- KELLER T., VORDERMEIER T., VON LUKOWICZ M. & KLEIN M. (1997). — The impact of cormorants on the fish stocks of several Bavarian water bodies with special emphasis

- on the ecological and economical aspects. *Supplemento alle Ricerche di Biologia della Selvaggina* **26**, 295-311.
- LEOPOLD M.F., VAN DAMME C.J.G. & VAN DER VEER H.W. (1998). — Diet of cormorants and the impact of cormorant predation on juvenile flatfish in the Dutch Wadden Sea. *Journal of Sea Research* **40**, 93-107.
- KEITH P. & MARION L. 2002 - Methodology for drawing up a Red list of threatened freshwater fish in France. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems* **12**, 169-179.
- KORNIJÓW R. & GULATI R.D. (1992). — Macrofauna and its ecology in Lake Zwemlust, after biomanipulation. II. Fauna inhabiting hydrophytes. *Arch. Hydrobiol.* **123**, 349-359.
- LAMMENS E.H.R.R. (1989). — Causes and consequences of the success of bream in Dutch eutrophic lakes. *Hydrobiological Bulletin* **23**, 11-18.
- LE ROUZIC B. & BRIENT L. (1998). — *Productivité des microalgues planctoniques d'un lac de plaine eutrophe : le Lac de Grand-Lieu - Détermination du rôle des éléments N et P dans la limitation du taux de croissance et de l'impact du "grazing" sur le contrôle de la biomasse microalgale*. SNPN, Université de Rennes I, Rennes. 103 pp.
- LILLIE R.A. & BUDD J. (1992). — Habitat architecture of *Myriophyllum spicatum* L. as an index to habitat quality for fish and macroinvertebrates. *J. Freshwater Ecol.*, **7**, 113-125.
- MARION L. (1997a). — Comparison between the diet of breeding cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis*, captures by fisheries and available fish species: the case of the largest inland colony in France, at the Lake of Grand-Lieu. *Supplemento alle Ricerche di Biologia della Selvaggina* **26**, 313-322.
- MARION L. (1997b). — Les populations de Hérons cendrés en Europe et leur impact sur l'activité piscicole. In: P. Clergeau (ed.) *Oiseaux à risques en ville et en campagne*. Paris: INRA Collection, pp. 101-132.
- MARION L. (1997c). — Le grand Cormoran en Europe : dynamique des populations et impacts. In: P. Clergeau (ed.) *Oiseaux à risques en ville et en campagne*. Paris: INRA Collection, pp. 133-178.
- MARION L. (1999). — *Le Lac de Grand-Lieu*. SNPN, Paris, 64 pp.
- MARION L. & BRIENT L. (1998). — Measures of a wetland's effect on water quality: input-output studies of suspended particulate matter, nitrogen (N) and phosphorus (P) in the main plain lake, Grand-Lieu. *Hydrobiologia* **373/374**, 217-235.
- MARION L. & BRIENT L. (2000). — Effect of wetlands on water quality of rivers: the case of the important natural French plain lake, Grand-Lieu. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **27**, 368-371.

- MARION L. & BRIENT L. (2002). — Suivi de la qualité de l'eau provenant du bassin versant et sortant du lac de Grand-Lieu en 1998–1999 et 1999–2000. DIREN Pays de la Loire- Université de Rennes I- SNPN, 50 pp.
- MARION L., CLERGEAU P., BRIENT L. & BERTRU G. (1994). — The importance of avian-contributed nitrogen (N) and phosphorus (P) to Lake Grand-Lieu, France. *Hydrobiologia* **279/280**, 133-147.
- MARION L. & MARION P. (1975). — Contribution à l'étude écologique du lac de Grand-Lieu. *Soc. Sc. Nat. Ouest France*. 611 pp.
- MARION L. & MARION P. (1992). — *Cartographie végétale : Evolution de la Répartition des Macrophytes de la Cuvette du Lac de 1945 à 1991*. Université de Rennes I, Rennes. 70 pp.
- MARION L., PAILLISSON J.-M., ALLAIN J., CARPENTIER A., MARION P., PIERRES S. & BRIENT L. (1998). — *Impact du niveau d'eau sur la productivité des macrophytes flottants du Lac de Grand-Lieu*. Université de Rennes I, SNPN, Rennes. 82 pp.
- MARION L., MARION P., REEBER S., CARPENTIER A. & PONT Y. (2000). — *Dynamique de population et impact alimentaire de la colonie de Grands Cormorans du Lac de Grand-Lieu*. DNP, Université de Rennes I, 73 pp.
- MARQUISS M. & CARSS D.N. (1994). — *Avian Piscivores: basis for policy*. Bristol: National Rivers Authority Research and Development Report 461/8/NandY, 104 pp.
- MARTEIJN E.C.L. & DIRKSEN S. (1991). — Cormorants *Phalacrocorax carbo sinensis* feeding in shallow eutrophic freshwater lakes in The Netherlands in the non-breeding period: prey choice and fish consumption. In: M.R. Van Eerden & M. Zijlstra (eds) *Proceedings Workshop 1989 on Cormorants Phalacrocorax carbo*. Rijkswaterstaat Directorate Flevoland. Lelystad, pp. 135-155.
- MEIJER M.L., LAMMENS E.H.R.R., RAAT A.J.P., KLEIN BRETELER J.G.P. & GRIMM M.P. (1995). — Developments of fish communities in lakes after biomanipulation. *Netherlands Journal of Aquatic Ecology* **29**, 91-102.
- MOSS B., KORNIJÓW R. & MEASEY G.J. (1998). — The effects of nymphaeid (*Nuphar lutea*) density and predation by perch (*Perca fluviatilis*) on the zooplankton communities in a shallow lake. *Freshwat. Biol.* **39**, 689-697.
- MOSS B., MADGWICK J. & PHILLIPS G. (1997). — *A Guide to the Restoration of Nutrient-Enriched Shallow Lakes*. Wetlands International Publications, Norfolk. 180 pp.
- NELVA A., PERSAT H. & CHESSEL D. (1979). — Une nouvelle méthode d'étude des peuplements ichthyologiques dans les grands cours d'eau par échantillonnage ponctuel d'abondance. *CR. Acad. Sci. III-Vie* **289**, 1295-1298.
- NOORDHUIS R., MARTEIJN E.C.L., NOORDHUIS R., DIRKSEN S. & BOUDEWIJN T.J. (1997). — The trophic role of cormorants *Phalacrocorax carbo* in freshwater ecosystems in the Netherlands during the non-breeding period. *Ekologia Polska* **45**, 249-262.

- PAILLISSON J.M. & MARION L. (2001). — *Dynamique des Macrophytes Flottants du Lac de Grand-Lieu : Relations avec le Régime Hydraulique*. Université de Rennes I, Rennes. 43 pp.
- PERSAT H. & COPP R. (1990). — Electric fishing and point abundance sampling for the ichthyology of large rivers *in* : I.G. Cowx (Ed.). *Developments in Electric Fishing*. Fishing News Books, Oxford. P. 197-209
- PERSSON L. & CROWDER L.B. (1997). — Fish-habitat interactions mediated via ontogenetic niche shifts. *in* : E. Jeppesen, M. Søndergaard, M. Søndergaard & K. Christoffersen (Eds). *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer Verlag, New York. p. 3-23
- RANDALL R.G., MINNS C.K., CAIRNS V.W. & MOORE J.E. (1996). — The relationship between an index of fish production and submerged macrophytes and other habitat features at three littoral areas in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fish and Aquatic Sciences* **53 (Suppl. 1)**, 35-44.
- ROSSIER O. (1995). — Spatial and temporal separation of littoral zone fishes of Lake Geneva (Switzerland-France). *Hydrobiologia* **300/301**, 321-327.
- ROUSSEL J.M., BARDONNET A., HAURY J., BAGLINIERE J.L. & PREVOST E. (1998). — Végétation aquatique et peuplement pisciaire : approche expérimentale de l'enlèvement des macrophytes dans les radiers d'un cours d'eau breton. *B. Fr. Pêche Piscic.* **350/351**, 693-709.
- ROZAS L.P. & ODUM W.E. (1988). — Occupation of submerged aquatic vegetation by fishes: testing the roles of food and refuge. *Oecologia* **77**, 101-106.
- RUSSELL I.C., DARE P.J., EATON D.R. & ARMSTRONG J.D. (1996). — *Assessment of the problem of fish-eating birds in inland fisheries in England and Wales*. Report of the Directorate of Fisheries Research, Lowestoft, 130 pp.
- SAND-JENSEN K., & MEBUS J.R. (1996). — Fine-scale patterns of water velocity within macrophyte patches in streams. *Oikos* **76**, 169-180.
- SCHEFFER M. (1998). — *Ecology of Shallow Lakes*. Chapman and Hall, London. 357 pp.
- SUTER W. (1991). — Food and feeding of cormorants *Phalacrocorax carbo* wintering in Switzerland. In: M.R. Van Eerden M.R. & M. Zijlstra (eds) Proceedings workshop 1989 on cormorants *Phalacrocorax carbo*, Lelystad: Rijkswaterstaat, pp. 156-165.
- SYSTAT (1998). — *Systat 9.0 for Windows: Statistics*. SPSS Inc., Chicago.
- TESTARD P. (1995). — Rôle des macrophytes littoraux dans le fonctionnement des écosystèmes lacustres *in* : R. Pourriot & M. Meybeck (Eds). *Limnologie Générale*. Masson, Paris. p. 296-326.

- THIOULOUSE J., CHESSEL D., DOLEDEC S. & OLIVIER J-M. (1997). — ADE-4: a multivariate analysis and graphical display software. *Statistic Computer* **7**, 75-83.
- TSUCHIYA T. (1991). — Leaf life span of floating-leaved plants. *Vegetatio* **97**, 149-160.
- VAN DAM C. (1997). — Cormorants and commercial fisheries in the Netherlands. *Supplemento alle Ricerche di Biologia della Selvaggina* **26**, 333-341.
- VAN DOBBEN W.H. (1995). — The food of the cormorant *Phalacrocorax carbo sinensis*: old and new research compared. *Ardea* **83**, 139-142.
- VAN EERDEN M. & ZIJLSTRA M. (1997). — An overview of the species composition in the diet of Dutch cormorants with reference to the possible impact on fisheries. *Ekologia Polska* **45**, 223-232.
- VELDKAMP R. (1995). — The use of chewing pads for estimating the consumption of cyprinids by cormorants *Phalacrocorax carbo*. *Ardea* **83**, 135-138.
- WERNER E.E. (1986). — Species interactions in freshwater fish communities. Pp. 344-358., in : J. Diamond & T.J. Case (Eds). *Community Ecology*. Harper & Row, New-York. p. 344-358.