

# Conséquences de la présence d'espèces non natives sur la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques de plans d'eau

*Rapport final*

*Stéphanie Boulétreau, Aurélia Martino, Arthur Compin et  
Frédéric Santoul (EcoLab)*

*Avril 2012*

## **Contexte de programmation et de réalisation**

---

Les invasions biologiques sont considérées comme une pression majeure pour les milieux aquatiques. Ainsi, une stratégie Européenne est en cours de développement et une stratégie nationale est actuellement mise en œuvre afin de prévenir et limiter les impacts des espèces invasives. Cependant, la tâche est particulièrement délicate dans la mesure où le coût de gestion est souvent prohibitif et que parfois certaines espèces exotiques sont plébiscitées par certains acteurs.

Dans ce contexte, il apparaît nécessaire d'évaluer objectivement l'impact potentiel de ces espèces en se basant sur d'autres critères que leur caractère exotique et leur dynamique de colonisation. Travailler à l'échelle de l'écosystème apparaît dès lors comme une priorité. Pour se faire, une des pistes est de considérer l'ensemble du réseau trophique et de tester l'effet des espèces exotiques sur ce dernier.

## **Les auteurs**

---

*Stéphanie Boulétreau*  
Chercheur CDD  
*stephanie.bouletreau@univ-tlse3.fr*  
*EcoLab Université Toulouse 3, bât 4R1 31062 Toulouse cedex 9*

*Aurélia Martino*  
Doctorante  
*aurelia.martino@univ-tlse3.fr*  
*EcoLab Université Toulouse 3, bât 4R1 31062 Toulouse cedex 9*

Arthur Compin  
Assistant Ingénieur CNRS  
*arthur.compain@univ-tlse3.fr*  
*EcoLab Université Toulouse 3, bât 4R1 31062 Toulouse cedex 9*

Frédéric Santoul  
Enseignant Chercheur  
*frederic.santoul@univ-tlse3.fr*  
*EcoLab Université Toulouse 3, bât 4R1 31062 Toulouse cedex 9*

## **Les correspondants**

---

Onema : *Nicolas Poulet, Direction de l'Action Scientifique et Technique, nicolas.poulet@onema.fr*

Partenaire : *Frédéric Santoul, EcoLab, Université Toulouse 3, frederic.santoul@univ-tlse3.fr*

<b>Droits d'usage :</b>	<i>Accès libre</i>
<b>Couverture géographique :</b>	<i>Poitou-Charentes, Limousin, Auvergne, Aquitaine, Midi-Pyrénées, PACA</i>
<b>Niveau géographique :</b>	<i>National</i>
<b>Niveau de lecture :</b>	<i>Professionnels, experts</i>
<b>Nature de la ressource :</b>	<i>Document</i>

**Conséquences de la présence d'espèces non natives sur la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques de plans d'eau**  
*Rapport final*  
*Stéphanie Boulétreau, Aurélia Martino, Arthur Compin, Frédéric Santoul*

## Sommaire

<b>Résumé .....</b>	<b>4</b>
<b>Abstracts .....</b>	<b>5</b>
<b>Synthèse pour l'action opérationnelle.....</b>	<b>6</b>
<b>Corps du document .....</b>	<b>7</b>

**Conséquences de la présence d'espèces non natives sur la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques de plans d'eau**

Stéphanie Boulétreau, Aurélia Martino, Arthur Compin, Frédéric Santoul

RESUME

Résumé L'objectif de cette étude est de mieux évaluer le rôle trophique des espèces non-natives de poissons sur la structure des réseaux trophiques en utilisant les isotopes stables du carbone et/ou de l'azote. Plus précisément, il s'agissait de préciser le régime alimentaire des top-prédateurs selon leur statut (natif, non natif) et d'analyser les effets de la présence d'espèces non natives sur la longueur de la chaîne trophique, la diversité trophique et le recouvrement de niches trophiques.

Dix-neuf plans d'eau français, localisés du nord au sud entre les Deux-Sèvres et l'Ariège, et d'ouest en est entre les Landes et les Alpes-de-Haute Provence, ont été pêchés entre juin et septembre 2010 par les services de l'ONEMA et EcoLab. Les poissons capturés ont été mesurés et ont fait l'objet d'un prélèvement de nageoire ou de muscle pour l'analyse de la signature en isotopes stables du carbone et de l'azote. Dans le cas des plans d'eau échantillonnés par EcoLab, les invertébrés ont été également prélevés pour analyse isotopique afin de mesurer des longueurs de chaîne trophique.

Sur les 21 espèces répertoriées au total, 8 espèces de poissons ont été considérées comme non natives : le carassin *Carassius sp.*, les carpes commune et miroir *Cyprinus carpio*, la grémille *Gymnocephalus cernuus*, le poisson chat *Ameiurus melas*, la perche soleil *Lepomis gibbosus*, le sandre *Sander lucioperca* et le silure glane *Silurus glanis*. La proportion d'espèces non natives dans les plans d'eau variait entre 0 (3 plans d'eau) et 50% (2 plans d'eau).

Les communautés de poissons de plans d'eau sont soutenues à 70% par du carbone d'origine littorale, confirmant l'importance de la production benthique et des zones littorales dans le bilan énergétique des milieux lenticques.

Dans quasi tous les plans d'eau où le sandre est présent, ce dernier occupe le niveau trophique supérieur du fait de son régime alimentaire majoritairement piscivore et sa présence rallonge systématiquement la longueur de la chaîne trophique. En son absence, c'est le brochet qui occupe le niveau trophique supérieur sans que son régime alimentaire ne soit véritablement modifié : celui-ci consomme environ 50% d'écrevisses américaines quel que soit le plan d'eau. La position trophique de la perche est beaucoup plus variable selon que d'autres top-prédateurs sont présents. Le sandre exerce une forte pression de prédation sur la perche, capable en revanche d'occuper une position trophique particulièrement haute, par cannibalisme, en l'absence de sandre et de brochet.

Plus généralement, la présence d'espèces non natives dans les plans d'eau augmente non seulement la richesse spécifique mais surtout la diversité trophique des communautés piscicoles. La redondance trophique entre espèces natives et non natives est globalement très faible dans les plans d'eau. Visiblement, l'introduction d'espèces ne s'accompagne pas d'une simplification du réseau comme cela a pu être constaté ailleurs.

MOTS CLES

Invasions biologiques, plans d'eau français, sandre, isotopes stables

## ABSTRACT

---

The aim of this study was to evaluate the trophic role of non-native fish species in lakes on food web structure using carbon and nitrogen stable isotope analysis (SIA). We have investigated whether the dietary breadth of the top predators was affected by their status (native versus non-native) and whether the food web length, the trophic diversity and the trophic redundancy of fish communities were affected by the presence of non-native species.

ONEMA's regional services and EcoLab conducted electrical fishing in 19 South French lakes between June and September 2010. Total length was recorded for all fish and fin or muscle sample of fish were collected for SIA. In some lakes, SIA samples of available invertebrates were also collected as  $\delta^{15}\text{N}$  baseline for calculating food web lengths.

Seven fish species were considered as non-native species among the total of 21 recorded species: prussian carp *Carassius sp.*, common carp *Cyprinus carpio*, ruffe *Gymnocephalus cernuus*, black bullhead *Ameiurus melas*, pumpkinseed *Lepomis gibbosus*, pikeperch *Sander lucioperca* and wels catfish *Silurus glanis*. Non-native species proportion varied between 0 (3 lakes) and 50% (2 lakes).

Fish communities were mainly sustained by littoral carbon (70%), confirming the importance of benthic production and littoral areas in the energetic balance of lakes. Due to its mainly piscivorous diet, pikeperch did occupy the highest trophic position in every lake where it was present. Consequently, its presence systematically increased food web length. Without pikeperch, pike *Esox lucius* did occupy the highest trophic position but its diet did not substantially vary, consuming approx. 50% of crayfish *Orconectes limosus* in every lake. As for perch, its trophic position was varying as if other predators are present. Pikeperch exerted a strong predation pressure on perch but without pikeperch and pike, perch was able to occupy a very high trophic position through cannibalism.

More generally, non-native fish species in lakes not only increased the species richness but also the trophic diversity of fish community. Trophic redundancy between native and non-native species was low in the studied lakes. Species introduction in the studied lakes did not cause food web simplification as it has been already observed elsewhere.

### Key words

Biological invasions, lakes, pikeperch, stable isotopes, France

---

**Conséquences de la présence d'espèces non natives sur la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques de plans d'eau**  
*Stéphanie Boulétreau, Aurélia Martino, Arthur Compin, Frédéric Santoul*

## **Synthèse pour l'action opérationnelle**

### 1. Contexte de l'étude

L'Homme agit en modifiant fortement tous les écosystèmes et en en créant parfois même de nouveaux. Parmi les écosystèmes les plus impactés, les écosystèmes aquatiques figurent en première position en raison d'une demande accrue d'eau associée à la production agricole, aux besoins halieutiques et à la production d'énergie hydroélectrique. La disparition des habitats, les pollutions et l'augmentation des invasions biologiques sont les principales dégradations engendrées. Les écosystèmes aquatiques continentaux ont fait et font l'objet de nombreuses invasions du fait de la grande variabilité des conditions hydrologiques, de l'intensification du trafic fluvial et de la construction de canaux qui assurent de nouvelles connections entre hydrosystèmes.

Les poissons sont parmi les espèces les plus fréquemment introduites dans les écosystèmes d'eau douce en raison de leur intérêt pour les activités halieutiques, ornementales et de pêche. Les conséquences des introductions sont généralement très variables, de l'incapacité à s'établir ou de l'absence d'effet sur l'écosystème récepteur à un fort impact écologique observé à différents niveaux d'organisation biologique, du gène à l'écosystème. La question des interactions entre espèces indigènes et non natives continue de susciter de nombreuses interrogations, notamment pour les espèces de top-prédateurs. En effet, phénomène non aléatoire, l'introduction d'espèces concerne généralement des espèces de plus grosse taille que les espèces natives, espèces très souvent top-prédatrices susceptibles de remplacer les top-prédateurs natifs.

L'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote a connu un fort intérêt ces quelques dernières années dans l'étude des effets écologiques de l'introduction d'espèces de poissons d'eau douce non natifs. En effet, la mesure des signatures isotopiques ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) des organismes d'un réseau permet de reconstituer l'organisation de ce réseau et les interactions entre organismes. Or, les interactions interspécifiques d'ordre trophique conditionnent fortement les traits d'histoire de vie et le taux de survie des espèces et conditionnent le niveau de complexité du maillage du réseau et les variations des flux d'énergie et sein de ce réseau.

### 2. Objectifs et démarche

L'objectif de cette étude est de mieux évaluer le rôle trophique des espèces non natives de poissons sur la structure des réseaux de plans d'eau (lacs/étangs et zones humides artificiels) en utilisant les isotopes stables du carbone et de l'azote. Plus concrètement, nous avons cherché à évaluer le régime alimentaire des top-prédateurs selon leur statut (natif ou non natif) et à analyser les

effets de la présence d'espèces non natives sur la longueur de la chaîne trophique, la diversité trophique et le recouvrement de niches.

Des prélèvements de nageoire ou de muscle ont été réalisés pour l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote dans 19 plans d'eau localisés globalement dans la moitié sud de la France, entre juin et septembre 2010, par 4 délégations interrégionales (DIR) de l'ONEMA (12 plans d'eau) et par le laboratoire EcoLab (7 plans d'eau). Tous les poissons capturés ont été mesurés. Le suivi assuré par le laboratoire EcoLab a consisté en des pêches aux filets (mailles 60, 40 et 15 mm) à 2 ou 3 reprises (mars, juin et septembre). L'échantillonnage piscicole a été complété par des prélèvements d'invertébrés, manuels, au filet et à la benne Ekman. L'échantillonnage effectué par les services territoriaux de l'ONEMA a été réalisé à l'occasion des campagnes d'évaluation du peuplement piscicole selon le protocole normalisé CEN 14757.

La richesse spécifique est comprise entre 3 et 11 selon les plans d'eau, la proportion d'espèces non natives dans les plans d'eau variant de 0 (3 plans d'eau) à 50% (2 plans d'eau). Ont été considérées comme non natives les espèces dites exotiques, i.e. provenant d'un autre continent, les espèces transloquées au sein d'un même continent, en gardant bien à l'idée que, selon l'échelle géographique considérée, la définition du statut puisse être discutable. Sur les 20 espèces de poisson répertoriées, 7 d'entre elles sont non natives : le carassin *Carassius sp.*, la carpe commune *Cyprinus carpio*, la grémille *Gymnocephalus cernuus*, le poisson chat *Ameiurus melas*, la perche soleil *Lepomis gibbosus*, le sandre *Sander lucioperca* et le silure glane *Silurus glanis*.

### 3. Principaux résultats

- Dans tous les plans d'eau où il est présent, le sandre est un super-prédateur du fait de son régime alimentaire majoritairement piscivore (entre 60 et 90%). La présence de cette espèce non native rallonge systématiquement la longueur de la chaîne trophique des plans d'eau. Un faible recouvrement de niches trophiques est observé entre l'espèce introduite et les 2 autres espèces natives top-prédatrices, le brochet et la perche.

- En l'absence de sandre, c'est le brochet qui occupe le niveau trophique supérieur sans que son régime alimentaire ne soit véritablement modifié par rapport à celui observé lorsque le sandre est présent. Aucun shift manifeste vers les Cyprinidés n'est observé, le brochet consomme environ 50% d'écrevisses américaines et 50% de poissons.

- La position trophique de la perche est beaucoup plus variable et semble dépendre de la présence des 2 autres top-prédateurs (sandre et le brochet). Le sandre exerce une forte pression de prédation sur la perche, qui peut représenter dans certains cas plus de 50% de son régime alimentaire. En l'absence de sandre et de brochet, la perche occupe une position très haute, par piscivorie stricte et cannibalisme.

- Les réseaux trophiques des plans d'eau sont principalement soutenus par du carbone d'origine littorale (à 70%). Un résultat qui renforce l'importance de la production benthique et des zones littorales dans le bilan énergétique des lacs.

- Plus généralement, la présence d'espèces non natives dans les plans d'eau étudiés augmente non seulement la richesse spécifique mais surtout la diversité trophique au sein des communautés piscicoles. La redondance trophique entre espèces natives et non natives est globalement très faible dans les plans d'eau. Visiblement, l'introduction d'espèces ne s'accompagne pas d'une simplification du réseau comme cela a pu être constaté ailleurs, dans les lacs africains par exemple, suite à l'introduction de la perche du Nil.

#### 4. Limites de l'étude et perspectives

Les interactions trophiques décrites dans le présent rapport sont le résultat d'introductions d'espèces établies depuis plusieurs années. Le schéma expérimental idéal pour identifier précisément les effets de l'introduction d'espèces serait de pouvoir disposer d'un état initial (de référence) avant introduction et d'expérimenter l'introduction par biomanipulation. Cette expérimentation a été réalisée dans le cadre de cette étude mais elle a malheureusement échoué puisqu'aucun top-prédateur introduit n'a été recapturé.

L'absence quasi systématique d'état initial peut être compensée par un effort d'échantillonnage de réseaux plus soutenu permettant de comparer davantage de situations. Une base de données a été constituée à partir de la littérature afin d'appliquer le calcul des métriques de richesse et de diversité fonctionnelle développées dans le présent rapport à d'autres milieux lotiques et lenticules pour confirmer ou non, sur le plan international, les premières tendances décrites ici. Les analyses sont en cours et les premiers résultats font l'objet d'une communication orale « *Patterns of trophic diversity in freshwater fish communities : stable isotope metaanalysis* » à l'occasion du congrès ISOECOL (International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies) à Brest du 20 au 24 août 2012.

Il est enfin important de préciser que les résultats obtenus dans ce programme de recherche concernent les communautés piscicoles de plans d'eau et ne permettent pas de généraliser nos résultats à d'autres modèles biologiques et d'autres milieux.

#### Remerciements :

Nous tenons à remercier les délégations interrégionale de l'ONEMA ainsi que les Fédérations de Pêche et de Protection des Milieux Aquatiques de l'Ariège, du Lot et du Tarn et Garonne pour leurs collaborations durant ce programme de recherche.

#### Pour en savoir plus :

Boulêtreau S, Martino A, Compin A et Santoul F. (2012). Conséquences de la présence d'espèces non natives sur la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques de plans d'eau, rapport final, 36p.

Contact : frederic.santoul@univ-tlse3.fr



# 1. Contexte et problématique scientifique

---

L'érosion de la biodiversité observée depuis ces dernières décennies est principalement attribuée à l'influence des activités humaines (Ramade 1999). La question des effets de l'anthropisation est désormais centrale de l'Ecologie (Loreau et al. 2006) et au cœur du concept d'anthropocène défini par Revkin (1992) puis repris par Crutzen et Stoemer (2000) pour désigner une nouvelle ère géologique succédant à l'Holocène : celle des deux derniers siècles écoulés au cours desquels l'Homme a acquis la capacité de modifier son environnement à grande échelle *via* l'agriculture ou l'urbanisation par exemple (voir aussi Zalasiewicz et al. 2008). Si ce concept largement utilisé en géologie (e.g. Steffen et al. 2004) suscite encore de nombreux débats, il a le mérite d'illustrer à quel point l'Homme agit désormais sur la biosphère, le contenant (*sensus stricto*) et sur son contenu, la biodiversité.

L'Homme agit en modifiant fortement tous les écosystèmes et en en créant parfois même de nouveaux (Duvigneaud 1980). Parmi les écosystèmes les plus impactés, les écosystèmes aquatiques figurent en première position en raison d'une demande accrue d'eau associée à la production agricole, aux besoins halieutiques et à la production d'énergie hydroélectrique (Dynesius et Nilsson 1994). Les dégradations engendrées sont principalement la disparition des habitats, les pollutions et l'augmentation des invasions biologiques (Vitousek et al. 1997 ; Dudgeon et al. 2006). Les écosystèmes aquatiques continentaux ont fait et font l'objet de nombreuses invasions (Moyle 1999 ; Cohen 2002) du fait de la grande variabilité des conditions hydrologiques, de l'intensification du trafic fluvial et de la construction de canaux qui assurent de nouvelles connections entre les hydrosystèmes (Bij de Vaate et al. 2002).

## 1.1. Les introductions d'espèces piscicoles

Les poissons sont parmi les espèces les plus fréquemment introduites dans les écosystèmes d'eau douce en raison de leur intérêt pour les activités halieutiques, ornementales et de pêche (Copp et al. 2005 ; García-Berthou et al. 2005). Les conséquences des introductions sont généralement très variables, de l'incapacité à s'établir ou de l'absence d'effet sur l'écosystème récepteur (Gozlan 2008) à un fort impact écologique observé à différents niveaux d'organisation biologique, du gène à l'écosystème (Cucherousset & Olden 2011). Les effets mis en évidence se manifestent par la perte de biodiversité, l'homogénéisation (e.g. Rahel 2000 ; Olden 2006), l'introduction de pathogènes (e.g. Gozlan et al. 2005) et l'hybridisation (e.g. Allendorf et al. 2001 ; Cucherousset et al. 2008). Comme les faits scientifiques confirmant ou infirmant l'impact des espèces non natives sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème restent à établir de manière objective dans la plupart des cas (e.g. E. Tabacchi ; <http://www.ecolab.ups-tlse.fr>), la

question des interactions entre espèces indigènes et non natives continue de susciter de nombreuses interrogations : l'introduction d'une espèce non native est-elle à l'origine de modifications de la biodiversité ? Peut-elle avoir un rôle positif ? Est-elle associée à un dysfonctionnement de l'écosystème ? La présence d'espèces non natives peut-elle avoir un caractère indicateur de modifications du milieu ? Du fait du caractère non aléatoire du phénomène, l'introduction d'espèces concerne généralement des espèces de plus grosse taille que les espèces natives (Blanchet et al. 2010). C'est le cas du silure (Sylväranta et al. 2010) en France. La taille du corps est un trait biologique important susceptible d'affecter la structure et la dynamique des écosystèmes (Woodward et al. 2005). Les espèces introduites sont souvent des top-prédateurs qui peuvent donc remplacer les top-prédateurs natifs ou augmenter la richesse spécifique des top-prédateurs.

## 1.2. L'isotopie écologique

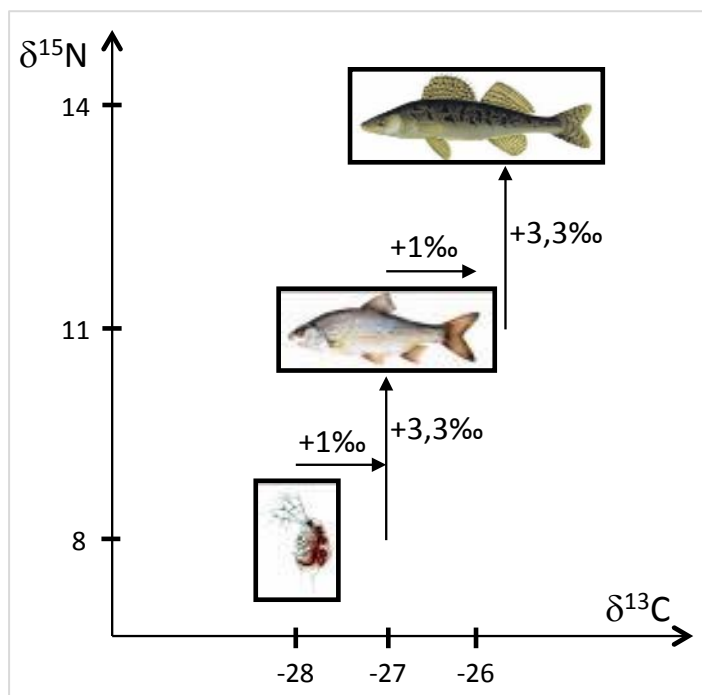
Les isotopes sont des atomes qui ont le même nombre de protons et d'électrons mais qui diffèrent par leur nombre de neutrons et donc par leur masse atomique. Les isotopes stables se distinguent des radioisotopes car ils ne se désintègrent pas. La différence de masse atomique entre isotopes permet de distinguer les isotopes d'un même élément par spectrométrie de masse ou par centrifugation. Le rapport isotopique  $R$  d'un élément est égal au rapport de masses de l'isotope lourd de cet élément sur son isotope léger. Par exemple, le rapport isotopique du carbone est égal au rapport des masses du  $^{13}\text{C}$  sur le  $^{12}\text{C}$  et celui de l'azote, au rapport des masses du  $^{15}\text{N}$  sur le  $^{14}\text{N}$ . La teneur en isotope stable d'un échantillon, encore appelée *signature isotopique*, est exprimée grâce au delta isotopique ( $\delta$ ) qui correspond à la différence entre le rapport isotopique  $R$  d'un échantillon et celui d'un standard (la Pee Dee Belemnite pour le carbone et le diazote atmosphérique pour l'azote), divisé par le rapport isotopique du standard et exprimé en pour mille.

Largement développée par les Sciences de la Terre, la mesure des teneurs en isotopes stables naturellement présents dans le matériel biologique a connu un développement sans précédent en Ecologie au cours de la dernière décennie (Griffiths 1998) pour répondre à des problématiques se déclinant de l'échelle moléculaire à l'échelle des écosystèmes (Rundel et al. 1988). Le développement des techniques de traçage des isotopes stables a rendu l'analyse isotopique plus accessible aux chercheurs (Lajtha et Michener 1994). Dans le domaine de l'écologie animale, et plus particulièrement des poissons, ce sont les problématiques liées aux migrations d'individus (dispersion, cycles de vie impliquant des changements de milieu) et aux ajustements trophiques au sein des communautés (niveau trophique des individus ou espèces, impact d'espèces introduites, changements ontogénétiques de régime alimentaire, plasticité) qui

ont suscité le plus grand nombre de travaux (Hansson et al. 1997). En particulier, l'utilisation des isotopes stables dans l'étude des effets écologiques des espèces de poissons d'eau douce non natifs a connu un fort intérêt ces quelques dernières années (Cucherousset et al. 2011).

Les signatures isotopiques ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) des organismes d'un réseau permettent de reconstituer ce réseau et les interactions entre organismes. La consommation d'une proie par un consommateur correspond à un transfert d'énergie de la proie vers le consommateur. L'isotope lourd étant moins dégradé que l'isotope léger au cours d'une réaction chimique, le transfert d'énergie se manifeste par une augmentation de la signature isotopique du consommateur, augmentation égale à la valeur du fractionnement isotopique de l'élément considéré. Or, pour un élément considéré, ce fractionnement est relativement conservé d'un niveau trophique à l'autre. Les taux de fractionnement sont estimés en moyenne à 1 ‰ sur le carbone et 3,3 ‰ sur l'azote (Post 2002 ; Inger et al. 2010 ; Cucherousset et al. 2011). La mesure des signatures isotopiques d'un consommateur et de ces proies potentielles et la conservation du taux de fractionnement d'un niveau trophique à l'autre permettent d'identifier la ou les proies assimilées par le consommateur (**figure 1**). Tous les tissus n'assimilant pas à la même vitesse, l'assimilation peut être étudiée à des échelles de temps plus ou moins grandes selon le tissu analysé. Les signatures isotopiques des tissus du plasma ou du foie, caractérisés par un renouvellement protéique plus élevé, sont le reflet de l'intégration d'apports alimentaires plus récents que celles de l'os ou du muscle par exemple, qui présentent des taux d'assimilation plus faibles.

Les interactions interspécifiques d'ordre trophique conditionnent fortement les traits d'histoire de vie et le taux de survie des espèces. Plus généralement, ces interactions conditionnent le niveau de complexité du maillage du réseau et les variations des flux d'énergie et sein de ce réseau (Benke et al. 1984).



**figure 1.**

Reconstitution d'une chaîne trophique simplifiée à partir des signatures isotopiques.

### 1.3. Questions et démarche

L'objectif de cette étude est de mieux évaluer le rôle trophique des espèces non natives de poissons sur la structure des réseaux en utilisant les isotopes stables du carbone et/ou de l'azote, leurs signatures isotopiques pouvant être interprétées indépendamment ou non. Plus précisément, nous chercherons à préciser le régime alimentaire des top-prédateurs selon leur statut et à analyser les effets de la présence d'espèces non natives sur la longueur de la chaîne trophique, la diversité trophique et le recouvrement de niches.

Nous avons choisi de cibler comme milieux d'études les plans d'eau, terme générique regroupant dans le projet deux entités typologiques du SDAGE, les lacs/étangs et zones humides artificielles. Ils offrent un panel de situations assez diversifiées témoignant notamment d'actions anthropiques plus ou moins prononcées pouvant être visibles au niveau de la morphologie du site et des communautés qu'ils accueillent. En tant que milieux relativement fermés, ils donnent la possibilité de mieux cerner les communautés en place et les mécanismes d'interactions qui les régissent.

## 2. Méthodologie

---

### 2.1. Modèles de mélange et régime alimentaire

L'application de modèles de mélange à plusieurs sources (ou « mixing models ») aux signatures isotopiques de l'ensemble des organismes d'un réseau trophique permet de calculer la proportion de différentes sources de nourriture dans le régime alimentaire d'un consommateur. Le modèle SIAR (Stable Isotope Analysis in R, Parnell et al. 2010) disponible à partir du CRAN (Comprehensive R Archive Network Site - <http://cran.r-project.org/.SIAR>) basé sur les inférences bayésiennes (fonction *siarsolomcmc4*, 500000 itérations) a été retenu pour estimer la contribution des proies (écrevisse *Orconectes limosus*, cyprinidés et perches *Perca fluviatilis* (de petite taille <200 mm) dans le régime alimentaire des top-prédateurs. Ont été considérés comme prédateurs les brochets *Esox lucius* et sandres *Sander lucioperca* de longueur supérieure à 100 mm (à noter que la grande majorité des poissons capturés ont des tailles >300 mm correspondent à des tailles d'individus à maturité, en moyenne 376 mm pour le brochet et 354 mm pour le sandre d'après FishBase ; <http://www.fishbase.org/>). Pour les perches, la présence de « nanisme » associé à un manque de nourriture disponible en cas de populations denses rend difficile le choix d'une limite de taille. Les densités de perches observées dans les milieux étudiés n'étant pas particulièrement élevées, la limite de taille de 200 mm a été définie à partir de l'analyse directe des données isotopiques comme étant la taille qui discriminent le mieux les perches selon leur régime alimentaire.

Dans un second temps, le même modèle (SIAR) a été ensuite appliqué pour définir le régime alimentaire des proies (consommateurs secondaires) préalablement identifiées dans le régime alimentaire des top-prédateurs en considérant trois sources de nourriture selon l'origine du carbone : littorale (e.g. larves d'éphémères, écrevisses juvéniles, lymnées), pélagique (e.g. zooplancton) ou profonde (e.g. matière en décomposition, chironomes). La signature  $\delta^{13}\text{C}$  à la base des réseaux trophiques littoraux est effectivement globalement plus enrichie en  $^{13}\text{C}$  (donc plus élevée) qu'à la base des réseaux trophiques pélagiques (France 1995). Cela permet en lac notamment de distinguer plusieurs types de source d'énergie, celle associée à une production d'énergie littorale par les algues fixées et la matière détritique et celle associée à une production pélagique par le phytoplancton. La valeur de  $\delta^{13}\text{C}$  est aussi utilisée pour différencier le processus photosynthétique majoritaire des plantes (ex.  $\text{C}_3$  versus  $\text{C}_4$ , France and Peters 1997) à la base des réseaux trophiques.

## 2.2. Position trophique et longueur de chaîne

Les signatures isotopiques de la base des réseaux trophiques varient d'un écosystème à l'autre (Vander Zanden & Rasmussen 1999). Il est donc impossible de déterminer si le changement de signature isotopique d'un consommateur est lié à un changement de son régime alimentaire ou à une variation de la signature isotopique de ses proies. La comparaison de plusieurs réseaux trophiques suppose donc de standardiser les signatures isotopiques par rapport à un niveau trophique de référence, appelé ligne de base. La signature isotopique des consommateurs primaires est la plus souvent choisie comme ligne de base dans les écosystèmes aquatiques car sa variabilité temporelle est plus faible que celle des producteurs primaires (Cabana & Rasmussen 1996).

La méthode la plus simple d'estimation de la position trophique d'un consommateur secondaire (cs) est la suivante :

$$\lambda + \frac{(\delta_{15}N_{cs} - \delta_{15}N_{base})}{\Delta_n}$$

avec  $\lambda$  la position trophique de l'organisme de base (égale à 2 pour un consommateur primaire), et  $\Delta_n$  l'enrichissement en  $\delta^{15}N$  par niveau trophique ou taux de fractionnement.

Lorsque la source azotée est issue de plusieurs réseaux trophiques (pélagique et littoral par exemple) et c'est le cas en lac, la position trophique est estimée à partir de ces 2 lignes de base (base 1 et base 2) selon l'équation de Post (2002a):

$$\lambda + \frac{(\delta_{15}N_{cs} - [\delta_{15}N_{base1} \times \alpha + \delta_{15}N_{base2} \times (1 - \alpha)])}{\Delta_n}$$

avec  $\alpha$ , la proportion d'azote chez le consommateur qui dérive de la base 1 du réseau, estimée de la manière suivante :

$$\frac{\delta_{15}C_{cs} - \delta_{15}C_{base2}}{\delta_{15}C_{base1} - \delta_{15}C_{base2}}$$

La base 1 est constituée des organismes du compartiment littoral et la base 2, des organismes du compartiment pélagique.

La longueur d'une chaîne trophique (ou *Food Chain Length, FCL*) est le nombre de transferts trophiques entre la base et le haut d'un réseau trophique (Post 2002b). Cette métrique de la structure verticale d'un réseau affecte fortement la structure (Pace et al. 1999) et les fonctions de l'écosystème (Duffy et al. 2005). La *FCL* est d'ailleurs considérée comme une caractéristique

importante des communautés et l'identification des facteurs qui la déterminent, une préoccupation centrale de l'écologie (Pimm 1982).

Plusieurs hypothèses sont discutées pour expliquer le déterminisme de la *FCL*. La première hypothèse évoque, sur la base de considérations « énergétiques », une limitation du nombre de niveaux trophiques au sein d'une chaîne par la disponibilité énergétique. Cette hypothèse de « *productivity hypothesis* » (Hutchinson 1959) prédit des chaînes plus longues dans des environnements plus productifs. L'hypothèse de « *productive-space hypothesis* » développée par Schoener (1989) propose d'associer à l'effet de la productivité celui de la taille de l'écosystème prédisant une augmentation de la *FCL* avec le produit de la taille de l'écosystème et de la productivité mesurée par unité de surface. Les études qui ont cherché à tester l'hypothèse énergétique dans différents écosystèmes indiquent des résultats contradictoires. En lacs, Vander Zanden et al. (1999) et Post et al. (2000) ne montrent aucun effet de la productivité (spatialisée ou pas) sur la *FCL* mais une corrélation directe entre la *FCL* et la taille de l'écosystème (« *size ecosystem hypothesis* »). Une troisième hypothèse importante, celle de la « perturbation » (*disturbance hypothesis*) ou de la stabilité environnementale (*environmental stability*) est aussi avancée, prédisant une augmentation de la *FCL* avec la stabilité environnementale dans l'écosystème. Si plusieurs hypothèses sont avancées, les mécanismes structurants la *FCL* ne sont encore pas clairement définis.

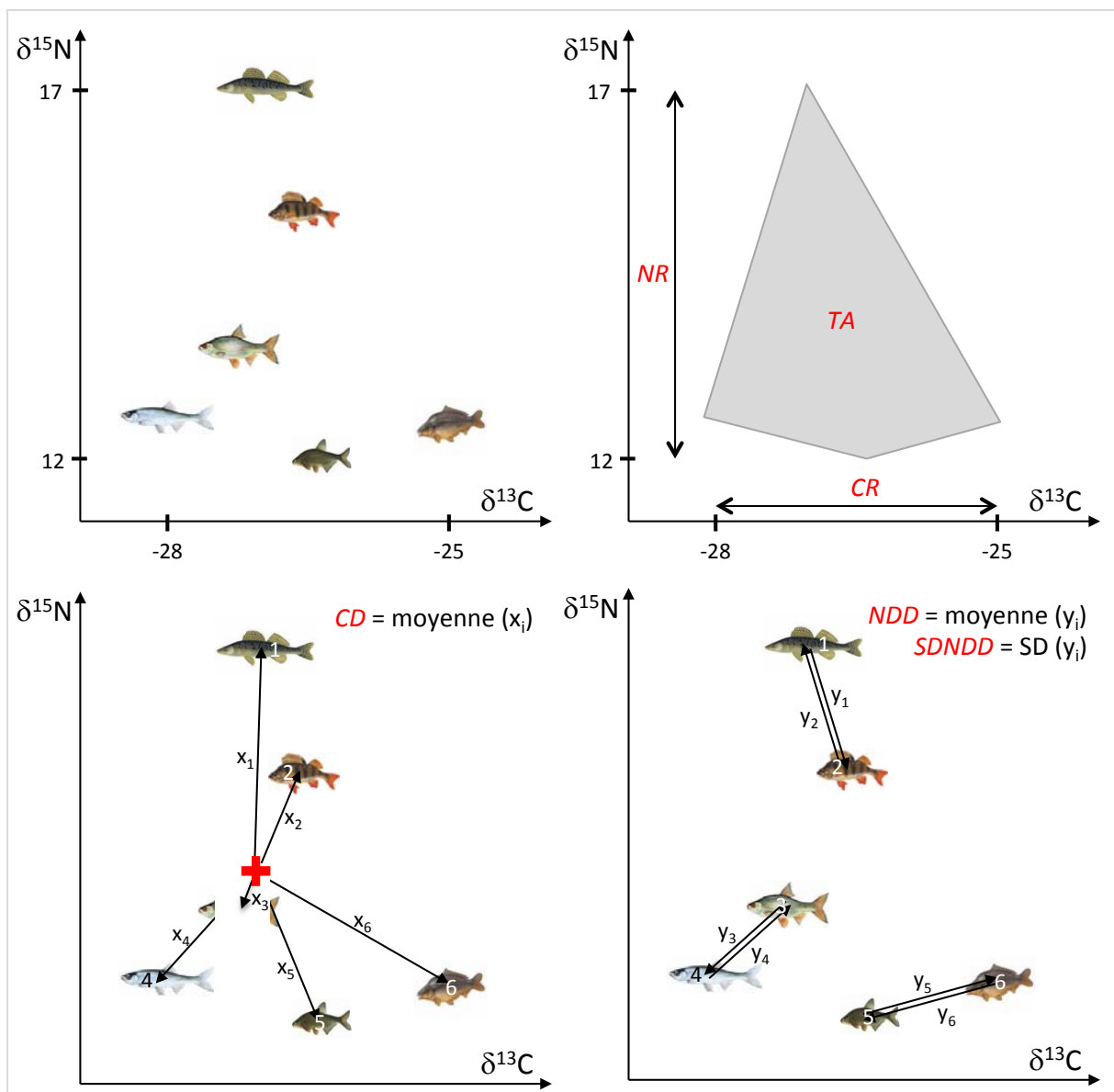
La *FCL* égale à la position trophique maximale observée dans chaque réseau trophique (Post et al. 2000) a été calculée dans les plans d'eau où une ligne de base était disponible (**tableau 1**).

### 2.3. Métriques de Layman

La niche trophique d'une espèce est la somme des interactions trophiques qui lient l'espèce avec les autres dans un écosystème. Les signatures isotopiques ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) d'un individu étant le résultat de l'ensemble des interactions trophiques qui impliquent cet individu, elles peuvent être utilisées comme un moyen pour caractériser 2 composantes trophiques de la niche, aspect formalisé dans le concept de niche isotopique (Newsome et al. 2007). En particulier, nous avons calculé les 6 métriques descriptives de la structure trophique à l'échelle de la communauté piscicole établies d'après Layman (2007) et explicitées graphiquement dans la **figure 2**. Les 4 premières métriques sont des mesures de l'espace défini par les 2 dimensions du bi-plot  $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$  :

- $\delta^{15}\text{N}$  range (NR) : distance entre l'espèce la plus enrichie et l'espèce la plus appauvrie en  $\delta^{15}\text{N}$ , NR est une représentation verticale d'un réseau trophique ;

- $\delta^{13}\text{C}$  range (CR) : distance entre l'espèce la plus enrichie et l'espèce la plus appauvrie en  $\delta^{13}\text{C}$ , des valeurs élevées de CR sont plutôt caractéristiques de réseaux trophiques où les ressources de base sont multiples ;
- total area (TA) : aire de la surface convexe déterminée par toutes les espèces au sein du bi-plot  $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$ , TA représente la totalité de l'espace trophique occupé;
- mean distance to centroid (CD) : moyenne des distances euclidiennes entre chaque espèce et le centroïde de toutes les espèces (moyenne des signatures isotopiques), CD est une mesure de la diversité trophique au sein d'un réseau.



**figure 2.** Représentation graphique de la signification des métriques de Layman (2007)

Les 2 autres métriques sont le reflet de la position relative d'une espèce par rapport aux autres et constituent une estimation de la redondance trophique :



- *mean nearest neighbor distance* (NND) : moyenne des distances qui séparent les espèces avec leur plus proche voisine, NDD caractérise selon les cas la tendance à l'agrégation ou à la dispersion des espèces au sein du réseau.
- *standard deviation of nearest neighbor distance* (SDNND) : écart-type des distances, SDNND est une mesure de la régularité/homogénéité du groupe d'espèces.

Le calcul des métriques a été programmé sous R en utilisant le code SIBER (Stable Isotope Bayesian Ellipses in R, fonction *siber.hull.metrics*) intégré au package SIAR par Jackson et al. (2010).

#### 2.4. Plans d'eau, échantillonnage et analyses

Des prélèvements de nageoire ou de muscle ont été réalisés pour l'analyse des isotopes stables du carbone et de l'azote dans 19 plans d'eau français (**figure 3**), entre juin et septembre 2010, par 4 délégations interrégionales (DIR) de l'ONEMA pour 12 plans d'eau et par le laboratoire EcoLab pour les 7 autres (**tableau 1** ; cf page 12).

Le suivi assuré par le laboratoire EcoLab a consisté en des pêches aux filets (mailles 60, 40 et 15 mm) à 2 ou 3 reprises (mars, juin et septembre). Tous les poissons capturés ont été mesurés et ont fait l'objet d'un prélèvement de nageoire ou de muscle. L'échantillonnage piscicole a été complété par des prélèvements d'invertébrés, manuels, au filet et à la benne Eckman. Le rendement des pêches réalisées à Guirande étant beaucoup trop faible (quelques poissons seulement), ce plan d'eau n'a finalement pas été considéré dans l'étude.

L'échantillonnage effectué par les services territoriaux de l'ONEMA a été réalisé à l'occasion des campagnes d'évaluation du peuplement piscicole selon le protocole normalisé CEN 14757, qui consistent en une pêche aux filets maillants (benthiques et/ou pélagiques) et la mesure de la longueur des poissons capturés.

La superficie, le périmètre et l'altitude des plans d'eau ont été obtenus par calcul en utilisant MapInfo® Professional v11.0 à partir des cartes BD Carthage (<http://www.sandre.eaufrance.fr/>). La profondeur maximale et l'année de mise en eau ont été collectées auprès des délégations de l'ONEMA ou dans la littérature grise (**tableau 1**).

Les échantillons destinés aux analyses isotopiques ( $n = 242$ ) ont été conservés à  $-20^{\circ}\text{C}$  puis broyés et séchés ( $60^{\circ}\text{C}$  pendant 48 h) avant d'être envoyés pour analyse au Cornell Isotope Laboratory (COIL, Ithaca, NY). Les signatures isotopiques d'une partie des échantillons (provenant de Castillon, Esparron, Salagou, Charpal et Estrade), conservés par erreur dans l'éthanol, ont été corrigées en appliquant les facteurs de correction établis par Kelly et al. (2006) pour plusieurs espèces de poissons d'eau douce (facteurs de correction appliqués :  $+0,21$  pour  $\delta^{13}\text{C}$  et  $-0,14$  pour  $\delta^{15}\text{N}$ ).



**figure 3.** Localisation des plans d'eau.

La densité de poissons exprimée en nombre de poissons pour 100 m<sup>2</sup> de filet par h (CPUE) a été convertie en kg (/100 m<sup>2</sup>/h) en appliquant, pour chaque espèce, la relation longueur/poids établie par la DIR Centre, Poitou-Charentes de l'ONEMA pour les poissons d'eau douce de France (Tomanova 2010).

## 2.5. Recherche bibliographique

Le nombre de plans d'eau échantillonnés étant limité, nous avons cherché à compléter les résultats expérimentaux par des données issues de la littérature. Une base de données a été constituée pour approfondir la relation *FCL* et statut de l'espèce top-prédatrice (native ou non native). La sélection des articles a été effectuée à partir d'une recherche dans la base ISI Web of

Knowledge depuis la plateforme bibliographique BiblioVie mise en ligne par le CNRS (<https://auth.inist.fr/>) en utilisant les mots-clés : « freshwater » AND « stable isotope » AND « food web ». Une fois identifiés, les articles ont été conservés selon le critère de publication des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  du top-prédateur et d'un consommateur primaire dans un écosystème lentique. Vingt-trois publications (sur 272) parues entre 1995 et 2011 ont répondu à ce critère permettant le calcul de 38 valeurs de *FCL* supplémentaires.

**tableau 1.** Caractéristiques de l'échantillonnage et description morphologique des plans d'eau.

P : poisson ; LB : ligne de base. DIR 4 : Poitiers ; DIR 6 : Clermont ; DIR 7 : Toulouse ; DIR 8 : Montpellier

Plan d'eau	Date échantillonnage	Protocole pêche	Prélèvement isotopie	Opérateur	Superficie (ha)	Périmètre (km)	Profondeur max (m)	Altitude (m)	Date mise en eau	1 <sup>ère</sup>
<b>Astarac</b>	15/06/10	CEN 14757	P	DIR7	161	10,8	14	243	1976	
<b>Bariousses</b>	30/08/10	CEN 14757	P	DIR6	86	8,7	22,5	512	1951	
<b>Candes</b>	01/07/10	Vidange	P	EcoLab	11	2,3	15	441	-	
<b>Castillon</b>	14/09/10	CEN 14757	P	DIR8	487	31,9	95	880	1948	
<b>Charpal</b>	29/07/10	CEN 14757	P	DIR8	183	9	15	1328	1934	
<b>Duhort-Bachen</b>	05/07/10	CEN 14757	P	DIR7	48	6,5	21	135	1987	
<b>Enchanet</b>	26/08/10	CEN 14757	P	DIR6	376	44,2	66,5	432	1950	
<b>Esparron</b>	28/09/10	CEN 14757	P	DIR8	255	22,1	54	357	1967	
<b>Estrade</b>	21/07/10	CEN 14757	P	DIR8	251	19	31	228	1979	
<b>Filheit</b>	03, 06, 09/10	-	P, LB	EcoLab	52	7,7	13	315	1995	
<b>Gensac</b>	03, 06, 09/10	-	P, LB	EcoLab	43	4,3	12	129	-	
<b>Gouyre</b>	06, 09/10	-	P, LB	EcoLab	60	6,2	20	130	1988	
<b>Hagetmau-Monségur</b>	28/06/10	CEN 14757	P	DIR7	47	5,5	13	130	1993	
<b>Mas Chaban</b>	05/07/10	CEN 14757	P	DIR4	136	13,4	30	215	1995	
<b>Mondély</b>	03, 06, 09/10	-	P, LB	EcoLab	40	4,2	24	380	1980	
<b>Salagou</b>	06/07/10	CEN 14757	P	DIR8	726	27,4	51,5	137	1971	
<b>Tolermé</b>	06, 09/10	-	P, LB	EcoLab	34	4,7	20	530	1990	
<b>Touche Poupard</b>	31/08/10	CEN 14757	P	DIR4	136	23,4	20	128	2000	

### 3. Résultats et Discussion

#### 3.1. Description des communautés piscicoles

Sur les 20 espèces de poisson échantillonnées dans les plans d'eau, 7 d'entre elles sont considérées comme des espèces non natives (**tableau 2**). Nous avons choisi le terme de non-natif regroupant les notions d'espèces exotiques (d'un continent à l'autre) et transloquées (au sein d'un même continent), en gardant bien à l'idée que, selon l'échelle géographique considérée, la définition du statut puisse être discutable. Notre étude étant clairement concentrée à une large moitié sud, zone dans laquelle aucune population de cette espèce n'est considérée comme native, la grémille est considérée comme non native (transloquée) même si des populations natives sont présentes dans le nord-est de la France

**tableau 2.** Liste des espèces échantillonnées et abréviations

Nom commun	Nom scientifique	Code	Statut
ablette	<i>Alburnus alburnus</i>	ABL	Native
barbeau	<i>Barbus barbus</i>	BAF	Native
brème bordelière	<i>Abramis bjoerkna</i>	BRB	Native
brème commune	<i>Abramis brama</i>	BRE	Native
brochet	<i>Esox lucius</i>	BRO	Native
carassin	<i>Carassius</i> sp.	CAS	Non native
carpe commune	<i>Cyprinus carpio</i>	CCO	Non native
carpe miroir	<i>Cyprinus carpio</i>	CMI	Non native
chevaine	<i>Leuciscus cephalus</i>	CHE	Native
gardon	<i>Rutilus rutilus</i>	GAR	Native
goujon	<i>Gobio gobio</i>	GOU	Native
grémille	<i>Gymnocephalus cernuus</i>	GRE	Non native
ombre commun	<i>Thymallus thymallus</i>	OBR	Native
poisson chat	<i>Ameiurus melas</i>	PCH	Non native
perche	<i>Perca fluviatilis</i>	PER	Native
perche soleil	<i>Lepomis gibbosus</i>	PES	Non native
rotengle	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	ROT	Native
sandre	<i>Sander lucioperca</i>	SAN	Non native
tanche	<i>Tinca tinca</i>	TAN	Native
silure glane	<i>Silurus glanis</i>	SIL	Non native
truite commune	<i>Salmo trutta</i>	TRF	Native

La richesse spécifique est comprise entre 3 (Mondély et Filheit) et 11 (Bariousses et Gensac) selon les plans d'eau (**tableau 3**). La proportion d'espèces non natives dans les plans d'eau étudiés varie entre 0 (Charpal, Esparron et Mondély) et 50% (Gouyre et Hagetmau-Monségur). Néanmoins, des problèmes d'échantillonnage nous ont obligés à considérer certaines informations avec précaution (**tableau 3**). Suite au vol d'une partie des filets à Mondély et Filheit, les richesses spécifiques et CPUE (et biomasses) très faibles sont probablement sous-évaluées dans ces plans d'eau. Dans plusieurs plans d'eau, la capture au filet d'un poisson n'a pas été systématiquement suivie d'un prélèvement de tissu pour les analyses isotopiques. La conservation des échantillons des premiers jours de pêche à 4°C n'étant pas toujours possible, seuls les échantillons des dernières pêches ont été conservés. Dans l'ensemble des plans d'eau échantillonnés par l'ONEMA excepté Charpal, la communauté piscicole analysée en isotopie n'est donc pas exactement représentative de la communauté piscicole du plan d'eau. En particulier, les données provenant d'Esparron, Mas Chaban et Touche Poupard correspondent à des situations où la biomasse des poissons non représentés en isotopie dépasse 20% de la biomasse totale et où les poissons non considérés sont des top-prédateurs. Avec une biomasse manquante supérieure à 10% de la présence de top-prédateurs dans les espèces manquantes, les cas de Castillon, Estrade et Salagou sont à considérer eux aussi avec précaution.

**tableau 3.** Caractéristiques des peuplements piscicoles dans les plans d'eau.

Les densités et biomasses présentées à Filheit, Gensac, Gouyre, Mondély et Le Tolerme sont une moyenne des densités et biomasses de juin et septembre 2010. Sur la droite du tableau, sont indiquées les espèces manquantes i.e. présentes dans le plan d'eau (pêchées) mais non analysées et, ce que représente leur absence en densité et en biomasse relatives. En gris clair : données partielles - résultats à considérer avec précaution. En rouge : espèces de top-prédateurs manquantes.

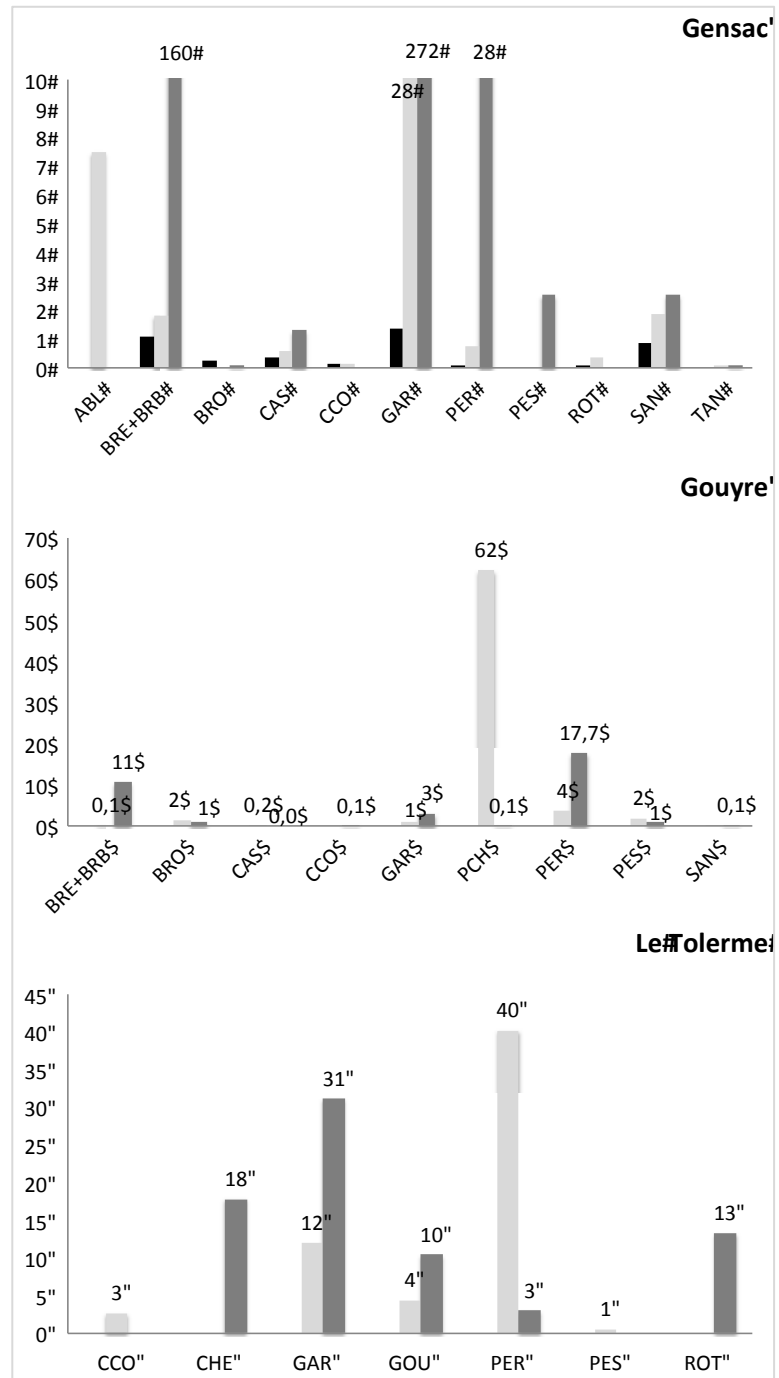
Plan d'eau	Richesse spécifique	Proportion non natives	Densité	Biomasse	Espèces manquantes	Densité manquante	Biomasse manquante
		%	nb/100m <sup>2</sup> /h	kg/100m <sup>2</sup> /h		%	%
<b>Astarac</b>	6	33	221	6,6	ABL, CAS, CCO	1	19
<b>Bariousses</b>	11	27	62,8	5,6	CMI, CCO	<1	19
<b>Candes</b>	7	29	n.a.	n.a.	-	0	0
<b>Castillon</b>	6	17	24,7	2,6	BRE, <b>BRO</b> , GOU, TAN, TRF	5	18
<b>Charpal</b>	5	0	50,3	5,8	-	0	0
<b>Duhort-Bachen</b>	5	40	50,8	4,5	<b>BRO</b> , CCO, ROT	1	8
<b>Enchanet</b>	9	44			<b>BRO</b> , CHE, PES	<1	1
<b>Esparron</b>	6	0	21,8	1,1	ABL, CHE, GRE, OBR, PES	12	37
<b>Estrade</b>	4	25	83,7	6,1	ABL, BRE, <b>BRO</b> , CCO, CMI, GRE	13	15
<b>Filheit</b>	3	33	5	0,3	-	0	0
<b>Gensac</b>	11	36	254	38,1	-	0	0
<b>Gouyre</b>	10	50	52	5,1	-	0	0
<b>Hagetmau-Monségur</b>	8	50	84	5,2	<b>BRO</b>	<1	<1
<b>Mas Chaban</b>	4	25	323	7,8	ABL, BRB, BRE, <b>BRO</b> , CMI, <b>SAN</b>	10	65
<b>Mondély</b>	3	0	40	1,9	-	0	0
<b>Salagou</b>	6	33	119	7,7	BRB, <b>BRO</b> , PCH, ROT, <b>SIL</b>	7	17
<b>Tolerme</b>	7	29	68	5,3	-	0	0
<b>Touche Poupard</b>	6	33	167	4,7	BRE, <b>BRO</b> , PES, <b>SAN</b>	4	27

### 3.1.1. Dynamique saisonnière des peuplements piscicoles

Trois prélèvements ont été effectués à Gensac, au Gouyre et Le Tolermé en mars, juin et septembre pour évaluer la dynamique saisonnière des peuplements. La richesse spécifique du peuplement piscicole évaluée lors des pêches ne varie globalement pas d'une saison à l'autre. En revanche, un effet saisonnier marqué est observé sur les valeurs absolues des CPUE et biomasse spécifiques et globales.

**figure 4.**

Densités de poissons prélevés par heure et pour 100 m<sup>2</sup> de filet (CPUE) par espèce à Gensac, Gouyre et Le Tolermé en mars (noir), juin (gris clair) et septembre (gris foncé) 2010.

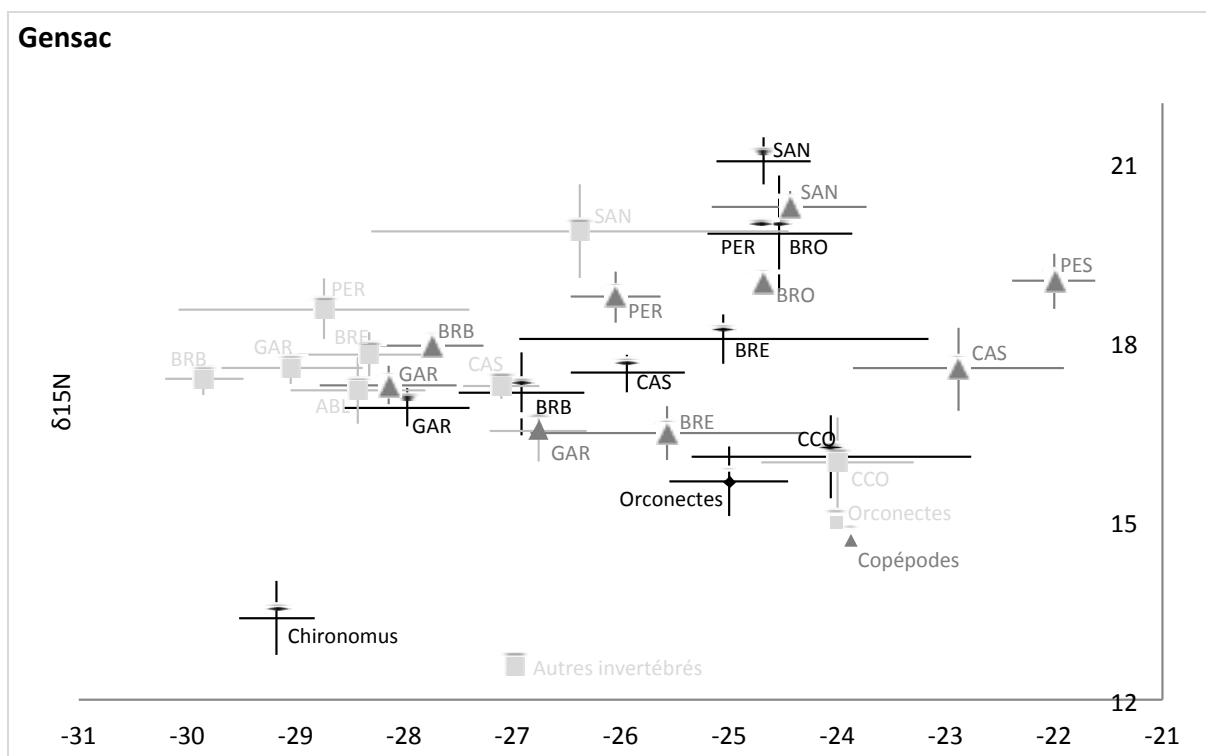




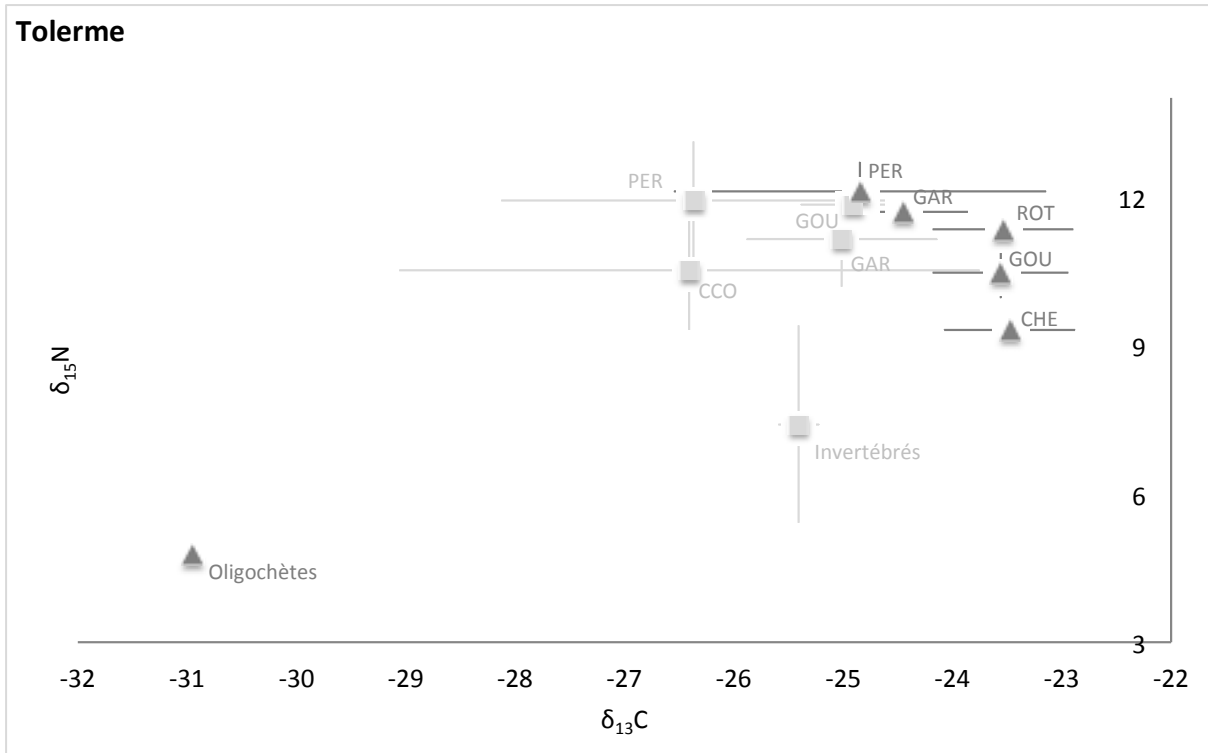
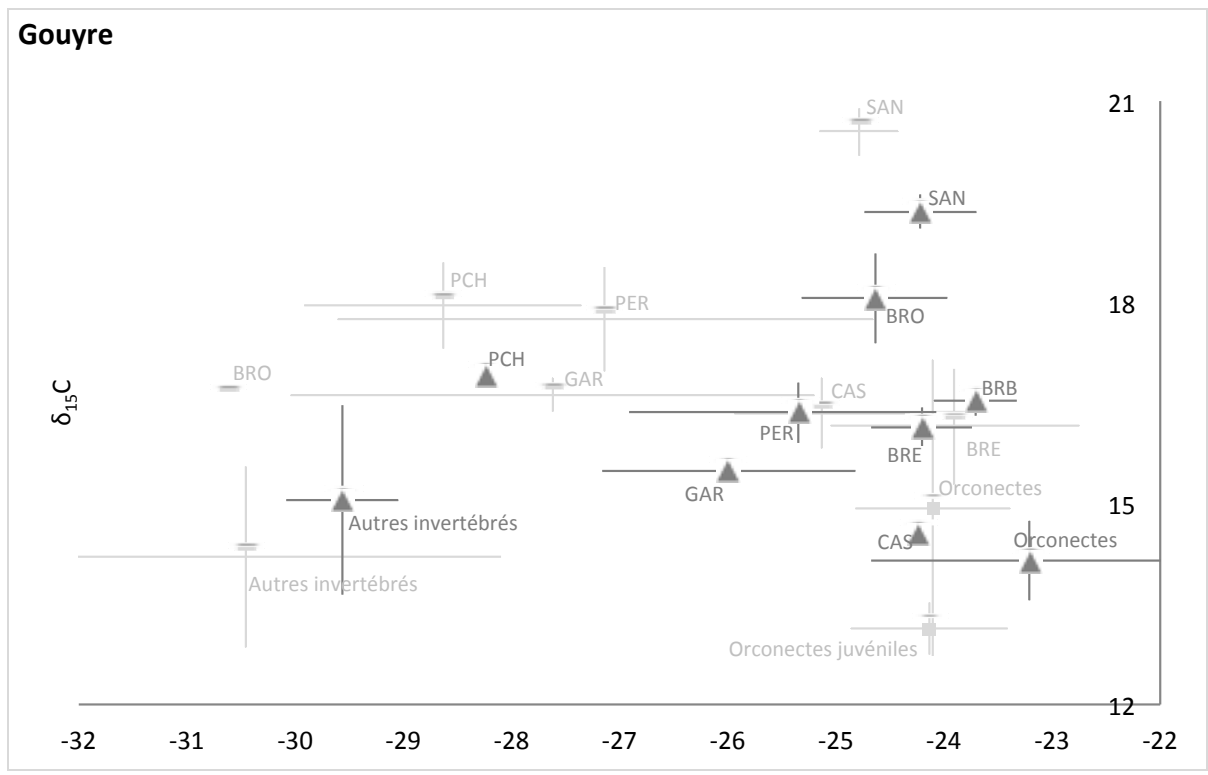
A Gensac par exemple, la densité totale de poissons capturés par heure varie de 4,3 poissons pour 100 m<sup>2</sup> de filet en mars contre 467 en septembre (**figure 4**). Pour ne citer que le cas de top-prédateurs, la représentation relative de la perche en densité varie entre 5% en juin et 52% en septembre à Gouyre (entre 4 et 21% en biomasse relative) et entre 4% en septembre et 67% en juin au Tolerme (entre 22 et 36% en biomasse relative). Cette forte variabilité saisonnière du peuplement est une limite de l'échantillonnage ponctuel et passif pour décrire au mieux la communauté piscicole et très probablement aussi les interactions trophiques. Ces variations observées étaient attendues et ne sont pas un résultat nouveau compte tenu de la sélectivité du mode de pêche utilisé.

### 3.1.2. Dynamique saisonnière des interactions trophiques

La variabilité saisonnière s'observe aussi sur la position des différentes espèces dans le bi-plot des signatures isotopiques (**figure 5**). Comme l'indique l'échelle de l'axe des ordonnées, 3 niveaux trophiques espacés d'un écart de 3 pour mille environ dans leur valeur de  $\delta^{15}\text{N}$  peuvent être considérés, plus nettement à Gensac et au Gouyre. A Gensac par exemple, ces 3 niveaux trophiques correspondent aux niveaux Chironomes ( $\delta^{15}\text{N}$  de 13), gardon/brème/carpe commune ( $\delta^{15}\text{N}$  de 16) et sandre/brochet/perche ( $\delta^{15}\text{N}$  de 19). La différence entre les valeurs absolues du  $\delta^{15}\text{N}$  des top-prédateurs de Gensac/Gouyre (21) et Tolerme (12) confirme l'intérêt d'une standardisation par les lignes de base pour comparer un réseau à l'autre. Une baisse globale du  $\delta^{13}\text{C}$  est observée en juin par rapport à septembre ou mars.



**figure 5.** Bi-plots des signatures isotopiques (moy ±SD) des espèces de poisson et d'invertébrés prélevés en mars (noir), juin (gris clair) et septembre (gris foncé) 2010



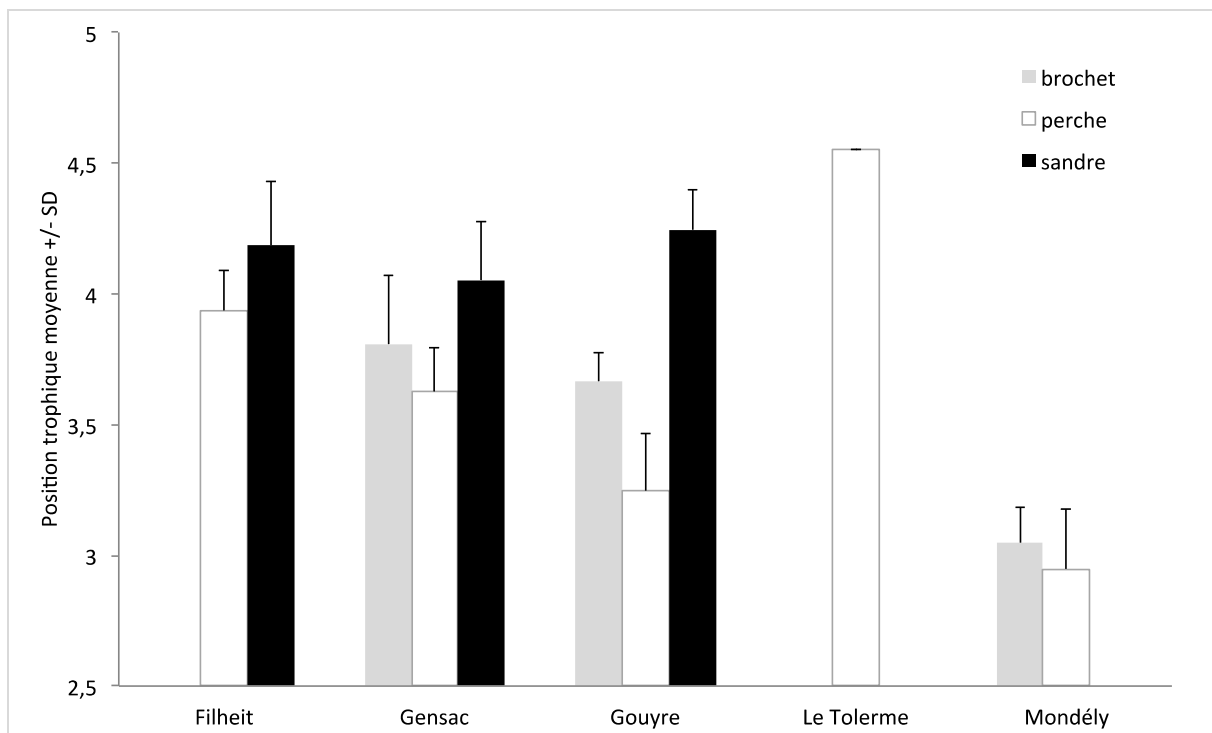
Suite figure 5.

## 3.2. Les top-prédateurs

### 3.2.1. Position trophique et longueur de chaîne

Quelle que soit la saison, si le sandre est présent, il occupe le niveau trophique supérieur du réseau trophique à Gensac et au Gouyre (**figure 5**). Ce résultat est généralisable à la quasi majorité des plans d'eau où le sandre est présent (dans 10 sur 12). Les 2 plans d'eau où le sandre n'est pas situé au sommet du réseau sont l'Astarac et Hagetmau. A l'Astarac, le sandre est très légèrement supplanté par un seul individu de perche (échantillonnage trop restreint) et à Hagetmau, c'est la grémille qui occupe la position supérieure. Dans les 3 plans d'eau où le sandre est absent, c'est le brochet qui occupe la position suprême (Charpal et Mondély) et la perche au Tolerme, où le brochet est absent.

Dans les cas où le calcul des positions trophiques est possible, les statistiques montrent que la position trophique ( $\pm$ SD) du sandre de  $4,12 (\pm 0,23)$  est significativement supérieure à celle du brochet ( $3,35 \pm 0,38$ ) et de la perche ( $3,51 \pm 0,5$ ) (Mann-Whitney Test,  $P=0,000$  ; **figure 6**).



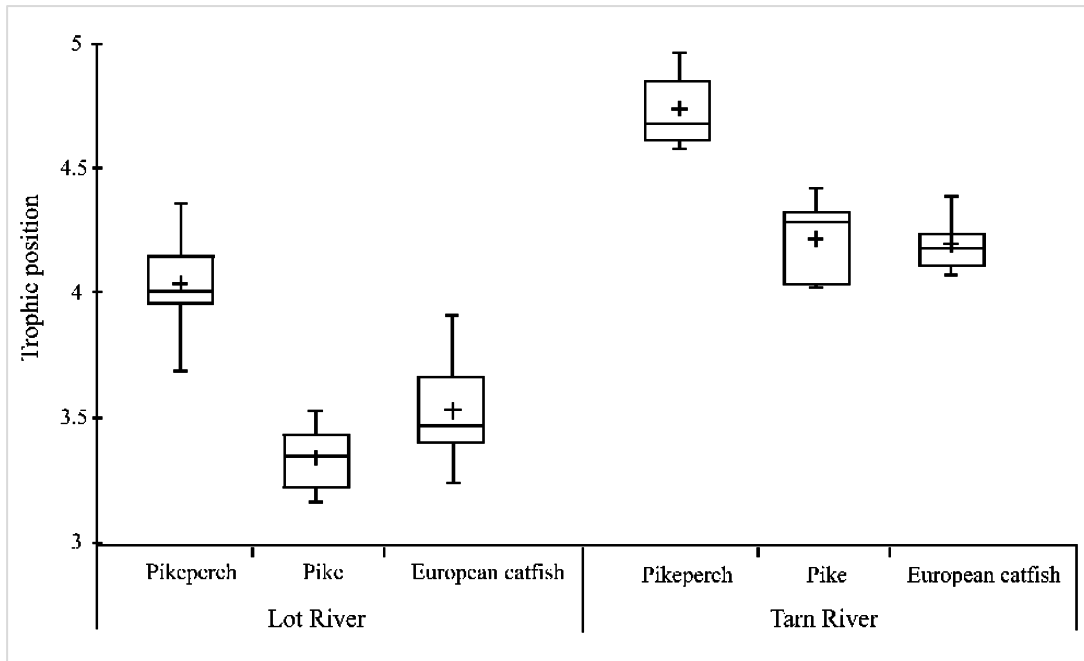
**figure 6.** Positions trophiques (moyenne  $\pm$  SD) du sandre, du brochet et de la perche dans les réservoirs de Filheit, Gensac, Gouyre, Le Tolerme et Mondély.

Ces observations démontrent la position de supra-prédateur du sandre constatée en milieu lotique dans le Tarn et le Lot (Kopp et al. 2009 ; **figure 7**) et reportée en lac (Campbell 1992).

Cette suprématie est attribuée aux préférences alimentaires du sandre assez strictement piscivore sur des poissons omnivores comme le gardon (*Rutilus rutilus*), l'ablette (*Alburnus alburnus*) ou l'éperlan (*Osmerus eperlanus*) (Goubier 1976) et voire, chez les sandres de taille supérieure, pour des poissons piscivores comme la perche (Keskinen et al. 2004 ; Kangur et al. 2007). Le cannibalisme est par ailleurs présenté comme une explication de cette position suprême des réseaux trophiques (Kangur & Kangur 1998 ; Argillier et al. 2003) pour les individus de taille >250 mm (Campbell 1992).

L'hypothèse de l'existence d'une position trophique supérieure lorsque le top-prédateur (sandre) est non natif est confortée dans les quelques cas étudiés ici. Nous avons cherché à tester cette hypothèse à d'autres situations de la littérature. Malheureusement, la proportion très déséquilibrée de top-prédateurs natifs (32/38 positions trophiques calculées) par rapport aux top-prédateurs non natifs (4/32) ne permet pas de tester cette hypothèse. En cause, un biais taxonomique et géographique associé notamment à l'intérêt patrimonial des Salmonidés très largement étudiés en Amérique du Nord. Dans les articles sélectionnés, les Salmonidés représentent en effet la majorité des espèces en haut des réseaux trophiques étudiées (47%) devant les Cyprinidés (11%) et 48% des publications relatent des situations localisées en Amérique du Nord.

Alors que la position trophique du brochet ne change pas significativement d'une saison à l'autre (Kruskal-Wallis Test,  $P=0,182$ ) et d'un réservoir à l'autre excepté à Mondély ( $P=0,394$ ), les positions trophiques de la perche varient très significativement d'une saison et d'un réservoir à l'autre ( $P=0,000$ ). Si les positions du brochet et de la perche ne diffèrent pas significativement (Mann Whitney test,  $P=0,256$ ), la perche a une position trophique inférieure à celle du brochet lorsqu'ils sont tous les deux présents (Gensac, Gouyre et Mondély ; **figure 6**). En revanche, la position trophique de la perche peut être très élevée (4,55) comme au Tolerme où l'espèce est seule top-prédatrice.



**figure 7.** Positions trophiques du sandre, du brochet et du silure dans le Lot et le Tarn.

La croix indique la moyenne, la ligne centrale représente la médiane, les niveaux inférieur et supérieur de la boîte à moustache correspondent intervalles de confiance de 25 et 75% et les niveaux inférieur et supérieur de la barre d'erreur correspondent aux valeurs minimale et maximale de la position trophique. Graphique extrait de Kopp et al. (2009).

### 3.2.2. Régime alimentaire des top-prédateurs

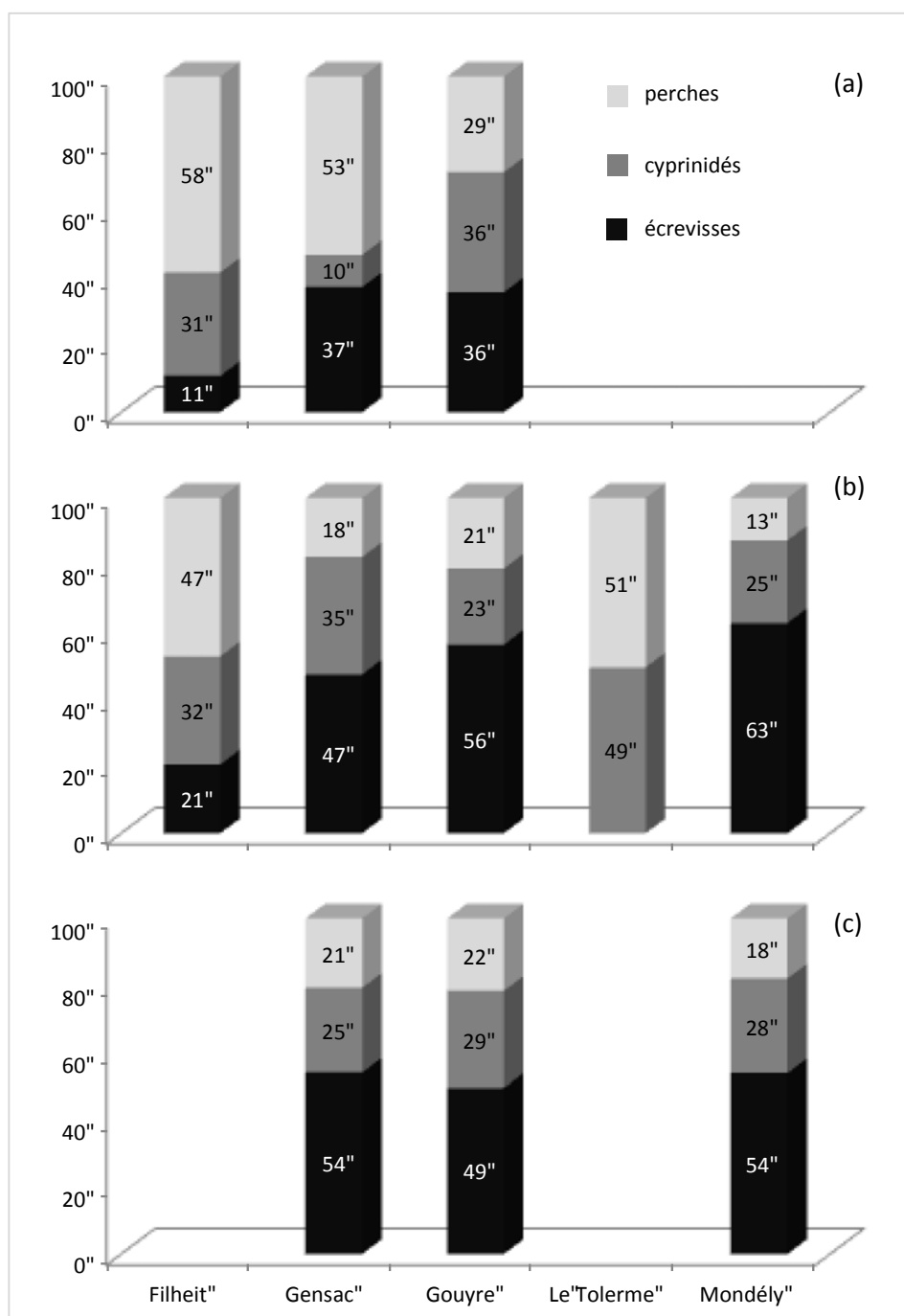
Le régime alimentaire du sandre, du brochet et de la perche a été évalué lorsque l'échantillonnage des proies était complet. Il n'a cependant pas pu être évalué pour différentes saisons, les top-prédateurs et l'intégralité des proies n'étant pas systématiquement présents dans l'échantillonnage. Les données de juin et septembre ont été regroupées.

Les poissons représentent en moyenne entre 60 et 90% environ du régime alimentaire du sandre (**figure 8a**). Légèrement inférieure à celle des Cyprinidés au Gouyre, la proportion de perches dans le régime alimentaire du sandre dépasse assez largement (53 et 58%) celles des Cyprinidés (10 et 31%) à Gensac et Filheit respectivement.

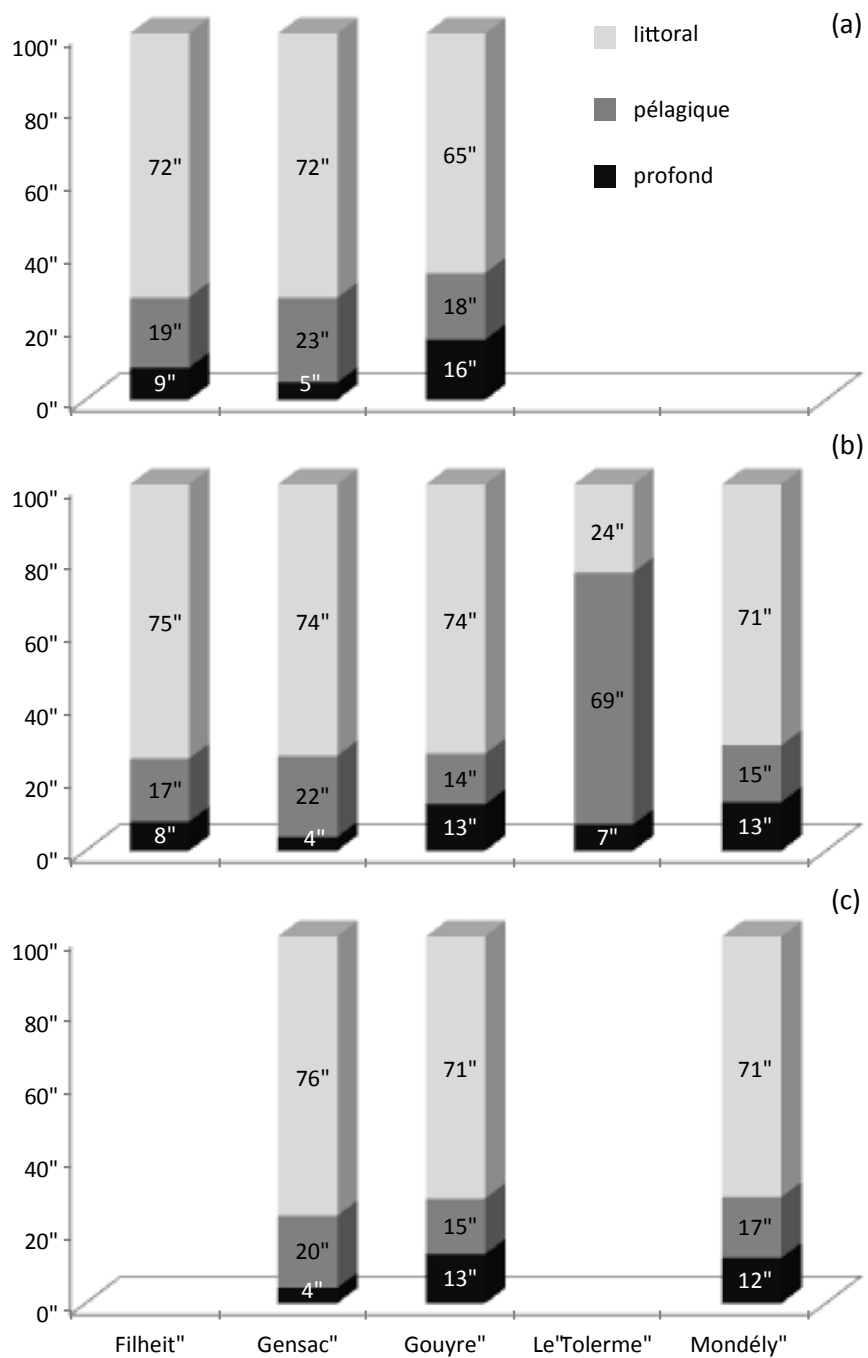
Excepté au Tolerme où les écrevisses sont absentes, la proportion d'écrevisses dans le régime alimentaire du brochet et de la perche atteint ou dépasse les 50% dans le régime alimentaire de la perche et du brochet à Gensac, Gouyre et Mondély (**figure 8b, 8c**). Au Tolerme, les perches sont strictement piscivores et largement cannibales puisque les perches de petite taille représentent 50% de leur régime alimentaire (**figure 8b**). La piscivorie stricte des perches au Tolerme explique la valeur élevée de la position trophique de cette espèce dans ce plan d'eau (**figure 6**). Quant à la position supra-prédatrice du sandre démontrée précédemment, elle

s'explique par une proportion de poissons supérieure dans son régime alimentaire par rapport au régime alimentaire du brochet et de la perche.

Les top-prédateurs occupent des réseaux trophiques dont l'origine du carbone est majoritairement littorale à 70% excepté au Tolerme où le compartiment pélagique est plus représenté (**figure 9**).



**figure 8.** Proportion moyenne d'écrevisses (noir), de cyprinidés (gris foncé) et de perches (gris clair) dans le régime alimentaire du sandre (a), de la perche (b) et du brochet (c) dans les plans d'eau de Filheit, Gensac, Gouyre, Le Tolerme et Mondély.



**figure 9.** Proportion moyenne de carbone d'origine profonde (noir), pélagique (gris foncé) et littorale (gris clair) dans le régime alimentaire du sandre (a), de la perche (b) et du brochet (c) dans les réservoirs de Filheit, Gensac, Gouyre, Le Tolerme et Mondély.

### 3.3. Niche trophique

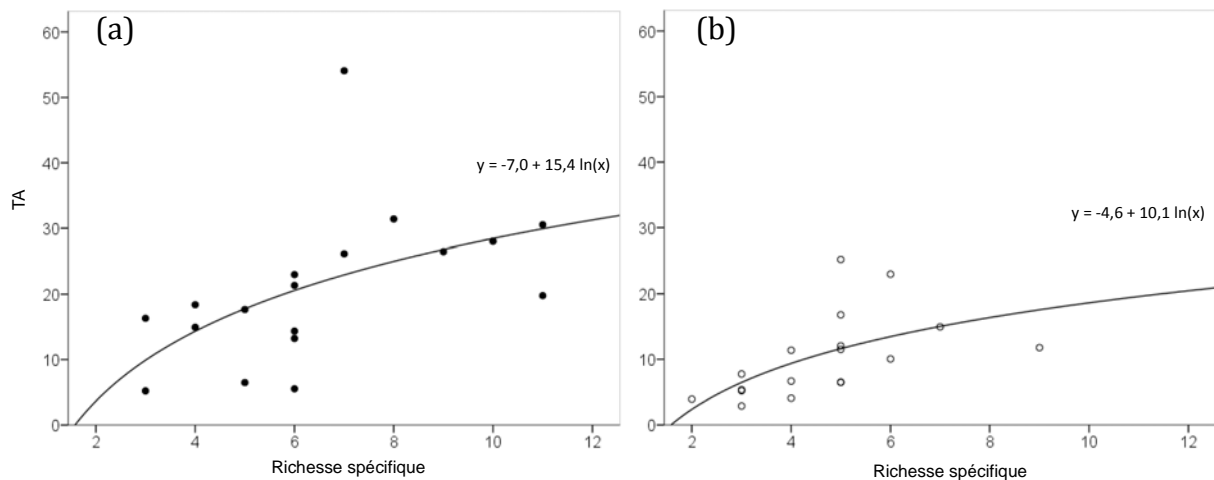
L'espace trophique occupé par la communauté piscicole (ou richesse trophique) représenté par TA (**tableau 4**) varie selon les plans d'eau de 5,21 (Mondély) à 54,06 (Candes). La **figure 10** montre une relation logarithmique significative entre richesse trophique et richesse spécifique avec (a,  $R^2=0,28$  ;  $P=0,026$ ) et sans considérer les espèces non natives (b,  $R^2=0,33$  ;  $P=0,012$ ). A richesse spécifique égale, la présence d'espèces non natives semble faire augmenter davantage la valeur de TA, comme l'attestent les valeurs des coefficients des équations (figure 10).

**tableau 4.** Métriques de Layman des communautés piscicoles des plans d'eau. NR :  $\delta^{15}N$  range ; CR :  $\delta^{13}C$  range ; TA : total area ; CD : mean distance to centroid ; NND : mean nearest neighbor distance ; SDNND : standard deviation of nearest neighbor distance.

En gris clair : données partielles - résultats à considérer avec précaution du fait de l'échantillonnage.

Plan d'eau	NR	CR	TA	CD	NND	SDNND	RS	%NN
<b>Astarac</b>	2,84	3,70	5,53	1,15	0,53	0,26	6	33
<b>Bariousses</b>	5,62	5,56	19,79	1,68	0,52	0,50	11	27
<b>Candes</b>	10,08	17,69	54,06	2,97	0,76	1,70	7	29
<b>Castillon</b>	3,90	7,02	13,23	1,87	0,55	0,32	6	17
<b>Charpal</b>	4,07	3,04	6,48	1,31	0,48	0,29	5	0
<b>Duhort-Bachen</b>	4,39	8,83	17,66	2,26	0,56	0,79	5	40
<b>Enchanet</b>	6,15	8,00	26,49	2,01	0,68	0,43	9	44
<b>Esparron</b>	10,58	12,64	23,00	3,53	1,09	1,72	6	0
<b>Estrade</b>	7,02	5,42	18,40	1,90	0,82	0,95	4	25
<b>Filheit</b>	4,52	4,60	16,32	1,75	0,65	0,37	3	33
<b>Gensac</b>	5,28	9,03	30,52	2,37	0,32	0,26	11	36
<b>Gouyre</b>	6,44	7,25	28,02	1,99	0,39	0,30	10	50
<b>Hagetmau- Monségur</b>	6,06	12,45	31,40	3,36	0,92	0,52	8	50
<b>Mas Chaban</b>	4,37	7,35	14,94	2,25	1,11	0,62	4	25
<b>Mondély</b>	3,76	3,43	5,21	1,26	0,43	0,14	3	0
<b>Salagou</b>	4,28	5,81	14,35	1,79	0,60	0,41	6	33
<b>Tolermé</b>	5,61	9,08	26,18	1,58	0,42	0,60	7	29
<b>Touche Poupard</b>	4,94	7,82	21,35	2,42	0,53	0,34	6	33





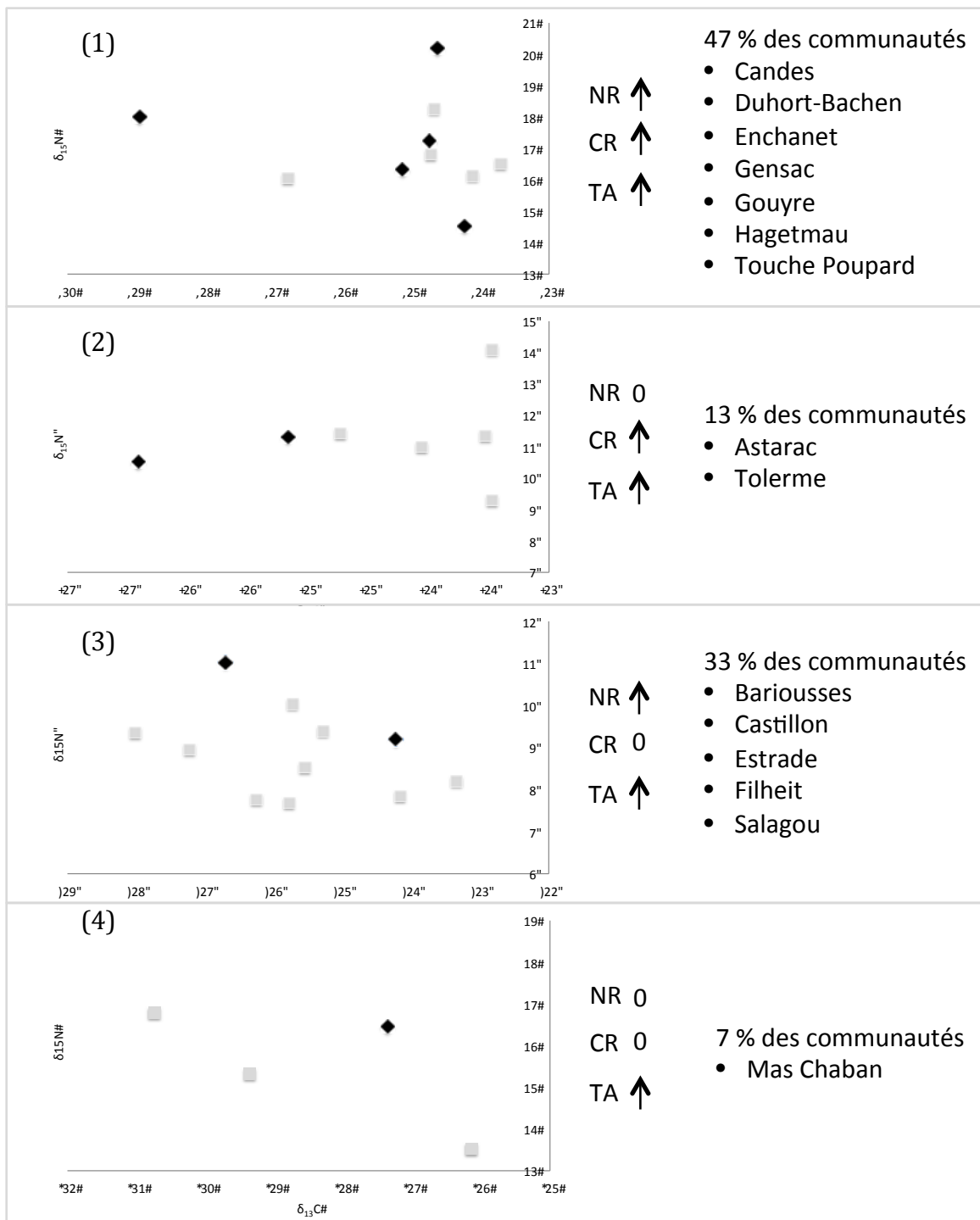
**figure 10.**

Relation entre richesse trophique (TA) et richesse spécifique des communautés piscicoles des plans d'eau en présence (a) et en absence des espèces non natives (b).

Pour toutes les communautés constituées d'espèces non natives ( $n=15$ ), l'inclusion de celles-ci dans le calcul de TA augmente la valeur de TA selon les 4 schémas illustrés dans la **figure 11**. L'augmentation de TA est associée à une augmentation de NR et CR pour 47% des communautés (1), à une augmentation de CR sans variation de NR pour 13% des communautés (2), à une augmentation de NR sans variation de CR pour 33% des communautés (3) et à aucun changement de NR ou CR pour 7% des communautés (4).

L'augmentation de NR est très majoritairement (à 88%) le fait d'une augmentation des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  par inclusion d'espèces non natives, du sandre (pour 92% des communautés où NR augmente) et de manière plus occasionnelle de la grémille (17%), du poisson chat (8,5%) et du silure (8,5%). Plus rare (seulement 2 communautés sur 12 où NR augmente), l'augmentation de NR du fait de l'inclusion de valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  inférieures à celles des espèces natives présentes est associée à la présence de la grémille (à Candes) et de la carpe commune (Gouyre).

L'augmentation de CR avec l'inclusion des espèces exotiques est le fait d'une diminution des valeurs de  $\delta^{13}\text{C}$  dans 57% des cas et d'une augmentation dans 43% des cas. La présence du poisson chat (33% des communautés), de la grémille (25%) et de la carpe commune (8,5%) augmentent CR vers la gauche. Les présences du sandre (17%), de la perche soleil (8,5%), de la carpe miroir (8,5%), de la carpe commune (8,5%) et du silure (8,5%) augmentent CR vers la droite.

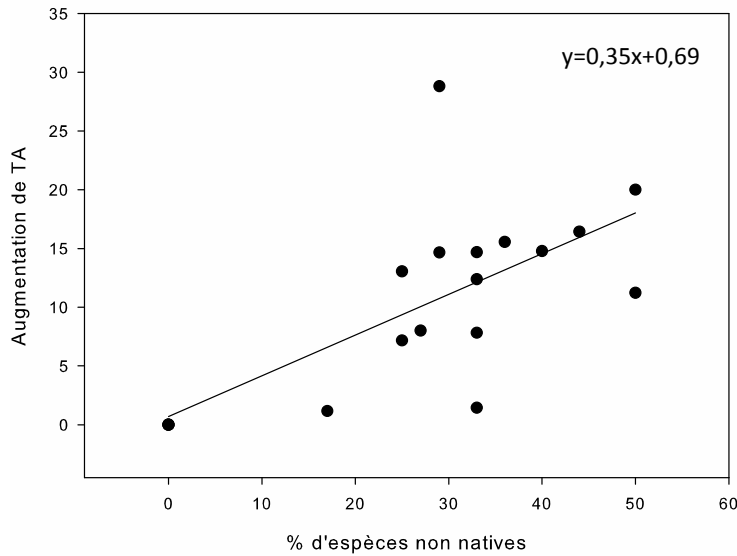


**figure 11.** Conceptualisation des effets observés de l'inclusion des espèces non natives sur les métriques NR, CR et TA selon la communauté considérée. Les graphes de gauche illustrent le type de structure de l'espace trophique occupé par les poissons.

Figurés noirs : espèces non natives ; figurés gris : espèces natives.

La richesse trophique des communautés piscicoles décrite par TA est non seulement influencée par le nombre d'espèces mais par l'identité des espèces et en particulier celle des espèces les

plus extrêmes fonctionnellement parlant, espèces qui délimitent les aires. Or comme démontré précédemment, la quasi totalité des espèces non natives occupe justement ces positions extrêmes. C'est ce que semble valider la relation linéaire statistiquement significative obtenue entre la valeur de l'augmentation de TA associée à l'inclusion des espèces de poissons non natives et la proportion d'espèces non natives au sein de la communauté ( $r^2=0.45$ , d.f.=17,  $P<0,01$  ; **figure 12**).



**figure 12.**

Relation entre l'augmentation de richesse trophique (TA) associée à l'inclusion des espèces non natives dans les communautés piscicoles et la proportion d'espèces non natives.

De plus et assez systématiquement, l'inclusion des espèces non natives ne modifie pas ou augmente les valeurs de CD, NND et SDNND calculées. Cela confirme l'occupation de niches trophiques nouvelles par les espèces non natives et donc l'absence de redondance trophique dans la majorité des communautés étudiées.

## 4. Conclusions et perspectives

---

- Dans tous les plans d'eau où il est présent, le sandre est un super-prédateur du fait de son régime alimentaire majoritairement piscivore. La présence de cette espèce non native tend à rallonger systématiquement la longueur de la chaîne trophique des plans d'eau. Un faible recouvrement de niches trophiques est observé entre l'espèce introduite et les 2 autres espèces natives top-prédatrices, le brochet et la perche.
- En l'absence de sandre, le brochet occupe le niveau trophique supérieur sans que son régime alimentaire soit véritablement modifié par rapport à celui observé lorsque le sandre est présent. Aucun shift manifeste vers les Cyprinidés n'est observé, le brochet consomme environ 50% d'écrevisses américaines.
- La position trophique de la perche est beaucoup plus variable et semble dépendre de la présence ou non des autres top-prédateurs comme le sandre et le brochet. Le sandre exerce une forte pression de prédation sur les perches. Cette espèce semble même pouvoir occuper une position très haute, par cannibalisme, en l'absence de sandre et de brochet comme c'est le cas au Tolerme.
- Les réseaux trophiques de plan d'eau sont soutenus à 70% par du carbone d'origine littorale. Cela souligne l'importance de la production benthique et des zones littorales dans le bilan énergétique des lacs comme cela a été démontré assez récemment (e.g. Vander Zanden et al. 2006).
- Plus généralement, la présence d'espèces non natives dans les plans d'eau étudiés augmente non seulement la richesse spécifique mais surtout la diversité trophique au sein des communautés piscicoles. La redondance trophique entre espèces natives et non natives est globalement très faible dans les plans d'eau. Visiblement, l'introduction d'espèces ne s'accompagne pas d'une simplification du réseau comme cela a pu être constaté ailleurs, dans les lacs africains notamment, suite à l'introduction de la perche du Nil (e.g. Goldschmidt et al. 1993).

Les interactions trophiques décrites dans le présent rapport sont le résultat d'introductions d'espèces établies depuis plusieurs années. Le schéma expérimental idéal pour identifier précisément les effets de l'introduction d'espèces est de pouvoir disposer d'un état initial (de référence) avant introduction et d'expérimenter l'introduction par biomanipulation. C'est ce qui a été réalisé au Tolerme par l'alevinage de 150 kg de sandres en novembre 2010.

Malheureusement, cette introduction a échoué car aucun sandre n'a été recapturé en 2011 ni par les pêcheurs à la ligne ni aux filets.

L'absence quasi systématique d'état initial peut être compensée par la comparaison avec des situations de communautés exclusivement composées d'espèces natives et par un échantillonnage beaucoup plus étendu. Une base de données collectées dans la littérature a été constituée dans ce sens afin d'appliquer le calcul des métriques de richesse et de diversité fonctionnelle développées dans le présent rapport à d'autres milieux lenticules et lotiques pour confirmer ou non les premières tendances décrites ici sur le plan international. Cette base regroupe les signatures moyennes ( $\delta^{13}\text{C}$  et  $\delta^{15}\text{N}$ ) des espèces de poissons de 305 communautés piscicoles (constituées d'au moins 4 espèces de poissons) issues de 112 publications ou rapports. Les analyses sont en cours et les premiers résultats feront l'objet d'une communication orale « *Patterns of trophic diversity in freshwater fish communities : stable isotope metaanalysis* » à l'occasion du congrès ISOECOL (International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies) qui aura lieu à Brest du 20 au 24 août 2012.

Dans cette analyse, il est aussi prévu de coupler données isotopiques et densité/biomasse des poissons. Les métriques de Layman (2007) ne tiennent pas compte de la représentativité de l'espèce dans le réseau trophique (cf **annexe**). Or, le couplage de telles données peut être très informatif comme c'est le cas à Candes où l'application de SIAR aux signatures isotopiques et la connaissance des densités des proies mettent en évidence la sélectivité du sandre sur le gardon (**figure 13**). Cela implique l'utilisation d'indices fonctionnels comme ceux mis au point par Mouillot et al. (2011), indices dont la formulation mathématique attribue à chaque point un poids selon son importance relative en densité ou biomasse au sein du réseau de points.

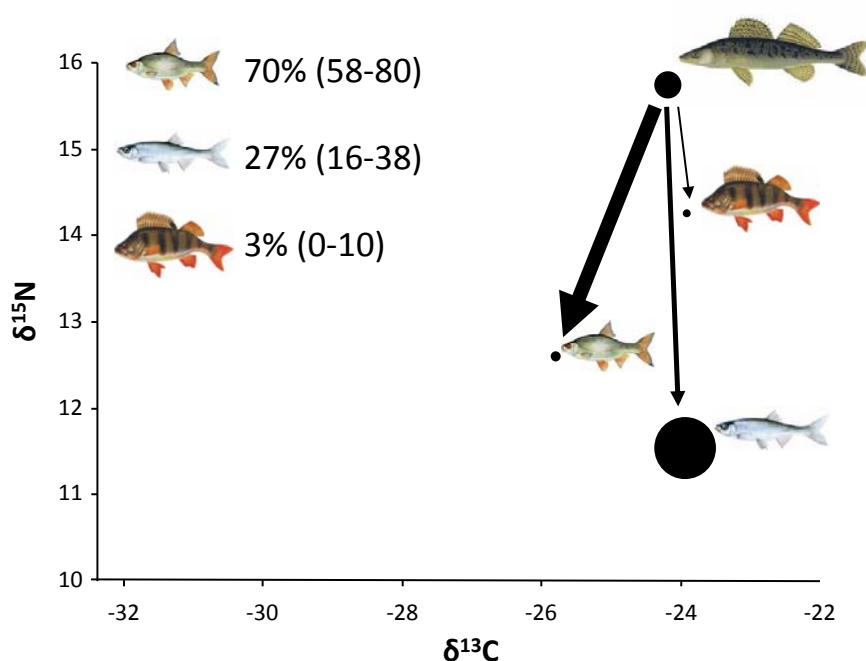


figure 13. Représentation graphique du régime alimentaire du sandre à Candes (déterminé avec SIAR). L'épaisseur de la flèche est proportionnelle à l'intensité de prédation. Le diamètre des points représente la densité des espèces.

## 5. Bibliographie

---

- Allendorf** FW, Leary RF, Spruell P, Wenburg JK (2001) The problems with hybrids: setting conservation guidelines. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 613–622.
- Argillier** C, Barral M, Irz P (2003) Growth and diet of the pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in two French reservoirs. *Arch Pol Fish* 11: 99–114.
- Benke** AC, Van Arsdall TC, Gillespie DM, Parrish FK (1984). Invertebrate productivity in a subtropical blackwater river: the importance of habitat and life history. *Ecological Monographs* 54: 25-63.
- Bij de Vaate** A, Jazdzewski K, Ketelaars HAM, Gollasch S, Van Der Velde G (2002) Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1159-1174.
- Blanchet** S, Grenouillet G, Beauchard O, Tedesco P, Le prieur F, Durr H, Busson F, Oberdorff T, Brosse S (2010) Non-native species disrupt the worldwide patterns of freshwater fish body size: implications for Bergmann's rule. *Ecology Letters* 13 : 421–431.
- Cabana** G, Rasmussen JB (1996) Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)* 93: 10844–10847.
- Campbell** RNB (1992) Food of an introduced population of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* L., in Lake Egirdir, Turkey, *Aquac Fish Manag* 23 : 71–85.
- Cohen** AN (2002) Success factors in the establishment of human-dispersed organisms. In: Bullock JM, Kenward RE, Hails RS, editors. *Dispersal Ecology*. London: Blackwell, p. 374-394.
- Copp** GH, Bianco PG, Bogutskaya NG, Eros T, Falka I, Ferreira MT, Fox MG, Freyhof J, Gozlan RE, Grabowska J, Kovac V, Moreno-Amich R, Naseka AM, Penaz M, Povz M, Przybylski M, Robillard M, Russell IC, Stakenas S, Sumer S, Vila-Gispert A, Wiesner C (2005). To be, or not to be, a non-native freshwater fish? *Journal of Applied Ichthyology* 21(4): 242-262.
- Cucherousset** J, Olden JD (2011) Ecological Impacts of Nonnative Freshwater Fishes. *Fisheries* 36(5) : 215-230.
- Cucherousset** J, Boulêtreau S, Martino A, Roussel J-M, Santoul F (2011). Using stable isotope analyses to determine the ecological effects of non-native fishes. *Fisheries Management and Ecology* 19(2): 111-119.
- Cucherousset** J, Aymes JC, Poulet N, Santoul F, Céréghino R (2008) Do native brown trout and non-native brook trout interact reproductively? *Naturwissenschaften* 95: 647-654.
- Crutzen** PJ, Stoermer EF (2000) "The Anthropocene". *Global Change Newsletter* 41: 17-18.
- Dudgeon** D, Arthington AH, Gessner MO, Kawabata Z, Knowler D, Lévêque C, Naiman RJ, Prieur-Richard AH, Soto D, Stiassny MLJ, Sullivan CA (2006) Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol Rev Camb Philos Soc* 81:163-182.
- Duffy** JE, Richardson JP, France KE (2005) Ecosystem consequences of diversity depend on food chain length in estuarine vegetation. *Ecology Letters* 8: 301–309.

- Duvigneaud P** (1980) La synthèse écologique. Doin, Paris, 296p.
- Dynesius M, Nilsson C** (1994) Fragmentation flow regulation of river systems in the northern third of world. *Science* 266: 753-762.
- France RL, Peters RH** (1997) Ecosystem differences in the trophic enrichment of  $^{13}\text{C}$  in aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:1255– 1258.
- France RL** (1995) Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using carbon isotopes. *Limnology and Oceanography* 40:1310–1313.
- García-Berthou E, Alcaraz C, Pou-Rovira Q, Zamora L, Coenders G, Feo C** (2005) Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 65: 453-463.
- Goldschmidt T, White F, Wanink J** (1993) Cascading effects of the introduced Nile Perch, on the detritivorous/phytoplanktivorous species in the sublittoral areas of Lake Victoria. *Conservation Biology* 7: 686–700.
- Goubier J** (1976) Nourriture du Sandre *Lucioperca lucioperca* (L.). *Bull Fr Piscic* 263 : 77–79.
- Gozlan RE** (2008) Introduction of non-native freshwater fish : is it all bad ? *Fish and Fisheries* 9(1): 106-115.
- Gozlan RE, St-Hilaire S, Feist SW, Martin P, Kent ML** (2005) Biodiversity - Disease threat to European Fish. *Nature* 435(7045): 1046-1046.
- Griffiths H** (1998) Stable Isotopes. Integration of biological, ecological and geochemical Processes. Oxford: Bios Scientific Publishers LTD, 438p.
- Hansson S, Hobbie JE, Elmgren R, Larsson U, Fry B, Johansson S** (1997). The stable nitrogen isotope ratio as a marker of food-web interactions and fish migration. *Ecology* 78: 2249-2257.
- Hutchinson GE** (1959) Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *American Naturalist* 93:145-159.
- Inger R, McDonald RA, Rogowski D, Jackson AL, Parnell A, Preston J, Harrod C, Goodwin C, Griffiths D, Dick JTA, Elwood RW, Newton J, Bearhop S** (2010) Do non-native invasive fish support elevated lamprey populations ? *Journal of Applied Ecology* 47: 121-129.
- Jackson AL, Inger R, Parnell AC, Bearhop S** (2010) Comparing isotopic niche widths among and within communities : SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology* 80: 585-602.
- Kangur P, Kangur A, Kangur K** (2007) Dietary importance of various prey fishes for pikeperch *Sander lucioperca* (L.) in large shallow lake Võrtsjärv (Estonia). *Proc Estonian Acad Sci Biol Ecol* 56: 154–167.
- Kangur A, Kangur P** (1998) Diet composition and size-related changes in the feeding of pikeperch, *Stizostedion lucioperca* (Percidae) and pike, *Esox lucius* (Esocidae) in the Lake Peipsi (Estonia). *Ital J Zool* 65: 255–259.
- Kelly B, Dempson JB, Power M** (2006) The effects of preservation on fish tissue stable isotope signatures. *Journal of Fish Biology* 69: 1585-1611.
- Keskinen T, Marjomäki TJ** (2004) Diet and prey size spectrum of pikeperch in lakes in central Finland. *Journal of Fish Biology* 65: 1147–1153.
- Kopp D, Syväranta J, Figuerola J, Compin A, Santoul F, Céréghino R** (2009) Environmental effects related to the local absence of exotic fish. *Biological Conservation* 142: 3207-3212.

- Lajtha K, Michener RH (1994)** Stable isotopes in Ecology and environmental Science. Oxford: Blackwell scientific publications, 316p.
- Layman CA, Arrington DA, Montana CG, Post DM (2007)** Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure ? *Ecology* 88(1): 42-48.
- Loreau M, Oteng-Yeboah A, Arroyo MTK, Babin D, Barbault R, Donoghue M, Gadgil M, Häuser C, Heip C, Larigauderie A, Ma K, Mace G, Mooney HA, Perrings C, Raven P, Sarukhan J, Schei P, Scholes RJ, Watson RT (2006)** Diversity without representation. *Nature* 442: 245-246.
- Mouillot D, Villéger S, Scherer-Lorenzen M, Mason NWH (2011)** Functional Structure of Biological Communities Predicts Ecosystem Multifunctionality. *PLoS ONE* 6(3): e17476.
- Moyle PB (1999)** Effects of invading species on freshwater and estuarine ecosystems. In: Sandlund OT, Schei PJ, Viken A, editors. *Invasive Species and Biodiversity Management*. Kluwer Academic Press: Netherlands, p. 177-191.
- Newsome SD, Martinez del Rio C, Bearhop S, Phillips DL (2007)** A niche for isotopic ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment* 5(8): 429-236.
- Olden JD (2006)** Biotic homogenization: a new research agenda for conservation biogeography. *Journal of Biogeography* 33(12): 2027-2039.
- Pace ML, Cole JJ, Carpenter SR, Kitchell JF (1999)** Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 483-488.
- Parnell AC, Inger R, Bearhop S, Jackson AL (2010)** Source Partitioning Using Stable Isotopes: Coping with Too Much Variation. *Plos One* 5(3): 5.
- Pimm SL (1982)** Food Webs. Chapman & Hall, London.
- Post DM (2002a)** Using stable isotopes to estimate trophic position : Models, methods, and assumptions. *Ecology* 83(3): 703-718.
- Post DM (2002b)** The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology & Evolution* 17(6): 269-277.
- Post DM, PaceML, Hairston NG (2000)** Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405: 1047-1049.
- Ramade F (1999)** Le grand massacre, l'avenir des espèces vivantes. Hachette 287p.
- Rahel FJ (2000)** Homogenization of fish faunas across the United States. *Science* 288(5467) : 854-856.
- Revkin A (1992)** Global Warming: Understanding the Forecast, American Museum of Natural History, Environmental Defense Fund, New York, Abbeville Press, 180p.
- Rundel PW, Ehleringer JR, Nagy KA (1988)** Stable isotopes in ecological research. Springer, Berlin Heidelberg New York.
- Schoener TW (1989)** Food webs from the small to the large : the Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 70(6): 1559-1589.
- Steffen W, Sanderson A, PD Tyson PD, Jager J, Matson PM, Moore B, Oldfield F, Richardson K, Schnellhuber HJ, Turner BL and Wasson RJ (2004)** Global change and the Earth system: a planet under pressure. Springer-Verlag, New York, New York, USA, 336p.
- Syväranta J, Cucherousset J, Kopp D, Crivelli A, Cereghino R, Santoul F (2010)** Dietary breadth and trophic position of introduced European catfish *Silurus glanis* in the River Tarn (Garonne River basin), southwest France. *Aquatic Biology* 8(2): 137-144.

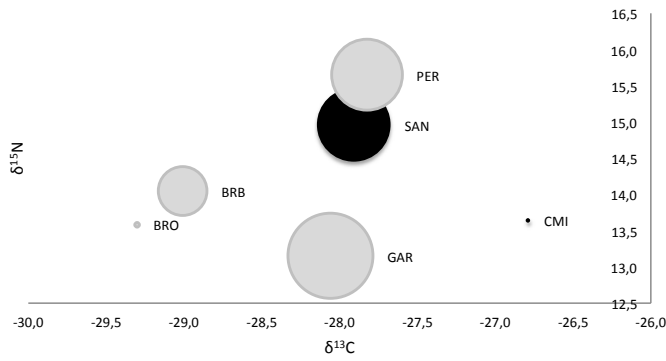


- Tomanova S** (2010) Relations longueur/poids pour les poissons d'eau douce en France. ONEMA, Délégation interrégionale Centre.
- Vander Zanden MJ**, Chandra S, Park S, Vadeboncoeur Y, Goldman CR (2006) Efficiencies of benthic and pelagic trophic pathways in a subalpine lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63: 2608-2620.
- Vander Zanden MJ**, Rasmussen JB (1999) Primary consumer  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* 80(4): 1395-1404
- Vander Zanden J**, Casselman JM, Rasmussen JB (1999) Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* 401: 464-467.
- Vitousek PM**, Mooney HA, Lubchenco J, Melillo JM (1997) Human domination of earth's ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Woodward G**, Ebenman B, Emmerson M, Montoya JM, Olesen JM, Valido A, Warren PH (2005) Body-size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 402-409.
- Zalasiewicz J**, Williams M, Smith A, Barry TL, Coe AL, Bown PR, Brenchley P, Cantrill D, Gale A, Gibbard P, Gregory FJ, Hounslow MW, Kerr AC, Pearson P, Knox R, Powell J, Waters C, Marshall J, Oates M, Rawson P, Stone P (2008) Are we now living in the Anthropocene? *GSA Today* 18: 4-8.

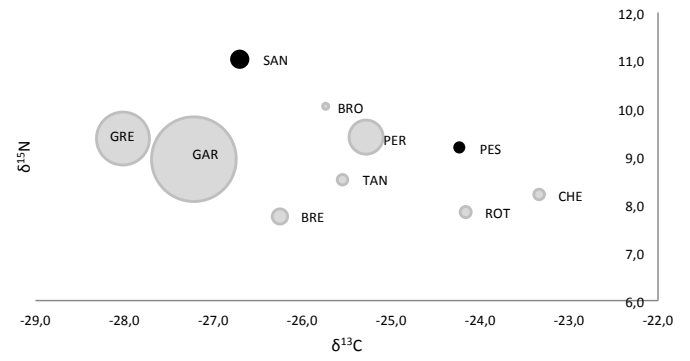
## 6. Annexe

Bi-plots  $\delta^{13}\text{C}/\delta^{15}\text{N}$  des communautés de poissons natifs (gris) et non natifs (noir) de tous les plans d'eau étudiés. La taille du point représente la densité relative de l'espèce.

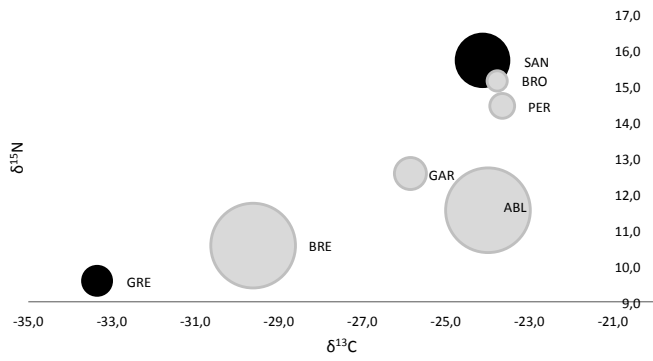
**Astarac**



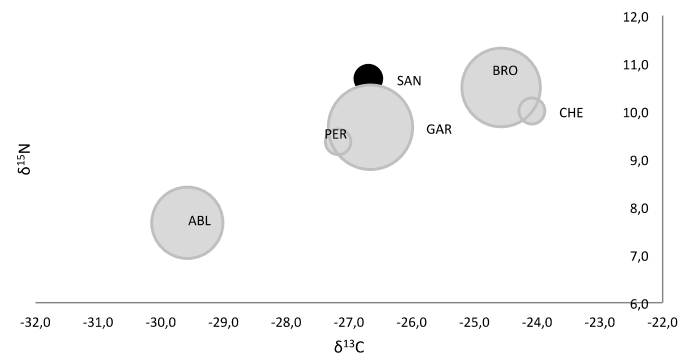
**Bariousses**



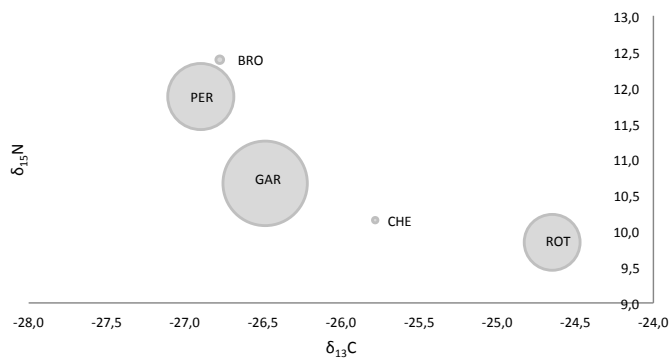
**Cande**



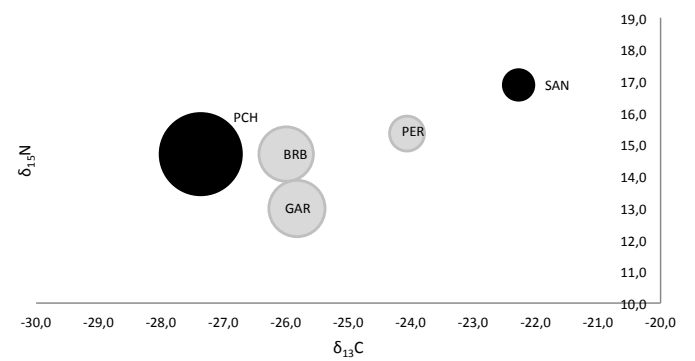
**Castillon**



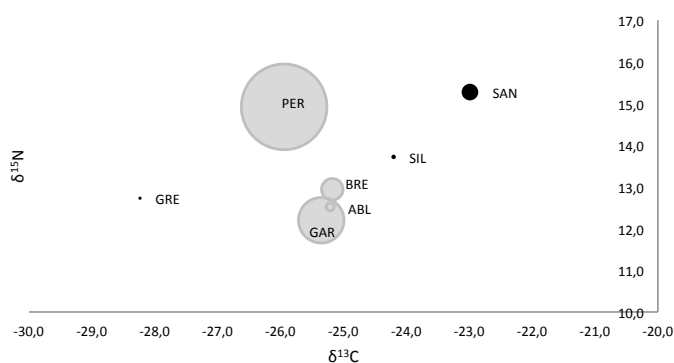
**Charpal**



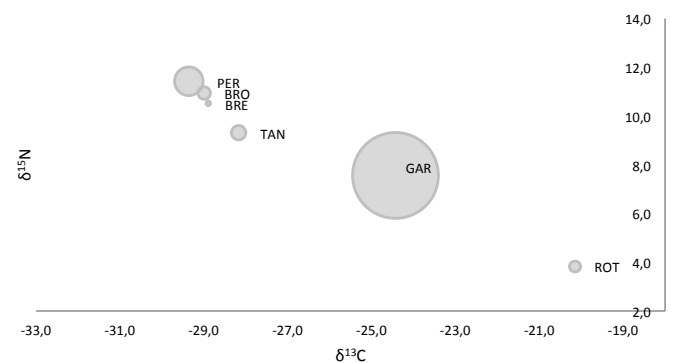
**Duhort**



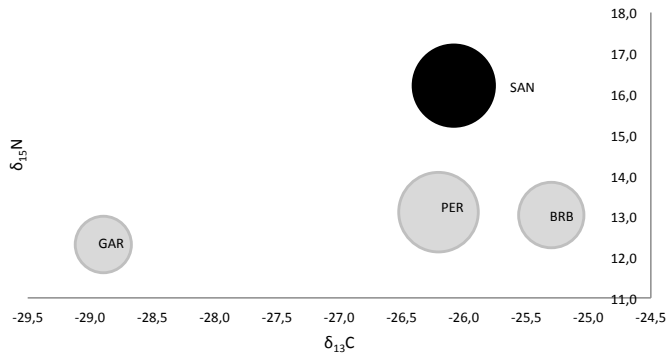
**Enchanet**



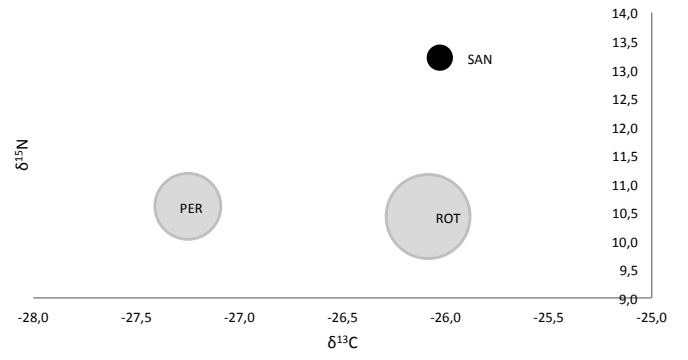
**Esparron**



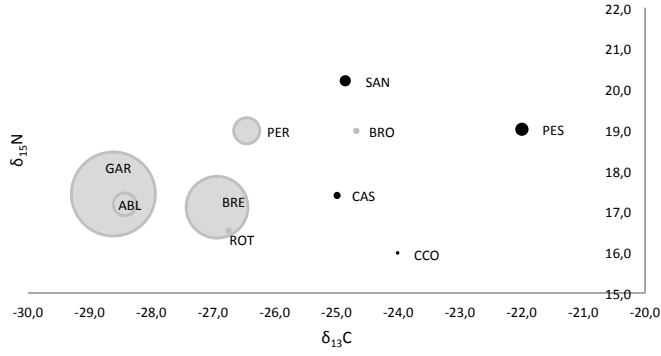
### Estrade



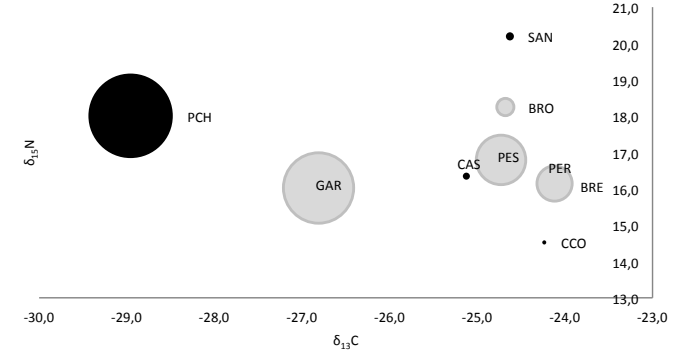
### Filheit



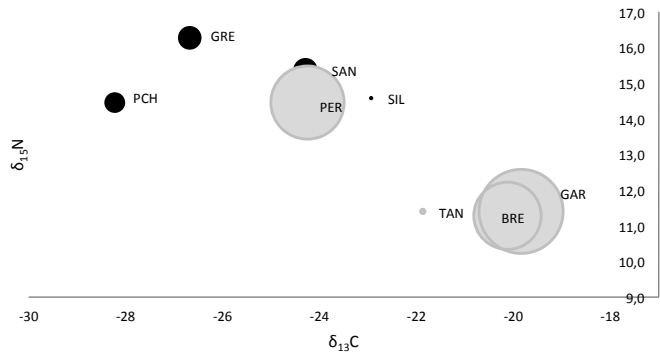
### Gensac



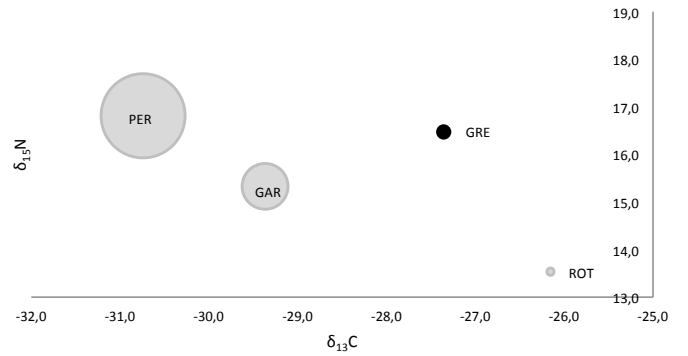
### Gouyre



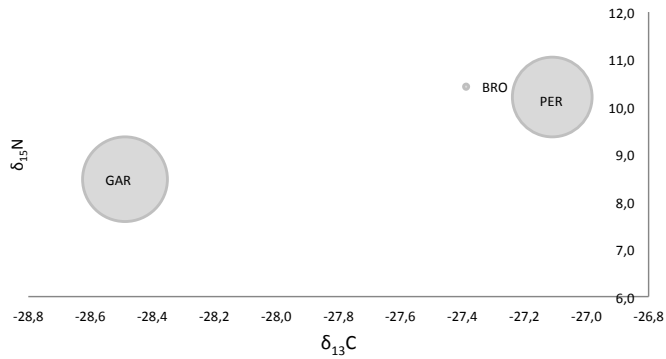
### Hagetmau



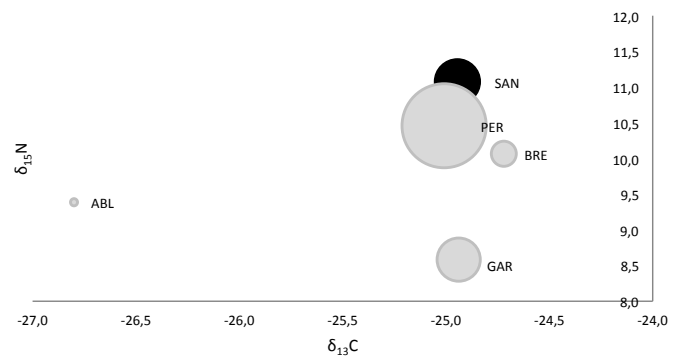
### Mas Chaban



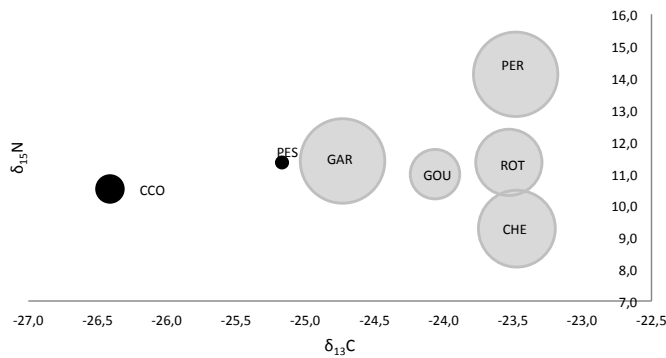
### Mondély



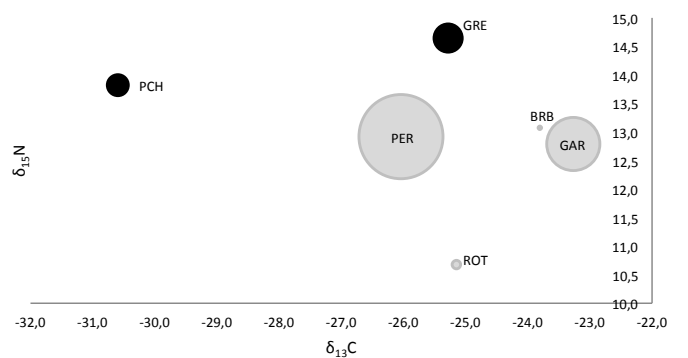
### Salagou



### Tolérme



### Touche Poupard



Onema

Hall C – Le Nadar  
5 square Félix Nadar  
94300 Vincennes  
01 45 14 36 00

[www.onema.fr](http://www.onema.fr)

*UMR EcoLab*

*Université Toulouse 3, bât 4R1  
31062 Toulouse cedex 9*

<http://www.ecolab.ups-tlse.fr/>