LE PEUPLEMENT PISCICOLE DES LACS ARTIFICIELS DU VERDON

par A. CHAMPEAU¹, A. GREGOIRE² et G. BRUN¹

Les 5 retenues hydro-électriques du Verdon représentent environ le tiers de la longueur totale de la rivière et occupent une superficie de 3 000 ha. L'inventaire de la faune ichtyologique de ces lacs³ a été dressé en 1976 et en 1977 et la structure du peuplement piscicole étudiée. Les engins de pêche utilisés ont été principalement des filets. Dans le même temps, une trentaine de paramètres physico-chimiques et biologiques ont été mesurés. Ces résultats montrent que, d'une manière générale, ces lacs peuvent être qualifiés d'oligotrophes.

Dix-neuf espèces de poissons ont été recensées. Les cyprinidés sont dominants, mais à Sainte-Croix et Quinson, les populations de truites sont aussi très importantes. Quatre groupements d'espèces ont été mis en évidence par l'utilisation de l'indice d'association de Southwood (1966). Le calcul de la diversité spécifique et de l'équitabilité pour chacune des retenues montre que deux d'entre elles possèdent une population de poissons relativement équilibrée alors que dans les trois autres une espèce domine.

L'examen de la fréquence des tailles et de la relation longueur-poids pour les espèces dominantes montre que la croissance est plus importante dans les retenues aval (Sainte-Croix, Quinson et Greoux). Dans le lac de Sainte-Croix, ces calculs confirment l'existence d'une forte corpulence chez les truites.

Le traitement de l'ensemble des résultats, par deux procédés d'analyse multivariée a permis de définir les paramètres qui caractérisent le mieux le profil de chacun des lacs et donc qui expliquent le mieux la répartition des espèces piscicoles.

The fish population of the artificial lakes of Verdon.

The five hydroelectric reservoirs of Verdon form about a third of the total length of the river and occupy a surface area of 3,000 ha. A survey of the fish fauna of these lakes was made in 1976 and 1977, and the structure of the fish population was studied. Nets were the chief fishing gear used. At the same time, about thirty physical-chemical and biological variables were measured. These results show that these lakes can be generally described as oligotrophic.

Nineteen species of fish have been recorded. The cyprinids are dominant, but at Sainte-Croix and Quinson the populations of trout are also important. Four groups of species were obvious after using the association index of Southwood (1966). Indices of diversity and equitability for each reservoir show that two reservoirs have a population of fish in relative equilibrium whilst one species dominates in the other three reservoirs.

The size-frequency and length-weight relationship for the dominant species show that growth is greater in the downstream reservoirs (Sainte-Croix, Quinson and Greoux). In Sainte-Croix lake, these calculations confirm that the trout are very corpulent. The analysis of all the results by two methods of multivariate analysis has defined the variables that best characterise the profile of each lake and therefore that best explain the distribution of the fish species.

1. Laboratoire de Biologie-Ecologie, Université de Provence I, 1, place Victor-Hugo, 13331 Marseille Cedex 3.

2. E.D.F., Direction de l'Équipement, Département S.E.I., 3, rue de Messine, 75008 Paris.

3. Travaux réalisés avec la participation financière de la Région d'équipement Alpes-Marseille de l'E.D.F.

1. — INTRODUCTION

Le but de cette étude est de connaître la structure du peuplement piscicole des 5 retenues hydro-électriques du Verdon. Les données de physico-chimie et de biologie, acquises depuis plusieurs années, nous ont permis de formuler des hypothèses sur les facteurs explicatifs de la distribution des espèces de poissons.

En France, les données relatives au peuplement piscicole de ce milieu sont très fragmentaires. Depuis 40 ans, quelques auteurs ont dressé les inventaires de quelques lacs artificiels à partir d'enquêtes auprès des associations de pêche. On peut signaler les travaux de Sornay (1935) sur les retenues de Beaumont-Monteux et Pizancon sur l'Isère, de Kreitmann (1939) sur les lacs artificiels de Chalain, Saint-Point et Cize-Bolozon dans le Jura, de Gallois et Morel (1925) et de Vivier et al (1956) sur le lac d'Eguzon.

Des recensements piscicoles, en général plus précis, ont été effectués dans les lacs artificiels roumains et tchèques par Matei et Dimitriu (1963), Decei (1965), Antonescu (1963), Ionescu et Munteanu (1970), Busnita (1971), Holčík (1966 et 1970).

Les données les plus complètes ont été obtenues jusqu'ici, sur les lacs de barrage africains et américains, en raison du caractère industriel des pêches qui y sont pratiquées. Petr (1967) sur le lac Volta (Ghana), Lelek (1973) sur le lac Kainji (Nigeria), Balon (1974) sur le lac Kariba (Centre Afrique), Buck et Cross (1952) sur le réservoir Canton (Oklahoma) et Jenkins (1967 et 1970) sur les retenues des Etats-Unis, ont ainsi pu effectuer des calculs relativement précis sur la production piscicole de ces plans d'eau.

2. — LOCALISATION DES RETENUES ETUDIEES

Le Verdon prend sa source sur les pentes de la Sestrière (1 811 m) et se jette dans la Durance après un trajet de 155 km. Son cours est jalonné par 5 retenues hydro-électriques qui représentent le tiers de sa longueur et dont la superficie globale avoisine les 3 000 ha ; ce sont d'amont en aval : Castillon, La Chaudanne, Sainte-Croix, Quinson et Greoux (fig. 1).

Lacs	Castillon	Chaudanne	Ste-Croix	Quinson	Greoux
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
Altitude (ALTI) en m	880	790	477	404	359
Capacité (CAPA) en hm ³	149	16	767	28	80
Marnage (MARN) en m	40	12	20	5	1,5
Niveau prise d'eau (PRIS) en m	50	17	64	26	19
Age (AGE) en années	29	24	3	3	10
Transparence (TRAN) en m	4	4	6	6	4,8
ph (pH) en unités pH	8	7,9	8	8	8
Conductivité (COND) en μ mhos/ cm/cm ²	230	231	347	357	340
Provision calorifique (PCAL) en cal/cm ²	110.00 ³	110.10 ³	70.10 ³	30.10 ³	40.10 ³
Déficit relatif en O ₂ (DO ₂)	4,5	4,5	14,3	6,7	24,4
Oxydabilité (OXYD) en mg/d'O ₂	< 1	< 1	< 1	< 1	< 1
Matières en suspension (MES) en mg/l	2,8	3,1	1,6	2,4	1,6
Ca ⁺⁺ (Ca) en mg/l	50	52	58	61	58
Mg ⁺⁺ (Mg) en mg/l	2,6	2,7	4,8	5,5	4,8
HCO ₃ ⁻ (HCO ₃) en mg/l	153	157	172	184	178
Cl ⁻ (Cl) en mg/l	4	4	38	35	30
Na ⁺ (Na) en mg/l	1,3	1,5	21,9	20,3	14,1
K ⁺ (K) en mg/l	0,6	0,5	1,4	1,5	1,2
SO ₄ ⁺⁺ (SO ₄) en mg/l	11	12	25	23	21
NO ₃ ⁻ (NO ₃) en mg/l	1,3	1,3	3,5	2,0	2,9
NO ₂ ⁻ (NO ₂) en mg/l	0,02	0,01	0,01	0,01	0,01
PO ₄ ⁻⁻⁻ (PO ₄) en mg/l	0,09	0,06	0,07	0,04	0,04

TABLEAU I. — Principales caractéristiques morphométriques et physico-chimiques des retenues du Verdon : valeurs moyennes de l'eau de surface.
Entre parenthèses, est le mode de représentation de chaque paramètre sur les figures 6 et 7.

— Les masses d'eau sont toujours bien oxygénées. Lors de la stratification thermique estivale, les teneurs en oxygène dissous dans l'hypolimnion descendent rarement en-dessous de 40 % de la saturation. On note un maximum entre 2 et 5 m correspondant à une activité photosynthétique plus importante à ce niveau.

- La chimie des eaux du Verdon est profondément influencée par la nature marno-calcaire de son bassin versant. Elle est aussi sous la dépendance notable de divers apports naturels comme la Source Salée de Castellane ou domestiques au niveau des agglomérations dépourvues de stations d'épuration (Sainte-Croix, Quinson, Esparron).

Les eaux des 5 retenues sont d'une manière générale bicarbonatées calciques, alcalines et exemptes de pollution organique caractérisée, exception faite d'un diverticule du lac de Greoux, l'anse d'Esparron où se déversent directement les eaux usées du village. La minéralisation des eaux est moyenne dans les retenues aval, plus faible dans Castillon et dans Chaudanne, du fait de leur pauvreté en magnésium, sodium, potassium, chlorures et sulfates.

3.2. — FACTEURS BIOTIQUES (Tableau II)

- Les faibles teneurs en sels nutritifs limitent la production algale. Les valeurs de production primaire rapportées dans le tableau 2, sont caractéristiques des lacs oligotrophes.
- Les Phanérogammes n'ont pu s'installer qu'en de rares endroits de la beine, le plus souvent trop pentue et soumise au marnage.
- Excepté à Sainte-Croix, la population zooplanctonique est relativement peu importante, comme on pouvait s'y attendre du fait du

	Castillon	Chaudanne	Ste-Croix	Quinson	Greoux
	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)
Biomasse algale (B) en mg/m ³ chlorophylle a	0,8	0,7	1,5	1,0	1,5
Production 1 ^{re} annuelle en g C/m ² /an	80	100	140	78	167
Macroflore (FLOR) classes d'abondance 1 à 5	1	1	4	3	5
Invertébrés benthiques (INVE) classes d'abondance 1 à 5	2	2	4	4	5
Zooplankton (ZOOP) classes d'abondance 1 à 5	1	1	5	3	4

TABLEAU II. — Principales caractéristiques biotiques des retenues du Verdon. Entre parenthèses, est reporté le mode de représentation de chaque paramètre sur les figures 6 et 7.

faible degré de trophie des lacs. Cinq espèces de Cladocères dont *Daphnia hyalina* et 5 espèces de Copépodes dont *Acanthodiaptomus denticornis* ont été recensés.

- La faune benthique comprend essentiellement des Oligochètes et des larves de Diptères.

4. — TECHNIQUES D'ECHANTILLONNAGE

Les techniques d'inventaire doivent tenir compte de la dimension du plan d'eau prospecté, de la taille des espèces soumises à l'échantillonnage ainsi que de la biologie des espèces.

Pour les inventaires piscicoles des petits cours d'eau, le moyen de pêche couramment utilisé est l'électricité. Dans les lacs, son emploi est limité du fait de son inefficacité pour des profondeurs dépassant 3 mètres.

La pêche dans les grands cours d'eau et les lacs nécessite donc l'utilisation d'autres moyens d'échantillonnage. Les conclusions du symposium d'Aviemore (E.I.F.A.C., 1974), sur les méthodes de prospection, de surveillance et d'évaluation des ressources ichthyologiques dans les lacs et grands cours d'eau, font état de l'absence de techniques normalisées mais recommandent l'utilisation de filets.

Dans les lacs du Verdon, l'homogénéité du milieu et l'absence de navigation ont permis l'usage de ce type d'engins. Dans chaque retenue, nous avons utilisé le même matériel, dans les mêmes conditions, compte tenu de la morphométrie des lieux. Les prélèvements ont été effectués près des berges, en pleine eau et dans les gorges. Les filets étaient installés dans la soirée et levés au cours de la matinée suivante. Leurs caractéristiques sont rapportées dans le tableau III.

Type	Nombre	Longueur (mètres)	Largeur (mètres)	Vide de maille (millimètres)
Filet droit	1	100	15	50
Filet droit	1	100	15	27
Filet droit	1	100	3	10
Filet de fond	3	100	1,5	27
Tramail	1	50	1,5	27

TABLEAU III. — Caractéristiques des filets de pêche utilisés.

FIG. 2. — Répartition quantitative des poissons des retenues du Verdon. Cl. 1 à cl. 4 = classes d'abondance croissantes ; R₁ = retenue de Castillon, R₂ = retenue de Chaudanne, R₃ = retenue de Sainte-Croix, R₄ = retenue de Quinson, R₅ = retenue de Greoux (valable également pour les figures 4, 5, 6 et 7).

Les résultats ont été obtenus au cours de 3 campagnes de pêche effectuées sur les 5 retenues du Verdon :

- la première, au printemps 1976 ; elle a surtout consisté en une mise au point des techniques ainsi qu'à l'inventaire des espèces ;
- la deuxième, au cours de l'automne 1976 ;
- la troisième, en mai-juin 1977.

5. — REPARTITION DES ESPECES (Tableau IV et fig. 2)

Le stock de poissons le plus important se trouve dans Sainte-Croix. Lors de la mise en eaux de ce lac en 1973-74, l'inondation des prairies et des terres cultivées a provoqué la remise en circulation d'une grande quantité de nutriments dans l'eau. Cet enrichissement a favorisé une intense productivité à tous les niveaux de la chaîne alimentaire. La faune piscicole est également bien représentée dans Gréoux et Quinson.

Les 2 plans d'eau amont sont par contre beaucoup moins poissonneux. On peut avancer les hypothèses suivantes pour expliquer cette relative pauvreté :

- une vidange totale récente, 1973 pour Castillon et 1974 pour Chaudanne (Grégoire 1975).
- un milieu moins productif (Tableaux I et II),
- un marnage très important (40 m à Castillon),
- une température hivernale basse, traduite par une valeur élevée de la provision de chaleur de la masse d'eau (40.10^3 à Gréoux, 110.10^3 à Castillon).

5.1. — ASSOCIATION D'ESPECES

La mise en évidence du degré d'affinité des différentes espèces de poissons entre elles permet une meilleure compréhension de la structure du peuplement piscicole des retenues du Verdon. L'indice d'association utilisé est celui de Southwood (1966) :

$$I_a = 2 \left(\frac{J_i}{A + B} - 0,5 \right)$$

avec :

J_i = joint individuel = nombre total d'individus des espèces A et B dans les stations où elles sont présentes simultanément ;

$A + B$ = nombre total d'individus des espèces A et B dans toutes les stations.

Les valeurs des indices d'association des espèces considérées deux

Lacs	Cas- tillon (1)	Chau- danne (2)	Sainte- Croix (3)	Quinson (4)	Gréoux (5)
SALMONIDAE					
<i>Salmo fario</i> (TRUI.)	16	1	44	29	9
CYPRINIDAE					
<i>Spirulinus bipunctatus</i> (SPIR.)	—	—	—	—	1
<i>Rutilus rutilus</i> (GARD.)	126	16	22	—	335
<i>Scardinius erythrophthalmus</i> (ROT.)	5	33	3	—	2
<i>Barbus barbus</i> (BARB.)	—	—	65	11	12
<i>Phoxinus phoxinus</i> (VAIR.)	—	—	—	5	3
<i>Leuciscus soufia</i> (BLAG.)	1	—	2	39	4
<i>Leuciscus cephalus</i> (CHEV.)	9	—	576	124	115
<i>Chondostroma nasus</i> (HOTU)	—	—	—	—	10
<i>Chondrostoma toxostoma</i> (TOXO.)	—	—	848	41	163
<i>Tinca tinca</i> (TANC.)	3	1	53	5	2
<i>Cyprinus carpio</i> (CARP.)	1	2	1	—	1
<i>Gobio gobio</i> (GOUJ.)	2	—	—	5	2
ESOCIDAE					
<i>Esox lucius</i> (BROC.)	1	2	1	—	1
ANGUILLIDAE					
<i>Anguilla anguilla</i> (ANGU.)	—	—	2	1	2
COTTIDAE					
<i>Cottus gobio</i> (CHAB.)	—	—	3	1	—
<i>Zingel asper</i> (APRO.)	—	—	—	3	—
PERCIDAE					
<i>Perca fluviatilis</i> (PERC.)	1	3	13	—	11
<i>Lucioperca lucioperca</i> (SAND.)	—	—	—	—	1

TABEAU IV. — Inventaire piscicole des retenues du Verdon. Résultat des pêches en nombre d'individus capturés pour l'effort de pêche défini au § 3. Entre parenthèses, est reporté le mode de représentation de chaque espèce sur les figures 6 et 7.

à deux ont été reportées dans un modèle de similitude du type matrice carrée (fig. 3). Le rapprochement des indices les plus forts au voisinage de la diagonale, par permutation des lignes et des colonnes, permet de rendre cette matrice plus lisible. Ce classement a été effectué par la méthode des polygones inscrits décrite par Bonnet (1964).

FIG. 3. — Matrice des indices d'association des espèces de poissons. I, II, III, IV = groupements d'espèces.

On reconnaît ainsi 4 groupements d'espèces :

- le groupement I se compose d'espèces autochtones qui ont survécu et se sont développées après la mise en eau des retenues. Ce sont : la truite fario (*Salmo trutta fario*), le chevesne (*Leuciscus cephalus*), le blageon (*Telestes soufia*), le toxostome (*Chondrostoma toxostoma*), le barbeau (*Barbus barbus*), le vairon (*Phoxinus phoxinus*), l'anguille (*Anguilla anguilla*). La tanche (*Tinca tinca*), espèce introduite appartient à cette association. Leurs affinités sont très fortes ;
- le groupement II, caractérisé par des indices d'association interspécifiques plus faibles, correspond au groupement formé par le chabot (*Cottus gobio*), l'apron (*Zingel asper*) et le goujon (*Gobio*

gobio). Le chabot et l'apron sont des poissons indigènes qui existaient seulement dans le secteur de Verdon, Sainte-Croix-Quinson, avant les aménagements hydro-électriques. Ils semblent s'être mal adaptés à leur nouveau biotope. Toutefois, leur faible taille et leur mode de vie « benthique » rendent leur capture difficile et sont peut-être à l'origine d'une sous-estimation de la population. Le goujon est, quant à lui, une espèce introduite ;

- le groupement III (où les affinités sont très fortes) est formé par des espèces introduites dans tous les lacs par les Associations de Pêche. Ce sont : la perche (*Perca fluviatilis*), le gardon (*Rutilus rutilus*), le brochet (*Esox lucius*), la carpe commune (*Cyprinus carpio*), le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) ;
- le groupement IV représente l'association d'espèces pêchées uniquement dans Gréoux : le sandre (*Lucioperca lucioperca*), le spirulin (*Spirulinus bipunctatus*) et le hotu (*Chondrostoma nasus*).

5.2. — REMARQUES SUR LA DISTRIBUTION DES ESPECES DOMINANTES

— Le toxostome

Le toxostome est de loin l'espèce la plus abondante dans les retenues du Bas-Verdon. Il représente la moitié de l'effectif de la population piscicole du lac de Sainte-Croix. La limite de sa distribution naturelle située à la sortie des Grandes gorges (Aiguines) explique son absence dans Castillon et Chaudanne.

— Le chevesne

Le chevesne est aussi une espèce commune du Verdon. Il est abondant à Quinson (près de 50 % de la population piscicole). Son absence à Chaudanne résulte de la vidange de 1974 puisqu'il était présent avant cette date.

— Le gardon

Le gardon, espèce introduite, se développe bien dans les zones où un herbier aquatique est présent comme à Gréoux. Son absence de Quinson s'explique par le non alevinage de la retenue.

— La truite

La truite, présente sur tout le Verdon, est particulièrement bien

développée à Sainte-Croix et Quinson où les individus atteignent un poids supérieur à 5 kg.

Dans Castillon et Sainte-Croix, cette espèce peut remonter le Verdon à la recherche de frayères. Ailleurs, les lacs ne sont en libre communication avec aucun cours d'eau. La reproduction de la truite ne peut se faire que sur leurs rives graveleuses peu inclinées ; c'est ce qui a été observé dans Quinson.

— Le barbeau

Le barbeau est relativement abondant dans les 3 retenues du Bas-Verdon. C'est une espèce autochtone qui s'est maintenue dans la zone de distribution géographique originelle.

6. — INDICE DE DIVERSITE

L'indice de diversité de Shannon a été utilisé pour comparer la structure des peuplements piscicoles des différentes retenues du Verdon. Cet indice tient compte du nombre d'espèces mais aussi de l'effectif de chacune d'entre elles (tableau 4). Il est donné par la formule :

$$I_{sh} = 3,322 \left[\log Q - \frac{1}{Q} \sum q_i \log q_i \right]$$

avec : Q = effectif total

q_i = effectif de chaque espèce.

Les résultats sont rapportés dans le tableau 5.

Dans les 3 retenues les plus amont, les indices sont assez faibles (inférieurs à 2). Il est minimal à Castillon (1,37) et maximal à Quinson (2,34).

La diversité étant fonction des fréquences relatives des espèces et de leur nombre, la comparaison des divers peuplements de poissons a été effectuée au moyen de l'équitabilité qui est le rapport de la diversité réelle à la diversité maximale. Ce paramètre est donné par la formule :

$$E = \frac{I_{sh}}{\log_2 N} \text{ avec : } I_{sh} = \text{indice de Shannon, } N = \text{nombre d'espèces.}$$

L'équitabilité est moyenne à Castillon, Sainte-Croix et Gréoux (Tableau V). Elle est par contre assez forte pour les lacs artificiels de Chaudanne et de Quinson, ce qui est le signe d'un peuplement relativement équilibré.

Lacs	Castillon	Chaudanne	Sainte-Croix	Quinson	Gréoux
I sh	1,37	1,73	1,73	2,34	2,04
E	0,41	0,62	0,45	0,68	0,50

TABLEAU V. — Valeurs de l'indice de diversité et de l'équitabilité dans les lacs du Verdon.

7. — HISTOGRAMME DES FREQUENCES DE TAILLES

(Fig. 4 a, b, c, d)

Les histogrammes de fréquences de tailles renseignent sur les possibilités de développement des principales espèces de poissons dans chacune des 5 retenues hydroélectriques du Verdon.

La figure 4 montre que, d'une manière générale, les poissons se développent moins bien dans Castillon et Chaudanne que dans les autres lacs :

- chez le toxostome, le chevesne et le gardon, la classe de taille la mieux représentée dans les 3 lacs d'aval est celle dont le mode est à 20 cm ; dans Castillon et Chaudanne la fréquence des tailles comprises entre 12,5 et 17,5 cf est plus élevée ;
- les individus les plus grands ont été capturés pour chaque espèce dans les retenues situées à l'aval des Grandes Gorges.

Les potentialités trophiques du milieu, la concurrence interspécifique et les caractères physico-chimiques du biotope font que les truites semblent présenter leur développement maximum à Sainte-Croix, le chevesne, le toxostome et le gardon à Gréoux.

La figure 4 a met d'autre part en évidence l'absence de truitelles dans la retenue de Gréoux. Cet arrêt de la reproduction semble coïncider avec la réalisation du barrage de Quinson qui a supprimé les zones de pontes situées dans les Gorges de Beaudinard. En outre, contrairement à Quinson, cette retenue est dépourvue de fonds caillouteux peu profonds nécessaires au frai de l'espèce.

Dans les lacs de Castillon, Chaudanne et Sainte-Croix où le marnage généralement très important (Tableau I) peut entraîner la mise à sec des pontes, la réussite de la reproduction des poissons est tributaire du mode d'exploitation des aménagements.

FIG. 4 a. — Histogramme de la fréquence des classes de tailles pour la truite (*S. fario*).
 L = longueur standard ; N = nombre d'individus (valable également pour les figures 4 b, 4 c et 4 d).

T.toxostoma

Fig. 4 c. — Histogramme de la fréquence des classes de tailles pour le toxostome (*T. toxostoma*).

Fig. 4 b. — Histogramme de la fréquence des classes de tailles pour le chevesne (*L. cephalus*).

FIG. 4 b. — Histogramme de la fréquence des classes de tailles pour le gardon (*R. rutilus*).

8. — ETUDE DE LA RELATION LONGUEUR-POIDS CHEZ QUELQUES ESPECES

8.1. — COEFFICIENT D'ALLOMETRIE

Chez les poissons, la relation longueur-poids est du type $P = a L^b$ où P est le poids, L la longueur standard, a une constante,

b le coefficient d'allométrie (Teissier 1935).

La dimension relativement réduite des échantillons capturés n'a pas permis d'étudier séparément les différents groupes d'individus (mâles, femelles, classe d'âge). L'analyse porte donc pour chaque lac sur l'ensemble de l'échantillon.

Les longueurs exprimées en centimètres ont été mesurées à 0,5 cm près, les poids exprimés en grammes à 5 g près. Les résultats figurent dans le tableau VI pour les truites, VII pour le chevesne et le toxostome.

Pour ces trois espèces, le paramètre b est à peu près semblable dans les retenues de Gréoux, Quinson et Castillon. Dans le cas de la truite, b est particulièrement élevé dans la retenue de Sainte-Croix alors que a est très petit. Nous avons donc procédé au calcul du coefficient de condition dans le cas de la truite.

8.2. — COEFFICIENT DE CONDITION

Le coefficient de condition défini par Allen (1941) et développé par Le Cren (1951), caractérise l'état physiologique du poisson. Il est utilisé pour apprécier son degré de corpulence en fonction des facteurs de l'environnement. Laurent et Moreau (1973) ont analysé les différentes expressions de ce coefficient compte tenu de la nature de l'échantillon. Pour tenir compte d'un biais éventuel au niveau de l'échantillonnage de la population de truite, nous avons utilisé l'expression suivante pour le calcul du coefficient de condition K :

$$K = 100 \frac{P}{L^3} \quad \text{avec } P = \text{poids en grammes} \\ L = \text{longueur en centimètres}$$

soit pour la moyenne :

$$\overline{\log K} = 2 + \overline{\log P} - 3 \overline{\log L}.$$

Les valeurs élevées des coefficients de condition moyens dans les retenues de Quinson et Sainte-Croix (Tableau VI), confirment les résultats du § 8.1. ; ils mettent en évidence une forte corpulence chez les truites de ces lacs.

L'application du test F de Snedecor aux variances de log K montre que la structure de la population de Sainte-Croix est significativement différente de celle des autres lacs.

Retenue	Effectif échantillon n	$P = a L^b$	Coeff. corr. r	log. K	Variance de log K	K
Castillon	13	$P = 0,02060 L^{2,879}$	0,97	0,1290	0,0025	1,3459
Sainte-Croix	44	$P = 0,00067 L^{3,824}$	0,98	0,1290	0,0025	1,4919
Quinson	26	$P = 0,01892 L^{2,943}$	0,99	0,1897	0,0019	1,5477
Gréoux	6	$P = 0,00712 L^{3,176}$	0,98	0,1544	0,0008	1,4269

TABLEAU VI. — Relation longueur-poids ($P = aL^b$), coefficient de corrélation, moyenne et variance de log K, moyenne du coefficient de condition pour les populations de truite des retenues du Verdon.

Retenue	Chevesne		r	Toxostome		r
	Effectif échantillon	$P = aL^b$		Effectif échantillon	$P = aL^b$	
Gréoux	72	$0,00953 L^{3,192}$	0,98	—	—	—
Quinson	89	$0,01147 L^{3,188}$	0,98	31	$0,15084 L^{2,292}$	0,88
Sainte-Croix	21	$0,03141 L^{2,822}$	0,98	31	$0,08946 L^{2,444}$	0,89

TABLEAU VII. — Relation longueur-poids ($P = aL^b$) et coefficient de corrélation pour des populations de chevesne et de toxostome des retenues du Verdon.

9. — ANALYSE MULTIDIMENSIONNELLE

A l'aide de l'ensemble des données mésologiques et biocénétiques, nous avons tenté d'expliquer la répartition des différentes espèces de poissons. Pour cela, nous avons utilisé deux procédés d'analyse, à partir d'une matrice de données initiales comportant 231 lignes (individus, points d'observation) et 50 colonnes (variables, paramètres physiques, chimiques et biologiques : tableau 1, 2 et 4). Le principe de la méthode consiste à rechercher les axes principaux d'inertie définissant les plans où leur projection se fait avec une perte minimale d'information.

9.1. — ANALYSE EN COMPOSANTES PRINCIPALES NORMEES

Nous avons utilisé le programme « Prince » mis au point par Collob (1976).

Deux axes expliquent 56,4 % de l'inertie totale.

L'axe 1 explique 36,4 % de l'inertie du nuage. Deux groupes de variables lui sont fortement corrélés :

- Corrélation positive : Provision calorifique (0,837), Altitude (0,918), Age (0,952).

- Corrélation négative : Cl^- (—0,974), Na^+ (—0,914), Conductivité (—0,866), K^+ (—0,856), SO_4^{--} (—0,838), Déficit en O_2 (—0,709), Benthos (—0,906), Production 1^{re} (—0,656), Zooplancton (—0,618), Anguille (—0,950), Vairon (—0,883), Chevesne (—0,748), Perche (—0,736), Barbeau (—0,733), Toxostome (—0,701), Truite (—0,690), Chabot (—0,669).

Pour situer les lacs sur l'axe 1, on a fait la moyenne des abscisses des individus à chaque date pour les stations des 5 lacs (fig. 5a).

Cet axe oppose les retenues 1 et 2 (Castillon et Chaudanne) aux retenues 3, 4 et 5 (Sainte-Croix, Quinson, Gréoux). D'autre part, 4 et 5 ont souvent des coordonnées voisines alors que 3 est bien individualisé par une abscisse toujours négative.

L'axe 2 explique 20 % de l'inertie du nuage et oppose deux groupes de variables bien corrélées avec lui :

- Corrélations positives avec l'axe : Macroflore (0,853), Sandre (0,786), Hotu (0,786), Spirilin (0,786), Gardon (0,731).

- Corrélation négatives avec l'axe :

Situation prise d'eau (—0,845), Capacité (—0,784), Marnage (—0,635), Zooplancton (0,702), Tanche (0,773), Chabot (0,730), Toxostome (0,661), Truite (—0,657), Barbeau (—0,654), Chevesne (—0,643).

FIG. 5 a. — Analyse en composantes principales normées. Situation des retenues du Verdon sur l'axe 1.

La plupart des paramètres physiques ont une corrélation faible avec cet axe.

Le calcul de la position des lacs sur l'axe 2 (fig. 5b) montre que les 2 lacs amont sont très proches, que les lacs de Sainte-Croix et Gréoux s'opposent fortement, tandis que Quinson et Gréoux bien que plus rapprochés sont malgré tout nettement individualisés.

Fig. 5 b. — Analyse en composantes principales normées. Situation des retenues du Verdon sur l'axe 2.

L'observation de la projection des points individus et des points variables, dans le plan des 2 axes principaux d'inertie, met en évidence 5 groupements bien individualisés (fig. 6), quatre contiennent au moins un lac.

Groupe A. — Caractérisé par la provision calorifique, l'altitude, l'âge, le marnage et le rotengle, il englobe les lacs 1 et 2 (Castillon et Chaudanne).

Ces 2 lacs sont situés dans le secteur amont du Verdon. Le marnage y est important et leur mise en eau ancienne (20 ans). Le rotengle, espèce introduite, y est relativement abondant.

Groupe B. — La capacité, l'abondance du zooplancton, alliée à une faune autochtone constituée principalement de chevesnes, barbeaux, truites et toxostomes, ainsi que d'une importante population de tanches (introduites) caractérise le lac 3 (Sainte-Croix) dont la mise en eau est la plus récente.

Groupe C. — Ce groupement représente la retenue de Quinson. Il est caractérisé surtout par la forte transparence et les teneurs en magnésium, calcium et nitrates de l'eau. L'association piscicole type

FIG. 6. — Analyse en composantes principales normées. Position des retenues et des variables mésologiques et biocénétiques (dont les poissons) sur le plan des deux premiers axes. (La signification des variables est indiquée dans les tableaux 1, 2 et 4).

de cette retenue est constituée du Blageon, du vairon et de l'anguille. L'apron qui n'a été trouvé que dans ce plan d'eau, mais en très petit nombre, a une faible signification dans l'analyse.

Groupe D. — Fortement caractérisé par 3 espèces de poissons (sandre, hotu, spirin) auxquels s'ajoutent le gardon et le goujon, ce groupe contient le lac 5 (Gréoux), bien isolé par rapport à l'axe 2.

Groupe E. — Situé autour de l'origine, il est formé par un ensemble de paramètres peu discriminatoires qui présentent des valeurs voisines dans les 5 retenues du Verdon. Vis-à-vis de l'axe 2, cet ensemble est proche du groupement C.

Les résultats ci-dessus montrent que l'axe 1 permet de caractériser le milieu abiotique grâce en particulier aux sels dissous, à l'altitude et au marnage, alors que l'axe 2 définit des groupements dans la faune ichthyologique. Certains de ces groupements sont constitués d'espèces autochtones, d'autres résultent de l'alevinage.

9.2. — ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

Comme pour l'analyse précédente, nous avons utilisé un programme mis au point par Collomb (1977).

Les trois premiers axes rendent compte de 80 % de l'inertie totale de l'ensemble des points observations et paramètres (tableau VIII).

	λ	Inertie	% inertie
Axe 1	0,487613 E — 01	0,185098 E + 04	43,24
Axe 2	0,240124 E — 01	0,115664 E + 04	21,29
Axe 3	0,176000 E — 01	0,647719 E + 03	15,61
Axe 4	0,632789 E — 01	0,464742 E + 03	5,61
Inertie totale = 0,326097 E + 04			

TABLEAU VIII. — Valeurs propres, inertie et pourcentage d'inertie totale pour les 4 premiers axes.

L'axe 1 rend compte de 43,2 % de l'inertie totale du nuage. L'âge des retenues, le rotengle, le barbeau et le toxostome sont dans l'ordre, les paramètres qui présentent la plus forte contribution à cet axe (Tableau IX).

L'axe 2 représente 21,3 % de l'inertie du nuage. Le marnage et le hotu contribuent plus particulièrement à sa formation.

L'axe 3 explique 15,6 % de l'inertie totale. Ce facteur d'analyse est caractérisé par l'association blageon, perche, goujon.

L'axe 4 ne rend compte que de 5,6 % de l'inertie totale ; comme les suivants, il a été négligé dans l'analyse.

Groupe D. — Fortement caractérisé par 3 espèces de poissons (sandre, hotu, spirin) auxquels s'ajoutent le gardon et le goujon, ce groupe contient le lac 5 (Gréoux), bien isolé par rapport à l'axe 2.

Groupe E. — Situé autour de l'origine, il est formé par un ensemble de paramètres peu discriminatoires qui présentent des valeurs voisines dans les 5 retenues du Verdon. Vis-à-vis de l'axe 2, cet ensemble est proche du groupement C.

Les résultats ci-dessus montrent que l'axe 1 permet de caractériser le milieu abiotique grâce en particulier aux sels dissous, à l'altitude et au marnage, alors que l'axe 2 définit des groupements dans la faune ichtyologique. Certains de ces groupements sont constitués d'espèces autochtones, d'autres résultent de l'alevinage.

9.2. — ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES

Comme pour l'analyse précédente, nous avons utilisé un programme mis au point par Collomb (1977).

Les trois premiers axes rendent compte de 80 % de l'inertie totale de l'ensemble des points observations et paramètres (tableau VIII).

	λ	Inertie	% inertie
Axe 1	0,487613 E — 01	0,185098 E + 04	43,24
Axe 2	0,240124 E — 01	0,115664 E + 04	21,29
Axe 3	0,176000 E — 01	0,647719 E + 03	15,61
Axe 4	0,632789 E — 01	0,464742 E + 03	5,61
Inertie totale = 0,326097 E + 04			

TABLEAU VIII. — Valeurs propres, inertie et pourcentage d'inertie totale pour les 4 premiers axes.

L'axe 1 rend compte de 43,2 % de l'inertie totale du nuage. L'âge des retenues, le rotengle, le barbeau et le toxostome sont dans l'ordre, les paramètres qui présentent la plus forte contribution à cet axe (Tableau IX).

L'axe 2 représente 21,3 % de l'inertie du nuage. Le marnage et le hotu contribuent plus particulièrement à sa formation.

L'axe 3 explique 15,6 % de l'inertie totale. Ce facteur d'analyse est caractérisé par l'association blageon, perche, goujon.

L'axe 4 ne rend compte que de 5,6 % de l'inertie totale ; comme les suivants, il a été négligé dans l'analyse.

	Axe 1			Axe 2			Axe 3	
	Contri- bution	Contri- bution		Contri- bution	Contri- bution		Contri- bution	Contri- bution
V*	A*	R*	V*	A*	R*	V*	A*	R*
Age	0,13251	0,938	Marnage	0,12303	0,656	Blageon	0,24885	0,887
Rotengle	0,09538	0,573	Hotu	0,11652	0,843	Perche	0,10262	0,801
Barbeau	0,08540	0,742	Gardon	0,08936	0,365	Goujon	0,08323	0,532
Toxostome	0,08500	0,853	Tanche	0,07266	0,579	Apron	0,05176	0,898
Flore	0,06659	0,542	Truite	0,05307	0,512	Chabot	0,02035	0,401

V* = Variable

A* = Absolue

R* = Relative.

TABLEAU IX. — Principales variables ordonnées pour les trois premiers axes par contributions absolues décroissantes et expliquant 100 % de l'inertie.

La figure 7 met en évidence 4 nuage de points relativement bien individualisés dans le plan des axes 1 et 2.

Chacun de ces groupements renferme au moins une des retenues du Verdon. La distance entre les différents points permet de définir la nature des paramètres qui caractérise le mieux le profil d'un lac et donc qui explique le mieux la répartition des espèces piscicoles.

Groupeement A. — Les lacs de Castillon et Chaudanne qui constituent le premier type de milieu, sont caractérisés par les faibles teneurs en nitrites de l'eau, par l'altitude, par l'importante provision calorifique emmagasinée par la masse d'eau pendant un cycle annuel, par l'importance du marnage (jusqu'à 40 m) et par leur mise en eau relativement ancienne (1948 et 1953). Le poisson le plus représentatif de ces 2 retenues est le rotengle.

Groupeement B. — Ce groupe qui représente le lac de Sainte-Croix est caractérisé par l'importance des populations zooplanctoniques. La truite, le chabot, la tanche, le chevesne, le toxostome et le barbeau est l'association piscicole type de cette retenue.

Groupeement C. — Plus central que les autres, l'environnement du lac de Quinson est formé de paramètres peu discriminatoires. Il apparaît, néanmoins, que la concentration en nitrates, un peu plus élevée dans ce lac, est le facteur prépondérant. L'association piscicole représentative de la retenue se compose du blageon, du vairon et de l'anguille.

Groupeement D. — Le groupement D, qui n'est autre que la retenue de Gréoux, est beaucoup plus diffus. Les paramètres caractéristiques

FIG. 7. — Analyse factorielle des correspondances. Position des retenues et des variables mesologiques et biocénétiques (dont les poissons) sur le plan des deux premiers axes. (La signification des variables est indiquée dans les tableaux 1, 2 et 4).

présentent peu d'affinité entre eux. L'abondance de la faune d'invertébrés benthiques, la relative étendue de la prairie d'hydrophytes et le déficit en oxygène expliquent le mieux la situation de ce plan d'eau.

Les autres paramètres situés d'ailleurs près de l'origine des axes factoriels, ont une contribution au plan F1-F2 faible. Ils présentent généralement peu de différences d'un lac à l'autre.

10. — DISCUSSION

Le manque de données précises relatives à la structure des populations piscicoles des lacs artificiels français ne nous permet pas de comparer la nature de la faune ichthyologique des retenues du Verdon à celle d'autres réservoirs.

Dans les 5 lacs étudiés, les cyprinidés sont dominants. Ils sont principalement représentés par les espèces que l'on trouve couramment dans les plans d'eau comme le gardon et la tanche mais aussi par le chevesne et le toxostome considérés jusqu'ici comme affectionnant surtout les eaux courantes. Le développement des salmonidés s'effectue aussi très bien dans ces milieux où l'on a même observé le frai de certains individus sur la beine graveleuse et peu pentue des retenues de Sainte-Croix et Quinson.

Les 19 espèces de poissons recensées dans les retenues du Verdon peuvent être classées en 4 groupes d'après leur degré d'affinité. Les groupements ainsi délimités diffèrent par l'origine des espèces (autochtones ou introduites) et par leur degré d'acclimatation à leur nouvel habitat. La comparaison de la structure des populations piscicoles de chacun des lacs montre que le peuplement n'est généralement pas équilibré par suite de la dominance d'une ou deux espèces ; c'est le cas du gardon dans Castillon et Gréoux, du toxostome et du chevesne dans Sainte-Croix. La croissance des poissons s'est d'autre part révélée différente suivant les plans d'eau. La construction des histogrammes de fréquence des tailles montre un développement plus important des individus des lacs avals. L'examen de la relation longueur-poids des poissons a mis en évidence un fort embonpoint chez les truites de la retenue de Sainte-Croix. Ce phénomène est certainement lié à la très forte productivité générale du milieu lors de la mise en eau de la retenue.

L'analyse multidimensionnelle a permis d'avancer des explications supplémentaires quant à la structure des populations piscicoles des lacs artificiels du Verdon. Ainsi, il est clair que, plus qu'ailleurs, l'alevinage est un des facteurs principaux explicatifs de la composition piscicole des retenues de Castillon et Chaudanne puisque c'est le rotengle qui apparaît comme l'espèce de poisson caractéristique de ces lacs. On peut noter, à ce sujet, que cette espèce semble très bien supporter la grande amplitude des variations saisonnières de températures et de niveaux qui sont typiques de ces 2 plans d'eau. La mise en eau récente et l'importante biomasse zooplanctonique qui en résulte sont certainement responsables de l'abondance des populations de toxotomes, de chevesnes, de tanches, de barbeaux et de truites dans Sainte-Croix. A Gréoux, le développement du gardon semble dû à la présence des hydrophytes et des invertébrés qu'ils abritent.

La production piscicole dans les retenues du Verdon est ainsi sous la dépendance de facteurs variables selon les lacs. Elle est plus élevée dans les retenues que dans le cours libre du Verdon.

TRAVAUX CITES

- ALLEN (K. R.). 1941. — Studies on the biology of the early stages of the Salmon (*Salmo salar*) 3. Growth in the River Thurso system, Caitness. *J. Anim. Ecol.*, 10 (2) : 273-295.
- ANTONESCU (C. S.). 1963. — Lacurile de acumulare sub aspect hidrobiologic si piscicol. *Bul. I.C.P.P.*, 22 (2) : 3-17.
- BALON (E. K.). 1974. — Fish production of a tropical ecosystem. — In : *Lake Kariba: a man-made tropical ecosystem in Central Africa* (eds. Balon, E. K. and Coche, A. G.). W. Junk bv. publishers, The Hague : 249-647.
- BONNET (L.). 1964. — Le peuplement thécamoebien des sols. *Rev. Ecol. Biol. sol*, 1 : 123-408.
- BUCK (H.) et CROSS (F.). 1952. — Early limnological and fish population conditions of Canton Reservoir, Oklahoma, and Fischery Management recommendations. *Report Oklahoma fishand game council*, 110 p.
- BUSNITA (Th.). 1971. — Ihtiofauna lacurilor de acumulare : formarea si valorificarea ei. *Lucr. Stat. « Stejarul »*, 4 : 572-576.
- COLLOMB (P.). 1976. — PRINCE : analyse en composantes principales normées sur la matrice des corrélations. Note E.D.F. : HI - 2154/02, 17 p.
- COLLOMB (P.). 1977. — FACPRO : programme d'analyse factorielle des correspondances. Note E.D.F. : HI 2342/02, 7 p.
- DECEI (P.). 1965. — Lacul Bicaz vazut din pnt de vedere piscicol. *Rev. Padurilor*, 80, 8 p.
- GALLOIS (C.) et MOREL (C.). 1925. — Aménagement piscicole d'un lac de barrage industriel. *Trav. Lab. Hydrobiol. Pisc. Univ. Grenoble*, 23-45.
- GRÉGOIRE (A.). 1975. — Effets de la vidange décennale de la retenue de la Chaudanne sur les biocénoses du Verdon (octobre 1974). *Rev. Biol. Ecol. Medit.*, 2 (2) : 15-26.
- HOLČIK (J.). 1966. — The development and forming of the fish fauna in the Orava dam reservoir. *Biologické práce SAV*, 12 : 15-75.
- HOLČIK (J.). 1970. — The Kličava Reservoir (an Ichthyological Study). *Biologické Práce SAV* (Bratislava), 15 (3) : 1-96.
- HOLČIK (J.). 1966. — The development and forming of the fish fauna in the of fish populations in three types of water — bodies in Szechoslovakia man-made lake, trout lake, arm of the Danube River). *Acta Biologica Jugoslavica, Ichthyologia (Sarajevo)*, 2 (1) : 37-52.
- HUTCHINSON (G. E.) et LÖFFLER (H.). 1956. — The thermal classification of lakes. *Proc. nat. Acad. Sci., Wash.*, 42 : 84-86.
- IONESCU (V.) et MUNTEANU (M.). 1970. — Unele consideratii asupra ihtiofaunei lacului Bicaz. *Lucrarile Stat. « Stejarul »*, 2.
- JENKINS (R. M.). 1967. — The influence of some environmental factors on standing crop and harvest of fishes in U.S. reservoirs. Reservoir Fishery Resources Symposium, American Fisheries Society, South Division, 298-321.
- JENKINS (R. M.). 1970. — The influence of engineering design and operation and other environmental factors on reservoir fishery resources. *Water Resources Bulletin*, 6 : 110-119.
- KREITMANN (L.). 1939. — Etude hydrobiologique et aménagement piscicole de trois lacs du Jura utilisés industriellement. *Trav. Lab. Hydrobiol. Pisc. Univ. Grenoble*, 8-176.

- LAURENT (M.) et MOREAU (G.). 1973. — Influence des facteurs écologiques sur le coefficient de condition d'un téléostéen (*Cottus gobio* L.). *Ann. Hydrobiol.*, 4 (2) : 211-228.
- LE CREN (E. D.). 1951. — The length — weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, 20 (2) : 201-219.
- LELEK (A.). 1973. — Sequence of changes in fish populations of the new tropical man — made lake, Kainji, Nigeria, West Africa, *Arch. Hydrobiol.*, 71 : 381-420.
- MATEI (D.) et DIMITRIU (M.). 1963. — Consideratii asupra faunei ichtiologice din lacul de acumulare Bicaz în al doilea an dupa inundare. *Bul. I.C.P.P.*, 22, 2 p.
- PETR (T.). 1967. — Fish population changes in the Volta Lake in Ghana during its first sixteen months. *Hydrobiologia*, 30 : 193-220.
- Rapport EIFAC. 1974. — Symposium sur les méthodes de prospection, de surveillance et d'évaluation des ressources ichtyologiques dans les lacs et grands cours d'eau. Technical Paper, 2 vol., 23 : 747 p.
- SHANNON (C. E.) et WEAVER (W.). 1948-1963. — The mathematical theory of communication. *Urbana Univ. Press. Illinois* : 117-127.
- SNEDECOR (G. W.) et COCHRAN (W. G.). 1967. — *Statistical Methods*. Ames, Iowa, 593 p.
- SORNAY (J.). 1935. — Etude hydrobiologique piscicole des lacs de barrage de Beaumont-Montoux et de Pizancon sur l'Isère. *Trav. Lab. Hydrobiol. Pisc. Univ. Grenoble*, 105-120.
- SOUTHWOOD (T. R. E.). 1966. — *Ecological Methods, with particular reference to the study of Insects Populations*. Methuen and Co. London, 391 p.
- TEISSIER (G.). 1935. — Les procédés d'étude de la croissance relative Signification de la loi de dysharmonie. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 60 : 292-307.
- VIVIER (P.), DUSSART (B.) et al. 1956. — Le lac d'Eguzon. *Annls Sta. Cent. Hydrobiol. Appl.*, 6 : 1-230.
- WHIPPLE (G. C.). 1927. — The microscopy of drinking water. J. Wiley, N.-Y., 4^e Ed., 586 p.