

Étude des macroinvertébrés en lien avec les populations d'ombres communs (*Thymallus thymallus* L., 1758) dans les bassins versants de la Lesse et de l'Ourthe

Auteur : Remouchamps, Alexandra

Promoteur(s) : Caparros Megido, Rudy; Benitez, Jean-Philippe

Faculté : Gembloux Agro-Bio Tech (GxABT)

Diplôme : Master en bioingénieur : gestion des forêts et des espaces naturels, à finalité spécialisée

Année académique : 2023-2024

URI/URL : <http://hdl.handle.net/2268.2/20925>

Avertissement à l'attention des usagers :

Tous les documents placés en accès ouvert sur le site le site MatheO sont protégés par le droit d'auteur. Conformément aux principes énoncés par la "Budapest Open Access Initiative"(BOAI, 2002), l'utilisateur du site peut lire, télécharger, copier, transmettre, imprimer, chercher ou faire un lien vers le texte intégral de ces documents, les disséquer pour les indexer, s'en servir de données pour un logiciel, ou s'en servir à toute autre fin légale (ou prévue par la réglementation relative au droit d'auteur). Toute utilisation du document à des fins commerciales est strictement interdite.

Par ailleurs, l'utilisateur s'engage à respecter les droits moraux de l'auteur, principalement le droit à l'intégrité de l'oeuvre et le droit de paternité et ce dans toute utilisation que l'utilisateur entreprend. Ainsi, à titre d'exemple, lorsqu'il reproduira un document par extrait ou dans son intégralité, l'utilisateur citera de manière complète les sources telles que mentionnées ci-dessus. Toute utilisation non explicitement autorisée ci-avant (telle que par exemple, la modification du document ou son résumé) nécessite l'autorisation préalable et expresse des auteurs ou de leurs ayants droit.

**ÉTUDE DES MACROINVERTÉBRÉS EN LIEN
AVEC LES POPULATIONS D'OMBRES
COMMUNS (*Thymallus thymallus* L., 1758) DANS
LES BASSINS VERSANTS DE LA LESSE ET DE
L'OURTHE**

ALEXANDRA REMOUCHAMPS

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2023-2024

CO-PROMOTEURS: JEAN-PHILIPPE BENITEZ ET RUDY CAPARROS MEGIDO

© Toute reproduction du présent document, par quelque procédé que ce soit, ne peut être réalisée qu'avec l'autorisation de l'auteur et de l'autorité académique de Gembloux Agro-Bio Tech. Le présent document n'engage que son auteur.

**ÉTUDE DES MACROINVERTÉBRÉS EN LIEN
AVEC LES POPULATIONS D'OMBRES
COMMUNS (*Thymallus thymallus* L. 1758) DANS
LES BASSINS VERSANTS DE LA LESSE ET DE
L'OURTHE**

ALEXANDRA REMOUCHAMPS

**TRAVAIL DE FIN D'ÉTUDES PRÉSENTÉ EN VUE DE L'OBTENTION DU DIPLÔME DE
MASTER BIOINGÉNIEUR EN GESTION DES FORÊTS ET ESPACES NATURELS**

ANNÉE ACADÉMIQUE 2023-2024

CO-PROMOTEURS: JEAN-PHILIPPE BENITEZ ET RUDY CAPARROS MEGIDO

Remerciements

Je tiens à remercier mes co-promoteurs les professeurs Jean-Philippe Benitez et Rudy Caparros Megido, pour leur encadrement et leurs conseils.

Un grand merci à Chloé Vom Berge, qui a porté ce projet avec beaucoup de détermination et s'est toujours montrée disponible pour répondre à mes questions.

Merci à toutes les personnes qui ont participé aux pêches électriques, en particulier les membres du Laboratoire Démographie des Poissons et d'Hydro-écologie de l'Université de Liège et des contrats rivières Lesse et Ourthe.

Je remercie également le professeur Yves Brostaux pour ses précieux conseils en analyse statistique.

Merci à toute l'équipe d'Entomologie fonctionnelle et évolutive de la faculté de Gembloux Agro-Bio Tech, en particulier Grégoire Noël, pour ses suggestions en présentation orale et en statistiques.

Merci à Adèle, pour sa relecture attentive et ses conseils avisés. Merci également d'avoir permis la rédaction de ce travail dans un cadre idyllique.

Merci à Lisa, d'avoir su rire des difficultés traversées ensemble cette année.

Merci à tout le corps enseignant et à toutes les personnes qui ont participé, de près ou de loin, à ma réussite scolaire.

Enfin, je tiens à remercier ma famille et mes proches pour leurs encouragements et leur bienveillance.

Résumé

L'ombre commun (*Thymallus thymallus* Linnaeus, 1758), classé comme espèce en danger en Wallonie, dépend des macroinvertébrés pour son alimentation. Cette étude cherche à comprendre les causes de son déclin en analysant les populations d'ombres communs et les communautés de macroinvertébrés de huit sites dans les bassins versants de la Lesse et de l'Ourthe. Des pêches électriques ont été réalisées, suivies d'analyses du contenu stomacal des ombres communs capturés. Les macroinvertébrés benthiques et dérivants ont également été échantillonnés. Un faible effectif en ombres communs a été recensé, confirmant le déclin de cette espèce en Wallonie bien que des comportements territoriaux et grégaires aient pu influencer ces résultats. Les ombres communs semblent opportunistes dans leur alimentation, consommant principalement les taxons disponibles, ce que confirment les indices de sélectivité. Les proies ingérées, relativement résistantes à la pollution et présentes dans tous types de microhabitats, suggèrent que le déclin des ombres communs dans les bassins versants étudiés ne résulte pas d'un appauvrissement en macroinvertébrés. Par ailleurs, le lien entre l'abondance ou la richesse en macroinvertébrés dans le milieu et la présence d'ombres n'a pas pu être démontré dans ce travail mais le faible nombre de sites analysés doit être considéré. Des analyses supplémentaires sont nécessaires pour améliorer la fiabilité de cette étude.

Abstract

The European grayling (*Thymallus thymallus* Linnaeus, 1758), classified as an endangered species in Wallonia, depends on macroinvertebrates for its diet. This study aims to identify the causes of its decline by examining European grayling populations and macroinvertebrate communities at eight sites within the Lesse and Ourthe watersheds. Electrofishing was conducted, followed by stomach content analysis of the captured graylings. Benthic and drifting macroinvertebrates were also sampled. A low number of graylings were recorded, confirming the species' decline in Wallonia, although territorial and gregarious behaviors might have influenced these results. Graylings appear to be opportunistic feeders, primarily consuming available taxa, as indicated by selectivity indices. The ingested prey is relatively resistant to pollution and found in all types of microhabitats, suggesting that the decline of graylings in the studied watersheds is not due to a depletion of macroinvertebrates. The relationship between macroinvertebrate abundance or richness and grayling presence could not be demonstrated in this study, partly due to the limited number of sites analyzed. Additional analyses are required to enhance the robustness of this study.

Table des figures

Figure 1. Photographie d'un ombre commun (Fishipedia, 2023).	14
Figure 2. Aire de répartition de l'ombre commun (Kottelat & Freyhof, 2008).	14
Figure 3. Localisation des bassins versants de la Lesse et de l'Ourthe sur la carte de Wallonie.	21
Figure 4. Représentation des cours d'eau et des sites échantillonnés sur la carte de Wallonie.	22
Figure 5. Pêche électrique à une anode (Benitez, 2024).	23
Figure 6. Prélèvement du contenu stomacal (Lambotte, 2024).	23
Figure 7. Abondances relatives de l'ensemble des macroinvertébrés issus des contenus stomacaux. 31	
Figure 8. Abondances relatives des macroinvertébrés issus des contenus stomacaux par site.	31
Figure 9. PCoA basée sur la distance de Bray-Curtis des macroinvertébrés stomacaux distinguant les bassins versants (A), les évolutions historiques (B) et les mois de relevé (C) ; cercle de corrélation associé (D).	33
Figure 10. Coefficient de Pearre moyen par taxon.	33
Figure 11. Courbe de raréfaction totale des macroinvertébrés benthiques et courbe de raréfaction par bassin versant.	34
Figure 12. Courbes de raréfaction des macroinvertébrés benthiques par site.	35
Figure 13. Abondances relatives de l'ensemble des macroinvertébrés benthiques.	35
Figure 14. Abondances relatives des macroinvertébrés benthiques par site.	36
Figure 15. PCoA basée sur la distance de Bray-Curtis des macroinvertébrés benthiques regroupés par site distinguant les bassins versants (A), les évolutions historiques (B), la présence d'ombres (C) et les mois de relevés (D).	38
Figure 16. Cercle de corrélation associé à la PCoA des macroinvertébrés benthiques.	38
Figure 17. Abondances relatives des macroinvertébrés benthiques par microhabitat.	39
Figure 18. Abondances relatives de l'ensemble des macroinvertébrés dérivants.	40
Figure 19. Abondances relatives des macroinvertébrés dérivants par site.	40
Figure 20. PCoA basée sur la distance de Bray-Curtis des macroinvertébrés dérivants distinguant les bassins versants (A), les évolutions historiques (B), la présence d'ombre (C) et les mois de relevé (D)	43
Figure 21. PCoA basée sur la distance de Sorensen de l'ensemble des macroinvertébrés (A) et cercle de corrélation associé (B).	44
Figure 22. Évolution des températures moyennes journalières des sites.	45
Figure 23. PCA réalisée sur la proportion de microhabitats des sites.	46

Table des tableaux

Tableau 1. Choix des cours d'eau étudiés.....	21
Tableau 2. Caractérisation des classes de vitesses selon la norme NF T90-333.....	24
Tableau 3. Caractérisation des substrats selon la norme NF T90-333.....	25
Tableau 4. Caractéristiques biométriques moyennes des ombres communs capturés.....	30
Tableau 5. Abondance et richesse taxonomique des macroinvertébrés issus des contenus stomacaux par site.....	32
Tableau 6. Données d'échantillonnage des macroinvertébrés benthiques.	34
Tableau 7. Abondance et indices de diversité des macroinvertébrés benthiques par site.....	36
Tableau 8. Résultats des tests de Mann-Whitney pour les indices de diversité des macroinvertébrés benthiques à l'échelle de l'échantillon, médiane et extrema par modalité.	37
Tableau 9. Conditions d'échantillonnage des macroinvertébrés dérivants.	39
Tableau 10. Indices de diversité des macroinvertébrés dérivants par site.	41
Tableau 11. Résultats des tests de Mann-Whitney sur les indices de diversité des macroinvertébrés dérivants, médiane et extrema associés.....	41
Tableau 12. Caractéristiques physico-chimiques des sites.....	44
Tableau 13. Pourcentages des microhabitats présents dans les sous-tronçons de 50 m.	45

Table des matières

1	INTRODUCTION	12
1.1	ÉTAT DE L'ART : LES MACROINVERTÉBRÉS	12
1.2	ÉTAT DE L'ART : L'OMBRE COMMUN	13
1.2.1	<i>Classification</i>	13
1.2.2	<i>Caractéristiques physiques</i>	13
1.2.3	<i>Aire de répartition</i>	14
1.2.4	<i>Exigences d'habitat</i>	14
1.2.5	<i>Reproduction</i>	16
1.2.6	<i>Régime alimentaire</i>	16
1.2.7	<i>Évolution des populations</i>	17
1.2.8	<i>Statut de protection</i>	17
1.2.9	<i>Menaces</i>	17
1.3	CONTEXTE ET OBJECTIFS DE L'ÉTUDE.....	19
2	MATÉRIEL ET MÉTHODE	21
2.1	SÉLECTION DE LA ZONE D'ÉTUDE	21
2.2	RÉCOLTE DE DONNÉES	22
2.2.1	<i>Captures des ombres communs</i>	22
2.2.2	<i>Récolte des macroinvertébrés</i>	23
2.2.3	<i>Identification des macroinvertébrés</i>	25
2.2.4	<i>Relevés des variables environnementales</i>	26
2.3	ANALYSES DES DONNÉES	26
2.3.1	<i>Correction de l'échantillonnage</i>	26
2.3.2	<i>Richesse taxonomique et abondance relative</i>	26
2.3.3	<i>Estimation du volume d'eau échantillonné pour les macroinvertébrés dérivants</i>	26
2.3.4	<i>Indices de diversité</i>	27
2.3.5	<i>Coefficient de condition</i>	27
2.3.6	<i>Indice de sélectivité</i>	27
2.3.7	<i>Analyses univariées</i>	28
2.3.8	<i>Indices de dissimilarité</i>	28
2.3.9	<i>Analyses multivariées</i>	29
3	RÉSULTATS.....	30
3.1	EFFECTIFS ET CARACTÉRISTIQUES DES OMBRES COMMUNS.....	30
3.2	DIVERSITÉ DES MACROINVERTÉBRÉS ISSUS DES CONTENUS STOMACaux	31
3.2.1	<i>Abondances relatives des macroinvertébrés stomacaux</i>	31
3.2.2	<i>Abondance totale et richesse observée des contenus stomacaux</i>	32
3.2.3	<i>Analyse des contenus stomacaux : influence du bassin versant, de l'évolution historique des populations en ombres, de la présence d'ombres et du mois de relevé</i>	32
3.2.4	<i>Indices de sélectivité de Pearre</i>	33
3.3	DIVERSITÉ DES MACROINVERTÉBRÉS BENTHIQUES	34
3.3.1	<i>Qualité de l'échantillonnage des macroinvertébrés benthiques</i>	34
3.3.2	<i>Abondances relatives des macroinvertébrés benthiques</i>	35
3.3.3	<i>Description des macroinvertébrés benthiques des différents sites</i>	36
3.3.4	<i>Analyse des macroinvertébrés benthiques : influence du bassin versant, de l'évolution historique des populations en ombres, de la présence d'ombres et du mois de relevé</i>	36
3.3.5	<i>Abondances relatives des macroinvertébrés benthiques par microhabitat</i>	39
3.4	DIVERSITÉ DES MACROINVERTÉBRÉS DÉRIVANTS	39
3.4.1	<i>Conditions d'échantillonnage des macroinvertébrés dérivants</i>	39
3.4.2	<i>Abondances relatives des macroinvertébrés dérivants</i>	40
3.4.3	<i>Description des macroinvertébrés dérivants des différents sites</i>	40
3.4.4	<i>Analyse des macroinvertébrés dérivants : influence du bassin versant, de l'évolution historique des populations en ombres, de la présence d'ombres et du mois de relevé</i>	41
3.5	COMPARAISON DE TOUS LES TYPES DE MACROINVERTÉBRÉS	44

3.6	VARIABLES ENVIRONNEMENTALES	44
3.6.1	<i>Caractéristiques physico-chimiques des sites étudiés</i>	44
3.6.2	<i>Diversité des microhabitats</i>	45
4	DISCUSSION.....	47
4.1	INTERPRÉTATION DES RÉSULTATS	47
4.1.1	<i>Analyse des effectifs et caractéristiques biométriques des ombres communs</i>	47
4.1.2	<i>Caractérisation des communautés de macroinvertébrés benthiques et dérivants</i>	48
4.1.3	<i>Analyse de l'alimentation de l'ombre commun</i>	49
4.1.4	<i>Influence des variables environnementales</i>	51
4.2	LIMITES ET AMÉLIORATIONS DE L'ÉTUDE	52
5	CONTRIBUTION PERSONNELLE DE L'ÉTUDIANT	52
6	CONCLUSION ET PERSPECTIVES	53
7	BIBLIOGRAPHIE.....	54
	ANNEXE 1 : PACKAGES ET FONCTIONS UTILISÉES POUR LES ANALYSES STATISTIQUES.....	63
	ANNEXE 2 : CARACTÉRISTIQUES BIOMÉTRIQUES DES OMBRES COMMUNS CAPTURÉS.....	64
	ANNEXE 3 : ABONDANCES ET INDICES DE PEARRE DES MACROINVERTÉBRÉS PAR SITE OÙ L'OMBRE A ÉTÉ RECENSÉ.	65

1 Introduction

Les écosystèmes d'eau douce sont des milieux particulièrement riches en espèces animales. Bien qu'ils ne représentent que 0,01 % des ressources en eaux mondiales et n'occupent que 0,08 % de la surface de la Terre (Gleick, 1996 cité par Dudgeon et al., 2006), ces milieux abritent 9,5 % des espèces animales de la planète (Balian et al., 2008). Plus de 10 000 espèces de poissons vivent en eau douce, soit 41 % des poissons et un quart de tous les vertébrés décrits (Lundberg et al., 2000). De plus, la biodiversité dulçaquicole¹ apporte une large variété de biens et services pour les humains dont certains sont irremplaçables (Covich et al., 2004). Ces écosystèmes démontrent une contribution économique directe, une valeur de stockage d'information génétique et une capacité à fournir des services écosystémiques culturels, de régulation et d'approvisionnement (Aylward et al., 2005).

Malgré leur valeur considérable, ces écosystèmes sont particulièrement menacés et subissent un déclin en biodiversité plus important que les milieux terrestres (Sala et al., 2000 ; Albert et al., 2021). Les menaces pesant sur la biodiversité dulçaquicole peuvent être regroupées en cinq catégories : la surexploitation, la pollution de l'eau, la modification du débit, la destruction ou la dégradation des habitats et l'invasion par des espèces exotiques envahissantes (Dudgeon et al., 2006). Ces menaces, dont les effets se combinent et interagissent, sont exacerbées par le réchauffement climatique et les modifications des régimes de précipitations (Poff et al., 2002). Dans ce contexte, des prises de mesures en matière de conservation sont indispensables et nécessitent de documenter les changements dans l'abondance des espèces et leur distribution géographique (Albert et al., 2021).

Parmi les espèces d'eau douce menacées, figure l'ombre commun (*Thymallus thymallus* Linnaeus, 1758), classé parmi les espèces en danger de Wallonie (Thiry, 2022). Cette espèce, peu connue du grand public, peut pourtant être considérée comme une espèce parapluie. Cette notion implique que les stratégies de conservation prévues pour l'ombre commun peuvent être bénéfiques pour d'autres espèces avec lesquelles il cohabite (Branton & Richardson, 2011). Comprendre les causes du déclin d'une espèce sensible telle que l'ombre commun (Van Treeck et al., 2020) et essayer de la protéger peut donc avoir des répercussions positives sur l'ensemble de l'écosystème dulçaquicole. En outre, l'ombre commun dépend des macroinvertébrés présents dans le milieu, lesquels constituent la majorité de son alimentation (Vivier, 1958). Ainsi, étudier les communautés de macroinvertébrés est primordial pour comprendre les causes du déclin de l'ombre commun.

1.1 État de l'art : les macroinvertébrés

Le terme « macroinvertébrés » fait référence à la faune d'invertébrés qui est retenue dans des filets ou des tamis de 500 µm. Ils comprennent plusieurs centaines d'espèces de divers phyla, tels que les Arthropodes, Mollusques, Annélides, Nématodes et Turbellariés (Hauer & Resh, 2017). Ils jouent un rôle crucial dans la structure et la fonction des écosystèmes, notamment dans les relations trophiques et le transfert d'énergie et de nutriments (Hauer & Resh, 2017). Les macroinvertébrés sont donc indispensables au maintien de l'intégrité fonctionnelle du cours d'eau (Wallace & Webster, 1996). En raison de leur importance au sein de la communauté des cours d'eau, de leur diversité et de leur ubiquité, l'étude des macroinvertébrés est un élément central de l'écologie des cours d'eau (Cummins, 1974 ; Allan & Castillon, 2007 ; Moore & Schindler, 2008 ; Sundermann et al., 2011 ; Giersch et al., 2015).

Particulièrement sensibles à la pollution de l'eau, les assemblages de macroinvertébrés sont largement utilisés comme indicateurs de la qualité de l'eau (Usseglio-Polatera & Beisel, 2002 ; Xu et al., 2014). Parmi les différents indices disponibles, l'Indice Biologique Global Normalisé (IBGN) est la méthode la

¹ Qui vit en eau douce (Le Robert, consulté le 9/08/2024)

plus couramment employée en France et en Wallonie pour évaluer la qualité biologique des cours d'eau via l'étude des macroinvertébrés benthiques² (Archaimbault & Dumont, 2010). En outre, les macroinvertébrés peuvent être utilisés pour estimer les concentrations en métaux lourds (Johnson et al., 1993) et en insecticides (Muirhead-Thomson, 1987 cité par Wallace & Webster, 1996).

D'autre part, la composition des espèces de macroinvertébrés varie en réponse aux changements de l'environnement des cours d'eau. Par exemple, un cours d'eau traversant une forêt de feuillus peut abriter de nombreux macroinvertébrés spécialisés dans la consommation de feuilles mortes, tandis qu'à proximité d'un pré, ce même cours d'eau peut être dominé par d'autres espèces (Hauer & Resh, 2017). La distribution des communautés de macroinvertébrés est également influencée par la profondeur de l'eau, la vitesse du courant et le type de substrat (Lamouroux et al., 2004 ; Allan & Castillo, 2007 ; Burgazzi et al., 2021).

Une distinction est réalisée entre les macroinvertébrés benthiques et les macroinvertébrés dérivants. Ces derniers, comme leur nom l'indique, dérivent en aval des cours d'eau (Shearer et al., 2003). Ils sont principalement composés de nymphes, de pupes émergentes, d'adultes morts ou mourants ainsi que d'adultes sains se déplaçant à cause d'une densité trop importante (Chapmann, 1966). Des larves saines peuvent également dériver (Tachet et al., 2010). Au contraire, les macroinvertébrés benthiques sont relativement immobiles et fixés au substrat (Reynoldson & Metcalfe-Smith, 1992). Le présent travail étudie aussi bien les macroinvertébrés benthiques que dérivants.

Il est intéressant de mettre en relation l'étude des poissons et celle des macroinvertébrés car ces derniers forment la nourriture la plus importante de la plupart des poissons d'eau courante (Hynes, 1970 cité par Wallace & Webster, 1996). En particulier, la densité et le taux de croissance des Salmonidae lotiques³ tels que les ombres communs sont positivement corrélés à la biomasse des populations de macroinvertébrés (Richardson, 1993). Les Salmonidae dépendent des macroinvertébrés dérivants car la stimulation visuelle et les mouvements des proies sont cruciaux pour déclencher leurs attaques (Chapmann, 1966). Les macroinvertébrés benthiques sont également une composante essentielle du régime alimentaire des ombres communs (Kruzhylina & Didenko, 2011), constituant la majeure partie de leur alimentation (Radforth, 1940). Leur morphologie buccale de type infère⁴ les rend plus efficaces dans l'exploitation des ressources benthiques (Tremblay, 1987). Pourtant, le lien entre les macroinvertébrés benthiques et leurs prédateurs est peu étudié (Wallace & Webster, 1996).

1.2 État de l'art : l'ombre commun

1.2.1 Classification

T. thymallus est une espèce appartenant à la famille des Salmonidae (Vivier, 1958). Quatorze autres espèces sont comprises dans le genre *Thymallus* (Catalogue of Life, consulté le 05/02/2024). Ce genre appartient à la classe des Osteichthyes, l'ordre des Salmoniformes, famille des Salmonidae et sous-famille des Thymallus (Kottelat, 1997). Jusqu'aux années 2000, les scientifiques s'accordaient à dire que ce genre comprenait deux espèces aux aires de répartition étendues, l'ombre commun et l'ombre Arctique (*Thymallus arcticus* Pallas, 1776) (Gum et al., 2009). Par la suite, d'autres espèces principalement asiatiques ont été décrites et ont rendu obsolètes les anciennes analyses phylogénétiques (Weiss et al., 2021). Dans ce document, le terme « ombre » est parfois utilisé seul pour désigner l'ombre commun.

1.2.2 Caractéristiques physiques

² Relatif au fond des eaux (Le Robert, consulté le 9/08/2024).

³ Relatif aux eaux courantes (en opposition à « lentique ») (AquaPortail, 2021).

⁴ Se dit d'une bouche qui s'ouvre sous le museau (en opposition à « supère ») (AquaPortail, 2023).

La taille moyenne de l'ombre commun est de 35 cm pour 400 g (Herold et al., 2019) mais il peut atteindre une taille de 60 cm (Fishipedia, 2023). Son corps est comprimé latéralement et couvert de grandes écailles, dont certaines, pigmentées, dessinent des stries longitudinales soulignées de taches noires (Figure 1). Ces taches noires pourraient indiquer le statut de dominance de l'individu au sein d'un groupe (Penteriani et al., 2015). La bouche est infère (Herold et al., 2019).



Figure 1. Photographie d'un ombre commun (Fishipedia, 2023).

Le signe distinctif de l'espèce est sa nageoire dorsale longue et haute, soutenue par une vingtaine de rayons souples (Vivier, 1958). La nageoire dorsale et les rayons forment, sur près du quart de la longueur du poisson, un étendard de coloration violette appelé vexille. Un dimorphisme sexuel est observé, la partie postérieure de la nageoire dorsale du mâle étant plus développée chez le mâle que chez la femelle (Persat, 1977).

1.2.3 Aire de répartition

La répartition naturelle de l'ombre commun (Figure 2) s'étend du sud-est de la France au nord-ouest de la Russie (Freyhof, 2010). Les introductions de pêcheurs et de naturalistes, principalement au XIX^{ème} siècle, ont étendu la répartition des ombres dans le sud-ouest de la France, le nord de l'Italie et la Finlande (Northcote, 1995 ; Freyhof, 2010).

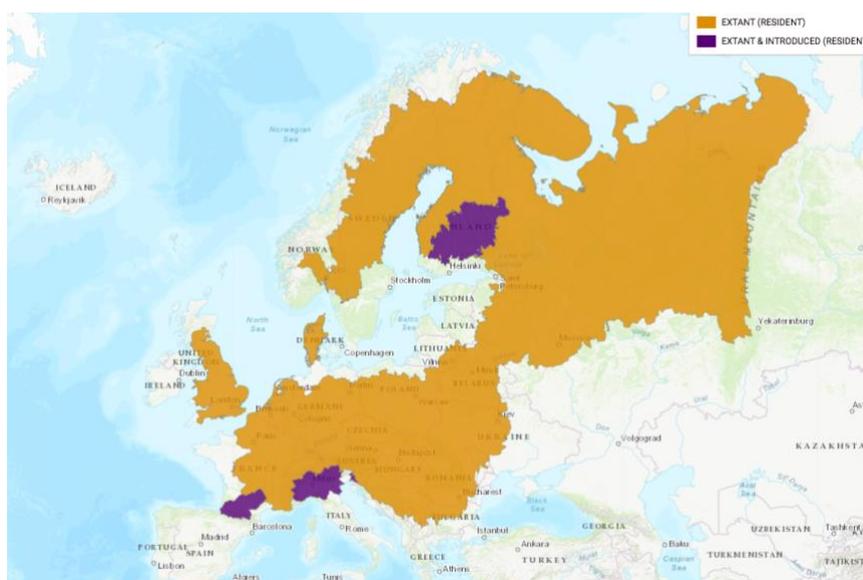


Figure 2. Aire de répartition de l'ombre commun (Kottelat & Freyhof, 2008).

1.2.4 Exigences d'habitat

L'ombre commun est présent principalement dans les rivières, et exceptionnellement dans les lacs et dans les eaux saumâtres (Nykanen, 2004). Dans les cours d'eau, sa présence définit une zone particulière appelée la « zone à ombre » (Huet, 1959). On rencontre dans cette zone quelques truites (*Salmo trutta* Linnaeus, 1758), des barbeaux (*Barbus barbus* Linnaeus, 1758), des hotus (*Chondrostoma nasus* Linnaeus, 1758), des vandoises (*Leuciscus leuciscus* Linnaeus, 1758), des chevaines (*Squalius cephalus* Linnaeus, 1758), des chabots (*Cottus gobio* Linnaeus, 1758) et des vairons (*Phoxinus phoxinus* Linnaeus, 1758). Elle est souvent caractérisée par des creux profonds dans les tournants, avec des remous et également des parties calmes. La vitesse du courant de la rivière dans cette zone est plus faible que la zone amont qui est définie comme la « zone à truite » (Vivier, 1958).

L'ombre commun fait partie des poissons rhéophiles, c'est-à-dire inféodés aux milieux lotiques et dont la reproduction se produit généralement dans des zones peu profondes au courant vif, dans des faciès de type radier⁵ (Sempeksi & Gaudin, 1995b). Cette caractéristique semble favoriser le développement et la survie des œufs adhérents au substrat ou enfouis sous les graviers, selon les espèces (Balon, 1975). Par ailleurs, les ombres privilégient les substrats en gravier (Riley et al., 2006). Riley et Pawson (2010) ont montré que les sections boisées, où le recouvrement par les macrophytes aquatiques était le plus faible, possédaient généralement la plus grande densité d'ombres communs.

L'ombre est un poisson exigeant quant à la nature et la température de l'eau. En effet, il est retrouvé dans des cours d'eau dont les températures ne dépassent pas les 24 °C et dont la quantité d'oxygène dissous est proche de la saturation (Persat, 1977). Au-dessus de 23°C dans une eau aérée ou en-dessous de 5 mg/L d'oxygène dans une eau à 18-20°C, l'ombre commun se trouve en difficulté. Au-dessus de 25°C ou en-dessous de 4 mg/L, les ombres meurent rapidement (Persat, 1977).

Les ombres sont des poissons migrateurs holobiotiques potamodromes, cela signifie que leur cycle de vie se déroule exclusivement en rivière. Entre mars et avril, les individus adultes effectuent des migrations allant jusqu'à 15 km vers l'amont pour rejoindre la zone de reproduction (Jungwirth et al., 2000) et retournent ensuite à leur habitat de repos (Ovidio et al., 2004). La connectivité longitudinale du cours d'eau joue donc un rôle clef pour la survie de l'ombre (Jungwirth et al., 2000). En outre, il dépend de la couche superficielle des lits de gravier pour l'incubation des œufs et le développement larvaire (Jungwirth et al., 2000). La quantité et la qualité d'habitat sont donc essentielles pour cette espèce (Hayes et al., 2021). Le frai⁶ a généralement lieu au sommet d'un banc de graviers relativement fins (1 à 3 cm de diamètre), dans un courant rapide (0,75 m/s) et dans une eau peu profonde (Vivier, 1958). Après leur émergence, les larves passent 4 à 5 jours dans le substrat de graviers avant de commencer à s'alimenter proche de la surface de l'eau (Scott, 1985). En grandissant, les larves changent des habitats peu profonds à faible vitesse vers des habitats où la vitesse et la profondeur sont plus importantes (Bardonnnet et al., 1991 ; Nykänen & Huusko, 2003 ; Riley et al., 2006). Sempeksi & Gaudin (1995a) ont identifié trois groupes de juvéniles selon leur préférence d'habitat et leur taille : les alevins post-émergents de 15 à 20 mm près des berges, les alevins âgés et jeunes juvéniles de 20 à 40 mm proches de la limite du courant, et les juvéniles de plus de 40 mm en position benthique dans la partie la plus profonde du cours d'eau, appelée chenal. Les préférences d'habitat des ombres adultes varient avec les saisons, ceux-ci préférant des habitats moins profonds, plus rapides et avec des substrats plus grossiers en été et au printemps qu'en automne et en hiver (Nykänen, 2004).

D'un point de vue comportemental, les mâles montrent un caractère territorial quand ils atteignent les frayères⁷, tolérant les femelles uniquement au moment de la ponte (Vivier, 1958). Hors de cette

⁵ Partie d'un cours d'eau peu profonde à écoulement rapide dont la surface est hétérogène et « cassée » au-dessus des graviers, de galets ou des cailloux (EauFrance, consulté le 9/08/2024).

⁶ Ponte des œufs par la femelle des poissons (Le Robert, consulté le 9/08/2024).

⁷ Lieu où les poissons déposent leurs œufs (Le Robert, consulté le 9/08/2024)

période, les femelles forment souvent de petits groupes et peuvent aussi défendre des territoires, bien que ceux-ci soient plus petits que ceux des mâles (Vivier, 1958). Pour permettre la reproduction des ombres, une rivière doit donc fournir un maximum de territoires différents aux mâles et contenir des bancs de graviers et des abris pour que les femelles puissent se reposer (Vivier, 1958).

1.2.5 Reproduction

La reproduction diffère de celle de la plupart des autres Salmonidae car les femelles ne creusent pas de nids, mais libèrent les œufs en plaçant leurs organes génitaux sous les graviers (Fabricus & Gustafson, 1955 cités par Bardonnnet & Gaudin, 1990). Les ombres communs atteignent la maturité sexuelle à l'âge de 2 à 3 ans (Persat, 1977). Ils sont souvent polygames et effectuent une parade nuptiale (Vivier, 1958).

La durée du frai varie de 10 heures à 4 jours (Vivier, 1958). La reproduction a lieu en mars et en avril lorsque la température de l'eau s'élève de 4-5° C à 8-9° C (D'Hulstere & Philippart, 1982 cités par Carmie et al., 1985). Il semblerait qu'une température dépassant 4,5 à 5° C soit un des facteurs nécessaires au déclenchement de l'ovulation (Maisse et al., 1987). Une chute brutale de la température de l'eau en-dessous de 5° C après le 15 mars s'accompagne d'un ralentissement de la maturation et du blocage des ovulations chez certaines femelles (Carmie et al., 1985). Par ailleurs, la température de l'eau influence la mobilité du sperme, la vitesse maximale étant obtenue dans une eau de 8 à 16°C (Lahnsteiner & Mansour, 2012). Les œufs sont petits (2,5 à 3,5 mm de diamètre) à la ponte et grossissent par turgescence dans l'eau. Une femelle donne entre 3 000 et 6 000 œufs par kilogramme de poids (Neresheimer, 1937 ; Svetina, 1956 cités par Vivier, 1958). La durée du développement des œufs est corrélée à la température de l'eau (Vivier, 1958 ; Jungwirth & Winkler, 1984), les œufs éclosent après 177 degrés-jours (d'Hulstere & Philippart, 1982 cités par Scott, 1985). L'émergence des larves a souvent lieu en avril ou mai soit généralement 3 à 4 semaines après le frai (Penáz 1975 cités par Nykänen, 2004). Elles mesurent alors une taille de 15 mm (Nykänen & Huusko, 2003) ce qui est petit comparativement aux autres Salmonidae (Norden, 1961). La croissance des ombres est rapide durant la première année puis ralentit (Persat & Pattee, 1981), ce qui pourrait être dû à une faible compétition et un risque de prédation réduit lorsque la larve se trouve à la surface de l'eau (Scott, 1985).

1.2.6 Régime alimentaire

Les ombres communs se nourrissent principalement de macroinvertébrés (Vivier, 1958) et les principaux insectes ingérés appartiennent à l'ordre des Diptera (Radforth, 1940). Les jeunes stades se nourrissent essentiellement de larves et pupes Chironomidae (ordre des Diptera), peu importe la nourriture disponible (Sempeski et al., 1995). Ces dernières représentent parfois plus de 90 % de l'abondance des proies ingérées (Sempeski et al., 1995). Le reste de leur alimentation est composé d'autres macroinvertébrés, en particulier des Copepoda appartenant au sous-embranchement des Crustacea (Scott, 1985).

Les pupes de Chironomidae, nymphes d'Ephemoptera et larves de Simuliidae prennent une part plus importante de l'alimentation au fur et à mesure que la larve d'ombre grandit (Scott, 1985 ; Sempeski & Gaudin, 1996). Outre le régime et l'habitat, la stratégie alimentaire change entre le stade larvaire et juvénile. La distance parcourue entre chaque capture et le nombre moyen de tentatives de capture par minute diminuent entre les deux stades (Sempeski & Gaudin, 1996).

Les ombres adultes sont peu exigeants et semblent assimiler toutes les proies accessibles et suffisamment petites, qu'elles soient benthiques ou dérivantes. Cependant, lorsque le choix est possible, les Gammaridae et les Plecoptera semblent moins appréciés (Persat, 1977).

1.2.7 Évolution des populations

Les populations d'ombres ont constamment décliné depuis le milieu des années 1980, en particulier dans les Alpes (Uiblein et al., 2001 ; Gum et al., 2009). Pourtant, *T. thymallus* est actuellement classé comme « Least concern » dans la liste rouge de l'UICN (Freyhof, 2010), statut n'a cependant pas été mis à jour depuis 2010. À l'échelle locale, les déclinés ou les extinctions de populations sont généralisés ce qui l'amène parfois à être considéré en voie de disparition au niveau national (Kirchhofer et al., 1996 ; Weiss et al., 2021). En Wallonie, l'ombre commun est ainsi classé parmi les espèces en danger depuis 2022 (Thiry, 2022).

1.2.8 Statut de protection

Depuis les années 1970, l'ombre commun figure à l'annexe III de la convention de Berne, qui liste les espèces de faune protégées. Toute exploitation des espèces mentionnées dans cette annexe doit être réglementée pour préserver les populations (interdiction temporaire ou locale d'exploitation, réglementation du transport ou de la vente, etc.). Par conséquent, l'utilisation de moyens de capture et de mise à mort non sélectifs, susceptibles de mettre en danger l'espèce ou de perturber gravement sa tranquillité, est interdite dans les pays signataires. Il est également listé dans l'annexe V de la Directive Faune-Flore-Habitat, cela signifie qu'il est considéré comme une espèce d'intérêt communautaire dont le prélèvement dans la nature et l'exploitation sont susceptibles de faire l'objet de mesures de gestion. Des programmes de conservation ont été initiés dans plusieurs pays européens dont l'Autriche, l'Allemagne, la Suisse et la France en raison de leur importance dans la pêche récréative et les dynamiques des écosystèmes (Gum et al., 2009).

En Wallonie, cette espèce est mentionnée dans l'Annexe IV du décret du 6 décembre 2001 modifiant la Loi du 12 juillet 1973 de la Conservation de la Nature, qui indique (Article 2) que pour la capture, le prélèvement ou la mise à mort de cette espèce, tous les moyens non sélectifs susceptibles d'entraîner localement la disparition ou de troubler gravement la tranquillité des populations sont interdits. De plus, depuis l'Arrêté du Gouvernement Wallon du 18/02/2021, le prélèvement de l'ombre commun (c'est-à-dire la capture sans remise à l'eau) est interdit en Wallonie.

1.2.9 Menaces

Le déclin de l'ombre commun peut être attribué à différentes causes. Selon Carmie et al. (1985), sa raréfaction est en partie liée à la dégradation de son habitat. Les secteurs de cours d'eau classés dans la zone à ombre ont été fortement perturbés ces dernières décennies par la détérioration de la qualité de l'eau, l'extraction de granulats et la construction de complexes hydro-électriques. Les activités d'ingénierie avec les modifications du lit de la rivière et du régime de flux sont considérées comme les raisons majeures du déclin des populations (Wiesbauer et al., 1991 cité par Uiblein et al., 2005). L'ombre commun est également menacé par la régularisation des rivières (Persat, 1996). La pêche récréative a probablement aussi joué un rôle dans cette raréfaction, d'autant plus que celle-ci s'exerce souvent sur des sujets immatures (Carmie et al., 1985). À cela vient s'ajouter la pression de prédation des oiseaux piscivores (Uiblein et al., 2005 ; Gum, 2007 ; Freyhof, 2010).

1.2.9.1 Fragmentation des rivières

Les ombres communs peuvent être blessés ou tués par un passage dans une turbine, qui est une voie commune pour la migration en aval (Harrison et al., 2019). De plus, les réservoirs peuvent entraver les

déplacements (Nislow et al., 2011) et limiter les populations d'ombres (Hayes et al., 2021). Les barrages fragmentent donc des populations qui étaient préalablement connectées par des flux de gènes et affectent ainsi leur structure génétique (Meldgaard et al., 2003).

En outre, l'ombre commun a une plasticité comportementale plus faible que la truite, avec laquelle il cohabite souvent. Par exemple, sa période de migration est plus courte et moins flexible que celle de la truite, rendant l'ombre plus sensible aux obstacles physiques (Ovidio et al., 2007).

1.2.9.2 *Modification du débit*

Hayes et al. (2021) ont analysé les effets de quatre facteurs de stress (la modification du flux, la canalisation, la fragmentation et l'altération de la qualité de l'eau) sur des populations d'ombres. La modification du flux par éclusée⁸ avait l'effet individuel le plus important sur les populations d'ombres étudiées. Ils ont toutefois remarqué que la connectivité du réseau fluvial et la présence d'habitats hétérogènes peuvent atténuer les effets de l'éclusée en offrant un abri pour tous les stades de vie des poissons. En plus de modifier le débit, les éclusées provoquent des changements de température de l'eau. Celles qui diminuent la température entraînent une dérive en aval et un nombre élevé d'échouages, affectant particulièrement les juvéniles (Auer et al., 2022). Cependant, lorsque des zones de refuges sont disponibles, des changements de débits modérés et instantanés ne causent pas de grande mortalité (Valentin et al., 1994).

1.2.9.3 *Pollution de l'eau*

La qualité de l'eau et les conditions en éléments nutritifs sont connues pour influencer les distributions de poissons (Vannote et al., 1980). En particulier, les ombres communs peuvent répondre négativement à la détérioration de la qualité de l'eau (Sempeski et al., 1995). Les rejets des usines de papier ont été jugés responsables de la réduction des effectifs en ombres communs dans la rivière Traun (Autriche) à un degré beaucoup plus élevé que celui des autres Salmonidae présents. Cela indique une grande sensibilité de cette espèce aux polluants chimiques (Kainz, 1992 cité par Uiblein et al., 2005). De plus, Rodgers et al. (2020) ont montré que la pollution aux nitrates diminue la tolérance à l'hypoxie et à la chaleur chez l'ombre commun.

1.2.9.4 *Impact de la pêche récréative*

La pêche récréative est l'un des moteurs les plus importants des dynamiques des populations de poissons dans les écosystèmes d'eau douce (Cooke & Cowx, 2004 ; Lewin et al., 2006). Ainsi, une pêche trop intensive de l'ombre commun a été identifiée comme un élément entravant sa reproduction naturelle dans le bassin de l'Ourthe (Philippart et al., 2000).

Le prélèvement de l'ombre commun a été interdit en Région wallonne en 2021. Toutefois, même sans prélèvement, la capture avec remise à l'eau est généralement responsable d'une certaine mortalité chez les poissons, en particulier les Salmonidae. En conséquence, même une protection stricte des espèces de poissons ne réduit généralement pas la mortalité de la pêche à la ligne à zéro (Tetzlaff et al., 2013).

1.2.9.5 *Facteurs biotiques*

L'ombre commun cohabite avec de nombreuses espèces de poissons, ce qui suggère qu'il est bien adapté à un partage d'espace et de nourriture (Uiblein et al., 2005) mais cela ne s'applique pas toujours

⁸ Quantité d'eau qui s'écoule entre l'ouverture et la fermeture d'une écluse (Le Robert, consulté le 9/08/2024).

aux assemblages d'espèces récemment modifiés. Par exemple, l'introduction de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) en Autriche a été identifiée comme une menace pour les ombres communs (Uiblein et al., 2005). En effet, les habitats de ces deux espèces se recouvrent, conduisant à une compétition spatiale et trophique (Wiesbauer et al., 1991 ; Schmutz, 1995 cités par Uiblein et al., 2005).

La pression de prédation des oiseaux piscivores et notamment des grands cormorans (*Phalacrocorax carbo* Linnaeus, 1758) a été également identifiée comme facteur contraignant la réhabilitation des populations à l'échelle locale (Uiblein et al., 2005 ; Gum, 2007 ; Freyhof, 2010). Cependant, Suter (1995) a étudié l'effet de la prédation des cormorans dans deux rivières suisses et n'a pas trouvé de preuve que leur présence affectait négativement les populations d'ombres.

1.2.9.6 Sensibilité aux changements climatiques

Le changement climatique est une menace majeure pour les populations de Salmonidae en raison de l'importance du débit et de la température de l'eau pour le taux de recrutement (Ruiz-Navarro et al., 2016). L'ombre commun est donc de plus en plus vulnérable face aux changements climatiques, en particulier dans le sud de son aire de répartition (Freyhof, 2010).

Une hausse des températures peut réduire le succès d'émergence des insectes, augmenter la mortalité des ombres communs (Smolinski & Glazaczow, 2019) et affecter le développement, la croissance et la survie des Salmonidae (Jonsson & Jonsson, 2009). En ce qui concerne les précipitations, l'augmentation des inondations hivernales et printanières peut entraîner l'extinction locale des populations si elles coïncident avec les périodes critiques d'incubation et d'émergence des Salmonidae (Warren et al., 2015).

En outre, le nombre de jours à faible débit influence négativement la survie des ombres lors de leur première année (Bašić et al., 2018). Ainsi, une forte augmentation des températures combinée à une diminution du débit pourrait conduire à une perte d'habitat de l'ombre commun allant jusqu'à 70% d'ici 2050 (Pletterbauer et al., 2016).

1.3 Contexte et objectifs de l'étude

Le projet Sélection des Habitats et Distribution de l'Ombre commun en Wallonie (SHADOW) a été initié par deux laboratoires de l'Université de Liège : le Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Hydro-écologie et le laboratoire d'Entomologie fonctionnelle et évolutive, situé sur le campus de Gembloux Agro-Bio Tech.

Le projet SHADOW étudie le déclin actuel de l'ombre commun, dans un premier temps à l'échelle de la Wallonie en exploitant les bases de données disponibles. Ensuite, il se concentre sur les bassins versants de l'Ourthe et de la Lesse, cette deuxième étape inclut une étude plus approfondie réalisée par des relevés sur le terrain.

Ce mémoire s'inscrit dans la deuxième partie du projet SHADOW. Il vise à comprendre les causes du déclin des populations d'ombres communs dans les bassins versants de la Lesse et de l'Ourthe. Trois sous-objectifs ont été identifiés :

1. Étudier l'effectif et les caractéristiques biométriques des ombres communs sur les sites sélectionnés, en analysant l'influence du bassin versant et de l'évolution historique des populations dans le cours d'eau.
2. Caractériser les communautés de macroinvertébrés benthiques et dérivants, en examinant l'impact du bassin versant, de l'évolution historique des populations d'ombres et de leur présence sur ces communautés.
3. Analyser l'alimentation de l'ombre commun, identifier les taxons de macroinvertébrés sélectionnés ou évités, et caractériser les exigences des taxons consommés en termes de qualité de l'eau et de sélection de microhabitat.

2 Matériel et méthode

2.1 Sélection de la zone d'étude

Les bassins versants de la Lesse et de l'Ourthe (Figure 3) ont été choisis parmi les neuf bassins versants étudiés dans le cadre du projet SHADOW. La Lesse et l'Ourthe sont deux affluents de la Meuse et leurs bassins versants occupent une superficie totale de 1 339 km² et 1 846 km² respectivement.

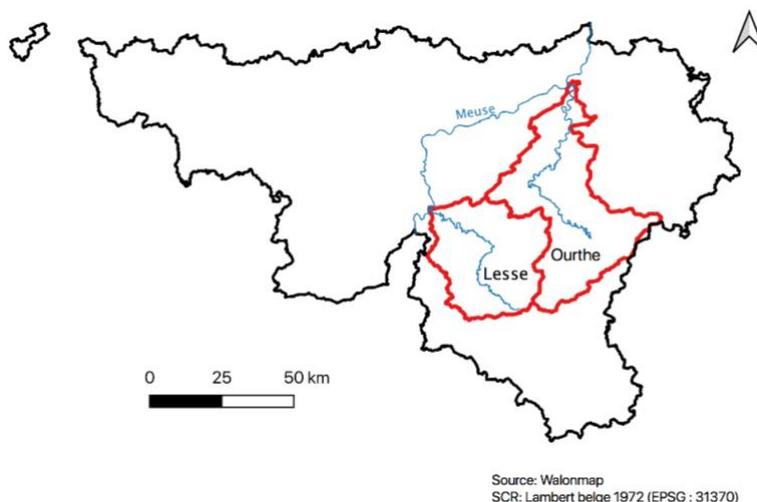


Figure 3. Localisation des bassins versants de la Lesse et de l'Ourthe sur la carte de Wallonie.

La sélection des sites d'étude est basée sur les observations des acteurs de terrain tels que le Service Public de Wallonie (SPW), les Contrats Rivières et les laboratoires de recherche qui indiquaient deux tendances opposées d'évolution des populations d'ombres communs pour ces bassins. Une diminution des effectifs était observée dans le bassin de l'Ourthe tandis que les effectifs restent globalement constants dans le bassin de la Lesse avec cependant des variations à l'échelle du cours d'eau. Ces tendances ont ensuite été confirmées par l'analyse des données de pêches transmises par la cellule hydrobiologie de la Direction Nature et Eau (DNE) faisant partie du Département de l'Étude du Milieu Naturel et Agricole (DEMNA) du SPW.

Sur base des différentes rivières possédant des relevés piscicoles, deux modalités d'évolution des effectifs d'ombres à l'échelle du cours d'eau ont été recherchées. Une évolution positive correspond à un maintien ou à une augmentation des populations d'ombres sur la rivière tandis que l'évolution négative est caractérisée par une diminution ou extinction des populations. Quatre cours d'eaux ont été choisis dans chaque bassin versant dont deux à évolution historique positive et deux à évolution historique négative (Tableau 1).

Tableau 1. Choix des cours d'eau étudiés.

Bassin versant	Cours d'eau	Évolution historique des populations d'ombres	Coordonnées	Localité
Lesse	Serpont	Négative	49,964042 ; 5,329202	Libin
	Wimbe		50,13878 ; 5,12842	Rochefort
	Lhomme	Positive	50,05401 ; 5,25313	Saint-Hubert
	Wamme		50,172245 ; 5,363458	Nassogne
Ourthe	Aisne	Négative	50,366469 ; 5,539183	Durbuy
	Bronze		50,159854 ; 5,558380	La Roche-en-Ardenne
	Néblon	Positive	50,422443 ; 5,514972	Hamoir
	Ourthe orientale		50,13067 ; 5,80319	Houffalize

Parmi les cours d'eau sélectionnés, le Serpont et la Wamme sont deux affluents de la Lhomme et appartiennent au bassin versant de la Lesse alors que les autres cours d'eau choisis sont des affluents de la Lesse ou de l'Ourthe (Figure 4).

Les environs des rivières sélectionnées ont été examinés à l'aide d'images satellites pour identifier des zones relativement peu impactées par les activités humaines, caractérisées par des cours méandriformes et une végétation abondante en bordure. L'accessibilité de ces zones a ensuite été évaluée pour déterminer les sites d'échantillonnage. Un site est défini comme un tronçon de rivière de 150 m de long et d'une largeur permettant de pratiquer une pêche électrique à une, deux ou trois anodes. Les tronçons spécifiques ont été confirmés après une visite sur le terrain.

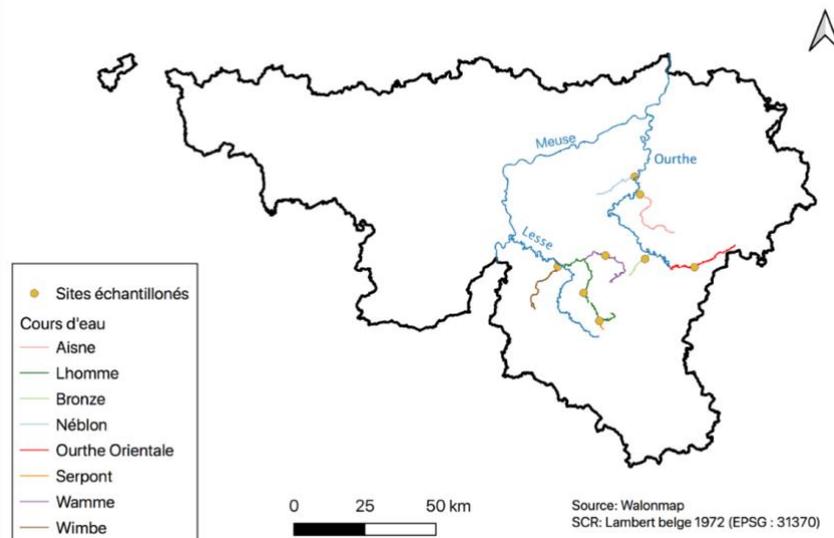


Figure 4. Représentation des cours d'eau et des sites échantillonnés sur la carte de Wallonie.

2.2 Récolte de données

Les relevés ont été effectués pendant 8 jours entre le 7 mai et le 14 juin 2024. Chaque journée de terrain commençait par la mesure des variables environnementales, la pêche électrique, la collecte des contenus stomacaux et la capture des macroinvertébrés dérivants sur un site. En après-midi était effectué l'échantillonnage des macroinvertébrés benthiques sur un autre site. Pour minimiser l'impact des perturbations dues à la pêche électrique et correspondre au mieux avec les contenus stomacaux récoltés, le délai entre la capture des ombres et l'échantillonnage des macroinvertébrés benthiques du même site variait de un à trois jours.

En raison des précipitations exceptionnellement élevées du printemps 2024 (Mievis, consulté le 02/08/2024), le débit des rivières a été jugé trop important pour effectuer les relevés pendant quatre semaines. Les relevés du Serpont, du Bronze, de l'Ourthe orientale et du Néblon ont donc été réalisés entre le 7 et le 15 mai tandis que les relevés de la Wamme, de la Wimbe, de l'Aisne et de la Lhomme ont été effectués entre le 10 et le 14 juin.

2.2.1 Captures des ombres communs

Une pêche électrique a été réalisée sur chaque site à l'aide d'un groupe électrogène fixe FEG 5000 et FEG 8000 (EFKO, Leutkirch im Allgäu, Allemagne) à une, deux ou trois anodes en fonction de la largeur de la rivière. La tension utilisée était de 300 volts. Le tronçon a été parcouru à pied en deux passages consécutifs de l'aval vers l'amont. Lors du premier passage, tous les poissons repérés ont été recueillis à l'aide d'épuisettes à fines mailles (5 mm) et mis dans des bassines. Au second passage, seuls les

ombres ont été prélevés. Les ombres ont ensuite été anesthésiés par immersion dans une solution d'Eugénol (0,01 mL/L) avant d'être pesés et mesurés (longueur totale et longueur à la fourche). La longueur totale est définie comme étant la distance entre la partie la plus antérieure du poisson et la fin des rayons de la nageoire caudale tandis que la longueur à la fourche correspond à la distance entre la partie la plus antérieure du poisson et les rayons médians de la nageoire caudale (Anderson et Gutreuter, 1983 cité par Ovidio, 2021).



Figure 5. Pêche électrique à une anode (Benitez, 2024).

Les zones de prélèvements des ombres ont été décrites. Les coordonnées géographiques, la hauteur d'eau, le type de substrat et la vitesse de courant ont été enregistrés. La vitesse de courant a été mesurée à l'aide d'un courantomètre FLO-MATE 2000 (Marsh McBirney, Inc., Frederick (Maryland), États-Unis).

2.2.2 Récolte des macroinvertébrés

2.2.2.1 Prélèvement du contenu stomacal

Chaque ombre adulte a subi un « flushing ». Cette méthode est la manière non-létale la plus efficace d'obtenir le contenu stomacal de la plupart des poissons (Kamler & Pope, 2001). Elle permet de faire régurgiter l'ombre à l'aide d'un tuyau inséré dans l'orifice buccal jusqu'à la première résistance. Un jet d'eau est ensuite envoyé par le tuyau dans l'estomac du poisson. Le contenu est ainsi récupéré et conservé dans une solution d'éthanol. Les juvéniles (longueur à la fourche inférieure à 70 mm (Sempeski et al., 1995)), jugés trop sensibles, n'ont pas subi cette procédure. Une fois les manipulations terminées, les ombres ont été remis en rivière.



Figure 6. Prélèvement du contenu stomacal (Lambotte, 2024).

2.2.2.2 Relevés de macroinvertébrés dérivants

En amont de la pêche électrique, trois filets de 30 x 30 cm et de mailles de 500 µm ont été placés sur la largeur du tronçon pour prélever les macroinvertébrés dérivants. Ces filets, installés à 2 cm du fond, ont été laissés pendant la durée de la pêche électrique, soit environ 2 heures. Le contenu des filets a ensuite été rassemblé dans un contenant et conservé dans de l'éthanol jusqu'à l'identification en laboratoire. La vitesse du courant devant les filets a été mesurée au début du prélèvement à l'aide du courantomètre.

2.2.2.3 Relevés de macroinvertébrés benthiques

Les macroinvertébrés ont été prélevés sur un tronçon de 50 m au sein des 150 m utilisés pour la pêche électrique. Cette zone était considérée comme représentative de l'entièreté du site et devait permettre l'échantillonnage de macroinvertébrés (hauteur d'eau permettant de voir et d'atteindre le fond). Une fois le tronçon de 50 m déterminé, celui-ci a été divisé en 10 sous-tronçons de 5 m délimités par des piquets sur la berge. Les différents microhabitats ont été déterminés et leur proportion au sein de chaque sous-tronçon a été estimée. Selon la norme NF T90-333 (AFNOR, 2016), les microhabitats ont été définis par le type de substrat (Tableau 3) et la classe de vitesse de courant déterminée visuellement (Tableau 2). Une fois l'ensemble des sous-tronçons analysés, la proportion totale de chaque microhabitat sur l'ensemble du tronçon de 50 m a été calculée. Un maximum de neuf échantillons a été prélevé par site, avec au moins un échantillon pour chaque microhabitat présent. Les microhabitats dominants (>50%) ont été échantillonnés deux fois, ces échantillons ont ensuite été regroupés dans un même contenant.

Tableau 2. Caractérisation des classes de vitesses selon la norme NF T90-333.

Classe de vitesses (cm/s)	Qualification de la vitesse
$v \geq 75$	Rapide
$75 > v \geq 25$	Moyenne
$25 > v \geq 5$	Lente
$v < 5$	Nulle

Tableau 3. Caractérisation des substrats selon la norme NF T90-333.

N°	Substrat	Description
11	Bryophytes	Mousses, sphaignes et hépatiques
10	Hydrophytes	Spermaphytes immergés ou à feuilles flottantes. La caractérisation ne dépend pas de l'espèce mais du degré d'immersion des feuilles dans l'eau.
9	Débris organiques grossiers (litières)	Brindilles (diamètre < 5 mm) et feuilles, en général issues de la végétation ligneuse, tombées au fond de l'eau et s'accumulant sur le fond du lit dans les zones calmes, souvent sur plusieurs cm d'épaisseur.
8	a. Chevelus racinaires libres	Amas denses de racelles formant souvent des pinceaux de couleur claire et rougeâtre.
	b. Substrats ligneux	Petites branches (5 mm < diamètre < 2 cm) et grosses branches (diamètre > 2 cm).
7	Pierres, galets, cailloux	Sédiments dont la plus grande dimension estimée visuellement est comprise entre 25 et 250 mm.
6	Blocs facilement déplaçables	Blocs dont au moins une dimension visuelle est supérieure à 250 mm. Le bloc doit pouvoir être déplacé par une personne seule de corpulence moyenne. Si le bloc est difficile à déplacer, le substrat est considéré comme une surface uniforme dure (voir substrat n°0).
5	Graviers	La plus grande dimension visuelle de l'élément est comprise entre 2 et 25 mm.
4	Hélophytes	Spermaphytes en partie émergents. Inclut les végétaux plantés en berge dont une partie du système végétatif retombe dans l'eau.
3	Vases	Sédiments fins (< 0,1 mm) en partie organiques et dominés par une matrice fine noirâtre organo-sédimentaire, accompagnée le plus souvent d'une odeur de décomposition caractéristique.
2	a. Sables	Sédiments minéraux dont la plus grande dimension visuelle est inférieure à 2 mm et dont l'aspect est rugueux au toucher.
	b. Limons	Sédiments fins non rugueux au toucher (voir substrat 2a) et non organique (voir substrat 3).
1	a. Algues	Toutes les algues macrophytiques eucaryotes (chlorophytes, rhodophytes, etc.).
	b. Bactéries et champignons filamenteux	Bactéries filamenteuses (<i>Sphaerotilus sp...</i>) et les champignons (<i>Leptomitus sp</i> , <i>Mucor sp</i> , etc). Ces taxons forment parfois, notamment en milieu fortement pollué, des couches importantes pouvant atteindre une épaisseur justifiant de les considérer comme un substrat à part.
0	Surfaces uniformes dures naturelles ou artificielles	Éléments minéraux d'une dimension supérieure à 250 mm et non facilement déplaçables.

Les échantillons ont été nettoyés à l'aide de trois tamis en acier inoxydable Retsch de 22 cm de diamètre et de mailles de 6,3 mm, de 2 mm et de 500 µm. Les différents substrats ont été rincés, frottés et éliminés. Une fois nettoyés, les échantillons ont été conservés dans une solution d'éthanol jusqu'à l'identification en laboratoire.

2.2.3 Identification des macroinvertébrés

Au laboratoire, les macroinvertébrés benthiques, dérivants et issus des contenus stomacaux ont été identifiés au moyen d'un binoculaire de grossissement 10x22 ainsi qu'à l'aide la clef d'identification PERLA du Ministère français du Développement Durable (n. d.) et du guide d'identification de Tachet et al. (2010). Les individus ont été identifiés jusqu'à la famille à l'exception de la sous-classe des Oligochaeta (appartenant à l'embranchement des Annelida), de l'embranchement des Nematelminthes et de certains individus insectes au stade de nymphe, dont seul l'ordre a pu être déterminé. Les insectes terrestres n'ont pas été identifiés.

2.2.4 Relevés des variables environnementales

La concentration en oxygène dissous (mg/L) et la conductivité ($\mu\text{S}/\text{cm}$) ont été mesurées avant les relevés de macroinvertébrés benthiques à l'aide d'un multiparamètre HQ40d portable (Hach, Loveland (Colorado), États-Unis). Un data logger MX2201 (Onset Computer Corporation, Bourne (Massachusetts), États-Unis) a été installé sur chaque site. La température a été mesurée toutes les heures entre 7 mars et le 8 mai. Le logger placé sur le site de la Wimbe étant défectueux, les données du site internet hydrometrie.wallonie ont été utilisées. Ces données de températures ont été mesurées à Lavaux-Sainte-Anne (50,12084 ; 5,09986), à 3 km du site d'étude (Service Public de Wallonie, consulté le 12/07/2024).

2.3 Analyses des données

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées avec Microsoft Excel (version 16.16.27) et Rstudio (version 1.3.1093). Les packages et les fonctions utilisés sont décrits en annexe (Annexe 1).

2.3.1 Correction de l'échantillonnage

Les relevés de macroinvertébrés benthiques provenant du même site et du même microhabitat, qui avaient été regroupés (cf. '2.2.2.3 Relevés des macroinvertébrés benthiques'), ont été divisés en deux échantillons d'abondances égales après identification.

2.3.2 Richesse taxonomique et abondance relative

La richesse taxonomique observée (S_o) correspond au nombre de taxons observés, ce nombre est généralement inférieur au nombre de taxons réellement présents. Les courbes de raréfaction permettent d'évaluer la qualité de l'effort d'échantillonnage en indiquant le nombre moyen de taxons trouvés en fonction du nombre d'échantillons collectés. L'échantillonnage est considéré suffisant lorsque la courbe atteint une asymptote horizontale.

Si l'échantillonnage est considéré insuffisant, utiliser un estimateur tel que l'indice de Chao (S_p) permet d'estimer la richesse taxonomique réellement présente dans les échantillons (Chao, 1987). Il se calcule comme suit :

$$S_p = S_o + \frac{a_1^2}{2 \cdot a_2} \cdot \frac{X - 1}{X}$$

Où S_o est le nombre de taxons observés, a_1 est le nombre de taxons présents dans un échantillon, a_2 est le nombre de taxons présents dans deux échantillons et X est le nombre d'échantillons.

L'abondance relative d'un taxon i (p_i) est définie comme le nombre d'individus de ce taxon (n_i) divisée par le nombre total d'individus (N).

2.3.3 Estimation du volume d'eau échantillonné pour les macroinvertébrés dérivants

Le volume d'eau échantillonné lors de la récolte des macroinvertébrés dérivants a été estimé en multipliant le nombre de filets (3) avec leurs dimensions (30 x 30 cm), la vitesse de courant et la durée du prélèvement.

2.3.4 Indices de diversité

Les indices de Shannon-Weiner, Piélou et Gini-Simpson ont été utilisés pour caractériser la diversité de macroinvertébrés benthiques et dérivants.

L'indice de Shannon-Weiner ou indice de Shannon (H) varie entre 0 si un seul taxon est présent et $\ln S_o$ s'il y a une équitabilité parfaite entre les différents taxons. Il informe donc sur la richesse taxonomique et l'équitabilité taxonomique. Il est calculé selon la formule suivante (Shannon, 1948) :

$$H = - \sum_{i=1}^{S_o} p_i \cdot \ln p_i$$

L'indice de Piélou (E) permet une comparaison de l'équitabilité entre communautés dont la richesse taxonomique est différente. Il est borné entre 0 et 1 et est calculé avec la formule suivante (Piélou, 1966) :

$$E = \frac{H}{H_{max}} = \frac{- \sum_{i=1}^{S_o} p_i \cdot \ln p_i}{\ln S_o}$$

L'indice de Gini-Simpson ou indice de Simpson (D) varie entre 0 (s'il n'y a qu'un seul taxon) et $1 - 1/S_o$ si les taxons sont équitablement représentés. La formule suivante permet de le calculer (Simpson, 1949) :

$$D = 1 - \sum_{i=1}^{S_o} p_i^2$$

2.3.5 Coefficient de condition

Un coefficient de condition de Fulton (K) a été calculé par ombre selon la formule suivante (Chellappa et al., 1995) :

$$K = 100 \cdot \frac{m}{L^3}$$

Où m est la masse (en grammes) et L est la longueur à la fourche (en centimètres).

2.3.6 Indice de sélectivité

L'indice de Pearre (C) a été utilisé pour étudier les préférences des ombres envers chaque taxon de macroinvertébré sur chaque site (Pearre, 1982). Une moyenne de cet indice a ensuite été calculée par taxon. C varie de +1 à -1. Plus il est proche de 1, plus le taxon est consommé. Au contraire, plus C se rapproche de -1, plus le taxon est évité. Un indice Pearre de 0 indique un comportement neutre.

$$C = \pm \left[\frac{(|a_d \cdot b_e - b_d \cdot a_e| - \frac{n}{2})^2}{a \cdot b \cdot d \cdot e} \right]^{1/2}$$

Où a_d est le nombre d'individus d'un taxon i dans le contenu stomacal, a_e est le nombre d'individus d'un taxon i dans l'environnement, b_e est le nombre d'individus des autres taxons dans l'environnement et b_d est le nombre d'individus des autres taxons dans le contenu stomacal. Avec $a = a_d + a_e$, $b = b_d + b_e$, $d = a_d + b_d$, $e = a_e + b_e$ et $n = a_d + a_e + b_d + b_e$.

2.3.7 Analyses univariées

L'influence du bassin versant et de l'évolution historique des populations d'ombres a été testée pour différentes variables concernant les ombres communs (effectif, longueur à la fourche, masse, coefficient de Fulton), les macroinvertébrés (richesse taxonomique observée et estimée, indice de Shannon, indice de Pielou, indice de Simpson) et les caractéristiques physico-chimiques des sites (conductivité et concentration en oxygène dissous). Les influences du mois de relevés et de la présence ou l'absence d'ombres sur ces variables ont également été étudiées. Le test de Mann-Whitney a été utilisé. Ce test non-paramétrique permet de tester l'hypothèse selon laquelle les distributions de deux groupes de données sont proches (Wilcoxon, 1945 ; Mann & Whitney, 1947). Des tests t de Student ont été exécutés pour tester l'influence du bassin versant, de l'évolution historique des populations d'ombres et de la présence d'ombres sur la température de l'eau. Le test t de Student permet de déterminer si la différence moyenne entre deux groupes est statistiquement significative (Mirsha et al., 2019). La significativité de tous les tests a été fixée à 0,05.

2.3.8 Indices de dissimilarité

L'indice de dissimilarité de Bray-Curtis est une mesure utilisée pour quantifier la différence entre deux échantillons (Bray & Curtis, 1957). Cet indice varie entre 0, si les deux échantillons ont la même composition et 1 s'ils sont totalement dissemblables. L'indice de dissimilarité de Bray-Curtis entre un échantillon j et un échantillon k (BC_{jk}) se calcule selon la formule :

$$BC_{jk} = \frac{\sum_{i=1}^S |n_{ij} - n_{ik}|}{\sum_{i=1}^S (n_{ij} + n_{ik})}$$

Où n_{ij} et n_{ik} correspondent au nombre d'individus du taxon i trouvés dans les échantillons j et k respectivement.

L'indice de Sorensen-Dice est un autre indice utilisé pour mesurer la dissimilarité entre deux échantillons (Dice, 1945). Contrairement à l'indice de Bray-Curtis, il se base uniquement sur les données de présence et d'absence de taxons, sans tenir compte des abondances. Cet indice a été utilisé pour analyser les données de macroinvertébrés benthiques, issus des contenus stomacaux et dérivants ensemble, en excluant les individus non-identifiés. En raison de la variabilité de l'abondance en macroinvertébrés observée selon les différentes méthodes d'échantillonnage, il semblait plus approprié d'utiliser les données de présence et d'absence plutôt que les données d'abondance. Lorsque les échantillons contiennent les mêmes espèces, l'indice de Sorensen-Dice est nul. À l'inverse, il s'approche de 1 si les échantillons sont complètement différents. L'indice de Sorensen-Dice entre un échantillon j et un échantillon k (β_{jk}) se calcule comme suit :

$$\beta_{jk} = \frac{S_j + S_k - S_{jk}}{S_j + S_k}$$

Où S_j et S_k correspondent au nombre de taxons présents dans chaque échantillon et S_{jk} est le nombre de taxons trouvés dans les deux échantillons.

2.3.9 Analyses multivariées

À partir des indices de Bray-Curtis et de Sorensen-Dice, ont été réalisées des analyses en coordonnées principales (en anglais Principal Coordinate Analysis ou PCoA). Ces analyses permettent de représenter les distances entre les échantillons dans un graphique à 2 dimensions et de visualiser les éventuels groupes (Gower, 1966). De plus, une analyse en composantes principales (Principal Component Analysis en anglais ou PCA) a été réalisée sur les pourcentages de microhabitats, afin de comparer les différents sites. Cette technique permet d'étudier les relations qui existent entre des variables quantitatives sans tenir compte, à priori, d'une quelconque structure (Palm, n. d.). Des cercles de corrélation ont été créés pour représenter graphiquement l'influence des taxons, sur les PCoA dont les distinctions entre les différents groupes étaient visibles. Seules les variables ayant une contribution supérieure à 0,35 ont été retenues. Lorsque les PCoA permettaient de visualiser une distinction entre les différents groupes, une permutational multivariate analysis of variance ou PERMANOVA a été effectuée afin de tester l'hypothèse nulle selon laquelle les groupes ne sont pas significativement différents (Anderson, 2001).

3 Résultats

3.1 Effectifs et caractéristiques des ombres communs

Un total de 36 ombres communs a été capturé dans 4 sites (Tableau 4). La Lhomme montre le plus grand effectif en ombres, avec 28 individus échantillonnés, dont 13 juvéniles. Seuls 5 ombres adultes ont été trouvés dans l'Aisne, 2 dans l'Ourthe orientale et 1 dans le Serpont. Cependant, aucune différence significative n'a été observée dans l'effectif en ombres entre les différents bassins versants ($W = 8$; $p = 1$), ni entre les évolutions historiques ($W = 7$; $p = 0,878$). Les ombres juvéniles ont principalement été retrouvés dans des substrats composés de pierre et de sable tandis que les ombres adultes ont été capturés sur des substrats de bloc et de pierre. Dans les zones de capture, la vitesse de courant est en moyenne de $0,546 (\pm 0,282)$ m/s pour les adultes et de $0,396 (\pm 0,753)$ m/s pour les juvéniles. La profondeur moyenne de ces zones est de $55,4 (\pm 24,3)$ cm pour les adultes et $23,4 (\pm 8,69)$ cm pour les juvéniles.

Dans l'Aisne, les ombres communs présentent la plus grande masse moyenne, atteignant $204 (\pm 63,4)$ g, ainsi que la plus grande longueur à la fourche moyenne, mesurant $261 (\pm 24,3)$ mm. Le coefficient de Fulton des ombres adultes, varie entre 1,02 dans le Serpont et $1,15 (\pm 0,0805)$ dans la Lhomme. Les caractéristiques de chaque ombre capturée sont décrites en annexe (Annexe 2).

Tableau 4. Caractéristiques biométriques moyennes des ombres communs capturés.

Site	Bassin versant	Évolution historique	Effectif	Longueur à la fourche moyenne (mm)	Masse moyenne (g)	Coefficient de Fulton moyen
Aisne	Ourthe	Négative	5	$261 (\pm 24,3)$	$204 (\pm 63,4)$	$1,12 (\pm 0,0487)$
Bronze	Ourthe	Négative	0	/	/	/
Lhomme	Lesse	Positive	15 (adultes)	$223 (\pm 43,4)$	$142 (\pm 81,2)$	$1,15 (\pm 0,0805)$
			13 (juvéniles)	$48,5 (\pm 6,35)$	$1,28 (\pm 0,673)$	$1,02 (\pm 0,284)$
Néblon	Ourthe	Positive	0	/	/	/
Ourthe orientale	Ourthe	Positive	2	$211 (\pm 91,2)$	$144 (\pm 157,3)$	$1,14 (\pm 0,119)$
Serpont	Lesse	Négative	1	246	152	1,02
Wamme	Lesse	Positive	0	/	/	/
Wimbe	Lesse	Négative	0	/	/	/

Les caractéristiques des ombres adultes ne présentent pas de différences significatives entre les bassins, que ce soit pour la longueur à la fourche ($W = 37$; $p = 0,222$), la masse ($W = 39$; $p = 0,270$) ou le coefficient de Fulton ($W = 60$; $p = 0,820$). De même, ces caractéristiques ne varient pas en fonction de l'évolution historique concernant la longueur à la fourche ($W = 76$; $p = 0,0865$), la masse ($W = 70$; $p = 0,195$) ou le coefficient de Fulton ($W = 35$; $p = 0,286$).

3.2 Diversité des macroinvertébrés issus des contenus stomacaux

3.2.1 Abondances relatives des macroinvertébrés stomacaux

Un total de 1 424 macroinvertébrés appartenant à 41 taxons différents a été retrouvé dans les estomacs des ombres communs. Les taxons les plus représentés (Figure 7) sont les Baetidae (abondance relative de 36,7 %), les Simuliidae (18,3 %) et les Chironomidae (8,6 %). Les Simuliidae et les Chironomidae appartiennent à l'ordre des Diptera tandis que les Baetidae font partie de l'ordre des Ephemeroptera. Les insectes terrestres non-identifiés représentent également une proportion non-négligeable des individus retrouvés dans les estomacs des ombres (8,6%). Les Simuliidae et Chironomidae dominent les estomacs des ombres retrouvés dans l'Ourthe orientale (Figure 8). Les Baetidae et Simuliidae sont très représentés dans les estomacs des ombres de la Lhomme. Dans les contenus stomacaux des ombres issus de l'Aisne, on observe une dominance de Baetidae et Ephemereillidae (ordre des Ephemeroptera). Une prédominance de Chironomidae et Brachycentridae (ordre des Trichoptera) est observée dans le contenu stomacal de l'ombre du Serpont.

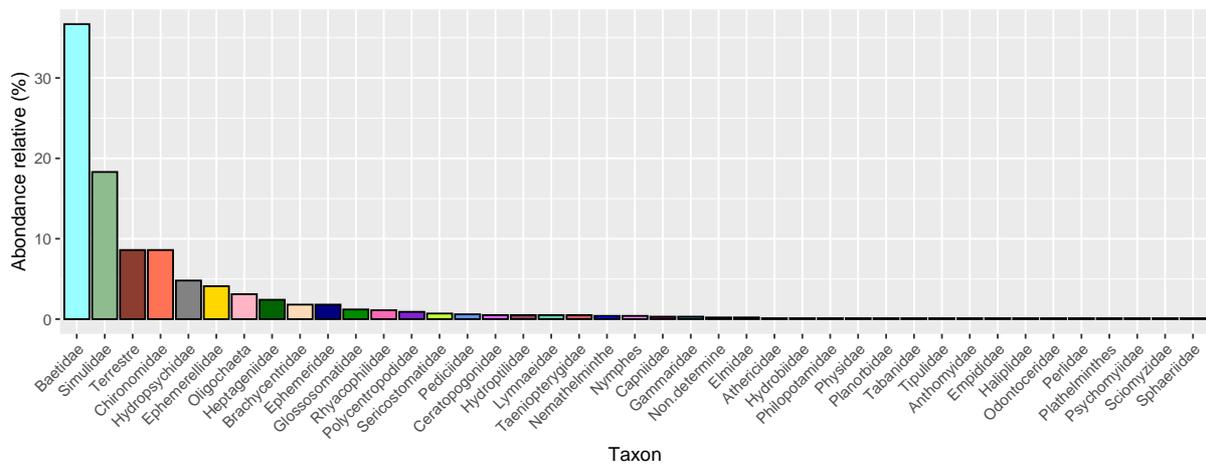


Figure 7. Abondances relatives de l'ensemble des macroinvertébrés issus des contenus stomacaux.

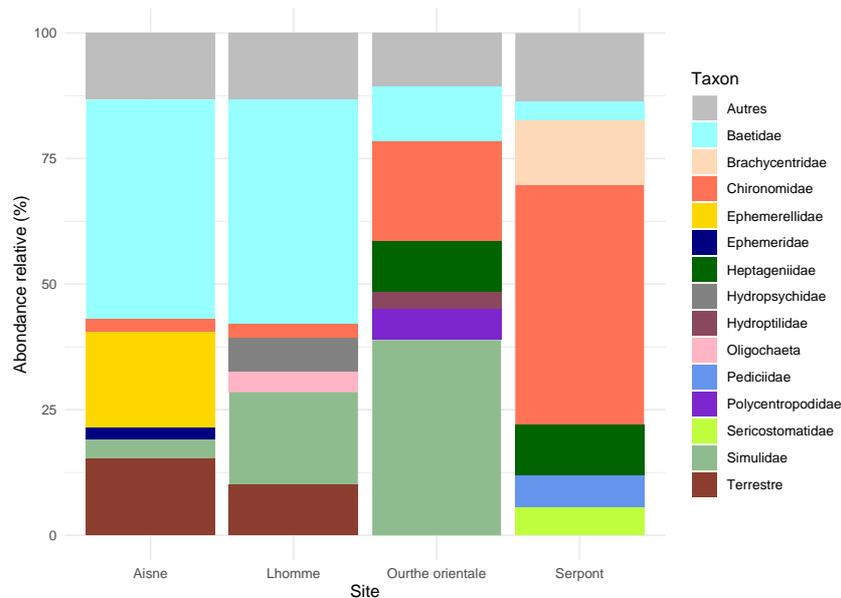


Figure 8. Abondances relatives des macroinvertébrés issus des contenus stomacaux par site.

3.2.2 Abondance totale et richesse observée des contenus stomacaux

La richesse observée et l'abondance en macroinvertébrés par ombre adulte est plus élevée dans le Serpont (Tableau 5). Au contraire, les ombres trouvés dans l'Aisne présentent la plus faible abondance en macroinvertébrés et la plus faible richesse taxonomique observée par ombre adulte.

Tableau 5. Abondance et richesse taxonomique des macroinvertébrés issus des contenus stomacaux par site.

Site	Abondance par site	Richesse observée par site	Effectif d'ombres adultes	Abondance moyenne par ombre adulte	Richesse observée moyenne par ombre adulte
Aisne	158	17	5	31,6 (± 17,2)	8,00 (±2,35)
Lhomme	959	36	15	63,9 (± 47,1)	8,8 (±2,70)
Ourthe orientale	198	14	2	99,0 (± 36,8)	10 (± 5,66)
Serpont	109	14	1	109	14

3.2.3 Analyse des contenus stomacaux : influence du bassin versant, de l'évolution historique des populations en ombres, de la présence d'ombres et du mois de relevé

Aucune différence significative n'a été observée entre les bassins versants concernant l'abondance des macroinvertébrés par ombre ($W = 67,5$; $p = 0,462$) ou la richesse taxonomique observée par ombre ($W = 63,5$; $p = 0,637$). De même, les différences entre évolutions historiques ne sont pas significatives pour l'abondance en macroinvertébrés par ombre ($W = 33,5$; $p = 0,234$), ni pour la richesse taxonomique observée par ombre ($W = 50$; $p = 0,972$).

La PCoA basée sur la distance de Bray-Curtis entre les différents contenus stomacaux montre un recouvrement des ellipses de confiance entre les deux bassins versants (Figure 9A) ainsi qu'entre les deux évolutions historiques (Figure 9B). Une distinction semble être visible entre les deux mois de relevés bien que le nombre de données obtenues au mois de mai soit insuffisant pour tracer une ellipse de confiance (Figure 9C). La PERMANOVA confirme cette différence entre les mois ($F(1) = 3,28$; $p = 0,008$). Le premier axe de la PCoA explique 32,6 % de la variance et le second axe en explique 15,4 %.

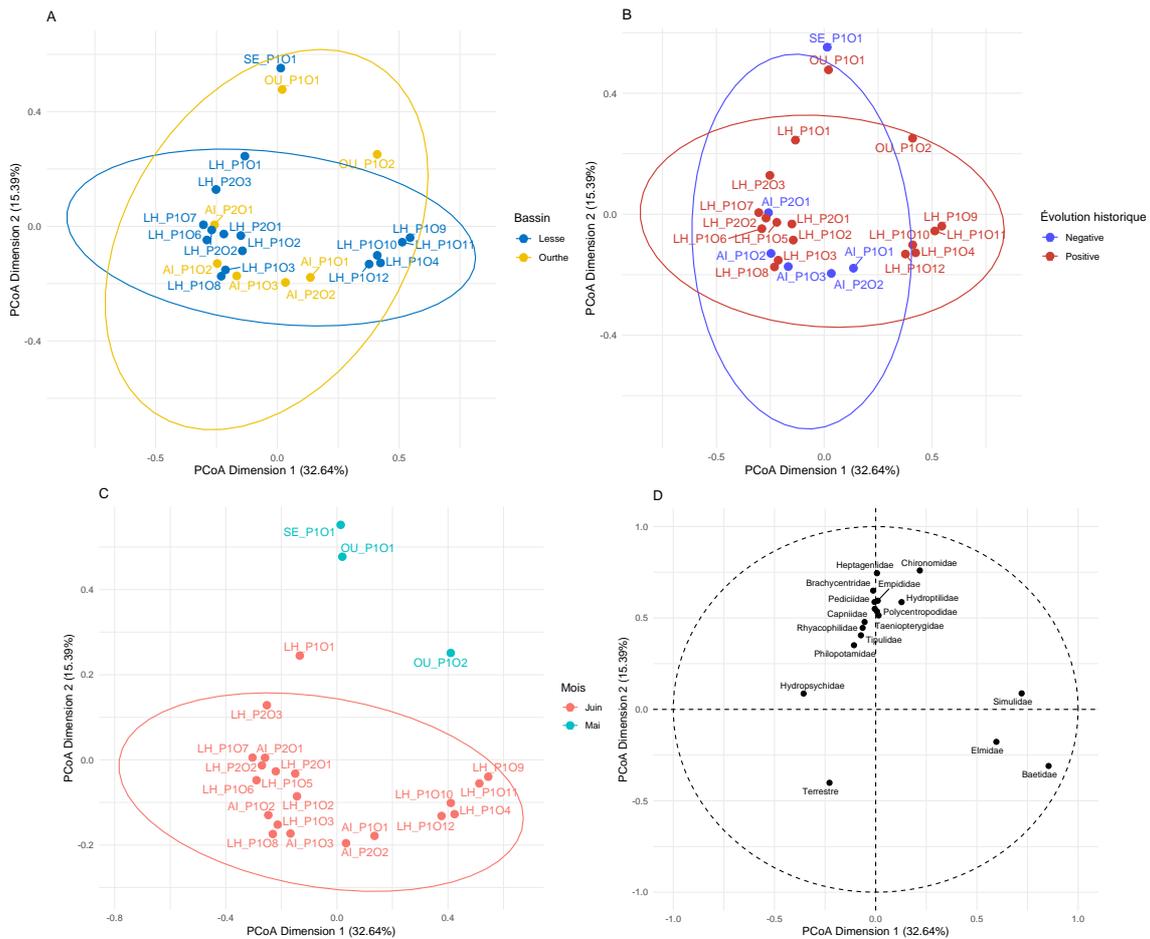


Figure 9. PCoA basée sur la distance de Bray-Curtis des macroinvertébrés stomacaux distinguant les bassins versants (A), les évolutions historiques (B) et les mois de relevé (C) ; cercle de corrélation associé (D).

3.2.4 Indices de sélectivité de Pearre

Une moyenne des indices de Pearre obtenus (Annexe 3) a été calculée par taxon (Figure 10). Les insectes terrestres non identifiés possèdent l'indice de Pearre le plus élevé avec une moyenne de 0,211 ($\pm 0,128$). Ensuite, la famille des Heptageniidae possède un indice de Pearre moyen de 0,0799 ($\pm 0,132$). Au contraire, les Ephemerelellidae et Simuliidae ont le plus faible indice de Pearre. La moyenne de l'indice de Pearre des Ephemerelellidae est de $-0,0697$ ($\pm 0,131$) et celle des Simuliidae est de $-0,0980$ ($\pm 0,230$).

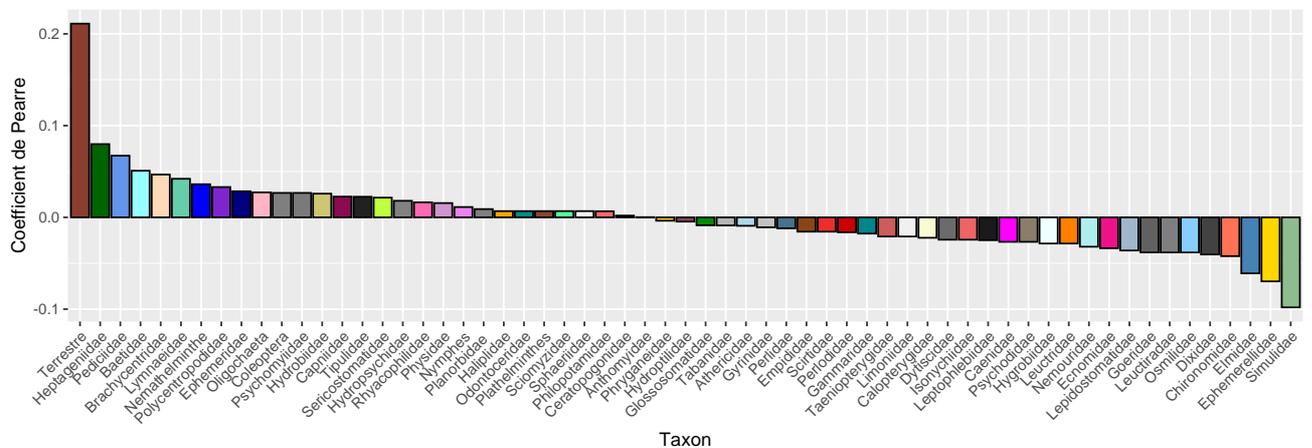


Figure 10. Coefficient de Pearre moyen par taxon.

3.3 Diversité des macroinvertébrés benthiques

3.3.1 Qualité de l'échantillonnage des macroinvertébrés benthiques

5 872 macroinvertébrés benthiques appartenant à 59 taxons différents ont été échantillonnés sur l'ensemble des sites. La richesse taxonomique moyenne par site est de 22,9 ($\pm 6,36$) taxons observés. La Wamme et l'Aisne présentent la plus faible richesse taxonomique observée avec 14 taxons (Tableau 6). En revanche, le Bronze affiche la plus grande richesse taxonomique observée avec 32 taxons. L'indice de Chao, quant à lui, varie entre 24 ($\pm 10,2$) taxons estimés dans l'Aisne et 44 dans le Bronze et le Serpont, avec une moyenne de 33,1 ($\pm 8,95$) taxons estimés. La différence entre l'estimateur de Chao et le nombre de taxons observés est la plus importante dans la Wamme. Au contraire, l'échantillonnage dans la Lhomme semble être le plus complet, avec une proportion de taxons non-échantillonnés estimée par l'indice de Chao à seulement 1,75 %.

Tableau 6. Données d'échantillonnage des macroinvertébrés benthiques.

Site	Nombre de microhabitats	Nombre d'échantillons	Richesse observée	Estimateur de Chao	Différence	Proportion manquante (%)
Aisne	6	8	14	24,0 ($\pm 10,2$)	10,0	41,7
Bronze	7	7	32	44,0 ($\pm 10,8$)	12,0	27,3
Lhomme	8	9	24	24,4 ($\pm 0,91$)	0,429	1,75
Néblon	6	7	24	31,0 ($\pm 7,10$)	7,00	22,6
Ourthe orientale	8	9	28	31,0 ($\pm 4,16$)	3,00	9,68
Serpont	7	8	26	44,0 ($\pm 16,1$)	18,0	40,9
Wamme	5	7	14	42,0 ($\pm 21,3$)	28,0	66,7
Wimbe	7	8	21	24,3 ($\pm 4,11$)	3,33	13,7

Les courbes de raréfaction de l'ensemble des macroinvertébrés benthiques et celles de chaque bassin tendent vers une asymptote (Figure 11). Il est notable que, pour un nombre équivalent d'échantillons, le nombre de taxons observés est généralement plus élevé dans le bassin versant de l'Ourthe comparé à celui de la Lesse. Les courbes de raréfaction de chaque site (Figure 12) tendent également vers une asymptote.

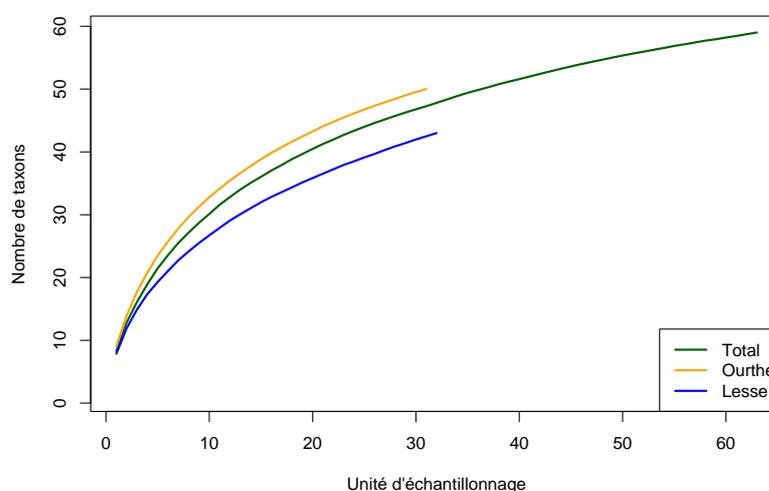


Figure 11. Courbe de raréfaction totale des macroinvertébrés benthiques et courbe de raréfaction par bassin versant.

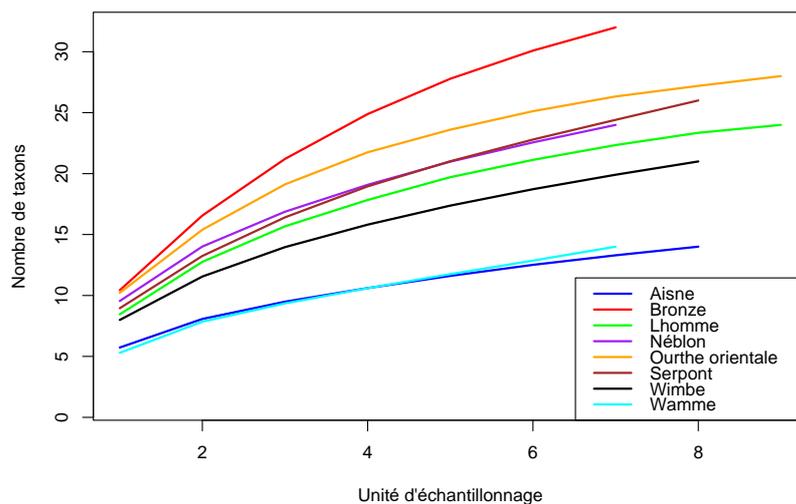


Figure 12. Courbes de raréfaction des macroinvertébrés benthiques par site.

3.3.2 Abondances relatives des macroinvertébrés benthiques

Dans l'ensemble des sites, le taxon de macroinvertébrés benthiques le plus représenté est celui des Simuliidae (avec une abondance relative de 37,6%), suivi de celle des Chironomidae (19,5%) et des Baetidae (17,2%) (Figure 13). La famille des Ephemereleidæ forme le taxon le plus important du Serpont, où elle représente 27,5% des macroinvertébrés benthiques (Figure 14). La famille des Gammaridae (sous-embanchement des Crustacea, classe des Malacostraca, ordre des Amphipoda) est très représentée dans le Néblon avec une abondance relative de 21,1%, tandis que les Simuliidae et Baetidae dominent dans la Wamme, la Wimbe, l'Aisne et la Lhomme.

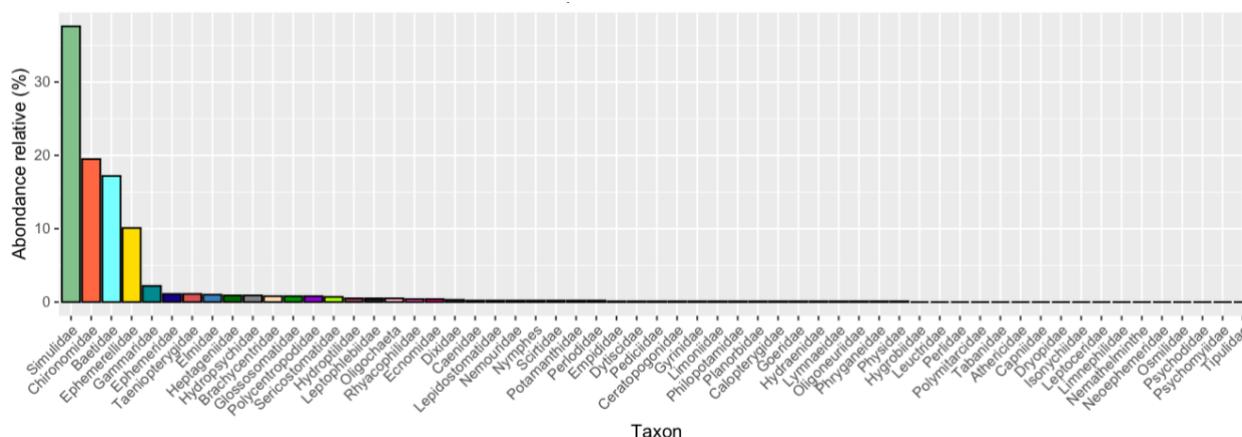


Figure 13. Abondances relatives de l'ensemble des macroinvertébrés benthiques.

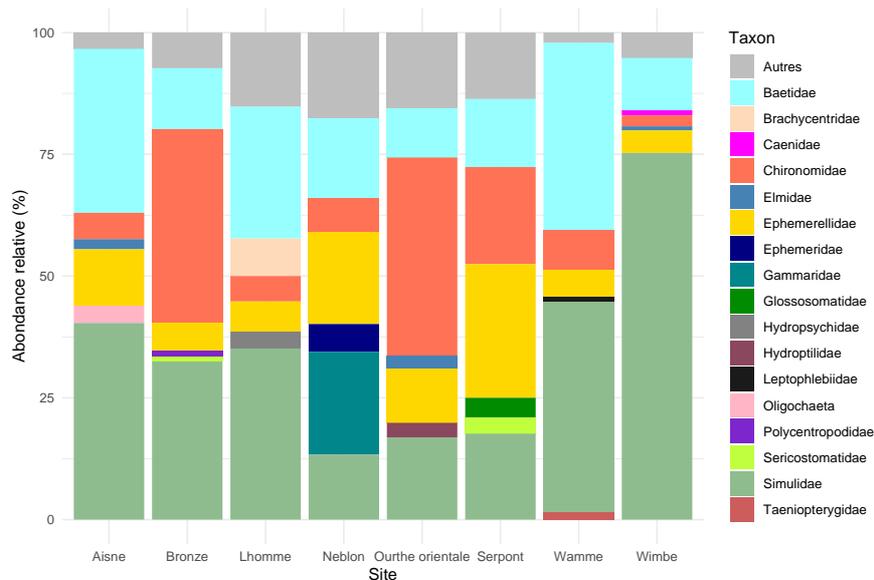


Figure 14. Abondances relatives des macroinvertébrés benthiques par site.

3.3.3 Description des macroinvertébrés benthiques des différents sites

La Wimbe présente la plus grande abondance en macroinvertébrés benthiques avec 1 153 individus mais les indices de Shannon, Simpson et Piélu y sont plus faibles que dans les autres sites (Tableau 7). Au contraire, le site du Néblon présente les plus hautes valeurs pour ces trois indices.

Tableau 7. Abondance et indices de diversité des macroinvertébrés benthiques par site.

Site	Bassin versant	Évolution historique	Présence d'ombre	Mois	Abondance	Richesse observée	Shannon	Simpson	Piélu
Aisne	Ourthe	Négative	Présent	Juin	535	14	1,51	0,706	0,371
Bronze	Ourthe	Négative	Absent	Mai	1530	32	1,66	0,717	0,407
Lhomme	Lesse	Positive	Présent	Juin	518	24	2,03	0,787	0,498
Néblon	Ourthe	Positive	Absent	Mai	473	24	2,28	0,863	0,560
Ourthe orientale	Ourthe	Positive	Présent	Mai	639	28	2,08	0,780	0,510
Serpont	Lesse	Négative	Absent	Mai	652	26	2,13	0,830	0,521
Wamme	Lesse	Positive	Présent	Juin	372	14	1,34	0,657	0,328
Wimbe	Lesse	Négative	Absent	Juin	1153	21	1,05	0,419	0,257

3.3.4 Analyse des macroinvertébrés benthiques : influence du bassin versant, de l'évolution historique des populations en ombres, de la présence d'ombres et du mois de relevé

Les tests de Mann-Whitney effectués sur les indices de diversité des macroinvertébrés benthiques à l'échelle des échantillons ne révèlent pas de différence significative en fonction du bassin versant, de la présence d'ombres ou de l'évolution historique, à l'exception des données d'abondance (Tableau 8). En effet, les abondances de macroinvertébrés benthiques sont significativement plus élevées dans les sites à évolution historique négative. Une différence très hautement significative apparaît entre les richesses observées des échantillons prélevés en mai et celles des échantillons réalisés en juin. Les indices de Shannon, Simpson et Chao présentent une différence hautement significative en fonction du mois d'inventaire, avec des médianes plus élevées au mois de mai. L'indice de Piélu est significativement plus élevé pour les échantillons réalisés en mai.

Tableau 8. Résultats des tests de Mann-Whitney pour les indices de diversité des macroinvertébrés benthiques à l'échelle de l'échantillon, médiane et extrema par modalité.

Facteur	Variable testée	W	p	Médiane (Min. ; Max.)	
				Ourthe	Lesse
Bassin versant	Richesse observée	400	0,185	9 (3 ; 16)	8 (0 ; 18)
	Abondance	446	0,492	64 (16 ; 619)	67 (0 ; 337)
	Shannon	436	0,413	1,45 (0,198 ; 2,22)	1,37 (0 ; 2,08)
	Simpson	494	0,984	0,691 (0,0690 ; 0,876)	0,682 (0,0431 ; 1,00)
	Piélou	458	0,606	0,695 (0,123 ; 0,941)	0,719 (0 ; 0,924)
	Chao	436	0,409	10,0 (3,00 ; 27,0)	8,29 (0 ; 57,0)
				Positive	Négative
Évolution historique	Richesse observée	474	0,766	8 (0 ; 18)	8 (3 ; 16)
	Abondance	694	0,00675	53 (0 ; 259)	84 (21 ; 619)
	Shannon	385	0,129	1,51 (0 ; 2,22)	1,32 (0,127 ; 2,08)
	Simpson	378	0,106	0,706 (0,110 ; 1,00)	0,653 (0,0431 ; 0,853)
	Piélou	394	0,163	0,729 (0 ; 0,941)	0,663 (0,0918 ; 0,924)
	Chao	476	0,789	8,88 (0 ; 57,0)	9,33 (3,00 ; 39,0)
				Absent	Présent
Présence d'ombres	Richesse observée	499	0,945	8 (0 ; 16)	8 (3 ; 18)
	Abondance	578	0,244	68 (0 ; 619)	60 (14 ; 259)
	Shannon	427	0,366	1,38 (0 ; 2,22)	1,44 (0,257 ; 2,08)
	Simpson	476	0,820	0,675 (0,0431 ; 1,00)	0,691 (0,110 ; 0,859)
	Piélou	412	0,267	0,708 (0 ; 0,925)	(0,234 ; 0,941)
	Chao	522	0,694	9,33 (0 ; 0,39)	8,63 (3,00 ; 57,0)
				Mai	Juin
Mois	Richesse observée	226	0,000191	9 (5 ; 16)	6,5 (0 ; 18)
	Abondance	438	0,4292	68 (16 ; 619)	61,5 (0 ; 337)
	Shannon	265	0,00153	1,69 (0,198 ; 2,22)	1,17 (0 ; 2,08)
	Simpson	309	0,0104	0,754 (0,0690 ; 0,876)	0,621 (0,0431 ; 1,00)
	Piélou	341	0,0337	0,775 (0,123 ; 0,941)	0,673 (0 ; 0,924)
	Chao	271	0,00201	13,0 (5,00 ; 27,0)	8 (0 ; 57,0)

La PCoA des macroinvertébrés benthiques basée sur la distance de Bray-Curtis ne montre pas de distinction très marquée entre les bassins versants étudiés (Figure 15A), entre les deux évolutions historiques (Figure 15B), ni entre la présence et l'absence d'ombres (Figure 15C). En revanche, une nette distinction peut être observée entre les relevés réalisés au mois de mai et ceux effectués au mois de juin (Figure 15D). L'axe 1 de la PCoA explique 38,7 % de la variance totale, tandis que l'axe 2 en explique 31,1 %. La distinction entre les différents mois de relevés est également soulignée par la PERMANOVA ($F(1) = 2,63$; $p = 0,027$).

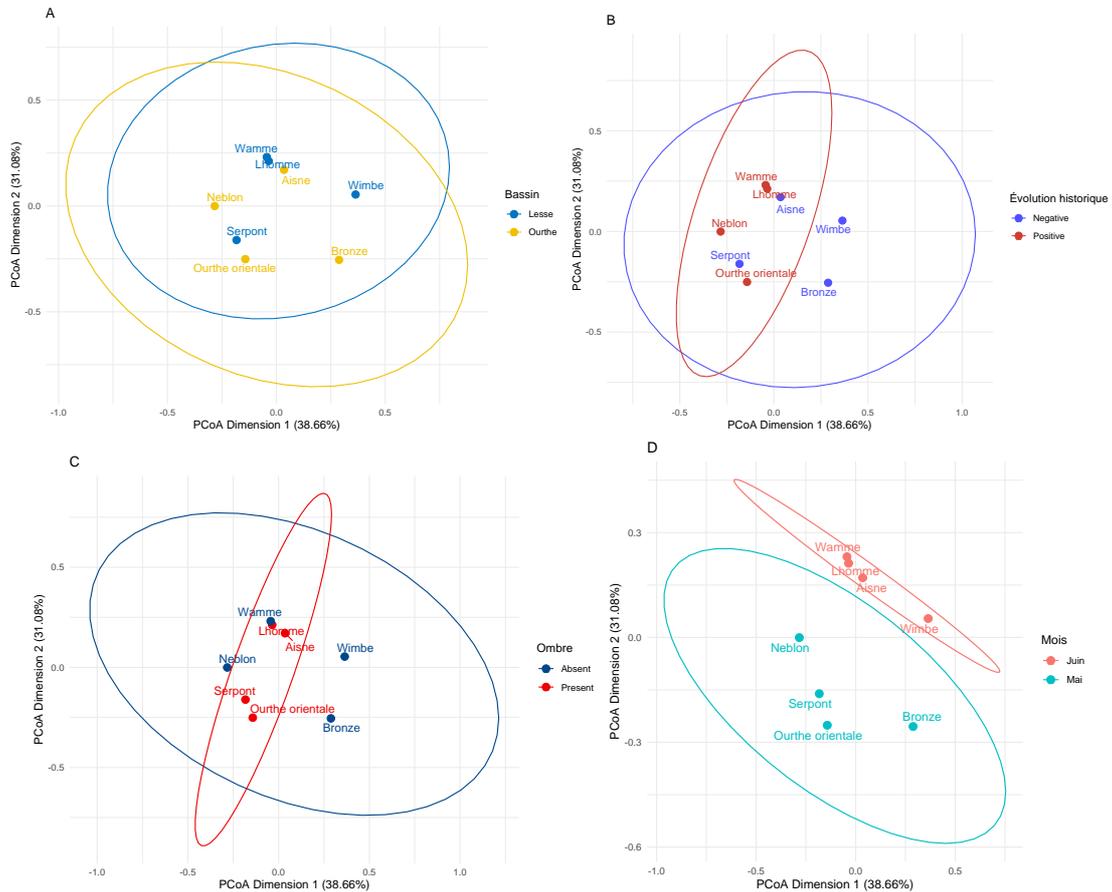


Figure 15. PCoA basée sur la distance de Bray-Curtis des macroinvertébrés benthiques regroupés par site distinguant les bassins versants (A), les évolutions historiques (B), la présence d'ombres (C) et les mois de relevés (D).

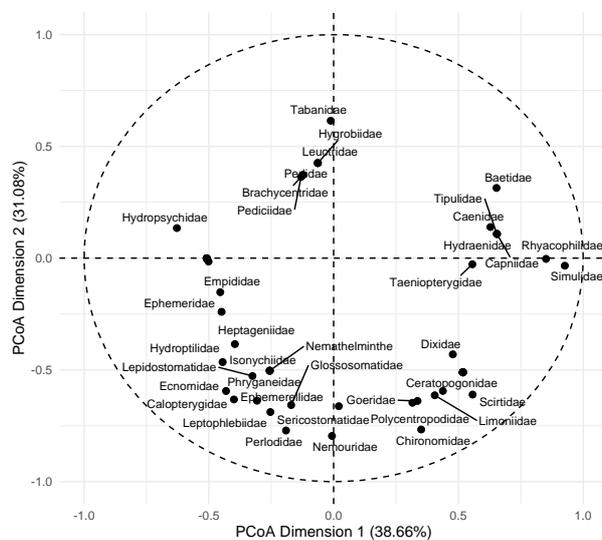


Figure 16. Cercle de corrélation associé à la PCoA des macroinvertébrés benthiques.

3.3.5 Abondances relatives des macroinvertébrés benthiques par microhabitat

Les Baetidae, premier taxon en termes d'abondance relative dans les contenus stomacaux, sont largement représentés dans les microhabitats de type 'Pierre, galets et cailloux' (où ils représentent 38,5% des macroinvertébrés), dans les 'Blocs déplaçables' (abondance relative de 35,5%), dans les 'Surfaces uniformes' (20,7%) et dans les 'Graviers' (17,3%). Les Simuliidae, second taxon dans les contenus stomacaux, sont présents dans différents types de microhabitats, en particulier les 'Hydrophytes' (82,3%), 'Hélophytes' (75,1%), 'Surfaces uniformes' (52,9%), 'Chevelus racinaires' (47,2%), 'Algues' (41,0%) et 'Blocs déplaçables' (29,7%). Enfin, les Chironomidae ont particulièrement été retrouvés dans les 'Sables et limons' (50,3%), 'Litières' (45,6%), 'Algues' (38,1%) et 'Graviers' (24,5%). Ces trois familles sont présentes, en proportions variables, dans tous les types de microhabitats (Figure 17).

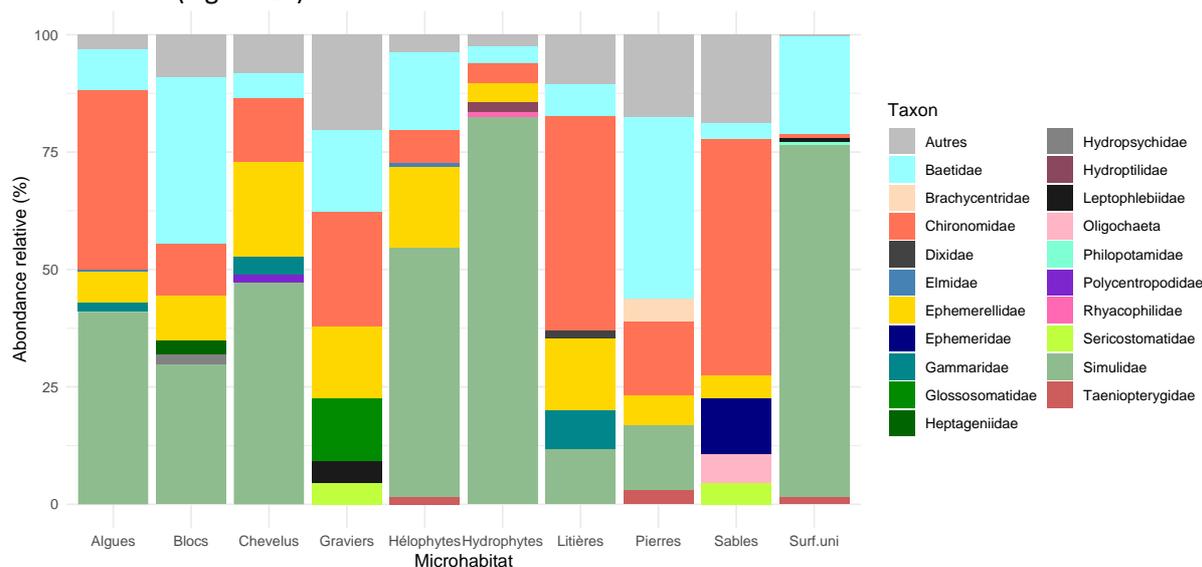


Figure 17. Abondances relatives des macroinvertébrés benthiques par microhabitat.

3.4 Diversité des macroinvertébrés dérivants

3.4.1 Conditions d'échantillonnage des macroinvertébrés dérivants

Bien que le volume d'eau échantillonné varie d'un site à l'autre (Tableau 9), les différences ne sont pas significatives entre bassins versants ($W = 5$; $p = 0,486$), entre évolutions historiques ($W = 8$; $p = 1$), entre mois de relevés ($W = 8$; $p = 1$) ou entre l'absence et la présence d'ombres communes ($W = 1$; $p = 0,0571$). Il est toutefois à noter que la Wamme présente le plus faible volume échantillonné (155 m^3), tandis que le volume échantillonné dans la Lhomme est le plus élevé (795 m^3).

Tableau 9. Conditions d'échantillonnage des macroinvertébrés dérivants.

Site	Durée d'échantillonnage (minutes)	Vitesse du courant (m/s)	Volume (m^3)
Aisne	155	0,71	594
Bronze	135	0,74	539
Lhomme	155	0,95	795
Néblon	128	0,63	435
Ourthe orientale	125	0,81	547
Serpont	200	0,46	499
Wamme	115	0,25	155
Wimbe	120	0,42	272

3.4.2 Abondances relatives des macroinvertébrés dérivants

511 macroinvertébrés dérivants appartenant à 33 taxons différents ont été échantillonnés sur l'ensemble des sites. Les familles des Chironomidae et Simuliidae sont les plus représentées (Figure 18). Les Chironomidae représentent 39,9% des macroinvertébrés dérivants retrouvés dans tous les sites. L'abondance relative des Simuliidae est de 19,6%. Ces deux familles sont les plus retrouvées dans l'Aisne, le Bronze et l'Ourthe orientale (Figure 19). La Lhomme, la Wimbe et le Néblon présentent une dominance de Simuliidae et Baetidae. Sur la Wamme, seules 4 familles ont été échantillonnées et aucun Simuliidae n'a été trouvé. Sur le Serpont, les Chironomidae et les Ephemereleididae dominent.

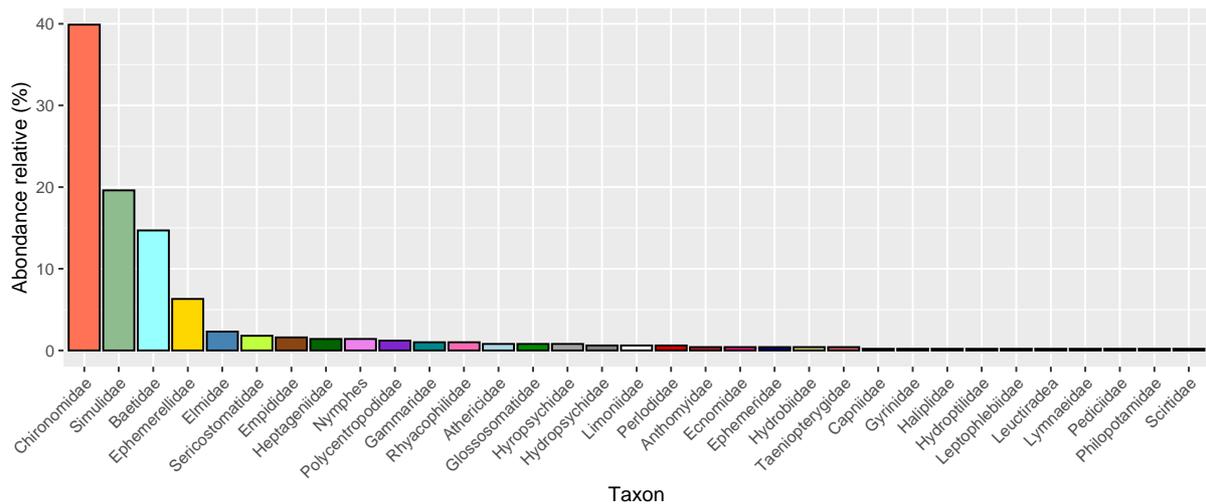


Figure 18. Abondances relatives de l'ensemble des macroinvertébrés dérivants.

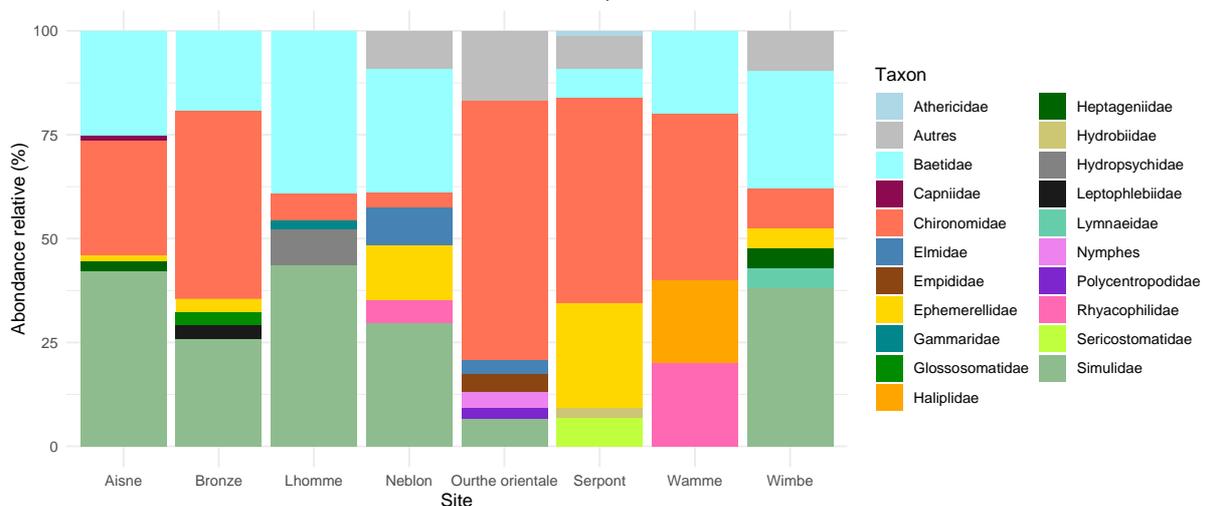


Figure 19. Abondances relatives des macroinvertébrés dérivants par site.

3.4.3 Description des macroinvertébrés dérivants des différents sites

L'Ourthe orientale est le site présentant le plus d'individus par volume d'eau (4,21 individus pour 100 m³ d'eau) et de taxons observés par volume d'eau (33,7 taxons pour 100 m³ d'eau). L'indice de Simpson le plus élevé a été calculé sur la Wamme (0,755) et les indices de Shannon et Piélu les plus élevés (1,83 et 0,740 respectivement) ont été calculés sur le Néblon (Tableau 10).

Tableau 10. Indices de diversité des macroinvertébrés dérivants par site.

Site	Bassin versant	Évolution historique	Ombre	Mois	Volume (m ³)	Richesse observée	Abondance	Shannon	Simpson	Piélou	Richesse observée /100 m ³	Abondance /100 m ³
Aisne	Ourthe	Négative	Présent	Juin	594	6	83	1,26	0,692	0,361	1,01	14,0
Bronze	Ourthe	Négative	Absent	Mai	539	6	31	1,36	0,720	0,389	1,11	5,75
Lhomme	Lesse	Positive	Présent	Juin	795	5	46	1,20	0,693	0,344	0,628	5,79
Néblon	Ourthe	Positive	Absent	Mai	435	10	54	1,83	0,740	0,524	2,30	12,4
Ourthe orientale	Ourthe	Positive	Présent	Mai	546	23	184	1,70	0,686	0,487	4,21	33,7
Serpont	Lesse	Négative	Absent	Mai	496	13	87	1,56	0,710	0,447	2,62	17,5
Wamme	Lesse	Positive	Présent	Juin	155	4	5	1,33	0,755	0,381	2,58	3,22
Wimbe	Lesse	Négative	Absent	Juin	272	8	21	1,67	0,754	0,479	2,94	7,72

3.4.4 Analyse des macroinvertébrés dérivants : influence du bassin versant, de l'évolution historique des populations en ombres, de la présence d'ombres et du mois de relevé

Les indices de diversités des macroinvertébrés dérivants, la richesse taxonomique observée pour 100 m³ d'eau et l'abondance pour 100 m³ d'eau ne présentent pas de différences significatives entre les deux bassins versants, les évolutions historiques ou les mois de relevés (Tableau 11). En revanche, la médiane de l'indice de Simpson est significativement plus élevée dans les sites où l'ombre est absent (0,736) que dans ceux où il est présent (0,663) ($W = 16$; $p = 0,0286$).

Tableau 11. Résultats des tests de Mann-Whitney sur les indices de diversité des macroinvertébrés dérivants, médiane et extrema associés.

Facteur	Variable testée	W	p	Médiane (Min. ; Max.)	
				Ourthe	Lesse
Bassin versant	Richesse observée	5	0,468	8 (6 ; 23)	6,5 (4 ; 13)
	Abondance	4	0,343	68,5 (31 ; 184)	33,5 (5 ; 87)
	Richesse/volume	9	0,886	1,70 (1,01 ; 4,21)	2,60 (0,629 ; 2,934)
	Abondance/volume	5	0,486	13,2 (5,75 ; 33,7)	6,75 (3,22 ; 17,5)
	Shannon	5	0,486	1,53 (1,26 ; 1,83)	1,45 (1,20 ; 1,67)
	Simpson	9	0,886	0,685 (0,598 ; 0,792)	0,700 (0,646 ; 0,753)
	Piélou	5	0,486	0,438 (0,361 ; 0,524)	0,414 (0,344 ; 0,479)
Évolution historique				Positive	Négative
	Richesse observée	9	0,885	7,5 (4 ; 23)	7 (6 ; 13)
	Abondance	8	1,00	50 (5 ; 184)	57 (21 ; 87)
	Richesse/volume	8	1,00	2,44 (0,629 ; 4,21)	1,86 (1,01 ; 2,94)
	Abondance/volume	9	0,886	9,09 (3,22 ; 33,7)	10,8 (5,75 ; 17,5)
	Shannon	7	0,886	1,52 (1,20 ; 1,83)	1,46 (1,26 ; 1,67)
	Piélou	7	0,886	0,434 (0,344 ; 0,524)	0,418 (0,361 ; 0,479)

				Absent	Présent
Présence d'ombre	Richesse observée	5,5	0,561	7 (4 ; 10)	9,5 (5 ; 23)
	Abondance	1	0,0571	26 (5 ; 54)	85 (46 ; 184)
	Richesse/volume	9	0,886	2,44 (1,11 ; 2,94)	1,81 (0,629 ; 4,21)
	Abondance/volume	2	0,114	6,73 (3,22 ; 12,4)	15,7 (5,79 ; 33,7)
	Shannon	11	0,486	1,52 (1,33 ; 1,83)	1,41 (1,20 ; 1,70)
	Simpson	16	0,0286	0,736 (0,689 ; 0,792)	0,663 (0,598 ; 0,681)
	Piélou	11	0,486	0,434 (0,381 ; 0,524)	0,404 (0,344 ; 0,487)
				Mai	Juin
Mois	Richesse observée	1,5	0,0814	11,5 (6 ; 23)	5,5 (4 ; 8)
	Abondance	3	0,200	70,5 (31 ; 184)	33,5 (5 ; 83)
	Richesse/volume	5	0,486	2,46 (1,11 ; 4,21)	1,79 (0,629 ; 2,94)
	Abondance/volume	4	0,343	15,0 (5,75 ; 33,7)	6,75 (3,22 ; 14,0)
	Shannon	2	0,114	1,63 (1,36 ; 1,83)	1,30 (1,20 ; 1,67)
	Simpson	8	1,00	0,685 (0,598 ; 0,792)	0,700 (0,646 ; 0,753)
	Piélou	2	0,114	0,467 (0,389 ; 0,524)	0,371 (0,344 ; 0,479)

La PCoA réalisée en utilisant l'indice de Bray-Curtis sur les données de macroinvertébrés dérivants ne montre pas de distinction claire entre les bassins versants (Figure 20A), ni entre les évolutions historiques (Figure 20B). Les ellipses de confiance montrent d'ailleurs une large intersection pour les bassins versants et un recouvrement total pour les deux évolutions historiques. Le premier axe explique 36,3 % de la variance totale et le second axe en explique 31,9 %.

Le recouvrement est moins visible entre les mois de mai et juin (Figure 20D) ou entre la présence et l'absence d'ombres (Figure 20C) mais les PERMANOVA n'indiquent pas de différences significatives en fonction du mois de relevés ($F(1)=1,24$; $p = 0,333$), ni en fonction de la présence d'ombres ($F(1) = 1,66$; $p = 0,201$).

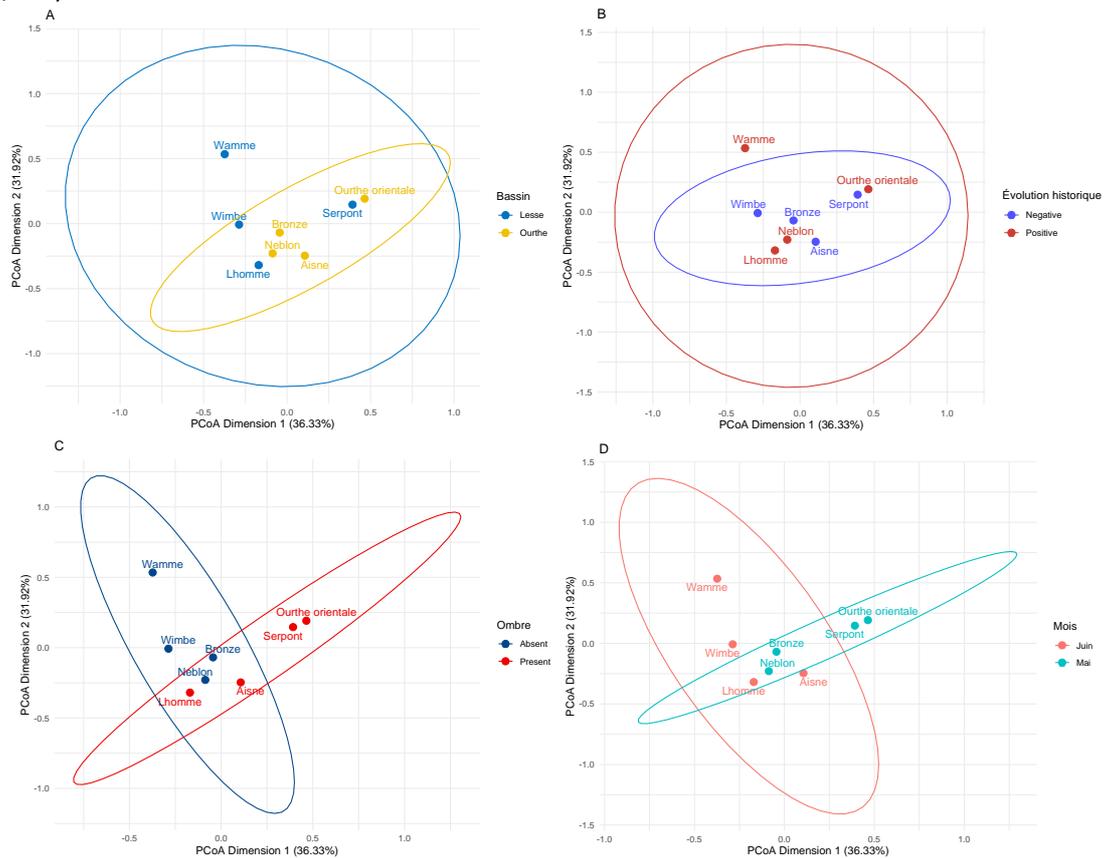


Figure 20. PCoA basée sur la distance de Bray-Curtis des macroinvertébrés dérivants distinguant les bassins versants (A), les évolutions historiques (B), la présence d'ombre (C) et les mois de relevé (D)

3.5 Comparaison de tous les types de macroinvertébrés

La PCoA basée sur l'indice de Sorensen-Dice, utilisant les macroinvertébrés benthiques, dérivants et issus des contenus stomacaux regroupés par site, montre une distinction entre les trois types de macroinvertébrés (Figure 21A). La PERMANOVA confirme ce résultat ($F(2) = 3,06$; $p = 0,001$). Le premier axe explique 34,3 % de la variance totale et le second axe en explique 13,0 %.

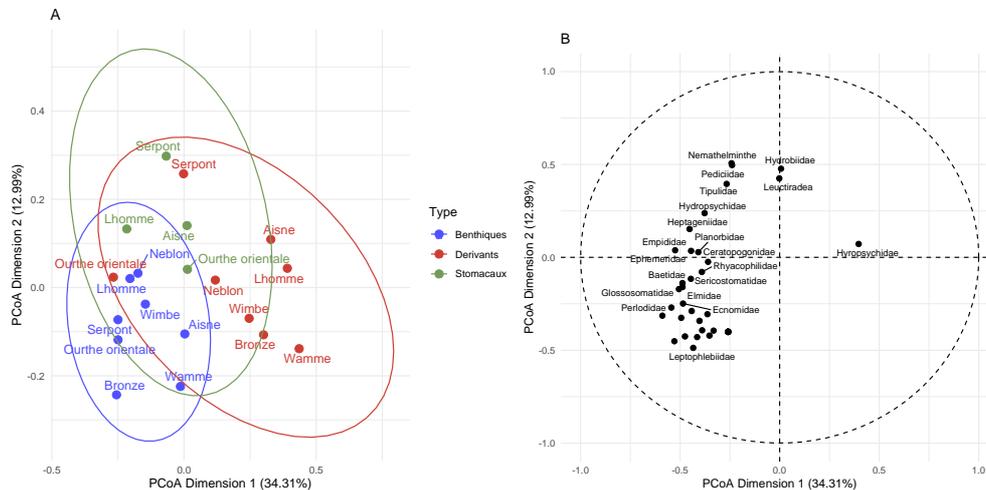


Figure 21. PCoA basée sur la distance de Sorensen de l'ensemble des macroinvertébrés (A) et cercle de corrélation associé (B).

3.6 Variables environnementales

3.6.1 Caractéristiques physico-chimiques des sites étudiés

Selon les tests de Mann-Whitney, la concentration en oxygène dissous (Tableau 12) n'est pas significativement différente entre les bassins versants ($W = 12$; $p = 0,343$), entre les évolutions historiques des effectifs en ombres ($W = 12$; $p = 0,343$), ni entre les sites où l'ombre est présent et ceux où il est absent ($W = 7$; $p = 0,886$). De la même manière, la conductivité ne présente pas de différences significatives en fonction des bassins versants ($W = 9$; $p = 0,886$), des évolutions historiques ($W = 8$; $p = 1$), ni de la présence d'ombres ($W = 8$; p -value = 1).

Tableau 12. Caractéristiques physico-chimiques des sites.

Site	Bassin versant	Évolution historique	Présence d'ombres	Oxygène [mg/L]	Conductivité [μ S/cm]	Température moyenne(°C)
Aisne	Ourthe	Négative	Présent	10,8	120	9,97 ($\pm 1,90$)
Bronze	Ourthe	Négative	Absent	9,53	132	9,60 ($\pm 2,13$)
Lhomme	Lesse	Positive	Présent	10,5	143	9,76($\pm 1,81$)
Néblon	Ourthe	Positive	Absent	9,4	582	10,6 ($\pm 1,66$)
Ourthe orientale	Ourthe	Positive	Présent	9,39	141	9,45 ($\pm 2,05$)
Serpont	Lesse	Négative	Absent	9,87	318	9,57 ($\pm 1,96$)
Wamme	Lesse	Positive	Présent	10,3	115	9,18 ($\pm 2,14$)
Wimbe	Lesse	Négative	Absent	10,5	251	10,1 ($\pm 2,00$)

L'évolution des températures moyennes journalières par site a été représentée (Figure 22). Le test t de Student effectué sur les données de températures n'a pas révélé de différences significatives entre les évolutions historiques ($t(11\ 749) = 1,74$; $p = 0,0825$). En revanche, la température moyenne dans l'Ourthe ($9,91 \pm 2,00$ °C) est significativement plus élevée que dans la Lesse ($9,66 \pm 2,01$ °C) ($t(11\ 749) = -6,62$; $p = 3,84 \cdot 10^{-11}$). La température moyenne des sites dépourvus d'ombre ($9,88 \pm 2,07$ °C) est significativement plus élevée que celle des sites où l'ombre était présent ($9,69 \pm 1,94$ °C) ($t(11\ 704) = 5,21$; $p = 1,90 \cdot 10^{-7}$).

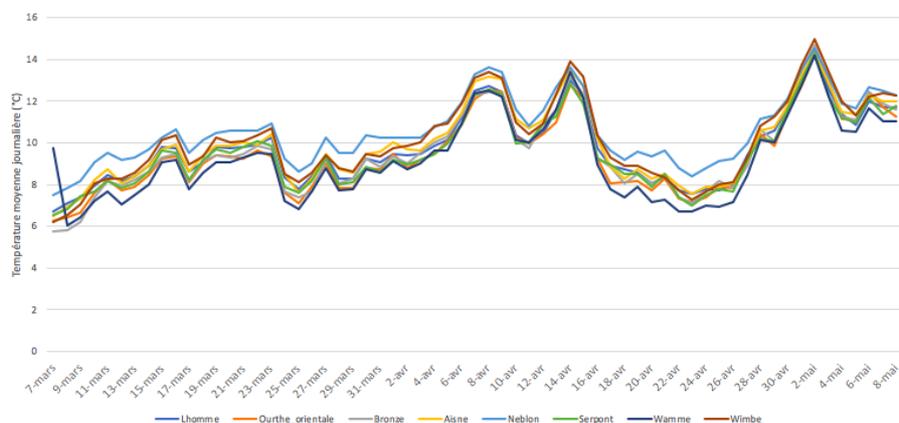


Figure 22. Évolution des températures moyennes journalières des sites.

3.6.2 Diversité des microhabitats

Les proportions de microhabitats des sous-tronçons échantillonnés ont été définies et un total de 10 microhabitats différents a été identifié dans l'ensemble des sites (Tableau 13). Aucun des sites échantillonnés ne contenait de bryophytes ou de vases. Les "Pierres, galets, cailloux" forment le substrat principal dans l'Aisne (49,7%), la Lhomme (88,6%), l'Ourthe orientale (81,8%), la Wamme (89,3%) et la Wimbe (83,2%). Le substrat de type "Blocs déplaçables" est le substrat le plus représenté dans le Bronze (45%), dans le Néblon (62%) et dans le Serpont (67,6%). La vitesse du courant était moyenne dans tous les microhabitats, variant de 25 cm/s à 75 cm/s.

Tableau 13. Pourcentages des microhabitats présents dans les sous-tronçons de 50 m.

Site	Hydrophytes	Litière	Chevelus racinaires	Pierres, galets, cailloux	Blocs déplaçables	Graviers	Hélophytes	Sables et limons	Algues	Surfaces uniformes
Aisne	0	0	3,9	49,7	43,7	0	0,3	1	1,4	0
Bronze	0	2,6	4,4	15	45	0	0	6,3	2,7	24
Lhomme	0,5	0	3,1	88,6	2,5	0,4	1,5	3,2	0,2	0
Néblon	0	2,2	6,6	16	62	0	0	7,2	6	0
Ourthe orientale	0,1	1,3	4,1	81,8	0,7	0	0,6	10,8	0,6	0
Serpont	0	0,4	3,5	12,5	67,6	6,6	0	5	4,4	0
Wamme	0	0	6,8	89,3	0,8	1	0	2,1	0	0
Wimbe	0,7	0,1	9	83,2	0	1,1	0	5,7	0,2	0

La PCA réalisée sur les pourcentages de microhabitats présents dans chaque site révèle que les deux bassins versants étudiés ne se distinguent pas de manière significative (Figure 23A). En effet, les ellipses de confiance ajoutées autour des groupes de sites des deux bassins montrent une large intersection. De la même manière, les sites ne se distinguent pas en fonction des évolutions historiques (Figure 23B) ou de la présence d'ombres (Figure 23C). L'axe 1 explique 43,2% de la variance totale et l'axe 2 en explique 18,8%.

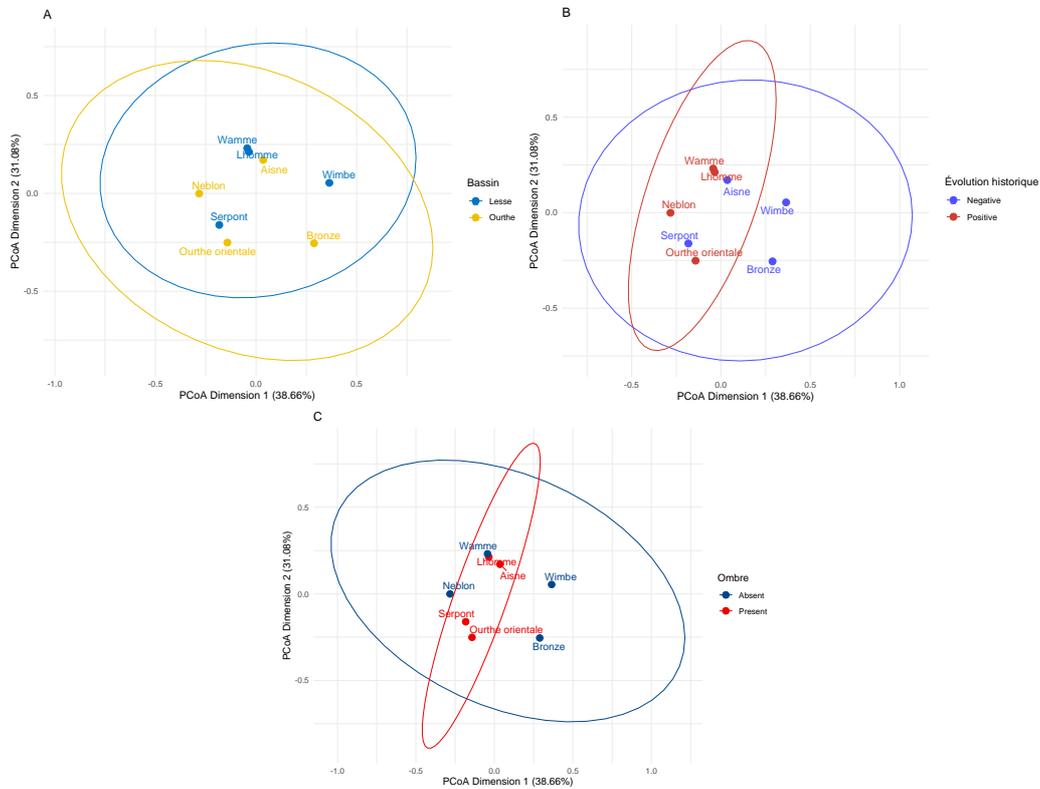


Figure 23. PCA réalisée sur la proportion de microhabitats des sites.

4 Discussion

Ce mémoire s'appuie sur l'étude des macroinvertébrés et du régime alimentaire de l'ombre commun pour tenter de comprendre les causes de son déclin. Les trois sous-objectifs étaient d'étudier l'effectif et les caractéristiques biométriques des ombres communs, d'analyser les communautés de macroinvertébrés du milieu et de caractériser l'alimentation des ombres.

4.1 Interprétation des résultats

4.1.1 Analyse des effectifs et caractéristiques biométriques des ombres communs

Le premier constat de cette étude est le faible effectif d'ombres communs recensés. La moitié des sites échantillonnés ne contenaient aucun individu et 28 des 36 ombres capturés se trouvaient dans le même cours d'eau, la Lhomme. Ce résultat, bien que basé sur l'échantillonnage de seulement huit sites de 150 m, souligne le déclin des populations d'ombres communs, dont le risque d'extinction est déjà considéré comme élevé en Wallonie (Thiry, 2022). Cependant, le comportement grégaire (Fabricus & Gustafon, 1955 cité par Horka, 2013 ; Penteriani et al., 2015) et le domaine vital hors reproduction relativement réduit des ombres communs ont potentiellement influencé les résultats. Selon l'étude d'Ovidio et al. (2004) réalisée dans l'Aisne, ce domaine vital hors reproduction varie de 10 à 950 m, les individus revenant au même endroit chaque année après le frai. Il est donc possible que des individus soient présents dans les cours d'eau échantillonnés, mais en dehors des sites choisis pour l'étude. Il est également à noter que certains cours d'eau, tels que la Wimbe et le Bronze, ne possédaient pas d'ombre lors des derniers relevés effectués (pour la Wimbe en 2016 et 2021 ; pour le Bronze en 2013, 2014 et 2017).

Les données obtenues sont insuffisantes pour mettre en évidence une différence statistiquement significative entre la Lesse et l'Ourthe concernant l'effectif en ombres communs. Cependant, 29 ombres ont été retrouvés dans le bassin de la Lesse, contre 7 dans le bassin de l'Ourthe. Ces chiffres concordent avec les évolutions globales des bassins versants qui montrent une diminution des populations dans l'Ourthe et une stabilité dans la Lesse. De même, 30 ombres ont été recensés dans les sites à évolution historique positive contre 6 dans les sites à évolution négative, sans que la différence entre les deux ne soit statistiquement significative.

Concernant les caractéristiques des ombres, les données obtenues ne différencient pas significativement les ombres en fonction des bassins versants ou des évolutions historiques des cours d'eau. Le coefficient de Fulton postule qu'un poisson dont la masse est plus élevée pour une longueur donnée possède de plus grandes réserves d'énergie et vit donc dans des meilleures conditions (Bolger & Connolly, 1989 ; Chellappa et al., 1995). Les conditions ne semblent donc pas différentes entre les deux bassins versants, ni entre les évolutions historiques des cours d'eau. Il convient de souligner que ce coefficient repose sur l'hypothèse d'une croissance isométrique, où toutes les proportions sont conservées. Un autre coefficient de condition aurait pu être calculé selon la formule $K = 100 \cdot (m/L^b)$ dans laquelle b est un coefficient d'allométrie déterminé par régression linéaire (Cone, 1989). Toutefois, le nombre de données est insuffisant pour calculer un tel coefficient et l'approximation d'une croissance isométrique est supposée correcte.

4.1.2 Caractérisation des communautés de macroinvertébrés benthiques et dérivants

La campagne de terrain ayant été interrompue en raison des conditions météorologiques, le délai entre les premiers et derniers relevés est un élément pouvant influencer les résultats. En effet, l'abondance et la richesse taxonomique en macroinvertébrés varient avec les saisons (Hansen & Closs, 2007) bien que les variations entre les relevés réalisés en mai et juin soient généralement considérées comme négligeables (Outridge, 1988 ; Principe & Del Corigliano, 2006 ; Hay et al. 2008). Dans ce travail, les relevés des macroinvertébrés benthiques se distinguent en fonction des mois selon la PCoA (Figure 15C) et la PERMANOVA mais le nombre élevé de taxons présents dans le cercle de corrélation (Figure 15D) complique la détection d'une tendance claire. De plus, les indices de diversité des macroinvertébrés benthiques sont significativement plus élevés au mois de mai (Tableau 8). En revanche, la PCoA (Figure 20), la PERMANOVA et l'analyse des indices de diversité (Tableau 11) n'ont pas indiqué de différence entre les relevés de ces deux mois concernant les macroinvertébrés dérivants. Concernant les macroinvertébrés provenant des contenus stomacaux, une différence entre les mois est visible sur la PCoA (Figure 9D) et est confirmée par la PERMANOVA, mais le faible nombre de données obtenues au mois de mai doit nuancer ces analyses. Le cercle de corrélation associé à la PCoA des contenus stomacaux (Figure 9D) montre une augmentation du nombre d'insectes terrestres en juin. Ces insectes correspondent potentiellement au stade adulte des macroinvertébrés prélevés en mai car la reproduction de la majorité des insectes à larves aquatiques nécessite le passage par un stade adulte terrestre (Tachet et al., 2010). Il est également possible que la stratégie alimentaire de l'ombre commun varie avec les mois, bien que ce sujet soit encore peu étudié.

Les indices de diversité des macroinvertébrés benthiques et dérivants ne présentent pas de différences significatives en fonction du bassin versant ou de la présence d'ombres, à l'exception de l'indice de Simpson des macroinvertébrés dérivants. Celui-ci est significativement plus élevé dans les sites où l'ombre est absent. Le plus grand indice de Simpson a été calculé dans la Wamme, tandis que les indices de Shannon et Piélu les plus élevés ont été obtenus dans le Néblon pour les macroinvertébrés dérivants. Les indices de Shannon, Simpson et Piélu les plus élevés pour les macroinvertébrés benthiques ont été obtenus dans le Néblon et la plus grande richesse taxonomique est observée dans le Bronze. Ces trois sites étaient dépourvus d'ombres. En revanche, la plus grande abondance et richesse taxonomique en macroinvertébrés dérivants par volume a été observée dans l'Ourthe orientale, où 2 ombres communs ont été recensés. Concernant les évolutions historiques des effectifs en ombres, seules les abondances en macroinvertébrés benthiques par échantillon sont significativement plus élevées dans les sites à évolution historique négative. Par ailleurs, la PCoA des macroinvertébrés benthiques basée sur la distance de Bray-Curtis ne montre pas de distinction très marquée entre les deux évolutions historiques, ni entre la présence et l'absence d'ombres (Figure 15). Ces résultats suggèrent que la diversité en macroinvertébrés benthiques et dérivants n'est pas corrélée à la présence d'ombres ou à l'évolution historique des populations sur les sites étudiés. Une hypothèse serait que cette diversité est davantage liée au mois de prélèvement. La diversité en macroinvertébrés pourrait être également être expliquée par d'autres paramètres non pris en compte dans cette étude comme l'occupation du sol, la pollution de l'eau, les perturbations du milieu, etc.

4.1.3 Analyse de l'alimentation de l'ombre commun

Les taxons les plus retrouvés dans les estomacs des ombres sont les Baetidae, les Simuliidae, les insectes terrestres non-identifiés, les Chironomidae et les Ephemerellidae. Ces taxons correspondent aux familles les plus représentées parmi les macroinvertébrés benthiques et dérivants (sauf les insectes terrestres non-identifiés), suggérant que les ombres communs sont des poissons opportunistes qui se nourrissent des macroinvertébrés disponibles dans leur environnement. Cette observation corrobore les études de Radforth (1940) et Kruzhylina & Didenko (2011), selon lesquelles la nourriture présente dans les estomacs des ombres communs adultes dépend davantage de sa disponibilité que d'une sélection effectuée par le poisson. D'autres espèces, telles que la truite, adoptent également une stratégie d'alimentation opportuniste (Cochran-Biederman & Vondracek, 2017). Au contraire, les goujons (*Gobio gobio* Linnaeus, 1758) et les loches franches (*Barbatula barbatula* Linnaeus, 1758), deux poissons benthophages européens, présentent une alimentation sélective, influencée par la taille et le mode d'alimentation de leurs proies (Worischka et al., 2015).

L'indice de Pearre appuie le caractère opportuniste de l'ombre, avec des valeurs moyennes par taxon comprises entre 0,211 ($\pm 0,128$) pour les insectes terrestres non-identifiés et $-0,0980 (\pm 0,230)$ pour les Simuliidae. Ces valeurs, proches de 0, indiquent un comportement relativement neutre des ombres communs envers les taxons étudiés. Les Chironomidae et Ephemerellidae possèdent un indice de Pearre moyen négatif correspondant à un évitement de ces taxons par les ombres tandis que les Baetidae ont un indice de Pearre moyen positif indiquant une sélection par les ombres. Cela confirme l'étude de Kruzhylina & Didenko (2011), qui indiquaient que les Chironomidae, bien que largement représentés dans les estomacs des ombres, possédaient un indice de sélectivité négatif, cette famille était proportionnellement plus abondante dans l'environnement que dans l'estomac des ombres. Cependant, ces résultats doivent être considérés avec précaution car la méthode de capture des macroinvertébrés du milieu (nombres d'échantillons prélevés et volume d'eau échantillonné) influence directement les indices de Pearre calculés. De plus, les indices présentés sont des moyennes dont les écarts-types sont élevés.

Selon Persat (1977), les ombres communs, bien que peu exigeants, évitent les Gammaridae et les Plecoptera lorsque cela est possible. Les Gammaridae et Plecoptera sont également considérés comme insignifiants dans les travaux de Kruzhylina & Didenko (2011). Ces derniers ont observé une occurrence de Plecoptera dans les contenus stomacaux significativement inférieure à leur abondance dans le milieu. L'évitement des Gammaridae est confirmé dans ce travail avec un coefficient Pearre de $-0,0176 (\pm 0,0771)$ pour cette famille, mais le comportement vis-à-vis des Plecoptera reste ambigu. Certaines familles de l'ordre des Plecoptera, telles que les Perlidae et les Taeniopterygidae, sont évitées, tandis que les Capniidae sont sélectionnées. Il est difficile d'interpréter ce résultat car l'identification au niveau familial fournit généralement peu d'informations écologiques exploitables, contrairement à l'identification générique (Tachet et al., 2010). Toutefois, il est notable que les Capniidae sont généralement de plus petite taille (5 à 10 mm) que les Perlidae et Taeniopterygidae (10 à 40 mm) (Tachet et al., 2010).

D'après Radforth (1940), les ombres communs se nourrissent principalement de macroinvertébrés benthiques avec, occasionnellement des individus issus de la surface. Cependant, la PCoA basée sur la distance de Sorensen de l'ensemble des macroinvertébrés (Figure 21A), ne permet pas de déterminer

si les macroinvertébrés issus des contenus stomacaux sont plus proches des macroinvertébrés benthiques ou dérivants. On peut toutefois remarquer la présence de 8,6 % d'insectes terrestres, obligatoirement issus de la dérive. D'autres taxons peuvent également être dérivants, comme les individus appartenant à l'ordre des Ephemeroptera ou des Plecoptera dont la dispersion de la plupart des espèces est assurée principalement par la dérive des larves (Tachet et al., 2010). Les Simulidae et Chironomidae sont retrouvés parmi les échantillons de macroinvertébrés benthiques et dérivants. En effet, les Simulidae peuvent se fixer au substrat à l'aide de leur ventouse postérieure ou se laisser dériver grâce à un fil de soie lié au substrat (Tachet et al., 2010) et les Chironomidae forment souvent le taxon le plus commun des macroinvertébrés dérivants (Grzybkowska, 1992).

4.1.3.1 Résistance à la pollution des macroinvertébrés consommés

L'IBGN classe différents taxons en neuf groupes faunistiques indicateurs, correspondant à une polluosensibilité décroissante (de 9 à 1). Dans cette classification, les Baetidae, qui représentent 36,7% des macroinvertébrés issus des contenus stomacaux, sont associés au groupe faunistique indicateur 2, caractérisé par une polluosensibilité relativement faible (AFNOR, 2004). Toutefois, ils peuvent être trouvés dans des cours d'eau allant de très bonne à pauvre qualité et cette ubiquité les rend peu fiables comme indicateurs de la qualité de l'eau au niveau familial (Xu et al., 2014).

Les Simulidae forment le deuxième taxon le plus abondant dans les contenus stomacaux, avec une abondance relative de (18,3%). Cette famille n'est pas utilisée comme groupe indicateur dans l'IBGN (AFNOR, 2004). Bien que quelques espèces de cette famille soient très sensibles aux polluants organiques, les espèces les plus tolérantes sont également les plus répandues (Lock, 2014).

Les Chironomidae constituent le quatrième taxon des contenus stomacaux (après les insectes terrestres) avec une abondance relative de 8,6 %. Ils sont généralement considérés comme un groupe résistant à la pollution (Armitage et al., 1983 ; Jacobsen, 1998) car ils survivent dans une large variété de types de substrat et de qualité de l'eau (Xu et al., 2014). Une communauté benthique dominée par cette famille est généralement attribuée à une eau de mauvaise qualité (Saether, 1979 ; Raunio et al., 2007). Dans l'IBGN, les Chironomidae sont associés au groupe faunistique indicateur 1, correspondant à la plus grande tolérance à la pollution (AFNOR, 2004). Cependant, certains genres et espèces de Chironomidae indiquent une eau de bonne qualité, l'identification de Chironomidae au niveau de la famille ne permet donc pas de distinguer les sites pollués des sites non pollués (Xu et al., 2014 ; Molineri et al., 2020).

En résumé, bien que la pollution de l'eau affecte directement l'ombre commun (Kainz, 1992 cité par Ublen et al., 2005 ; Rodgers et al., 2020), elle ne semble pas impacter sa ressource alimentaire. En effet, l'ombre consomme les proies disponibles dans l'environnement, ces dernières pouvant résister à une eau de mauvaise qualité.

4.1.3.2 *Microhabitats des macroinvertébrés consommés*

Dans les relevés de macroinvertébrés benthiques, on peut observer que les Baetidae dominent les substrats minéraux (« Pierres, galets, cailloux », « Blocs déplaçables », « Surfaces uniformes » et « Gravier »). Les Simuliidae sont présents dans différents types de microhabitats, en particulier les « Hydrophytes », « Hélophytes », « Surfaces uniformes », « Chevelus racinaires », « Algues » et « Blocs déplaçables ». Enfin, les Chironomidae ont particulièrement été retrouvés dans les « Sables et limons », « Litières », « Algues » et « Gravier ». Ces trois familles étant présentes dans tous les types de microhabitats, il est difficile d'affirmer que l'ombre commun favorise un type de microhabitat spécifique pour capturer ses proies. Un cours d'eau avec une hydromorphologie variée et donc une grande variété de microhabitats reste cependant nécessaire pour l'ombre commun car cela lui permet d'exploiter de manière optimale son environnement (Vivier, 1958 ; Jungwirth et al., 2000). Ceci est en adéquation avec les travaux de Riley et al. (2009), selon lesquels les préférences d'habitat des Salmonidae sont d'avantage liées à un besoin de refuge que d'apport en nourriture.

4.1.4 *Influence des variables environnementales*

La concentration en oxygène dissous et la conductivité de l'eau ne sont pas significativement différentes en fonction du bassin versant, de l'évolution historique et de la présence d'ombres. La concentration en oxygène dissous de chaque site est proche de 10 mg/L et satisfait les exigences des ombres selon Persat (1977). Ces variables n'ont été mesurées qu'une fois par site lors des relevés et peuvent fluctuer dans le temps. En effet, elles dépendent, entre autres, de la température, de la vitesse de courant et de l'activité biologique des organismes présents dans l'eau (O'Connor, 1967 ; Hayashi et al., 2012). Ces résultats doivent donc être interprétés avec précaution. De même, la proportion des différents microhabitats ne permet pas de distinguer les sites entre les bassins versants, les évolutions historiques ou la présence d'ombres.

En revanche, la température moyenne dans l'Ourthe ($9,91 \pm 2,00$ °C) est significativement plus élevée que dans la Lesse ($9,66 \pm 2,01$ °C), et la température moyenne dans les sites où l'ombre est présent ($9,69 \pm 1,94$ °C) est significativement plus basse que dans ceux où il est absent ($9,88 \pm 2,07$ °C). Les températures sont favorables à la reproduction de l'ombre car aucune chute des températures sous 5 °C après le 15 mars, pouvant inhiber l'ovulation (Carmie et al., 1985), n'a été enregistrée. Par ailleurs, les températures sont restées inférieures à 24 °C, ce qui correspond aux besoins de l'espèce (Persat, 1977). Il est important de noter que les températures des mois de mai et juin n'ont pas été considérées. En effet, les données de températures couvrent la période allant de l'installation du logger au téléchargement des données, effectué le jour de la pêche. Pour pouvoir comparer les différents sites, seule la période où des données étaient disponibles pour tous les sites a été prise en compte.

Les variables environnementales ont probablement peu influencé les résultats car les différences de proportion de microhabitats, de concentration en oxygène dissous et de conductivité ne sont pas significatives et celles de température, bien que statistiquement significatives sont très faibles. Cependant, les différences de température étant significativement plus basses dans la Lesse et dans les sites où l'ombre commun est présent, il est possible que les ombres favorisent les cours d'eau légèrement plus frais. Un suivi plus régulier de la conductivité et de l'oxygène dissous et l'utilisation des températures de la période des relevés améliorerait la fiabilité de ces résultats.

4.2 Limites et améliorations de l'étude

La pêche électrique nécessite une main d'œuvre importante et une organisation logistique complexe. Il est donc difficile de prévoir un nombre suffisant de pêches électriques afin d'obtenir des données adéquates pour des tests statistiques robustes, en particulier dans le cadre d'un mémoire. Dès lors, la principale limite de cette étude réside dans le faible nombre de sites échantillonnés : seuls huit sites ont été étudiés, chacun correspondant à un cours d'eau distinct. Ces sites, de taille relativement réduite par rapport à l'ensemble des cours d'eau, ne représentent pas la situation globale de ceux-ci. Un échantillonnage avec un plus grand nombre de répétitions par cours d'eau permettrait d'améliorer la fiabilité des résultats.

De plus, les résultats des tests de Mann-Whitney sur les macroinvertébrés dérivants, les macroinvertébrés issus des contenus stomacaux, la concentration en oxygène dissous, la conductivité et l'effectif en ombres doivent être considérés avec précaution car seules 4 répétitions ont été réalisées par modalité, ce qui est relativement faible. Ce test utilise le rang de chaque observation (Mann & Whitney, 1947), les observations des deux groupes sont combinées et ordonnées et un rang moyen leur est attribué en cas d'ex-aequo. Dans cette étude, des ex-aequo ont parfois été observés et ont potentiellement conduit à des p-valeurs erronées.

En outre, l'effort d'échantillonnage des macroinvertébrés benthiques, bien que paraissant suffisant (Figure 11, Figure 12, Tableau 6), n'a pas été constant. Le nombre d'échantillons prélevés varie d'un site à l'autre, pouvant conduire à des conclusions erronées sur l'abondance en macroinvertébrés benthiques par site. De plus, le regroupement dans un même contenant de plusieurs échantillons issus du même microhabitat et la « correction de l'échantillonnage » surestiment la qualité de l'échantillonnage dans les courbes de raréfaction et dans les indices de Chao. Il convient également de souligner que les estimations du volume d'eau échantillonné pour les macroinvertébrés dérivants supposent une vitesse de courant constante et une immersion complète des filets dans l'eau ce qui pourrait introduire un biais d'échantillonnage.

Par ailleurs, les identifications des macroinvertébrés ont principalement été réalisées par deux étudiantes dont l'expérience dans ce domaine était limitée, ce qui pourrait induire certaines erreurs. De surcroît, une identification jusqu'au genre ou l'espèce aurait pu permettre d'obtenir des informations plus fines sur les caractéristiques et exigences des taxons. Enfin, les insectes terrestres représentent 8,6 % des proies retrouvées dans les estomacs des ombres et possèdent l'indice de sélectivité de Pearre le plus élevé, identifier ces insectes aurait pu apporter des informations supplémentaires sur l'alimentation de l'ombre commun.

5 Contribution personnelle de l'étudiant

La définition du protocole d'échantillonnage, le choix de la zone d'étude et les analyses des données historiques de pêche ont été effectués par les membres du projet SHADOW, en particulier par l'assistante de projet, Chloé Vom Berge. J'ai participé à la validation des sites, aux récoltes de données et à l'identification des macroinvertébrés, avec l'aide de Chloé Vom Berge et d'une autre étudiante, Lisa Lambotte.

6 Conclusion et perspectives

Pour conclure, cette étude révèle une faible abondance d'ombres communs dans les sites échantillonnés, suggérant un déclin préoccupant de cette espèce en Wallonie. Bien que des comportements territoriaux et grégaires puissent avoir influencé ces résultats, la situation reste alarmante car la moitié des sites échantillonnés ne contenaient aucun ombre. Les effectifs en ombres sont plus importants dans le bassin versant de la Lesse et dans les cours d'eau dont l'évolution historique est positive mais les différences observées ne sont pas statistiquement significatives.

Le lien entre l'abondance et la richesse en macroinvertébrés dans le milieu et la présence d'ombres n'a pas pu être démontré dans ce travail. En effet, les indices de diversité des macroinvertébrés benthiques et dérivants ne sont pas significativement différents en fonction de la présence d'ombres et les valeurs les plus élevées de ces indices ont été observées dans des sites dépourvus d'ombre. De plus, les analyses multivariées des communautés de macroinvertébrés benthiques et dérivants ne permettent pas de différencier les relevés en fonction de la présence d'ombres.

Les ombres communs semblent opportunistes dans leur alimentation, consommant principalement les taxons disponibles, ce qui est corroboré par les indices de sélection. Les proies ingérées, relativement résistantes à la pollution et présentes dans tous les types de microhabitats, suggèrent que le déclin des ombres communs dans les bassins étudiés ne résulte pas d'un appauvrissement en macroinvertébrés.

Enfin, le faible nombre de répétitions doit être considéré. Il serait intéressant de réitérer ce travail en augmentant le nombre de sites analysés. De plus, des identifications plus précises et une meilleure prise en compte des insectes terrestres pourraient enrichir les informations sur l'alimentation et les exigences écologiques de l'ombre commun.

7 Bibliographie

- AFNOR. (2004). *Détermination de l'indice biologique global normalisé (IBGN)* (No. NF T90-350).
- AFNOR. (2016). *Prélèvement des macro-invertébrés aquatiques en rivières peu profondes* (No. NF T90-333).
- Albert, J. S., Destouni, G., Duke-Sylvester, S. M., Magurran, A. E., Oberdorff, T., Reis, R. E., Winemiller, K. O., & Ripple, W. J. (2021). Scientists' warning to humanity on the freshwater biodiversity crisis. *Ambio*, 50(1), 85-94. <https://doi.org/10.1007/s13280-020-01318-8>
- Allan, J. D., & Castillo, M. M. (2007). *Stream ecology : Structure and function of running waters* (2nd ed). Springer.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology*, 26(1), 32-46. <https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x>
- AquaPortail. (2021, novembre 12). *Lotique : Définition et explications*. <https://www.aquaportail.com/dictionnaire/definition/4807/lotique>
- AquaPortail. (2023 janvier 17). *Infère : Définition et explications*. <https://www.aquaportail.com/dictionnaire/definition/1959/infere>
- Archaimbault, V., & Dumont, B. (2010). L'indice biologique global normalisé (IBGN), principes et évolution dans le cadre de la directive cadre européenne sur l'eau. *Sciences Eaux & Territoires, Numéro 1(1)*, 36. <https://doi.org/10.3917/set.001.0036>
- Armitage, P., Moss, D., Wright, J., & Furse, M. (1983). The performance of a new biological water quality score system based on macroinvertebrates over a wide range of unpolluted running-water sites. *Water Research*, 17(3), 333-347. [https://doi.org/10.1016/0043-1354\(83\)90188-4](https://doi.org/10.1016/0043-1354(83)90188-4)
- Arrêté Du Gouvernement Wallon du 18/02/2021 arrêté du gouvernement wallon modifiant différents arrêtés exécutant le décret du 27 mars 2014 relatif à la pêche fluviale, à la gestion piscicole et aux structures halieutiques (2021). https://etaamb.openjustice.be/fr/arrete-du-gouvernement-wallon-du-18-fevrier-2021_n2021040701.html
- Auer, S., Hayes, D. S., Führer, S., Zeiringer, B., & Schmutz, S. (2023). Effects of cold and warm thermopeaking on drift and stranding of juvenile European grayling (*Thymallus thymallus*). *River Research and Applications*, 39(3), 401-411. <https://doi.org/10.1002/rra.4077>
- Aylward, B. (2005). Freshwater ecosystem services. *Ecosystems and Human Well-Being: Policy Responses*. 3. 213-255.
- Balian, E. V., Segers, H., Lévêque, C., & Martens, K. (2008). The Freshwater Animal Diversity Assessment : An overview of the results. *Hydrobiologia*, 595(1), 627-637. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9246-3>
- Balon, E. K. (1975). Ecological guilds of fishes : A short summary of the concept and its application: With 2 tables in the text and 2 figures in the discussion. *SIL Proceedings, 1922-2010*, 19(3), 2430-2439. <https://doi.org/10.1080/03680770.1974.11896326>
- Bardonnnet, A., & Gaudin, P. (1990). Diel pattern of emergence in grayling (*Thymallus thymallus* Linnaeus, 1758). *Canadian Journal of Zoology*, 68(3), 465-469. <https://doi.org/10.1139/z90-068>
- Bardonnnet, A., Gaudin, P., & Persat, H. (1991). Microhabitats and diel downstream migration of young grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Freshwater Biology*, 26(3), 365-376. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1991.tb01404.x>
- Bašić, T., Britton, J. R., Cove, R. J., Ibbotson, A. T., & Gregory, S. D. (2018). Roles of discharge and temperature in recruitment of a cold-water fish, the European grayling *Thymallus thymallus* , near its southern range limit. *Ecology of Freshwater Fish*, 27(4), 940-951. <https://doi.org/10.1111/eff.12405>

- Bolger, T., & Connolly, P. L. (1989). The selection of suitable indices for the measurement and analysis of fish condition. *Journal of Fish Biology*, 34(2), 171-182. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1989.tb03300.x>
- Branton, M., & Richardson, J. S. (2011). Assessing the Value of the Umbrella-Species Concept for Conservation Planning with Meta-Analysis : Value of the Umbrella-Species Concept. *Conservation Biology*, 25(1), 9-20. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01606.x>
- Bray, J. R., & Curtis, J. T. (1957). An Ordination of the Upland Forest Communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27(4), 325-349. <https://doi.org/10.2307/1942268>
- Burgazzi, G., Vezza, P., Negro, G., Astegiano, L., Pellicanó, R., Pinna, B., Viaroli, P., & Laini, A. (2021). Effect of microhabitats, mesohabitats and spatial position on macroinvertebrate communities of a braided river. *Journal of Ecohydraulics*, 6(2), 95-104. <https://doi.org/10.1080/24705357.2021.1938254>
- Carmie, H., Morelet, B., Maise, G., Jonard, L., & Cuiat, R. (1985). Observations sur la reproduction artificielle de l'ombre commun (*Thymallus thymallus*). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 296, 2-16. <https://doi.org/10.1051/kmae:1985003>
- Catalogue of Life. (n. d.). *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758). Consulté le 5 février 2024, à l'adresse <https://www.catalogueoflife.org/data/taxon/56Q8K>
- Chao, A. (1987). Estimating the Population Size for Capture-Recapture Data with Unequal Catchability. *Biometrics*, 43(4), 783. <https://doi.org/10.2307/2531532>
- Chapmann, D. W. (1966). Food and space as regulators of salmonids population in streams. *The American Naturalist*, 100(913), 345-357. <https://doi.org/10.1086/282427>
- Chellappa, S., Huntingford, F. A., Strang, R. H. C., & Thomson, R. Y. (1995). Condition factor and hepatosomatic index as estimates of energy status in male three-spined stickleback. *Journal of Fish Biology*, 47(5), 775-787. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb06002.x>
- Cochran-Biederman, J. L., & Vondracek, B. (2017). Seasonal feeding selectivity of brown trout *Salmo trutta* in five groundwater-dominated streams. *Journal of Freshwater Ecology*, 32(1), 653-673. <https://doi.org/10.1080/02705060.2017.1386595>
- Cone, R. S. (1989). The Need to Reconsider the Use of Condition Indices in Fishery Science. *Transactions of the American Fisheries Society*, 118(5), 510-514. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1989\)118<0511:TNRTU>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1989)118<0511:TNRTU>2.3.CO;2)
- Cooke, S. J., & Cowx, I. G. (2004). The Role of Recreational Fishing in Global Fish Crises. *BioScience*, 54(9), 857. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2004\)054\[0857:TRORFI\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2004)054[0857:TRORFI]2.0.CO;2)
- Cummins, K. W. (1974). Structure and Function of Stream Ecosystems. *BioScience*, 24(11), 631-641. <https://doi.org/10.2307/1296676>
- Dice, L. R. (1945). Measures of the Amount of Ecologic Association Between Species. *Ecology*, 26(3), 297-302. <https://doi.org/10.2307/1932409>
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A., Soto, D., Stiassny, M. L. J., & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity : Importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, 81(2), 163-182. <https://doi.org/10.1017/S1464793105006950>
- Eaufrance. (n. d.). *Glossaire : radier*. Consulté le 9 août 2024 à l'adresse <https://www.eaufrance.fr/glossaire/radier>
- Fishipedia. (2023, novembre 13). *Ombre commun • Thymallus thymallus • Fiche poissons*. <https://www.fishipedia.fr/fr/poissons/thymallus-thymallus>

- Forrester, G. E., Chace, J. G., & McCarthy, W. (1994). Diel and density-related changes in food consumption and prey selection by brook charr in a New Hampshire stream. *Environmental Biology of Fishes*, 39(3), 301-311. <https://doi.org/10.1007/BF00005131>
- Freyhof, J. (2010, mars 5). *IUCN Red List of Threatened Species : Thymallus thymallus*. IUCN Red List of Threatened Species. <https://www.iucnredlist.org/fr>
- Giersch, J. J., Jordan, S., Luikart, G., Jones, L. A., Hauer, F. R., & Muhlfeld, C. C. (2015). Climate-induced range contraction of a rare alpine aquatic invertebrate. *Freshwater Science*, 34(1), 53-65. <https://doi.org/10.1086/679490>
- Gower, J. C. (1966). Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis. *Biometrika*, 53(3-4), 325-338. <https://doi.org/10.1093/biomet/53.3-4.325>
- Grzybkowska, M. (1992). Diel drift of Chironomidae in a large lowland river (Central Poland). *Netherlands Journal of Aquatic Ecology*, 26(2-4), 355-360. <https://doi.org/10.1007/BF02255262>
- Gum, B. (2007). *Genetic characterisation of European grayling populations (Thymallus thymallus L.) : Implications for conservation and management*. Fakultät Wissenschaftszentrum Weihenstephan für Ernährung, Landnutzung und Umwelt der Technischen Universität München.
- Gum, B., Gross, R., & Geist, J. (2009). Conservation genetics and management implications for European grayling, (*Thymallus thymallus*) : Synthesis of phylogeography and population genetics. *Fisheries Management and Ecology*, 16(1), 37-51. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2008.00641.x>
- Hansen, E. A., & Closs, G. P. (2007). Temporal consistency in the long-term spatial distribution of macroinvertebrate drift along a stream reach. *Hydrobiologia*, 575(1), 361-371. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0384-9>
- Harrison, P. M., Martins, E. G., Algera, D. A., Rytwinski, T., Mossop, B., Leake, A. J., Power, M., & Cooke, S. J. (2019). Turbine entrainment and passage of potadromous fish through hydropower dams : Developing conceptual frameworks and metrics for moving beyond turbine passage mortality. *Fish and Fisheries*, 20(3), 403-418. <https://doi.org/10.1111/faf.12349>
- Hauer, F. R., & Resh, V. H. (2017). Macroinvertebrates. In *Methods in Stream Ecology, Volume 1* (p. 297-319). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416558-8.00015-9>
- Hay, C. H., Franti, T. G., Marx, D. B., Peters, E. J., & Hesse, L. W. (2008). Macroinvertebrate drift density in relation to abiotic factors in the Missouri River. *Hydrobiologia*, 598(1), 175-189. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9149-3>
- Hayashi, M., Vogt, T., Mächler, L., & Schirmer, M. (2012). Diurnal fluctuations of electrical conductivity in a pre-alpine river : Effects of photosynthesis and groundwater exchange. *Journal of Hydrology*, 450-451, 93-104. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2012.05.020>
- Hayes, D. S., Lautsch, E., Unfer, G., Greimel, F., Zeiringer, B., Höller, N., & Schmutz, S. (2021). Response of European grayling, *Thymallus thymallus*, to multiple stressors in hydropeaking rivers. *Journal of Environmental Management*, 292, 112737. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2021.112737>
- Herold, J.-P., Kupfer, M., & Corolla, J.-P. (2019, novembre 11). DORIS : *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758). *DORIS : Données d'Observations pour la Reconnaissance et l'Identification de la faune et la flore Subaquatiques*. <https://doris.ffessm.fr/ref/specie/2169>
- Horká, P. (2013). *Factors influencing movement and behaviour of animals in riverine environment*. Charles University.
- Jacobsen, D. (1998). The effect of organic pollution on the macroinvertebrate fauna of Ecuadorian highland streams. *Fundamental and Applied Limnology*, 143(2), 179-195. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/143/1998/179>

- Jonsson, B., & Jonsson, N. (2009). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology*, 75(10), 2381-2447. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02380.x>
- Jungwirth, M., Muhar, S., & Schmutz, S. (2000). Fundamentals of fish ecological integrity and their relation to the extended serial discontinuity concept. In M. Jungwirth, S. Muhar, & S. Schmutz (Éds.), *Assessing the Ecological Integrity of Running Waters* (p. 85-97). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-4164-2_7
- Jungwirth, M., & Winkler, H. (1984). *The temperature dependence of embryonic development of grayling (Thymallus thymallus), danube salmon (Hucho hucho), arctic char (Salveninus alpinus) and brown trout (Salmo trutta fario)*. 38, 315-327. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(84\)90336-3](https://doi.org/10.1016/0044-8486(84)90336-3)
- Kamler, J. F., & Pope, K. L. (2001). Nonlethal Methods of Examining Fish Stomach Contents. *Reviews in Fisheries Science*, 9(1), 1-11. <https://doi.org/10.1080/20016491101663>
- Kirchhofer, A., & Hefti, D. (Éds.). (1996). *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe*. Birkhäuser Basel. <https://doi.org/10.1007/978-3-0348-9014-4>
- Kottelat, M. (1997). *European Freshwater Fishes*. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.1311773>
- Kruzhylina, S., & Didenko, A. (2011). Autumn Diet and Trophic Relations of Juvenile Brown Trout (*Salmo trutta*), Rainbow Trout (*Ocorhynchus mykiss*) and European Grayling (*Thymallus thymallus*) in the Shipot River (Ukraine). *Transylvanian Review of Systematical and Ecological Research*, 11, 169-182.
- Lahnsteiner, F., & Mansour, N. (2012). The effect of temperature on sperm motility and enzymatic activity in brown trout (*Salmo trutta*), burbot (*Lota lota*) and grayling (*Thymallus thymallus*). *Journal of Fish Biology*, 81(1), 197-209. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03323.x>
- Lamouroux, N., Dolédec, S., & Gayraud, S. (2004). Biological traits of stream macroinvertebrate communities: Effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of the North American Benthological Society*, 23(3), 449-466. [https://doi.org/10.1899/0887-3593\(2004\)023<0449:BTOSMC>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1899/0887-3593(2004)023<0449:BTOSMC>2.0.CO;2)
- Le Robert. (n. d.). Benthique. *Dictionnaire en ligne*. Consulté le 9 août 2024 à l'adresse <https://dictionnaire.lerobert.com/definition/benthique>
- Le Robert. (n. d.). Dulçaquicole. *Dictionnaire en ligne*. Consulté le 9 août 2024 à l'adresse <https://dictionnaire.lerobert.com/definition/dulcaquicole>
- Le Robert. (n. d.). Éclusée. *Dictionnaire en ligne*. Consulté le 9 août 2024 à l'adresse <https://dictionnaire.lerobert.com/definition/eclusee>
- Le Robert. (n. d.). Frayère. *Dictionnaire en ligne*. Consulté le 9 août 2024 à l'adresse <https://dictionnaire.lerobert.com/definition/frayere>
- Lewin, W.-C., Arlinghaus, R., & Mehner, T. (2006). Documented and Potential Biological Impacts of Recreational Fishing: Insights for Management and Conservation. *Reviews in Fisheries Science*, 14(4), 305-367. <https://doi.org/10.1080/10641260600886455>
- Lock, K., Adriaens, T., & Goethals, P. (2014). Effect of water quality on blackflies (Diptera: Simuliidae) in Flanders (Belgium). *Limnologia*, 44, 58-65. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.08.001>
- Lundberg, J. G., Kottelat, M., Smith, G. R., Stiassny, M. L. J., & Gill, A. C. (2000). So Many Fishes, So Little Time: An Overview of Recent Ichthyological Discovery in Continental Waters. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 87(1), 26. <https://doi.org/10.2307/2666207>
- Maise, G., Carmie, H., & Jonard, L. (1987). Influence de la température sur l'ovulation de l'ombre commun (*Thymallus thymallus*). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 305, 54-60. <https://doi.org/10.1051/kmae:1987007>

- Mann, H. B., & Whitney, D. R. (1947). On a test of whether one of two random variables is stochastically larger than the other. *Ann. Math. Statist*, 18(1), 50-60. <https://doi.org/10.1214/aoms/1177730491>
- Meldgaard, T., Nielsen, E. E., & Loeschcke, V. (2003). Fragmentation by weirs in a riverine system : A study of genetic variation in time and space among populations of European grayling (*Thymallus thymallus*) in a Danish river system. *Conservation Genetics*, 4(6), 735-747. <https://doi.org/10.1023/B:COGE.0000006115.14106.de>
- Mievis, P. (n. d.). *Printemps 2024 : Le bilan*. Météo en Belgique. Consulté le 2 août 2024, à l'adresse <https://www.meteobelgique.be/article/relevés-et-analyses/annee-2024/2556-printemps-2024-le-bilan>
- Mishra, P., Singh, U., Pandey, C., Mishra, P., & Pandey, G. (2019). Application of student's t-test, analysis of variance, and covariance. *Annals of Cardiac Anaesthesia*, 22(4), 407. https://doi.org/10.4103/aca.ACA_94_19
- Molineri, C., Tejerina, E. G., Torrejón, S. E., Pero, E. J. I., & Hankel, G. E. (2020). Indicative value of different taxonomic levels of Chironomidae for assessing the water quality. *Ecological Indicators*, 108, 105703. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105703>
- Moore, J. W., & Schindler, D. E. (2008). Biotic disturbance and benthic community dynamics in salmon-bearing streams. *Journal of Animal Ecology*, 77(2), 275-284. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01336.x>
- Nislow, K. H., Hudy, M., Letcher, B. H., & Smith, E. P. (2011). Variation in local abundance and species richness of stream fishes in relation to dispersal barriers: Implications for management and conservation: Barriers and stream fishes. *Freshwater Biology*, 56(10), 2135-2144. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02634.x>
- Norden, C. (1961). Comparative Osteology of Representative Salmonid Fishes, with Particular Reference to the Grayling (*Thymallus arcticus*) and its Phylogeny. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 18(5). <https://doi.org/10.1139/f61-052>
- Northcote, T. G. (1995). Comparative biology and management of Arctic and European grayling (*Salmonidae*, *Thymallus*). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5(2), 141-194. <https://doi.org/10.1007/BF00179755>
- Nykänen, M. (2004). *Habitat Selection by Riverine Grayling, Thymallus thymallus L.* University of Jyväskylä.
- Nykänen, M., & Huusko, A. (2003). *Size-related changes in habitat selection by larval grayling (Thymallus thymallus L.)*. *Ecology of Freshwater Fish*(12), 127-133. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0633.2003.00013.x>
- O'Connor, D. J. (1967). The temporal and spatial distribution of dissolved oxygen in streams. *Water Resources Research*, 3(1), 65-79. <https://doi.org/10.1029/WR003i001p00065>
- Outridge, P. (1988). Seasonal and spatial variations in benthic macroinvertebrate communities of Magela Creek, Northern Territory. *Marine and Freshwater Research*, 39(2), 211. <https://doi.org/10.1071/MF9880211>
- Ovidio, M., Capra, H., & Philippart, J. -C. (2007). Field protocol for assessing small obstacles to migration of brown trout *Salmo trutta*, and European grayling *Thymallus thymallus*: A contribution to the management of free movement in rivers. *Fisheries Management and Ecology*, 14(1), 41-50. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2006.00522.x>
- Ovidio, M., Parkinson, D., Sonny, D., & Philippart, J.-C. (2004). Spawning movements of European grayling *Thymallus thymallus* in the River Aisne (Belgium). *Folia Zoologica*, 53(1), 87-98.
- Ovidio (2021). *Écologie et dynamique des populations de poissons d'eau douce*. [Diapositives]. Université de Liège - Gembloux Agro-Bio Tech.

- Palm R. (n.d.). *L'analyse en composantes principales : principes et applications*. [Syllabus]. Université de Liège - Gembloux Agro-Bio Tech.
- Pearre, S. J. (1982). Estimating Prey Preference by Predators : Uses of Various Indices, and a Proposal of Another Based on χ^2 . *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 39(6), 914-923. <https://doi.org/10.1139/f82-122>
- Penteriani, V., Delgado, M., Clavero, M., & Ivanc, M. (2015). Spottiness of European graylings (Actinopterygii, Salmonidae) correlates with environmental features. *Italian Journal of Zoology*, 82(2), 202-211. <https://doi.org/10.1080/11250003.2015.1018852>
- PERLA - Ministère du Développement durable. (n.d.). <http://www.perla.developpement-durable.gouv.fr/index.php>
- Persat, H. (1977). Ecologie de l'ombre commun. *Bulletin Français de Pisciculture*, 266, 11-20. <https://doi.org/10.1051/kmae:1977004>
- Persat, H. (1996). Threatened populations and conservation of the European grayling, *Thymallus thymallus* (L., 1758). In A. Kirchofer & D. Hefti (Éds.), *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe* (p. 233-247). Birkhäuser Basel. https://doi.org/10.1007/978-3-0348-9014-4_23
- Persat, H., & Pattee, E. (1981). The growth rate of young grayling in some French rivers : With 3 figures and 2 tables in the text. *SIL Proceedings, 1922-2010*, 21(2), 1270-1275. <https://doi.org/10.1080/03680770.1980.11897171>
- Philippart, J., Ovidio, M., & Parkinson, D. (2000). *Études en vue d'améliorer la gestion des populations de souches locales. Cas des salmonidés (truite commune et ombre commun) dans l'Ourthe*. Université de Liège - Faculté des sciences.
- Pielou, E. C. (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13, 131-144. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(66\)90013-0](https://doi.org/10.1016/0022-5193(66)90013-0)
- Pletterbauer, F., Graf, W., & Schmutz, S. (2016). Effect of biotic dependencies in species distribution models : The future distribution of *Thymallus thymallus* under consideration of *Allogamus auricollis*. *Ecological Modelling*, 327, 95-104. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.01.010>
- Poff, N. L., Brinson, M., & Day, J. W. (2002). *Aquatic Ecosystems & Global Climate Change—Potential Impacts on Inland Freshwater and Coastal Wetland Ecosystems in the United States* (No. 44; Pew Center on Global Climate Change, p. 1-36).
- Principe, R. E., & Del Corigliano, M. C. (2006). Benthic, Drifting and Marginal Macroinvertebrate Assemblages in a Lowland River : Temporal and Spatial Variations and Size Structure. *Hydrobiologia*, 553(1), 303-317. <https://doi.org/10.1007/s10750-005-0694-3>
- Radforth, I. (1940). The Food of the Grayling (*Thymallus thymallus*), Flounder (*Platichthys flesus*), Roach (*Rutilus rutilus*) and Gudgeon (*Gobio fluviatilis*), with Special Reference to the Tweed Watershed. *The Journal of Animal Ecology*, 9(2), 302. <https://doi.org/10.2307/1462>
- Raunio, J., Paavola, R., & Muotka, T. (2007). Effects of emergence phenology, taxa tolerances and taxonomic resolution on the use of the Chironomid Pupal Exuvial Technique in river biomonitoring. *Freshwater Biology*, 52(1), 165-176. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01670.x>
- Reynoldson, T. B., & Metcalfe-Smith, J. L. (1992). An overview of the assessment of aquatic ecosystem health using benthic invertebrates. *Journal of Aquatic Ecosystem Health*, 1(4), 295-308. <https://doi.org/10.1007/BF00044171>
- Richardson, J. (1993). Limits to productivity in streams : Evidence from studies of macroinvertebrates. In *Production of Juvenile Atlantic Salmon, Salmo Salar, in Natural Waters* (p. 9-15). NRC Research Press.

- Riley, W. D., Ives, M. J., Pawson, M. G., & Maxwell, D. L. (2006). Seasonal variation in habitat use by salmon. *Fisheries Management and Ecology*, 13(4), 221-236. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2006.00496.x>
- Riley, W. D., & Pawson, M. G. (2010). Habitat use by *Thymallus thymallus* in a chalk stream and implications for habitat management. *Fisheries Management and Ecology*, 17(6), 544-553. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2010.00756.x>
- Riley, W. D., Pawson, M. G., Quayle, V., & Ives, M. J. (2009). The effects of stream canopy management on macroinvertebrate communities and juvenile salmonid production in a chalk stream. *Fisheries Management and Ecology*, 16(2), 100-111. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2008.00649.x>
- Rodgers, E. M., Opinion, A. G. R., Gomez Isaza, D. F., Rašković, B., Poleksić, V., & De Boeck, G. (2021). Double whammy: Nitrate pollution heightens susceptibility to both hypoxia and heat in a freshwater salmonid. *Science of The Total Environment*, 765, 142777. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.142777>
- Ruiz-Navarro, A., Gillingham, P. K., & Britton, J. R. (2016). Predicting shifts in the climate space of freshwater fishes in Great Britain due to climate change. *Biological Conservation*, 203, 33-42. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.08.021>
- Saether, O. A. (1979). Chironomid communities as water quality indicators. *Ecography*, 2(2), 65-74. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1979.tb00683.x>
- Sala, O. E., Stuart Chapin, F., Iii, Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Poff, N. L., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall, D. H. (2000). Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science*, 287(5459), 1770-1774. <https://doi.org/10.1126/science.287.5459.1770>
- Scott, A. (1985). Distribution, Growth, and Feeding of Postemergent Grayling *Thymallus thymallus* in an English River. *Transactions of the American Fisheries Society*, 114(4), 525-531. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1985\)114<525:DGAFOF>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1985)114<525:DGAFOF>2.0.CO;2)
- Sempeski, P., & Gaudin, P. (1995a). Établissement de courbes de préférences d'habitat pour les frayères et les jeunes stades d'ombre commun (*Thymallus Thymallus*, L.). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 337-338-339, 277-282. <https://doi.org/10.1051/kmae:1995031>
- Sempeski, P., & Gaudin, P. (1995b). Sélection et utilisation de l'habitat par les jeunes stades de poissons d'eau courante : Le modèle Ombre commun (*Thymallus thymallus*, L.). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 337-338-339, 215-220. <https://doi.org/10.1051/kmae:1995024>
- Sempeski, P., & Gaudin, P. (1996). Size-related shift in feeding strategy and prey-size selection in young grayling (*Thymallus thymallus*). *Canadian Journal of Zoology*, 74(9), 1597-1603. <https://doi.org/10.1139/z96-176>
- Sempeski, P., Gaudin, P., Persat, H., & Grolet, O. (1995). Diet selection in early-life stages of grayling (*Thymallus thymallus*). *Archiv Für Hydrobiologie*, 132(4), 437-452. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/132/1995/437>
- Service Public de Wallonie. (n. d.). *L'hydrométrie en Wallonie*. Consulté le 12 juillet 2024, à l'adresse <https://hydrometrie.wallonie.be/home/observations/hauteur.html>
- Shannon, C. E. (1948). A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal*, 27(3), 379-423. <https://doi.org/10.1002/j.1538-7305.1948.tb01338.x>
- Simpson, E. H. (1949). Measurement of Diversity. *Nature*, 163(4148), 688-688. <https://doi.org/10.1038/163688a0>

- Smoliński, S., & Glazaczow, A. (2019). Cascading effects of temperature alterations on trophic ecology of European grayling (*Thymallus thymallus*). *Scientific Reports*, 9(1), 18358. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-55000-5>
- Sundermann, A., Antons, C., Cron, N., Lorenz, A. W., Hering, D., & Haase, P. (2011). Hydromorphological restoration of running waters : Effects on benthic invertebrate assemblages: Benthic invertebrate response to restoration. *Freshwater Biology*, 56(8), 1689-1702. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02599.x>
- Suter, W. (1995). The Effect of Predation by Wintering Cormorants *Phalacrocorax carbo* on Grayling *Thymallus thymallus* and Trout (Salmonidae) Populations : Two Case Studies from Swiss Rivers. *The Journal of Applied Ecology*, 32(1), 29. <https://doi.org/10.2307/2404413>
- Tachet, H., Richoux, P., Bournaud, M., & Usseglio-Polatera, P. (2010). *Invertébrés d'eau douce : Systématique, biologie, écologie* (Nouvelle éd. revue et augmentée). CNRS éd.
- Tetzlaff, J. C., Pine, W. E., Allen, M. S., & Ahrens, R. N. (2013). Effectiveness of Size Limits and Bag Limits for Managing Recreational Fisheries : A Case Study of the Gulf of Mexico Recreational Gag Fishery. *Bulletin of Marine Science*, 89(2), 483-502. <https://doi.org/10.5343/bms.2012.1025>
- Thiry, V. (2022). *Listes rouges des espèces et priorités de conservation*.
- Tremblay, S. (1987). *Impact du meunier noir (Catostomus commersoni) sur les populations d'ombles de fontaine (Salvelinus fontinalis) : Dynamique des interactions entre deux espèces taxonomiquement distantes*. Université du Québec à Trois-Rivière.
- Uiblein, F., Jagsch, A., Honsig-Erlenburg, W., & Weiss, S. (2001). Status, habitat use, and vulnerability of the European grayling in Austrian waters. *Journal of Fish Biology*, 59(sA), 223-247. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb01388.x>
- Usseglio-Polatera, P., & Beisel, J. (2002). Longitudinal changes in macroinvertebrate assemblages in the Meuse River : Anthropogenic effects versus natural change. *River Research and Applications*, 18(2), 197-211. <https://doi.org/10.1002/rra.651>
- Valentin, S., Sempeki, P., Souchon, Y., & Gaudin, P. (1994). Short-term habitat use by young grayling, (*Thymallus thymallus* L.), under variable flow conditions in an experimental stream. *Fisheries Management and Ecology*, 1(1), 57-65. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.1970.tb00006.x>
- Van Treeck, R., Van Wichelen, J., & Wolter, C. (2020). Fish species sensitivity classification for environmental impact assessment, conservation and restoration planning. *Science of The Total Environment*, 708, 135173. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.135173>
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130-137.
- Vivier, P. (1958). L'ombre commun (*Thymallus thymallus* L.). Sa reproduction et son élevage. *Bulletin Français de Pisciculture*, 191, 45-58. <https://doi.org/10.1051/kmae:1958001>
- Wallace, J. B., & Webster, J. R. (1996). The Role of Macroinvertebrates in Stream Ecosystem Function. *Annual Review of Entomology*, 41, 115-139. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.41.010196.000555>
- Warren, M., Dunbar, M. J., & Smith, C. (2015). River flow as a determinant of salmonid distribution and abundance : A review. *Environmental Biology of Fishes*, 98(6), 1695-1717. <https://doi.org/10.1007/s10641-015-0376-6>
- Weiss, S. J., Gonçalves, D. V., Secci-Petretto, G., Englmaier, G. K., Gomes-Dos-Santos, A., Denys, G. P. J., Persat, H., Antonov, A., Hahn, C., Taylor, E. B., & Froufe, E. (2021). Global systematic diversity, range distributions, conservation and taxonomic assessments of graylings (Teleostei : Salmonidae; *Thymallus* spp.). *Organisms Diversity & Evolution*, 21(1), 25-42. <https://doi.org/10.1007/s13127-020-00468-7>

- Wilcoxon, F. (12/19). Individual Comparisons by Ranking Methods. *Biometrics Bulletin*, 1(6), 80-83. <https://doi.org/10.2307/3001968>
- Worischka, S., Schmidt, S. I., Hellmann, C., & Winkelmann, C. (2015). Selective predation by benthivorous fish on stream macroinvertebrates – The role of prey traits and prey abundance. *Limnologica*, 52, 41-50. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2015.03.004>
- Xu, M., Wang, Z., Duan, X., & Pan, B. (2014). Effects of pollution on macroinvertebrates and water quality bio-assessment. *Hydrobiologia*, 729(1), 247-259. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1504-y>

Annexe 1 : packages et fonctions utilisées pour les analyses statistiques

Package	Fonction	Utilisation
stats	wilcox.test()	Effectue un test de Wilcoxon, également appelé test de Mann-Whitney
	shapiro.test()	Effectue un test Shapiro-Wilk, vérifie la normalité
	bartlett.test()	Effectue un test de Bartlett, vérifie l'égalité des variances
	t.test()	Effectue un test t de Student
	prcomp()	Réalise une ACP
	cmdscale()	Réalise une PCoA
	cor()	Calcule des coefficients de corrélation
vegan	specaccum()	Génère des courbes de raréfaction
	estimateR()	Génère l'indice de Chao
	diversity()	Calcule l'indice de Shannon et de Simpson
	vegdist()	Calcule indices de dissimilarités de Bray-Curtis et de Sorensen
	adonis2()	Effectue une PERMANOVA
BiodiversityR	rankabundance()	Fournit une méthode pour générer des courbes d'abondance en fonction du rang

Annexe 2 : caractéristiques biométriques des ombres communs capturés

Site	Identifiant	Longueur fourche (mm)	Longueur totale (mm)	Masse (g)	Fulton
Serpont	SE_P1O1	246	262	151	1,02
Ourthe orientale	OU_P1O1	275	301	255	1,23
	OU_P1O2	146	160	33	1,06
Lhomme	LH_P1O1	261	284	208	1,17
	LH_P1O2	234	256	160	1,24
	LH_P1O3	240	262	168	1,21
	LH_P1O4	199	207	78,8	1,00
	LH_P1O5	241	267	184	1,32
	LH_P1O6	192	211	78,8	1,11
	LH_P1O7	222	246	132	1,20
	LH_P1O8	299	323	294	1,10
	LH_P1O9	171	183	52,8	1,06
	LH_P1O10	187	204	78,9	1,21
	LH_P1O11	166	175	48,7	1,06
	LH_P1O12	193	207	83,5	1,16
	LH_P1juv1	49	53	1,2	1,02
	LH_P1juv2	57	61	2,2	1,19
	LH_P1juv3	54	59	2,3	1,46
	LH_P2O1	291	320	276	1,12
	LH_P2O2	268	293	218	1,13
	LH_P2O3	177	195	62,6	1,13
	LH_P2juv1	42	46	0,9	1,21
	LH_P2juv2	53	57	1,4	0,940
	LH_P2juv3	47	51	0,8	0,771
	LH_P2juv4	51	53	2,1	1,58
	LH_P2juv5	42	47	0,6	0,810
	LH_P2juv6	50	54	1,2	0,960
	LH_P2juv7	42	46	0,6	0,810
	LH_P2juv8	47	51	1,0	0,963
	LH_P2juv9	59	65	2,0	0,974
	LH_P2juv10	38	40	0,3	0,547

Annexe 3 : Abondances et indices de Pearre des macroinvertébrés par site où l'ombre a été recensé.

Site	Taxon	Contenus stomacaux	Dérivants	Benthiques	Somme de benthiques et dérivants	Pearre
Aisne	Baetidae	69	21	180	201	0,0930
	Caenidae	0	0	1	1	-0,0266
	Capniidae	0	1	0	1	-0,0266
	Chironomidae	4	23	29	52	-0,0849
	Coleoptera	1	0	0	0	0,0266
	Elmidae	0	0	11	11	-0,0469
	Ephemerellidae	30	1	62	63	0,105
	Ephemeridae	4	0	6	6	0,0419
	Gammaridae	2	0	0	0	0,0693
	Heptageniidae	1	2	0	2	0,00557
	Hydrobiidae	2	0	0	0	0,0693
	Hydropsychidae	1	0	0	0	0,0266
	Hydroptilidae	0	0	1	1	-0,0266
	Nemathelminthe	2	0	0	0	0,0693
	Nymphes	2	0	0	0	0,0693
	Oligochaeta	3	0	19	19	-0,0185
	Psychodidae	0	0	1	1	-0,0266
	Psychomyiidae	1	0	0	0	0,0266
	Rhyacophilidae	2	0	3	3	0,0195
	Sericostomatidae	3	0	1	1	0,0757
	Simulidae	6	35	216	251	-0,3107
	Tabanidae	0	0	1	1	-0,0266
	Taeniopterygidae	0	0	4	4	-0,0139
Terrestre	24	0	0	0	0,345	
Lhomme	Anthomyidae	1	0	0	0	0,00687
	Athericidae	1	0	0	0	0,00687
	Baetidae	427	18	140	158	0,163
	Brachycentridae	12	0	40	40	-0,152
	Capniidae	1	0	0	0	0,00687
	Ceratopogonidae	7	0	0	0	0,0421
	Chironomidae	27	3	27	30	-0,0600
	Dixidae	0	0	3	3	-0,0426
	Ecnomidae	0	0	3	3	-0,0426
	Elmidae	3	0	14	14	-0,0932
	Empididae	0	0	2	2	-0,0285
	Ephemerellidae	26	0	32	32	-0,0711

Lhomme	Ephemeridae	17	0	2	2	0,0556
	Gammaridae	2	1	9	10	-0,0777
	Glossosomatidae	17	0	1	1	0,0651
	Haliplidae	1	0	0	0	0,00687
	Heptageniidae	2	0	8	8	-0,0639
	Hydropsychidae	64	4	18	22	0,0552
	Hydroptilidae	0	0	1	1	-0,00687
	Hygrobiiidae	0	0	2	2	-0,0285
	Leuctridae	0	0	2	2	-0,0285
	Lymnaeidae	7	0	0	0	0,0421
	Nemathelminthe	2	0	0	0	0,00906
	Nymphes	3	0	3	3	-0,00601
	Odontoceridae	1	0	0	0	0,00687
	Oligochaeta	40	0	1	1	0,115
	Pediciidae	1	0	5	5	-0,0494
	Perlidae	1	0	2	2	-0,0119
	Philopotamidae	1	0	0	0	0,00687
	Physidae	1	0	0	0	0,00687
	Planorbidae	2	0	0	0	0,00906
	Plathelminthes	1	0	0	0	0,00687
	Polycentropodidae	1	0	2	2	-0,0119
	Rhyacophilidae	10	0	3	3	0,0195
	Sciomyzidae	1	0	0	0	0,00687
	Sericostomatidae	1	0	0	0	0,00687
	Simuliidae	176	20	182	202	-0,193
	Sphaeriidae	1	0	0	0	0,00687
	Tabanidae	2	0	0	0	0,00906
Taeniopterygidae	0	0	16	16	-0,128	
Terrestre	97	0	0	0	0,197	
Tipulidae	1	0	0	0	0,00687	
Ourthe orientale	Anthomyidae	0	2	0	2	-0,00634
	Athericidae	1	2	0	2	0,00366
	Baetidae	22	1	65	66	0,0396
	Calopterygidae	0	0	2	2	-0,00634
	Capniidae	3	0	0	0	0,0878
	Chironomidae	39	115	260	375	-0,204
	Dytiscidae	0	0	1	1	-0,0243
	Ecnomidae	0	2	9	11	-0,0390
	Elmidae	0	6	17	23	-0,0659
	Empididae	0	8	0	8	-0,0294
	Ephemerellidae	3	0	71	71	-0,103
	Ephemeridae	0	1	4	5	-0,0166

Ourthe orientale	Gammaridae	0	2	11	13	-0,0445
	Glossosomatidae	0	3	6	9	-0,0329
	Gyrinidae	0	1	3	4	-0,0108
	Heptageniidae	20	3	4	7	0,220
	Hydropsychidae	1	2	3	5	-0,0110
	Hydroptilidae	7	1	19	20	0,0197
	Isonychiidae	0	0	1	1	-0,0243
	Lepidostomatidae	0	0	10	10	-0,0360
	Leptophlebiidae	0	0	6	6	-0,0214
	Limoniidae	0	3	0	3	-0,00366
	Nemathelminthe	0	0	1	1	-0,0243
	Nemouridae	0	0	7	7	-0,0256
	Nymphes	0	7	1	8	-0,0294
	Oligochaeta	0	3	4	7	-0,0256
	Perlodidae	0	3	4	7	-0,0256
	Philopotamidae	1	1	0	1	0,00634
	Physidae	1	0	0	0	0,0243
	Phryganeidae	0	0	3	3	-0,00366
	Polycentropodidae	12	5	6	11	0,118
	Rhyacophilidae	4	0	3	3	0,0644
	Scirtidae	0	1	0	1	-0,0243
	Sericostomatidae	0	2	3	5	-0,0166
Simulidae	77	12	108	120	0,241	
Taeniopterygidae	7	1	7	8	0,0741	
Serpont	Athericidae	0	1	0	1	-0,0381
	Baetidae	4	6	91	97	-0,0923
	Brachycentridae	14	0	7	7	0,245
	Calopterygidae	0	0	1	1	-0,0381
	Ceratopogonidae	0	0	1	1	-0,0381
	Chironomidae	52	43	130	173	0,180
	Dixidae	0	0	1	1	-0,0381
	Ecnomidae	0	0	8	8	-0,0193
	Elmidae	0	1	0	1	-0,0381
	Empididae	1	0	5	5	0,0114
	Ephemerellidae	0	22	179	201	-0,210
	Ephemeridae	4	0	13	13	0,0331
	Glossosomatidae	0	0	26	26	-0,0581
	Goeridae	0	0	1	1	-0,0381
	Heptageniidae	11	1	12	13	0,158
	Hydrobiidae	0	2	0	2	-0,0176
	Hydropsychidae	2	1	9	10	0,00127
	Leptophlebiidae	0	0	11	11	-0,0285

Serpont	Leuctiradae	0	1	0	1	-0,0381
	Limoniidae	0	0	1	1	-0,0381
	Nemathelminthe	2	0	0	0	0,0903
	Nemouridae	0	0	1	1	-0,0381
	Oligochaeta	1	0	0	0	0,0381
	Osmilidae	0	0	1	1	-0,0381
	Pediciidae	7	1	1	2	0,184
	Perlodidae	0	0	3	3	-0,00679
	Polycentropodidae	0	1	2	3	-0,00679
	Rhyacophilidae	0	0	1	1	-0,0381
	Scirtidae	0	0	3	3	-0,00679
	Sericostomatidae	6	6	22	28	0,0203
	Simulidae	2	1	115	116	-0,129
	Taeniopterygidae	0	0	7	7	-0,0156
	Terrestre	2	0	0	0	0,0903
	Tipulidae	1	0	0	0	0,0381