

Écologie trophique du brochet (*Esox lucius* Linnaeus, 1758) au lac de Bambois (Wallonie) dans un contexte de gestion de la biodiversité



© Scarola, J.F. (Fishbase)

Simon VASSEUR

Mémoire réalisé dans le cadre de l'obtention du grade de Master en biologie des
organismes et écologie, à finalité spécialisée en biologie de la conservation :
biodiversité et gestion

Septembre 2024

Université de Liège

Promoteurs :

- Dr. **Gilles Lepoint** (FOCUS, Laboratoire d'Écologie Trophique et Isotopique (LETIS))
- Dr. **François Darchambeau** Attaché qualifié au Service Public de Wallonie, Département de l'Étude du Milieu naturel et agricole, Direction de la Nature et de l'Eau.

Table des matières

Remerciements	4
Résumé.....	5
Abstract	6
Glossaire	7
Avant-Propos	8
1. Introduction	9
1.1. <i>Le Lac de Bambois</i>	<i>9</i>
1.1.1. Description du site	9
1.1.2. Les acteurs de la conservation.....	10
1.1.3. La gestion	11
1.1.4. La biodiversité.....	12
1.2. <i>Les études trophiques dans des lacs.....</i>	<i>13</i>
1.2.1. Importance de l'étude des réseaux trophiques	13
1.2.2. Équilibre dans la relation proie – prédateur	14
1.3. <i>Le brochet.....</i>	<i>15</i>
1.3.1. Reproduction et cycle de vie	17
1.3.2. Comportement alimentaire	18
1.4. <i>Objectifs et question de recherche</i>	<i>21</i>
1.5. <i>Isotopes stables</i>	<i>22</i>
2. Matériels et méthodes.....	24
2.1. <i>Site de l'étude</i>	<i>24</i>
2.2. <i>Échantillonnage des poissons du lac et description des échantillons</i>	<i>24</i>
2.3. <i>Préparation des échantillons.....</i>	<i>27</i>
2.4. <i>Analyses isotopiques.....</i>	<i>28</i>
2.5. <i>Traitements statistiques des données</i>	<i>28</i>
3. Résultats	31
3.1. <i>Densité des populations du lac.....</i>	<i>31</i>
3.2. <i>Relation taille – masse.....</i>	<i>31</i>
3.3. <i>Relation fréquence – taille.....</i>	<i>32</i>
3.4. <i>Résultats des analyses isotopiques.....</i>	<i>33</i>
3.4.1. Résumé des statistiques descriptives	33
3.4.2. Relations ratios isotopiques – taille.....	35
3.4.3. Mise en relation des ratios isotopiques.....	36
3.4.4. Comparaison des classes d'âge.....	38
3.4.5. Niches isotopiques en fonction de l'âge	40
3.4.6. Position trophique	41

4.	Discussion	43
4.1.	<i>Considérations générales : densité de poissons dans le lac</i>	<i>43</i>
4.2.	<i>Estimation des groupes d'âge de brochet du lac.....</i>	<i>43</i>
4.3.	<i>Approches isotopiques.....</i>	<i>45</i>
4.3.1.	<i>Au regard de l'écosystème</i>	<i>45</i>
4.3.2.	<i>Au regard de la population de brochets</i>	<i>47</i>
4.3.3.	<i>Niche trophique et recouvrement de niche</i>	<i>48</i>
4.3.4.	<i>Position trophique</i>	<i>50</i>
4.4.	<i>Réflexion sur la question scientifique.....</i>	<i>50</i>
5.	Conclusions	52
6.	Bibliographie	53
	<i>Articles scientifiques</i>	<i>53</i>
	<i>Sites internet</i>	<i>60</i>
	<i>Packages Rstudio</i>	<i>61</i>

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mes promoteurs, Gilles Lepoint et François Darchambeau, pour leur disponibilité, leurs retours sur mes rédactions ainsi que pour tout le temps qu'ils m'ont accordé à répondre à mes questions. Et plus important encore, pour leur amabilité. Je suis reconnaissant envers eux pour l'encadrement de qualité que j'ai eu durant la réalisation de ce mémoire.

Ensuite, je souhaite remercier la professeure Celia Joaquim-Justo pour son aide et sa patience apportée durant la détermination du zooplancton.

Je suis également reconnaissant envers le professeur Loïc Michel pour les éclaircissements apportés lors des quelques soucis que j'ai rencontré avec l'utilisation de certains packages sur Rstudio.

Merci au laboratoire d'Océanologie de l'université, de manière générale, pour l'accueil durant la réalisation de ce mémoire.

J'adresse également un grand merci à ma famille et mes proches. Papa, maman, pour leur soutien, leur aide pour la relecture et leurs oreilles attentives durant la rédaction de ce travail. Nicolas pour la motivation. Madame Prout pour ces bons repas cuisinés durant l'été. Lucas Watto pour les pauses et les moments de rigolade qui permettent de recharger les batteries. Lola pour le soutien et les encouragements.

Merci à la table ronde du kot de m'avoir fait me sentir chevalier durant la réalisation de ce mémoire.

Enfin, je remercie d'avance mes lecteurs pour le temps qu'ils accorderont à la lecture de mon mémoire qui, je l'espère, les intéressera.

Résumé

Le brochet (*Esox lucius* Linnaeus, 1758) est connu pour être un grand prédateur aquatique. Son mode de chasse est opportuniste ce qui rend son régime alimentaire compliqué à déterminer. Cependant, en tant que top-prédateur, son alimentation peut avoir des conséquences importantes sur l'ensemble de son écosystème. Le Lac de Bambois, en Province de Namur, classé en tant que zone humide d'intérêt biologique (ZHIB), propose une grande diversité d'habitats aquatiques ainsi que rivulaires. Les gestionnaires locaux s'interrogent sur l'effet de la présence du brochet sur la faune d'oiseaux nicheurs et les amphibiens. **L'objectif de ce travail** est d'étudier à l'aide d'une approche isotopique l'écologie alimentaire des brochets (*Esox lucius*) au Lac de Bambois dans le but d'évaluer si la gestion de cette population est nécessaire pour maintenir l'équilibre de l'écosystème ainsi que sa grande biodiversité herpétologique et ornithologique. L'analyse de la distribution des rapports isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et du soufre ($\delta^{34}\text{S}$) dans un écosystème permettent d'étudier les variations dans les régimes alimentaires des organismes étudiés. Cent trente-quatre brochets ont été échantillonnés, mesurés et, sur cette base, répartis en quatre classes d'âge. Cinq autres espèces de poisson ainsi que des producteurs primaires et des invertébrés du lac ont aussi été échantillonnés afin de représenter l'environnement isotopique du lac. La densité de brochet dans le lac est relativement faible (de l'ordre de 3 individus par hectare). Les résultats de l'étude isotopique montrent que l'écologie alimentaire des brochets du Lac de Bambois varie de manière significative en fonction de l'âge, selon plusieurs aspects. Premièrement, une augmentation progressive de leur position trophique est révélée. Deuxièmement, les sources et origines alimentaires varient chez les brochets en fonction de l'âge, avec l'existence de source alimentaires d'origine littorale voire terrestre chez les brochets adultes. Enfin, une augmentation de l'amplitude de la niche trophique chez les brochets plus âgés indiquant une plus grande diversité trophique dans cette classe d'âge et probablement un certain niveau de spécialisation individuelle. Cette diversité pourrait être le résultat de la compétition alimentaire accrue, obligeant certains brochets adultes à se spécialiser dans des proies alternatives pour s'adapter aux pressions environnementales et à la disponibilité des proies. En conclusion, une gestion de la population de brochet ne semble pas nécessaire. Malgré une diversification et, potentiellement, un apport terrestre (i.e. oiseaux, amphibiens) au régime alimentaire chez les grands brochets, leur effectif est limité dans le Lac de Bambois par rapport à la quantité de proie disponibles. Si des mesures de gestion sont malgré tout envisagées, celles-ci devraient se focaliser sur les brochets de grande taille.

Abstract

The northern pike (*Esox lucius* Linnaeus, 1758) is considered as a major aquatic predator. Its opportunistic hunting strategy complicates the determination of its diet. However, as a top predator, its feeding habits can significantly impact the entire ecosystem. The Lake of Bambois, located in the Province of Namur and classified as a wetland of biological interest (ZHIB), offers a wide variety of aquatic and riparian habitats. Local managers are concerned about the impact of pike on the breeding bird and amphibian populations. **The aim of this study** is to use an isotopic approach to investigate the feeding ecology of northern pike (*Esox lucius*) in Lake Bambois to assess whether management of this population is necessary to maintain ecosystem balance and its high herpetological and ornithological biodiversity. The analysis of the distribution of nitrogen ($\delta^{15}\text{N}$), carbon ($\delta^{13}\text{C}$), and sulfur ($\delta^{34}\text{S}$) isotopic ratios within an ecosystem allows us to study variations in the diets of the organisms under investigation. One hundred thirty-four pike were sampled, measured, and categorized into four age classes. Additionally, five other fish species, as well as primary producers and invertebrates from the lake, were sampled to represent the lake's isotopic environment. The density of pike in the lake is relatively low (around 3 individuals per hectare). The results of the isotopic study reveal that the feeding ecology of northern pike in Lake Bambois varies significantly with age in several ways. Firstly, a progressive increase in their trophic position is observed. Secondly, the sources and origins of food for pike change with age, with littoral and even terrestrial food sources being identified in adult pike. Finally, an increase in trophic niche breadth in older pike indicates greater trophic diversity in this age group and possibly some level of individual specialization. This diversity may be the result of increased food competition, forcing some adult pike to specialize in alternative prey to adapt to environmental pressures and prey availability. In conclusion, population management of pike does not appear necessary. Despite diet diversification and potential terrestrial inputs (e.g., birds, amphibians) in the diet of larger pike, their numbers are limited in Lake Bambois compared to the available prey. Should management measures still be considered, they should focus on large pike.

Glossaire

Allochtone : « Qui provient d'un endroit différent, a été transporté. » (*Le Robert*, 2024)

a.s.b.l. : Association sans but lucratif

DEMNA : Département d'Étude du Milieu Naturel et Agricole (SPW)

DEE : Département Environnement et Eau (SPW)

DNF : Département Nature et Forêt (SPW)

IAEA : Agence Internationale pour l'Energie Atomique

IDEF : Institut du Développement de l'Enfant et de la Famille

Isotope : « Les isotopes sont les formes d'un élément qui diffèrent par leur masse et leurs propriétés physiques, mais possèdent les mêmes propriétés chimiques. » (*Les isotopes*, 2023)

IUCN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature

Natura 2000 : réseau de sites naturels et semi-naturels de l'Union européenne qui vise à protéger la biodiversité et à promouvoir un développement durable.

Ontogénie : L'ensemble des transformations internes de la structure d'un organisme au cours de son développement. Elle joue un rôle crucial dans l'apparition de nouvelles caractéristiques, ainsi que dans la réorganisation ou la disparition de traits existants. La croissance et l'ontogénie sont étroitement interconnectées chez un organisme, de telle sorte que les influences environnementales sur l'une ont généralement des effets similaires sur l'autre (Fuiman, 1994; Fuiman & Higgs, 1997).

SPW : Service Public de Wallonie

ZHIB : Zone Humide d'Intérêt Biologique

δ (‰) : notation utilisée pour désigner un rapport isotopique

$\delta^{13}\text{C}$ (‰) : rapport des isotopes stables du carbone ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$)

$\delta^{15}\text{N}$ (‰) : rapport des isotopes stables de l'azote ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$)

$\delta^{34}\text{S}$ (‰) : rapport des isotopes stables du soufre ($^{34}\text{S}/^{32}\text{S}$)

Avant-Propos

Par le passé, le site du Lac de Bambois, dans la province de Namur, a été fortement dégradé par une pollution continue provenant de déversements d'eaux usées, d'un envasement important, d'une activité touristique intense et d'une surpopulation de poissons. Cependant, depuis plusieurs années, des efforts sont déployés pour une gestion et une utilisation plus respectueuse de l'environnement. Le site est classé en tant que zone humide d'intérêt biologique (ZHIB) et propose une grande diversité d'habitats aquatiques ainsi que rivulaires. Plus de 150 espèces d'oiseaux y ont été observées à différentes périodes de l'année. Le site présente également un intérêt entomologique. C'est pour cette raison qu'une partie des abords du lac bénéficie du statut particulier de zone Natura 2000 (444 - *Etang de bambois*, 2010). Pour que le site reste un habitat favorable à sa biodiversité actuelle une gestion réfléchie du milieu est impérative. Les vidanges successives du lac ont démontré la présence de brochet dans le lac. Afin de mettre en place une gestion adaptée, il est nécessaire d'étudier l'écologie de ce super-prédateur. En effet, il pourrait avoir un rôle sur la régulation des populations animales du lac et de ses rives (poissons, amphibiens, oiseaux) (Jacobson & Anderson, 2007; Søndergaard et al., 1997; Thao et al., 2016).

1. Introduction

1.1. Le Lac de Bambois

1.1.1. Description du site

Le Lac de Bambois, comme il est habituellement nommé, est en réalité un étang dû au fait de sa faible profondeur. Il n'est pas naturel et fut creusé par l'homme. Sa profondeur moyenne est assez faible, bien que les endroits les plus profonds atteignent quatre mètres de profondeur. Le fond de l'étang est soumis à un important envasement (Lannoy, 1996). L'apparition du bassin est estimée au XIV^{ème} siècle, bien que certaines preuves laissent à croire qu'il était déjà présent bien avant cela (Laliere, 1996). À cette époque, le lac était vidé tous les deux ans et restait ensuite à sec pendant une année, durant laquelle la ville louait des parcelles du lac comme zones de culture. À partir du XIX^{ème} siècle, le lac devint privé et son utilisation fut réservée à des activités de pêche et de chasse (Laliere, 1996). En 1946, un arrêt de chemin de fer fut construit aux abords du lac (Laliere, 1996). Celui-ci eut pour conséquence d'augmenter la popularité du lieu et en fit un site de tourisme incontournable de la région. C'est ce tourisme qui détériora peu à peu le site. En effet, durant cette période, le lac fut négativement impacté par les baignades intempestives couplées à une absence d'entretien des berges, une surpêche et des activités de canotage. Cependant, la principale cause de destruction du site fut la pollution du plan d'eau liée à l'installation de deux campings adjacents au lac qui déversaient leurs eaux usées directement dans le lac. Ceci provoqua une accentuation de l'eutrophisation et le lac fut abandonné trente ans après (444 - *Etang de bambois*, 2010; Laliere, 1996). C'est en 1985 que l'a.s.b.l. IDEF (Institut pour le Développement de l'Enfant et de la Famille) mit en place un projet de gestion durable du Lac de Bambois. L'objectif initial était de favoriser l'engagement citoyen face à l'environnement local et au tourisme vert (Laliere, 1996).

D'après cette a.s.b.l., plusieurs arguments entrent en faveur du sauvetage du Lac de Bambois. Tout d'abord, il y a l'argument sanitaire ; en effet, le lac est adjacent à une nappe phréatique souterraine qui alimente les villes alentours en eau potable. Ensuite, il y a le côté socio-économique avec la relance du tourisme local. De plus, il y a l'argument didactique, pour faire de ce site un endroit d'apprentissage à la citoyenneté et à l'environnement. Enfin, l'argument écologique ; en effet, des études ont démontré que le site a un intérêt écologique très important, ce au niveau botanique et faunistique dû à la diversité de milieu bordants le plan d'eau (Figure 1), qui offrent un habitat à une large biodiversité, ce qui lui a valu le statut de ZHIB (Zone Humide d'Intérêt Biologique) (444

- *Etang de bambois*, 2010). À la suite de ces constats, plusieurs mesures ont été prises, en commençant par la protection des zones d'intérêt écologique (comme les roselières, qui servent de zone de reproduction à différentes espèces) et de l'eau (de surface et phréatique). Une station d'épuration fut installée aux abords du lac afin de traiter les eaux usées. Des moyens ont également été mis en place afin d'optimiser le tourisme sans impacter négativement le site (Laliere, 1996; Lannoy, 1996).

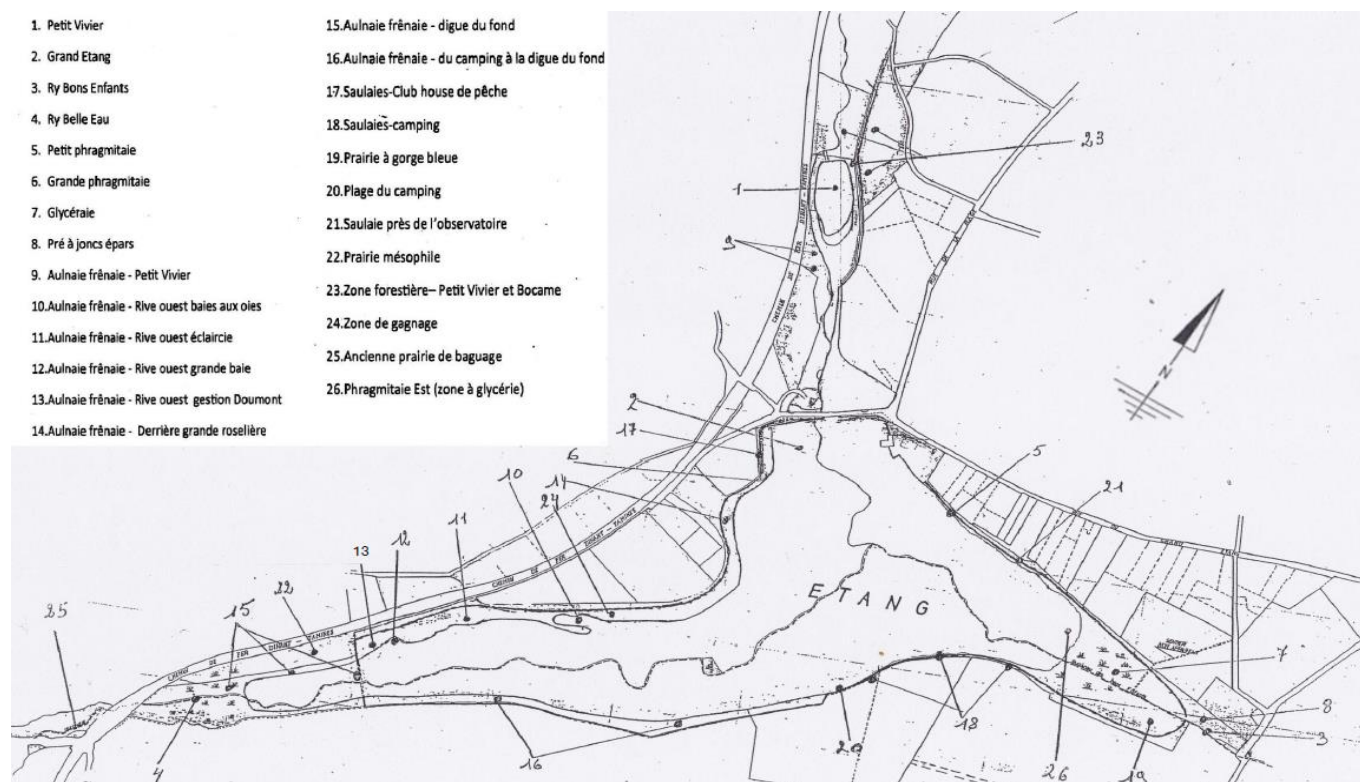


Figure 1 : Liste des différents milieux bordant l'étang, établie durant la conception du plan de gestion du site (Origine : Département Nature et Forêt, Direction de Namur, SPW).

1.1.2. Les acteurs de la conservation

Aujourd'hui encore, le lac bénéficie d'une gestion active dont le but est de promouvoir le maintien du site et de la biodiversité. Plusieurs acteurs clés y contribuent. Tout d'abord, les autorités régionales wallonnes, au travers de leurs Département Environnement & Eau (DEE), du Département Nature et Forêt (DNF) et du Département d'Étude du Milieu Naturel et Agricole (DEMNA) du Service Public de Wallonie (SPW) qui assurent un suivi de la qualité de l'eau, gèrent

les habitats naturels du lac et étudient le milieu afin d'approfondir les connaissances de cet écosystème et orienter les décisions relatives à la gestion du lac. De plus, depuis 1985, l'IDEF a gardé le rôle de gestionnaire principal du lac et de ses abords. Une collaboration étroite entre l'a.s.b.l., la Région Wallonne et les communes garantit la mise en place d'une gestion efficace au Lac de Bambois. L'IDEF est également toujours à l'origine d'actions de sensibilisation auprès du public et des riverains dans le but d'encourager les pratiques respectueuses de l'environnement. Enfin, le service de la pêche du DNF joue également un rôle essentiel dans la gestion durable des populations piscicoles, en édictant des règles de capture adaptées, notamment pour le brochet.

1.1.3. La gestion

Le point central de cette gestion actuellement entreprise au Lac de Bambois réside dans une mise en assec du lac tous les trois ans, en moyenne. L'action de vider le lac se fait progressivement à l'aide d'un système de moine qui permet la vidange de l'eau du lac vers le ruisseau des Fosses, en aval. Pour ce qui est du remplissage, il se fait également lentement sur une durée approximative de trois mois (en fonction des conditions météorologiques) grâce aux deux ruisseaux qui alimentent le lac (le ruisseau de Belle Eau et le ruisseau des Bons Enfants). La décision d'une courte durée de cette mise en assec est prise en regard des périodes et emplacements de reproduction des différentes espèces. En effet, l'eau doit atteindre le niveau des roselières au plus tard pour le mois de mars afin de permettre aux brochets de s'y reproduire (Lac de Bambois, 2022). Le but de cette vidange est de minéraliser la vase en la laissant à l'air libre durant quelques mois. Elle permet également de prévenir l'apparition de bloom de cyanobactéries et facilite l'entretien des berges du lac. En addition à ces bienfaits que la mise en assec peut avoir sur l'environnement du lac, il permet une gestion des espèces animales qui y vivent afin d'éviter une surdensité de poisson (« Lac de Bambois : les algues bleues empêchent la baignade », 2019; *Vidange du Lac de Bambois : des milliers de poissons transférés vers un étang*, 2022). En effet, durant la vidange, les poissons sont récupérés (Figure 2) et sont entreposés dans un étang vivier avant d'être réintroduits dans le lac au moment du remplissage. Cependant, tous les poissons ne retournent pas dans le lac à la suite de la vidange et certains seront soit vendus à des pisciculteurs, soit remis dans d'autres sites, suivant des projets de repeuplement (Lac de Bambois, 2022). Parmi les différentes espèces, le brochet est la seule espèce dont tous les individus sont systématiquement réintroduits dans le lac. Cette décision est prise en rapport avec les activités de pêche ludique du brochet qui prennent place dans le Lac

de Bambois. Cependant, l'incertitude liée au comportement alimentaire opportun du brochet induit un questionnement chez certains gestionnaires qui craignent un impact négatif de la population de brochet sur celles d'autres espèces habitantes du lac, notamment les amphibiens et les oiseaux nicheurs.



Figure 2 : Récupération des poissons lors de la vidange du Lac de Bambois.

© Nicolas Lejman.

1.1.4. La biodiversité

D'un point de vue faunistique, le lac abrite de nombreux invertébrés comme la planorbe des étangs (*Planorbis corneus*), un gastéropode aquatique, ainsi que d'autres petits invertébrés aquatiques de type insecte, larve d'insecte, crustacés et également des sangsues (*Hirudo medicinalis*). Les écrevisses américaine (*Faxonius limosus*) ainsi que les moules d'eau douces (*Anodonta cygnea*) sont abondantes dans le lac (Lac de Bambois, 2022).

Le Lac de Bambois est actuellement peuplé de sept espèces de poissons : le brochet *Esox lucius*, la perche européenne *Perca fluviatilis*, la tanche *Tinca tinca*, le gardon *Rutilus rutilus*, le rotengle *Scardinius erythrophthalmus*, la brème commune *Abramis brama* et la grémille *Gymnocephalus cernua* (Lac de Bambois, 2022). En supplément de ces espèces de poissons, nous retrouvons d'autres espèces de vertébrés. En effet, 150 espèces d'oiseaux peuvent y être observées à différentes périodes de l'année (444 - *Etang de bambois*, 2010). Parmi ces espèces, certaines sont des oiseaux qui nichent aux abords du lac comme le grèbe huppé *Podiceps cristatus* (444 - *Etang de bambois*, 2010). Ces populations d'oiseaux aquatiques nicheurs peuvent être influencées par une surpopulation de brochets. Selon Dessborn et ses collaborateurs, la présence du brochet dans un lac affecte négativement le succès de nidification de ces espèces (Dessborn et al., 2011). Des

amphibiens sont également présents dans le lac. Plusieurs espèces de grenouilles, crapauds et tritons y ont été recensées. Parmi ceux-ci la grenouille rousse *Rana temporaria*, la grenouille verte *Pelophylax kl. esculentus*, le crapaud commun *Bufo bufo*, le crapaud accoucheur *Alytes obstetricans*, le triton alpestre *Triturus alpestris* et le triton ponctué *Triturus vulgaris* peuvent être cités (*Origine de l'information : SPW/DEMNA et collaborateurs*). Certains mammifères y sont également recensés comme le raton laveur *Procyon lotor* ou encore le rat musqué *Ondatra zibethicus*.

Cette faune particulière, composée également de vingt-trois espèces d'odonates différentes, de la présence de grands rhinolophes *Rhinolophus ferrumequinum*, d'un couple de martins pêcheurs *Alcedo atthis*, de pics mar *Dendrocopos medius* ainsi que d'autres espèces d'oiseaux, et additionnée aux habitats d'intérêt cités plus haut, joue un rôle dans la classification du lac en zone Natura 2000 (*Législation/Site Natura 2000 « forêts et lac bambois », 2014*).

1.2. Les études trophiques dans des lacs

1.2.1. Importance de l'étude des réseaux trophiques

L'étude des réseaux trophiques dans les lacs constitue un domaine de recherche essentiel pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes lacustres. Les avancées récentes dans ce domaine mettent en lumière l'importance de prendre en compte l'hétérogénéité des organismes au sein des réseaux trophiques, en s'éloignant des approches linéaires pour intégrer la complexité des interactions biotiques et abiotiques. L'analyse topologique des réseaux trophiques permet de considérer leur architecture et leur connectivité, influençant la stabilité et le fonctionnement des écosystèmes (Lacroix & Danger, 2008).

Les réseaux trophiques des lacs tempérés sont caractérisés par des interactions complexes entre les différents niveaux trophiques, notamment les poissons piscivores, les poissons filtreurs omnivores, le zooplancton herbivore de grande taille et le phytoplancton. Ces interactions influencent différents paramètres tels que les transferts d'énergie, la biomasse des algues, la croissance des poissons et la structure physique des lacs. Ces écosystèmes sont régulés suivant un modèle de cascades trophiques, où la prédation par les poissons piscivores peut entraîner des effets en cascade sur les différents niveaux trophique jusque le zooplancton herbivore, impactant ainsi la dynamique du phytoplancton et d'autres composantes de l'écosystème lacustre (Pinel-Alloul et al., 2005).

L'étude des relations entre les différents niveaux trophiques est par conséquent essentielle pour la compréhension globale de l'écosystème.

1.2.2. Équilibre dans la relation proie – prédateur

L'apparition d'un déséquilibre dans la relation proie – prédateur a des effets en cascade sur le reste de l'écosystème. En effet, une diminution de populations de prédateur induit une augmentation de la biomasse des communautés d'autres espèces de poisson (Harvey, 2009; Thao et al., 2016), ce qui peut avoir des répercussions significatives sur la structure et la stabilité des écosystèmes (Jacobson & Anderson, 2007). En outre, un déséquilibre en faveur des prédateurs impacte également l'équilibre des populations aquatiques du lac avec une diminution des populations planctonophages. Une augmentation de biomasse dans les classes de zooplancton est alors observée (Søndergaard et al., 1997). La gestion des populations de grands prédateurs comme le brochet peut par conséquent avoir des répercussions sur l'ensemble des communautés biologiques de l'écosystème (Sharma & Borgstrøm, 2008).

La relation proie – prédateur chez les poissons piscivores et leurs proies est influencée par les différences ontogéniques dans l'alimentation des poissons piscivores. L'ontogénie, comme décrit par Fuiman et Higgs, est le développement d'un organisme tout au long de sa vie (Fuiman & Higgs, 1997). En effet, avant de devenir piscivores, les individus passent par différents stades de développement, peuvent varier dans leurs régimes alimentaires et peuvent occuper différentes positions trophiques. Ils se concentrent généralement, dans un premier temps, sur des proies plus petites et plus abondantes pour subvenir à leurs besoins énergétiques et de croissance. Cette phase de régime alimentaire pré-piscivore est cruciale pour préparer les poissons à devenir des prédateurs efficaces une fois qu'ils auront atteint la taille et les capacités nécessaires pour chasser d'autres poissons (Mittelbach & Persson, 1998). Il est important de prendre en compte cette ontogénie des espèces pour évaluer les relations proies – prédateurs au sein d'un site. Mittelbach et Persson ont mené une étude en 1998 sur l'ontogénie de plusieurs espèces de poissons piscivores qui amène des informations sur le fait que l'alimentation des poissons piscivores est influencée par plusieurs facteurs clés. Les individus qui naissent plus grands et avec des ouvertures buccales plus larges ont tendance à devenir piscivores à un âge plus précoce et à des tailles plus petites. Les poissons piscivores qui adoptent ce régime à des tailles plus réduites sont généralement plus grands à l'âge de un an, et ces différences de taille observées au cours de leur première année persistent à des âges

ultérieurs. De plus, les tailles maximales et moyennes des proies consommées augmentent proportionnellement avec la taille des prédateurs. Malgré les variations de morphologie et d'efficacité alimentaire entre les espèces piscivores, les tailles de proies dans leur régime alimentaire sont similaires pour des poissons de taille similaire (Mittelbach & Persson, 1998). Une différence de préférence alimentaire est quant à elle observée au sein d'une même population de brochet en fonction de la taille et de l'âge des individus (Lorenzoni et al., 2002). L'ontogénie des piscivores a des conséquences écologiques importantes, influençant les régimes alimentaires, les interactions prédateur-proie et les communautés aquatiques dans leur ensemble (Mittelbach & Persson, 1998).

La présence du brochet dans le lac a un impact sur son écosystème, que ce soit sur les populations de poisson qu'il régule et l'influence que cela a sur le reste de la chaîne alimentaire ou également sur d'autres aspects de l'écosystème. En effet, il a été prouvé que la présence du brochet dans un lac affecte négativement le succès reproducteur des canards nicheurs. Ce phénomène peut entraîner un changement de lieu de nidification pour ces espèces d'oiseau nicheur (Dessborn et al., 2011). Pour ce qui est des amphibiens, le brochet influence également ses populations. Que ce soit au niveau de la prédation mais également au niveau de la modification du comportement chez ces individus (Manenti et al., 2016).

L'importance du maintien de l'équilibre proie – prédateur met en évidence la nécessité de comprendre la complexité des interactions trophiques avant de mettre en place des actions de gestion ou de régulation de population du lac afin d'assurer la santé et la résilience de l'écosystème.

1.3. Le brochet

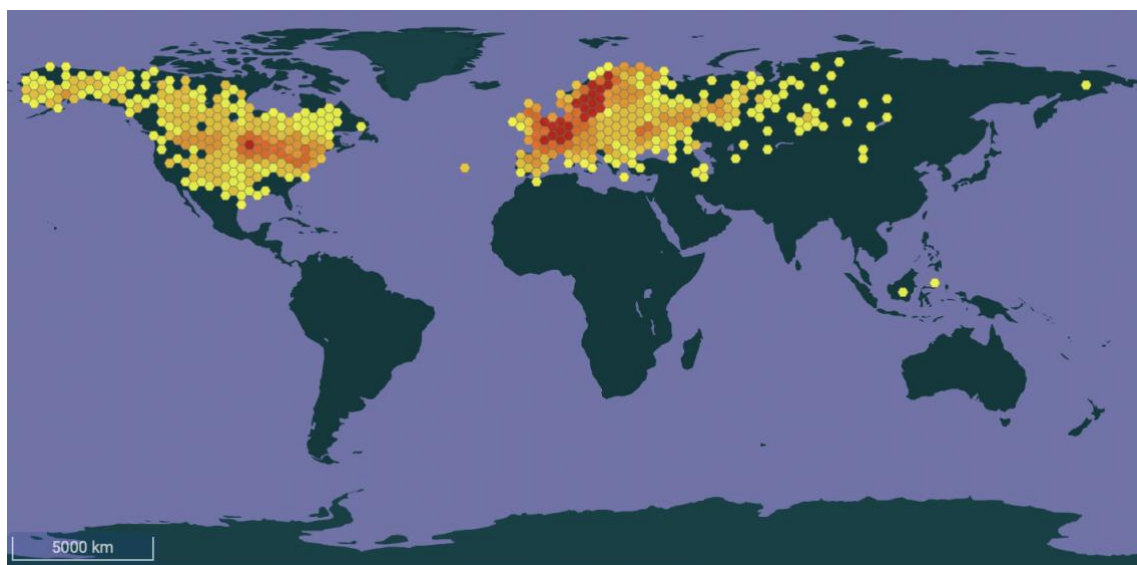
Le brochet (*Esox lucius* Linnaeus, 1758) est un poisson téléostéen de l'ordre des Ésociformes. Il fait partie de la famille des Ésocidés composée de poissons d'eau douce géographiquement répartis dans l'ensemble de l'hémisphère nord. Les cinq espèces de cette famille ont la particularité d'avoir les nageoires impaires (dorsale, caudale et anale) regroupées vers l'arrière du corps. Les nageoires paires sont, quant à elles, étroites (Figure 3). Ces caractéristiques morphologiques améliorent leur pénétration dans l'eau et augmentent par conséquent la capacité des poissons à se déplacer rapidement lors d'attaque sur des proies par exemple (prédateur par embuscade). De plus, elles possèdent des petites denticules pointues, originaires de la réduction des branchiospines (Crossman, 1996).



*Figure 3 : Représentation du grand brochet (*Esox lucius*).*

© Scarola, J.F. (Fishbase)

Il n'y a qu'un seul genre dans cette famille (*Esox*), composé de cinq espèces. Le brochet, ou grand brochet, *Esox lucius*, est l'espèce, encore présente aujourd'hui, qui possède l'aire de répartition la plus large (Crossman, 1996) (Figure 4). Il est considéré comme espèce envahissante dans quinze pays avec pour certains d'entre eux l'existence de preuves d'un impact négatif sur les écosystèmes comme en Norvège et au Canada. Ce n'est pas le cas de la Belgique, où est situé le Lac de Bambois, pour lequel le brochet est considéré comme une espèce native (NaturaServe, 2018).



*Figure 4 : Répartition mondiale des observations de grand brochet (*Esox lucius*) entre 1954 et 2024 selon un gradient de coloris allant du jaune au rouge pour lequel la couleur rouge représente la plus grande occurrence d'observations. Généré le 08/08/2024 © OpenStreetMap contributors, © OpenMapTiles, GBIF.*

Cette espèce est habituelle des plans d'eau douce et saumâtre également. Elle est d'avantage présente dans les eaux calmes (Bruslé & Quignard, 2001). Elle peut s'adapter aisément aux différentes conditions de son environnement. Par exemple, certaines populations de brochet vivent et peuvent se reproduire dans de l'eau salée alors que d'autres se reproduisent uniquement dans les eaux douces (Craig, 2008). Le brochet fut, en 2011, placé sur la Liste Rouge de l'Union Internationale pour la Conservation de la Nature (IUCN). La dernière évaluation du statut de l'espèce, en 2018, la place au niveau mondial dans la catégorie LC (préoccupation mineure) étant donné que les populations de brochet sont larges et qu'elles montrent une certaine stabilité au cours du temps (NaturaServe, 2018). Cependant, en ce qui concerne la Wallonie, le brochet fut catégorisé en tant qu'espèce LC en 2007. Cette classification a ensuite été révisée en 2022, le classant dans la catégorie « danger critique d'extinction », dû à une diminution nette des populations de brochet en Wallonie (Darchambeau et al., 2022). R. Billard a souligné certains facteurs qui pouvaient mettre en danger les populations de brochet. Ces facteurs sont la surpêche ainsi que la destruction des habitats (Billard, 1983; Harvey, 2009). De plus, d'autres perturbations comme la réduction du couvert végétal, l'eutrophisation des milieux aquatiques et la sédimentation peuvent avoir des conséquences en chaîne qui impactent négativement les populations du grand brochet (Casselman & Lewis, 1996).

1.3.1. Reproduction et cycle de vie

Les brochets sont particulièrement sensibles à la destruction des habitats dû au fait que leur reproduction doit avoir lieu dans une zone qui répond à plusieurs contraintes : cette zone doit offrir un moyen de support aux œufs ainsi qu'aux larves. Elle doit également pouvoir assurer une quantité et une qualité suffisante de nourriture ainsi que proposer des zones d'abris pour la protection des larves contre des prédateurs. La présence de végétation est cruciale dans ces zones de frayère (Billard, 1983; J. Nilsson et al., 2014). Les zones humides temporairement inondées au printemps offrent des conditions optimales pour la ponte en contenant diverses sources de nourriture ainsi que des refuges contre de potentielles prédateurs (J. Nilsson et al., 2014). Ces frayères représentent un lieu de migration pour les individus adultes qui n'ont pas l'habitude de vivre dans ce type de milieu (Billard, 1983). Cette migration est influencée par des facteurs environnementaux comme le débit de l'eau, ainsi que sa température. En effet, les températures propices à la migration se situent entre

6,7 °C et 8,7 °C, pour les eaux situées en Belgique (Ovidio & Philippart, 2005). Les brochets adultes restent dans cette frayère environ un mois après la ponte. Ce comportement de départ après un mois pourrait être dicté par une stratégie d'évitement du cannibalisme, ou cela pourrait dépendre des variations saisonnières du niveau de l'eau (Nilsson et al., 2014). La reproduction chez les brochets fait suite à un long processus physiologique qui commence dès l'été pour finir l'année suivante par la ponte, entre février et juin en fonction de la latitude du site (Billard, 1983). En Wallonie, ce phénomène de ponte intervient généralement au cours du mois de mars (Lac de Bambois, 2022). Toutefois, ce cycle sexuel est fortement influencé par l'environnement et ses composantes biotiques et abiotiques. La reproduction peut en effet être inhibée en fonction de la température de l'eau ou l'éclairement (Billard, 1983). Les températures favorables permettant la reproduction des brochets se situent entre 4,4 °C et 11,1 °C (Scott & Crossman, 1973).

La maturité sexuelle est atteinte chez les individus mâles durant la première année de vie contrairement aux femelles qui deviennent matures à partir de la seconde année de vie. Une fois les œufs pondus, le temps d'incubation est variable et dépend de la température. En moyenne, il sera de 10 jours à 12°C. Après l'éclosion, les larves mesurent environ 9 mm (Kamler, 2002). Cependant, il a été établi que l'éclosion des larves n'est pas dépendante d'une morphologie particulière ou d'un âge. L'éclosion se produit lorsque les larves ont acquis un certain potentiel énergétique, qui est stockée dans les tissus et dans la vésicule vitelline, qui servira à l'adaptation aux conditions extérieures une fois qu'elles seront sorties de l'œuf (Trabelsi-Zouari, 2011). Les brochetons vont rester dans la zone de ponte jusqu'à atteindre entre 20 mm et 43 mm de long (Kamler, 2002; Scott & Crossman, 1973).. À partir de cette taille, ils vont commencer à migrer de manière graduelle vers les eaux plus profondes (Kamler, 2002). Cette dispersion des alevins a plusieurs conséquences sur ceux-ci, ce qui rend important la prise en compte du comportement individuel quant à la dispersion. En effet, selon une étude menée par Nyqvist et ses collaborateurs en 2020, les individus se dispersant présentent une position trophique potentiellement plus élevée et des taux de croissance somatique supérieurs, induisant des avantages en termes de fitness et de survie par rapport aux alevins qui ne quittent par leur habitat de naissance (Nyqvist et al., 2020).

1.3.2. Comportement alimentaire

Les larves de brochets ne présentent initialement pas d'ouverture au niveau de la bouche et des branchies. Elles effectuent par conséquent une respiration cutanée et ont accès aux nutriments

nécessaires à leur croissance grâce à la présence d'une vésicule vitelline dans laquelle elles puisent les nutriments dont elles ont besoin. Une fois que les larves ont absorbé leur sac vitellin elles seront considérées comme juvéniles. Cette nouvelle morphologie plus proche des brochets adultes leur permet d'être plus actifs dans leurs recherches de nourriture (Dorier, 1938). La réussite de ces quêtes d'alimentation sera influencée par des facteurs visuels. En effet, les brochets juvéniles présentent des chances de succès variables en fonction de la turbidité de l'eau et de la pigmentation des proies. Une préférence pourrait par conséquent apparaître envers un phénotype particulier de proie en fonction de la transparence de l'eau (Jönsson et al., 2011). Les brochets vont, dans leurs états précoces, passer par trois stades alimentaires : dans un premier temps la planctonophagie, avant de laisser place à l'entomophagie et enfin l'ichtyophagie (Chodorowska & Chodorowski, 1975; Embury, 2015; Gres, 1995). Au fur et à mesure de l'augmentation de la croissance des brochets, une augmentation de la position trophique des brochets pourra être observée dans leur écosystème (Beaudoin et al., 1999). Un comportement de cannibalisme est également observé, en particulier chez les individus mesurant entre 60 et 75 mm. Ce comportement est davantage lié à une haute densité d'alevins dans le milieu plutôt qu'à des différences de tailles importantes au sein des populations (Bry, et al., 1992; Gres et al., 1996; Sepulveda et al., 2013) et est considéré comme une interaction de compétition pour la nourriture (Polis, 1988).

Une fois devenus adultes, les brochets ont un régime alimentaire carnivore (Scott & Crossman, 1973). Ils sont de bons chasseurs grâce à leur morphologie particulière qui favorise la vitesse, une teinte d'écailles qui permet le camouflage (Figure 3), ainsi qu'un comportement particulier de chasse. En effet, les brochets adoptent une stratégie de chasse solitaire en embuscade qui consiste en une attaque depuis une cachette, bien que des phénomènes de poursuite puisse également suivre, dans certains cas (Juanes et al., 2002; Sepulveda et al., 2013). L'efficacité de chasse du brochet est affectée par des interactions compétitives, car en tant qu'espèce territoriale, il peut être impacté par la concurrence pour les ressources alimentaires. En effet, un brochet présent dans une zone où la compétition alimentaire est élevée présentera une croissance limitée par rapport à d'autres brochets sans pression de compétition (Eklov, 1992).

Le régime particulier des brochets présente une intensité alimentaire qui varie en fonction des saisons (Alp et al., 2008; Lorenzoni et al., 2002; Mérő, 2014; Yilmaz et al., 2010). En effet, une augmentation significative de l'alimentation est observée durant l'automne. Ce phénomène peut être expliqué par le fait que cette saison coïncide avec la période de production des œufs. Ceci a

pour conséquence l'augmentation de l'appétit des femelles (Méró, 2014). De plus, la disponibilité en proie et la composition du réseau trophique varie également en fonction des saisons (Lorenzoni et al., 2002). Bien que le brochet soit spécifiquement considéré comme piscivore (Frost, 1954; Juanes et al., 2002; Vander Zanden et al., 1997) et que cette nourriture contribue de manière optimale à la croissance des individus (Hart & Connellan, 1984; Margenau, 1995), le brochet reste un prédateur opportuniste et son régime alimentaire présente une certaine diversité (Harvey, 2009; Pedreschi et al., 2015). En effet, dans un lac eutrophe, où la disponibilité en proies est élevée, la préférence alimentaire des brochets sera entièrement dirigée vers les poissons du lac (Yilmaz et al., 2010). Cependant, en cas d'absence de ses proies préférentielles, le brochet peut s'adapter rapidement et opter pour des sources alimentaires adaptatives (Alp et al., 2008; Beaudoin et al., 1999; Cathcart et al., 2019; Margenau, 1995; Venturelli & Tonn, 2006). Selon une étude menée par Alp et ses collaborateurs en 2008, dans un lac en Turquie, le régime alimentaire des brochets comprenait une grande variété d'espèces de proies, notamment des crustacés, insectes, amphibiens et hirudinées. Malgré cette diversité, dans cette étude, le régime alimentaire semble répondre à une certaine homogénéité au sein de la population de brochet (Alp et al., 2008). A contrario, une autre étude réalisée dans plusieurs lacs du nord de l'Alberta, au Canada, a démontré une variation de l'écologie trophique au sein des populations du grand brochet. Ces différences individuelles existent entre les populations des différents lacs mais également au sein d'un même lac. Une spécialisation individuelle pour un certain type de proie est évoquée (Beaudoin et al., 1999). Une étude supplémentaire a été réalisée en 2019 dans plusieurs lacs d'Alaska. Les résultats de celle-ci mènent à la considération que les brochets de taille supérieure à 32 cm ont des stratégies alimentaires généralistes envers les proies invertébrées, bien qu'une spécialisation individuelle envers un certain type de proie vertébrée soit observée, uniquement lorsque ce type de proie est abondant (Cathcart et al., 2019). De plus, Scott et Crossman ont décrit le brochet comme un opportuniste pouvant également se nourrir de canards, en plus d'autres espèces de vertébrés, présents à la surface du lac à condition qu'ils correspondent aux caractéristiques morphologiques préférentielles de celui-ci (Scott & Crossman, 1973). Les canards plongeurs apparaissent plus fréquemment dans l'alimentation du brochet que les canards de surface (Solman, 1945). Il arrive également de retrouver dans le régime alimentaire du brochet des amphibiens, comme démontré dans l'étude de Sepulveda et ses collaborateurs, publiée en 2013. Cette information est dépendante de la saison (Sepulveda et al., 2013).

En effet, les proies ne sont pas choisies au hasard. Elles répondent à différents critères de sélections et de préférence des brochets comme leur morphologie. La taille d'une proie influence sa vulnérabilité face au brochet. Il préférera les proies plus petites, ne s'accordant donc pas à la théorie de la recherche optimale de nourriture (Hart & Hamrin, 1988). Cette théorie de recherche optimale de nourriture se concentre sur la maximisation de l'énergie nette obtenue par unité de temps de recherche de nourriture. Les animaux sont censés adopter des stratégies alimentaires qui optimisent cette efficacité énergétique, en prenant en compte des facteurs tels que le temps de recherche, le temps de poursuite ou le temps d'attente en embuscade et la valeur énergétique des proies (Schoener, 1971). Ce comportement alimentaire non-optimal du brochet est influencé par des limitations morphologiques comme les dimensions de la mâchoire et de l'ouverture buccale (Hart & Hamrin, 1988). La taille de préférence des proies est estimée entre un tiers et la moitié de la longueur du brochet lui-même (Scott & Crossman, 1973). Cependant, il a été établi par la suite que c'est principalement la hauteur de la proie qui influencera cette sélection et non la longueur (Nilsson & Brönmark, 2000). En plus de la morphologie, un second argument de préférence dans l'alimentation du brochet est qu'il sélectionne ses proies en fonction de leurs comportements anti-prédateurs, comme la tendance des proies à se déplacer en bancs (Kapusinski et al., 2022) ou encore les comportement d'alertes d'une proie pour prévenir ses congénères (Brown et al., 1999). Cette sélection particulière augmente leurs chances de succès alimentaire (Craig, 2008; Kapuscinski et al., 2022).

1.4. Objectifs et question de recherche

Le maintien de l'équilibre d'un écosystème lentique (mare, étang, lac) peut dépendre des populations de top-prédateurs de l'écosystème qui, sous certaines conditions, peuvent exercer une pression importante sur les échelons trophiques inférieurs (i.e. effet de cascade trophique) (Jacobson & Anderson, 2007; Sepulveda et al., 2013; Søndergaard et al., 1997; Thao et al., 2016). De plus, la simple présence du brochet dans un lac pourrait induire un changement de lieu de nidification pour certaines espèces d'oiseaux nichant aux abords du lac (Dessborn et al., 2011). L'alimentation du brochet varie en fonction de la nature du site, de sa diversité biologique (Beaudoin et al., 1999; Mérő, 2014) et de facteurs environnementaux tels que l'eutrophisation du plan d'eau (Winfield et al., 2012) mais également en fonction de l'ontogénie du brochet (Beaudoin et al., 1999; Mérő, 2014) ou de la densité de sa population (Beaudoin et al., 1999). Ces informations

impliquent que le rôle du brochet dans le fonctionnement de l'écosystème peut varier d'un système à un autre.

Dans le cadre d'une amélioration de la gestion de la biodiversité du Lac de Bambois, la question principale de ce mémoire est de déterminer la position trophique de la population de brochet au Lac de Bambois, la position trophique étant décrite par une variable continue qui représente le niveau auquel se trouve un organisme au sein de la chaîne alimentaire de son écosystème (Vander Zanden & Rasmussen, 1999). Pour y parvenir, l'analyse des isotopes de carbone, de l'azote et du soufre est appliquée à une majorité d'espèces animales habitant ce lac.

Spécifiquement, l'analyse des résultats permettra d'établir des relations de prédation entre les différentes espèces, le régime alimentaire du brochet pourra, dans cette circonstance, être évalué. De plus, la taille des brochets échantillonnés a été prise en compte afin de vérifier s'il existe un changement important dans le régime alimentaire des brochets en fonction de leur taille et si la direction de ce changement peut être déterminée. Ces informations sont nécessaires à une meilleure compréhension de l'écosystème lacustre du Lac de Bambois et faciliteront la mise en place d'actions de gestion des populations et du milieu, adéquates et efficaces pour préserver l'équilibre écologique de l'écosystème lacustre (Alp et al., 2008; Kapuscinski et al., 2022).

Les questions de recherche sont donc les suivantes : Quelle est la position trophique de la population de brochet (*Esox lucius*) dans le Lac de Bambois, y a-t-il de fortes variations individuelles et sont-elles dépendantes par exemple de la taille des individus, selon l'analyse des isotopes stables du carbone, de l'azote et du soufre ?

1.5. Isotopes stables

Les éléments chimiques sont définis par le nombre de protons dans leur noyau. Ceci leur confère des propriétés particulières. Les isotopes d'un élément diffèrent entre eux par le nombre de neutrons associés au noyau. Les isotopes sont dits stables quand ils ne se désintègrent pas au cours du temps, au contraire des isotopes radioactifs.

Les analyses d'isotopes stables sont utilisées dans différents domaines scientifiques via l'abondance relative des isotopes des éléments constituant la matière organique que sont le carbone, l'hydrogène, l'azote, l'oxygène et le soufre. Ces analyses sont, par exemple, utilisables pour les analyses de positions trophiques d'individus dans un écosystème (Caut et al., 2009; McCutchan et al., 2003; McKechnie, 2004). En effet, les rapports isotopiques (R) d'un individu, étant le ratio

entre l'isotope lourd et l'isotope léger pour un élément, sont influencés par son régime alimentaire (Frederich et al., 2017; Layman et al., 2012; Peterson & Fry, 1987). Ils sont complémentaires aux analyses de contenus stomacaux car ils peuvent facilement être analysés de manière non-létale (Sandlund et al., 2016), ce sont des traceurs trophiques intégratifs (Peterson & Fry, 1987) et ils offrent également une fenêtre temporelle d'information plus large sur le régime alimentaire (Bearhop et al., 2004; Frederich et al., 2017). En fonction du tissu analysé, la fenêtre temporelle peut différer, en conséquence du taux de renouvellement isotopique différent pour chaque tissu (Winter et al., 2019).

Les rapports isotopiques sont évoqués sous forme de δ (cf. Matériel et Méthode) et exprimés en ‰. Les rapports isotopiques du C, N et S sont les plus utilisés et apportent des informations différentes. Les rapports isotopiques de l'azote informent sur l'origine de l'azote assimilé par un organisme mais également sur sa position trophique. En effet, les rapports isotopiques de l'azote présentent un enrichissement variable en isotopes lourds chez le consommateur, en comparaison à son alimentation (DeNiro & Epstein, 1981; Peterson & Fry, 1987). Cet enrichissement, compris entre $-0,8\text{‰}$ et $+5,9\text{‰}$ ($+2,0 \pm 0,20\text{‰}$, moyenne \pm écart-type), permet d'informer sur le niveau trophique de l'individu (Blanco-Parra et al., 2012; Nawrocki et al., 2020; Post, 2002). Le fractionnement isotopique des isotopes stables de l'azote est affecté par différents éléments comme la diversité des proies ingérées, l'équilibre des composants du régime alimentaire, les niveaux trophiques des proies, le site de recherche de nourriture, la physiologie individuelle et le fractionnement isotopique existant entre l'aliment et les tissus du consommateur (Bearhop et al., 2004). Quant au carbone, les valeurs de rapports isotopiques des consommateurs sont généralement similaires à ceux de leur alimentation (DeNiro & Epstein, 1978). Ces rapports isotopiques variant peu au sein de la chaîne alimentaire (enrichissement entre 0 et 1‰), ils peuvent être utilisés afin d'identifier les sources d'alimentation (DeNiro & Epstein, 1981; France & Peters, 1997; Peterson & Fry, 1987). Les analyses isotopiques du soufre informent également sur le régime alimentaire de l'individu et notamment sur l'influence des ressources benthiques et terrestres par rapport aux ressources pélagiques (Nawrocki et al., 2020; Phillips & Koch, 2002). Ces différentes analyses isotopiques permettent de déterminer les niches isotopiques d'une espèce en se reposant sur les valeurs isotopiques de plusieurs individus de cette espèce. Cette niche isotopique sert de proxy pour se rapprocher de la notion de niche trophique d'une espèce (Jackson et al., 2011; Layman et al., 2007).

2. Matériels et méthodes

2.1. Site de l'étude

Le Lac de Bambois se situe en Belgique, dans la province de Namur, sur les communes de Fosse-la-ville et Mettet (50°22'17.7704" N, 4°41'6.1476" E).

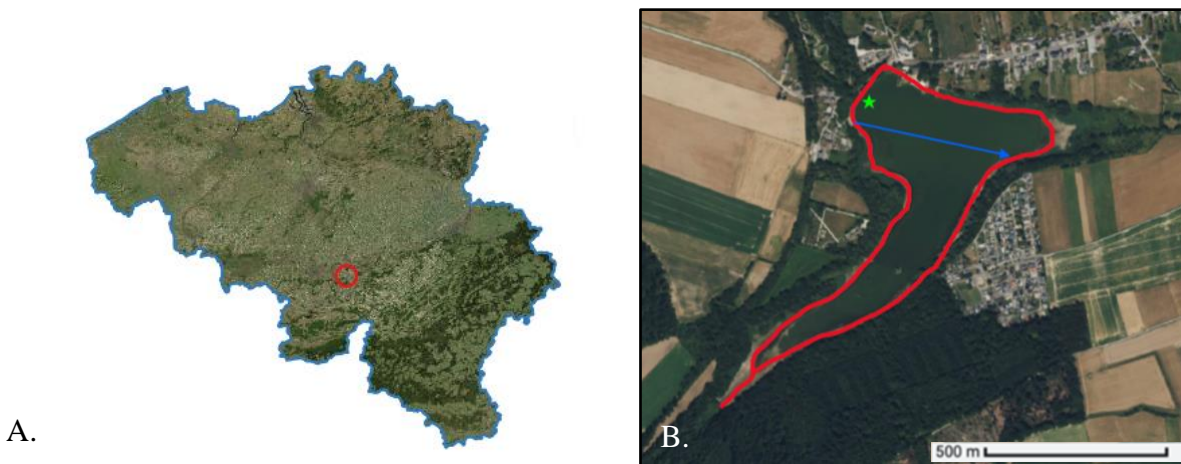


Figure 5 : A. Carte de la Belgique avec positionnement du Lac de Bambois ;

B. Lac de Bambois, contourné avec prolongement du ruisseau de la Belle Eau. L'étoile verte représente la position du moine. La flèche bleue indique le transect effectué lors de la deuxième campagne d'échantillonnage. Source : WalOnMap (www.geoportail.wallonie.be).

Le Lac de Bambois se situe proche de l'Ardenne condrusienne, d'où proviennent diverses sources aux eaux acides qui alimentent le ruisseau de Belle Eau, contribuant ainsi, avec le ruisseau des Bons Enfants, à l'approvisionnement de cet étang de quarante-trois hectares (444 - *Etang de bambois*, 2010).

2.2. Échantillonnage des poissons du lac et description des échantillons

La dernière vidange du lac a eu lieu en novembre 2022. La vidange se fait progressivement via un système de moine présent dans le lac. Étant donné la lenteur du processus (3 jours), les poissons se sont finalement tous retrouvés concentrés dans une petite poche d'eau. Ils sont alors rassemblés à l'aide d'un large filet et remontés sur la berge à l'aide de bassines. Lors de cette vidange, une partie des poissons récoltés a fait l'objet de mesures et de prélèvements (6 espèces, 235 individus au total) (Tableau 1).

Chaque individu a été identifié, mesuré et pesé. Les plus gros brochets n'ont pas pu être pesés. Un morceau de membrane entre deux (ou trois) rayons de la nageoire dorsale est prélevé pour les

analyses isotopiques. Pour les perches, c'est sur la deuxième nageoire dorsale que du tissu a été prélevé. Les poissons sont libérés dans des bassins avant d'être transférés dans un étang - vivier. Les échantillons ont ensuite été conservés au congélateur avant d'être séchés (72 heures à 60°C). La totalité des brochets du lac a été échantillonnée.

Tableau 1 : Effectifs et paramètres biométriques des différentes espèces de poisson échantillonnées au Lac de Bambois (08-09/11/2022).

	Effectif	Longueur moyenne (mm)	Écart-type (mm)	Longueur maximale (mm)	Longueur minimale (mm)
Brochet	134	492,1	257,1	990	138
Gardon	20	123,5	41,9	271	100
Grémille	20	135,3	10,9	152	106
Perche	21	180,6	76,4	345	82
Rotengle	20	192,1	29,2	260	143
Tanche	20	182,2	53,4	285	119

Seize mulettes des cygnes (*Anodonta cygnea*) (mollusques, bivalves) ont également été récoltées sur le fond du lac à la suite de la vidange (Tableau 2) et furent congelées (-18°C). Les muscles adducteurs ont été prélevés ainsi que la partie terminale du pied. Les prélèvements ont été séchés en étuve à 60°C durant septante-deux heures.

Six écrevisses américaines (*Faxonius limosus*) (crustacés, décapodes) ont été récoltées sur le substrat du lac (Tableau 2) et furent conservées au congélateur avant d'être disséquées dans le but de prélever les muscles abdominaux (séchés 72h à 60°C).

Une seconde campagne d'échantillonnage a été réalisée le 17 mai 2024. Le but premier de cet échantillonnage était de prélever les producteurs primaires (Tableau 2), d'autres consommateurs ainsi que du sédiment. Ce deuxième échantillonnage a permis d'établir la ligne de base isotopique du réseau trophique (Heuvel et al., 2023).

Tableau 2 : Effectifs des macrophytes et des invertébrés échantillonnés au Lac de Bambois. (08-09/11/2022 & 17/05/2024).

Phylum	Espèce	Effectif
Angiospermae		
	<i>Potamogeton</i> sp.	6
	<i>Phragmites australis</i>	6
	<i>Ranunculus aquatilis</i>	4
Chlorophyta		
	<i>Hydrodictyon reticulatum</i>	6
Arthropoda		
	<i>Dytiscidae</i> sp. (Coleoptera)	3
	<i>Chironomus plumosus</i> (Diptera)	2
	<i>Culex</i> sp. (Diptera)	2
	<i>Zygoptera</i> sp. (Odonata)	1
	<i>Sialis lutaria</i> (Megaloptera)	1
	<i>Polydrusus formosus</i> (Coleoptera)	1
	<i>Dermestidae</i> sp. (Coleoptera)	1
	<i>Asellus aquaticus</i>	2
	<i>Faxonius limosus</i>	6
Mollusca		
	<i>Planorbis corneus</i>	11
	<i>Anodonta cygnea</i>	16
Annelida		
	<i>Hirudo medicinalis</i>	1

Dix échantillons de sédiment (50 ml) ont été prélevés au fond du lac le long d'un transect de direction ouest - est (Figure 5B) en raclant les couches de surface à l'aide d'un récipient de prélèvement (profondeur 2-3 cm). Durant ce transect, cinq échantillons de la colonne d'eau ont également été pris pour obtenir des prélèvements de matière organique en suspension. De plus, le zooplancton présent dans la colonne d'eau a été échantillonné à six reprises à l'aide d'un filet à plancton (maille : 30 µm). Une partie de chaque échantillon de zooplancton a été fixée au formol (3%) dans le but d'en observer les compositions au binoculaire ainsi qu'au microscope et d'en déterminer les espèces. De manière générale, les six échantillons présentaient une composition

majoritaire de zooplancton, bien qu'il y eût également présence de microalgues. La composition en clades est, quant à elle, assez uniforme à travers les échantillons. Le zooplancton est en majorité composé de Cladocères. En particulier des daphnies (*Daphnia hyalina* et *Daphnia longispina*) ainsi que des bosmines (*Bosmina longirostris*). L'embranchement Rotifera est également représenté dans le lac par les espèces *Keratella quadrata*, *Keratella cochlearis* et *Asplanchna priodonta*. Enfin, les copépodes sont également présents. Les espèces de copépodes n'ont cependant pas été déterminées.

Quatre échantillons de microphytobenthos ont également été prélevés à la surface de pierres baignant à la surface du lac.

Durant ce deuxième échantillonnage, d'autres organismes invertébrés ont été prélevés afin de garantir une base de données la plus représentative de la biodiversité présente sur le site. Une partie de ceux-ci était constituée d'organismes aquatiques (Tableau 2). Ces échantillons ont été prélevés à la main dans les zones peu profondes du lac. La seconde partie était d'origine terrestre (Tableau 2). Ces organismes d'origine terrestre ont été prélevés sur les berges du lac à l'aide d'un filet ou à la main. Tous les échantillons ont été séchés après prélèvement, à l'exception des sédiments (cf ci-dessous).

2.3. Préparation des échantillons

L'eau prélevée a été filtrée à l'aide d'un système de pompe afin d'en extraire la matière en suspension jusqu'à saturation du filtre (filtre GF/C, 25 mm, Whatman). Les filtres sont ensuite séchés à l'étuve (60°C, 72h).

En ce qui concerne le reste des échantillons, une fois séchés, ils ont été broyés manuellement à l'aide d'un mortier et d'un pilon en céramique.

Dans les cas où il y avait suffisamment de matière, pour les échantillons provenant d'animaux, 2,5 mg ($\pm 0,3$) de matière ont alors été mis dans des cupules en étain, 4 mg ($\pm 0,3$) pour les échantillons de sédiment et de plantes, mesurés à l'aide d'une balance analytique (Mettler Toledo, modèle XS3DU, précision : 2-3 μ g). Afin d'optimiser la combustion durant l'analyse isotopique, du trioxyde de tungstène (WO_3) a été rajouté dans chaque cupule avec une masse équivalente à celle des matières analysées.

2.4. Analyses isotopiques

Les compositions élémentaires et isotopiques en C, N et S des échantillons ont été déterminées en flux continu à l'aide du couplage d'un analyseur élémentaire C, N et S (Vario Micro, Elementar) avec un spectromètre de masse de ratios isotopiques (PrecisION, Elementar) (EA-IRMS). La notation δ est utilisée pour exprimer la déviation (en pour-mille) entre les ratios isotopiques de l'échantillon et ceux d'un standard international de référence. Il est calculé selon l'équation suivante :

$$\delta = \left(\frac{R_{sample} - R_{standard}}{R_{standard}} \right) * 1000$$

avec R_{sample} étant le rapport d'abondance de l'isotope lourd sur l'isotope léger de notre échantillon. $R_{standard}$ étant le rapport isotopique du standard de référence. Pour le $\delta^{13}\text{C}$, la substance de référence est le vPDB (Vienna Pee Dee Belemnite). Pour le $\delta^{15}\text{N}$, c'est l'azote atmosphérique qui sert de standard international. Finalement, pour le $\delta^{34}\text{S}$, la référence est le Cañon Diablo Troilite (CDT) (Sharp, 2017).

L'acide sulfanilique a été utilisé comme substance de référence élémentaire. Les concentrations élémentaires sont exprimées en pourcentage du poids sec (%PS). De plus, des substances certifiées par l'Agence Internationale pour l'Énergie Atomique (IAEA) ont été utilisées pour le carbone, l'azote et le soufre. Respectivement, ces substances certifiées sont IAEA-C6 (sucrose ; $\delta^{13}\text{C} = -10,8 \pm 0,5\text{‰}$, moyenne \pm déviation standard), IAEA-N2 (sulfate d'ammonium ; $\delta^{15}\text{N} = 20,3 \pm 0,3\text{‰}$, moyenne \pm déviation standard), IAEA-S1 (sulfure d'argent ; $\delta^{34}\text{S} = -0,3 \pm 0,3\text{‰}$, moyenne \pm déviation standard). Enfin, un réplica aux valeurs isotopiques connues dans le laboratoire a également été utilisé. La déviation standard du réplica utilisé est de $\pm 0,15\text{‰}$ pour le carbone, $\pm 0,28\text{‰}$ pour l'azote et $\pm 0,24\text{‰}$ pour le soufre.

2.5. Traitements statistiques des données

Le traitement des données a été réalisé sur les logiciels Excel (Microsoft Office® ; Version 16.86) et RStudio (Version 4.4.0) (R Core Team, 2024). Différents packages ont été utilisés sur RStudio : readxl (Wickham & Bryan, 2023), dplyr (Wickham et al., 2023), purrr (Wickham & Henry, 2023), tidyr (Wickham et al., 2024), ggplot2 (Wickham, 2016), SIBER (Jackson et al., 2011), FSA (Ogle et al., 2023), rcompanion (Mangiafico, 2024) et tRophicPosition (Quezada-Romegialli et al., 2018).

La densité de poissons dans le Lac de Bambois a été calculée. Pour les brochets, le calcul se base sur le nombre de brochets échantillonnés divisé par la superficie du lac. L'échantillonnage représente 100% des brochets présents dans le lac au moment de la récolte des tissus puisqu'il s'agissait d'une vidange totale du lac. Pour les autres espèces, tous les individus n'ont pas été échantillonnés. Le nombre total d'individus a tout de même pu être estimé en partant des données de vidange qui informent sur la masse totale des poissons sortis du lac ainsi que grâce aux masses moyennes des individus pour les espèces échantillonnées.

Les variables de taille et de masse ont été mises en relation, entre elles et également avec les ratios isotopiques pour l'azote, le carbone et le soufre obtenu pour les individus brochets, sous forme de biplots, via le package ggplot2 (Wickham, 2016) dans le but de repérer des tendances. Des courbes lissées représentant les estimations des tendances centrales des données ont été ajoutées. Les relations entre les variables deux à deux ont été modélisées à l'aide de différentes fonctions (linéaires, exponentielles, logarithmiques et binomiales) pour déterminer laquelle expliquait le mieux les données observées. Pour ce faire, les coefficients de détermination (R^2) de chaque régression, qui mesure la proportion de la variance des données expliquée par le modèle, ont été testés.

Des classes d'âge, pour les individus brochets, ont été estimées via les fréquences d'apparition des classes de tailles durant l'échantillonnage (Figure 7) (Schnute & Fournier, 1980). Les limites de classes d'âge ont ensuite été vérifiées en comparaison à la littérature (Chimits, 1956). Les données isotopiques ($\delta^{15}\text{N}$; $\delta^{13}\text{C}$; $\delta^{34}\text{S}$) de ces différentes classes de brochets ont été testées statistiquement. Des tests de Normalité (test de Shapiro-Wilks) ont été appliqués pour les ensembles de données. La normalité n'étant pas vérifiée, le test non-paramétrique de Kruskal-Wallis a été choisi pour comparer les valeurs isotopiques des différentes classes d'âge. À la suite de ceci, des tests post-hoc (test de Dunn) ont été effectués pour visualiser les couples de classes qui présentent des différences significatives pour les différentes valeurs isotopiques.

La visualisation des données isotopiques a été effectuée à l'aide de biplots permettant l'affichage des rapports isotopiques des individus dans un espace isotopique à deux dimensions. L'axe vertical ($\delta^{15}\text{N}$) se réfère au niveau trophique et les sources d'azote, tandis que l'axe horizontal ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{34}\text{S}$) fournit potentiellement des informations sur les sources de carbone et de soufre et l'habitat (littoral/terrestre vs centre du lac ou benthique vs colonne d'eau).

Le package SIBER a permis la visualisation de l'amplitude isotopique des différentes classes d'âge des brochets via la conception d'ellipses. Ces ellipses représentent la plus petite taille d'ellipse possible englobant 40 % des valeurs de chacun des groupes (Jackson et al., 2011). L'aire standard de l'ellipse (SEA), s'exprimant en ‰^2 , fournit une indication sur la variabilité trophique et/ou sur l'étendue des ressources utilisées par chaque groupe. SEAc, présente une version corrigée où les biais liés à la taille des groupes seraient évités. Elle offre une estimation plus fiable de la niche isotopique pour des petites échantillons ($n < 10$). L'air totale (TA), également exprimée en ‰^2 , représente la surface d'enveloppe convexe qui engloberait l'ensemble des données isotopiques. Des métriques comme la distance moyenne au plus proche voisin (MNND) ainsi que la distance moyenne au centroïde (CD), qui informent respectivement sur l'homogénéité du groupe ainsi que sur la tendance de centralité de celui-ci, ont également été calculées. Le taux de recouvrement (overlap), qui représente la surface de niche isotopique commune à deux groupes, a également été évalué.

Enfin, la position trophique des brochets, en fonction des différentes classes d'âge, a été déterminée grâce au package tRophicPosition (Quezada-Romegialli et al., 2018). Ces positions trophiques ont été évaluées sur base des rapports isotopiques de l'azote et du carbone avec l'utilisation de deux lignes de base : la première est composée des roseaux et la seconde des plantes aquatiques submergées. Les facteurs d'enrichissement trophiques (TEFs) moyens utilisés pour les rapports isotopiques de l'azote et du carbone étaient, respectivement, de 2,48‰ et de 1,93‰. Ils ont été calculés sur base de la formule élaborée par Caut et ses collaborateurs (Caut et al., 2009).

3. Résultats

3.1. Densité des populations du lac

Premièrement, en se basant sur les 134 individus de brochets échantillonnés lors de la dernière vidange du Lac de Bambois, qui s'étend sur une superficie de 43,21 hectares, la densité de brochets dans ce lac est de 3,1 individus par hectare. La masse moyenne ainsi que la biomasse totale des brochets ont pu être estimées grâce à la relation exponentielle entre les variables de taille et de masse (cf. Relation taille – masse).

Pour les autres espèces de poissons, la densité fut estimée grâce à la masse moyenne par individu dans l'échantillon, comparée à la masse totale mesurée durant la vidange (Tableau 3). L'estimation serait de 20504 poissons (hors brochet) dans le lac pour une densité de 475 individus par hectare.

Tableau 3 : Détail du calcul de la densité estimée des poissons dans le Lac de Bambois grâce aux informations récoltées durant la vidange (novembre 2022).

	Effectif	Masse moyenne (g)	Biomasse totale (kg)	Nombre d'individus estimé	Densité estimée (individus/ha)	Biomasse par hectare (kg/ha)
Brochet	134	1 599	214,27	134	3	5
Perche	21	133	49,3	370	9	1,2
Tanche	20	112	492,75	4 383	101	11,3
Autres	60	50	794,65	15 751	365	18,3
Total			1 336,7	20 638	478	35,8

3.2. Relation taille – masse

Contrairement aux mesures de tailles, les masses n'ont pas été récoltées pour tous les individus brochets. La figure 6 illustre la relation entre ces deux variables, sous forme de courbe lissée, pour les valeurs récoltées. Après un calcul de significativité de la corrélation entre les variables, le coefficient de détermination (R^2) des différents modèles a été évalué. Sur base de ce critère, la régression exponentielle a été identifiée comme le modèle le plus approprié.

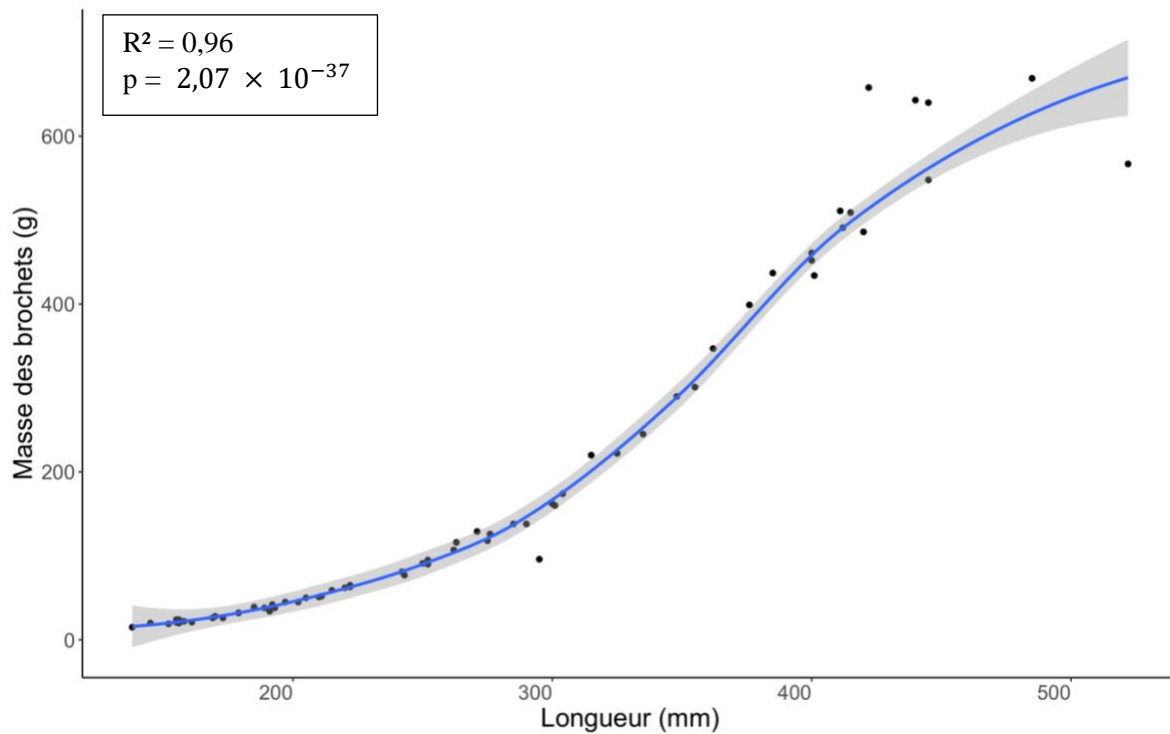


Figure 6 : Relation entre la longueur (mm) et la masse (g) des brochets dans le Lac de Bambois, représentée par une courbe lissée affichant la tendance centrale des observations. La bande grisée représente l'intervalle de confiance à 95% pour les prédictions. Les points de données représentent les mesures collectées pour les individus mesurés et pesés.

3.3. Relation fréquence – taille

La taille des brochets ayant été mesurée durant la vidange, les fréquences de taille ont été calculées afin de repérer des tendances d'âge dans la population. Une estimation des âges a alors été faite en fonction des modes identifiés sur le graphique de fréquences des longueurs de l'échantillon (Figure 7) (Schnute & Fournier, 1980). Les brochets dans leur troisième année (2 +) présentent un effectif réduit en comparaison aux autres classes d'âge. Les brochets de très grande taille présentent également un effectif réduit.

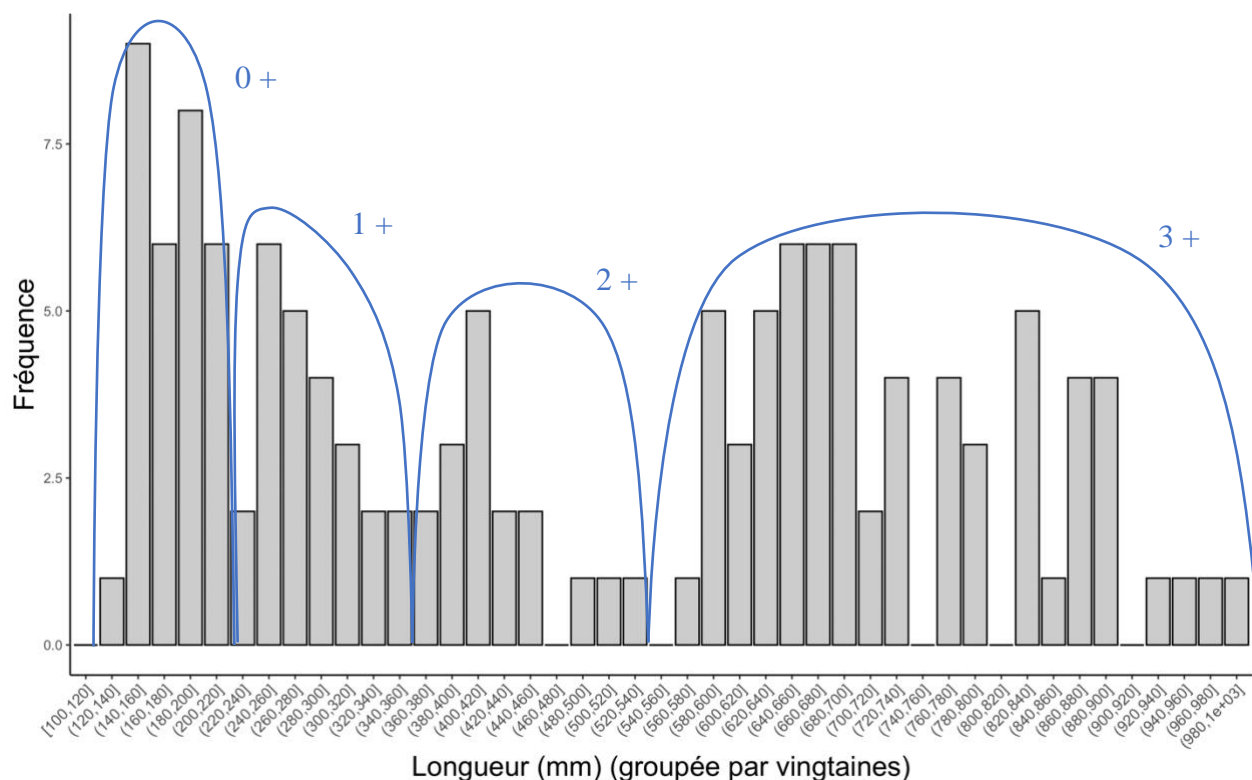


Figure 7 : Fréquence des tailles de brochets, groupées par vingtaines et exprimées en millimètres avec estimation des classes d'âges.

3.4. Résultats des analyses isotopiques

3.4.1. Résumé des statistiques descriptives

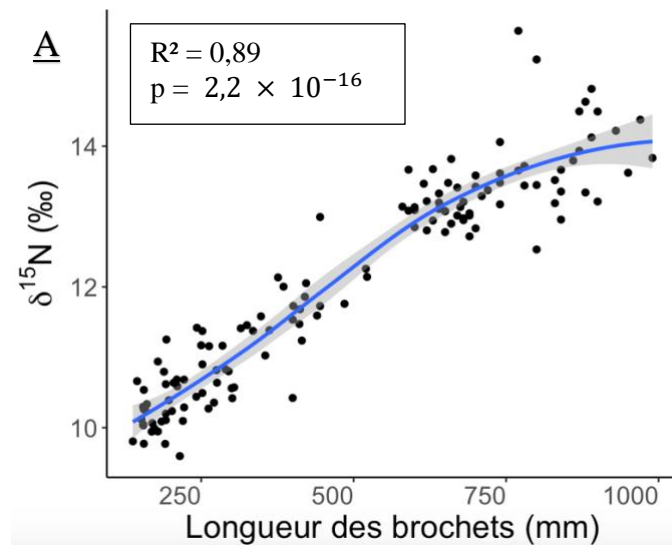
Les valeurs des données isotopiques obtenues au sein de notre échantillon variaient, pour $\delta^{15}\text{N}$ entre 1,1 ‰ et 13,2 ‰ (n = 353). Ce sont les brochets qui présentent la moyenne de $\delta^{15}\text{N}$ la plus élevée de notre échantillon (12,1 ‰). En ce qui concerne $\delta^{13}\text{C}$, elles variaient entre -32,3 ‰ et -14,5 ‰ (n = 344). Enfin, les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ variaient entre -2,1 ‰ et 8,3 ‰ (n = 302). Les rapports C : N minimum et maximum étaient de 3,4 et 52,39 (n = 353).

Tableau 4 : Résumé des valeurs isotopiques obtenues pour les différentes classes d'organismes échantillonnés.

Phylum	Espèce	δ ¹⁵ N		δ ¹³ C		δ ³⁴ S		C : N	
		Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type
Mollusca									
	<i>Anodonta cygnea</i>	10,1	0,9	-29,6	0,7	1,2	0,2	3,9	0,3
	<i>Planorbis corneus</i>	3,4	1,4	-28,5	1,7	0,3	0,8	4,5	0,2
Arthropoda									
	<i>Asellus aquaticus</i>	5,5	0,5	-28,5	0,5	0,8	0,7	4,3	0,2
	<i>Chironomus plumosus</i>	8,5	0,3	-27,1	0,1	NA	NA	4,1	0
	<i>Culex sp.</i>	6,5	0,8	-26,4	1,2	NA	NA	4,33	0,2
	<i>Dermestidae sp.</i>	5	NA	-28,6	NA	1	NA	4,8	NA
	<i>Dytiscidae sp.</i>	4,3	1,2	-30,6	1,3	0,7	0,6	4,44	0,2
	<i>Faxonius limosus</i>	7,9	0,4	-22,0	0,7	1,4	0,2	3,5	0,1
	<i>Polydrusus formosus</i>	6	NA	-26,1	NA	-2,1	NA	4,7	NA
	<i>Sialis lutaria</i>	6,8	NA	-28	NA	0,2	NA	4,8	NA
	<i>Zygoptera sp.</i>	7,5	NA	-32,3	NA	1,7	NA	4,1	NA
Chordata									
	<i>Esox lucius</i>	12,1	1,5	-21,8	0,8	2,5	0,7	3,7	0,1
	<i>Gymnocephalus cernua</i>	11,2	0,5	-24,7	0,8	1,7	0,8	3,7	0,1
	<i>Perca fluviatilis</i>	11,2	1,1	-22,2	0,9	2,5	0,3	3,7	0,1
	<i>Rutilus rutilus</i>	8,9	0,6	-23,6	0,8	2,5	0,7	3,8	0,1
	<i>Scardinius erythrophthalmus</i>	9,2	0,4	-22,9	0,4	2,2	0,8	3,8	0,1
	<i>Tinca tinca</i>	10	0,7	-22,6	0,8	2,9	0,9	3,7	0,1
Annelida									
	<i>Hirudo medicinalis</i>	6,9	NA	-27	NA	-0,3	NA	4,3	NA
Chlorophyta									
	<i>Hydrodictyon reticulatum</i>	7,3	1,5	-18,5	3,7	2,5	0,2	16,6	4,6
Angiospermae									
	<i>Phragmites australis</i>	8,2	1,5	-28,4	0,7	0,1	1,3	12,2	1,1
	<i>Potamogeton</i>	6,8	1,1	-20,2	2,8	2	0,7	12,1	3,4
	<i>Ranunculus aquatilis</i>	9,8	2,3	-20,5	1,6	2,7	0,4	9,2	1
Autres									
	Sédiment	3,6	0,8	-27	2,1	1,1	NA	8,7	1,2
	Microphytobenthos	5,2	1,1	-17,5	1,1	NA	NA	14	1,4
	Matière en suspension	3,8	0,8	-15,4	0,1	6,4	1,3	42,8	7,7
	Plancton > 30 µm	5,3	0,5	-27,8	1,4	3,9	0,6	7,6	0,6

3.4.2. Relations ratios isotopiques – taille

La figure 8 présente, sous forme de courbe lissée, la tendance d'évolution des ratios isotopiques de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$), du carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et du soufre ($\delta^{34}\text{S}$) pour les brochets en fonction de leur longueur totale. Une fois de plus, après un calcul de significativité de la corrélation entre les variables, le coefficient de détermination (R^2) des différents modèles a été évalué. Ce dernier critère a permis de déterminer quel modèle est le plus adapté à la distribution des valeurs. Pour l'azote (a), la régression qui était la plus adaptée aux valeurs était le modèle linéaire ($R^2 = 0.89$). Pour le carbone (b), la régression la plus adaptée aux données était la régression binomiale ($R^2 = 0.54$). Enfin, pour ce qui est de la relation entre la taille et les ratios isotopiques du soufre (c), la régression linéaire était la plus adaptée ($R^2 = 0.13$).



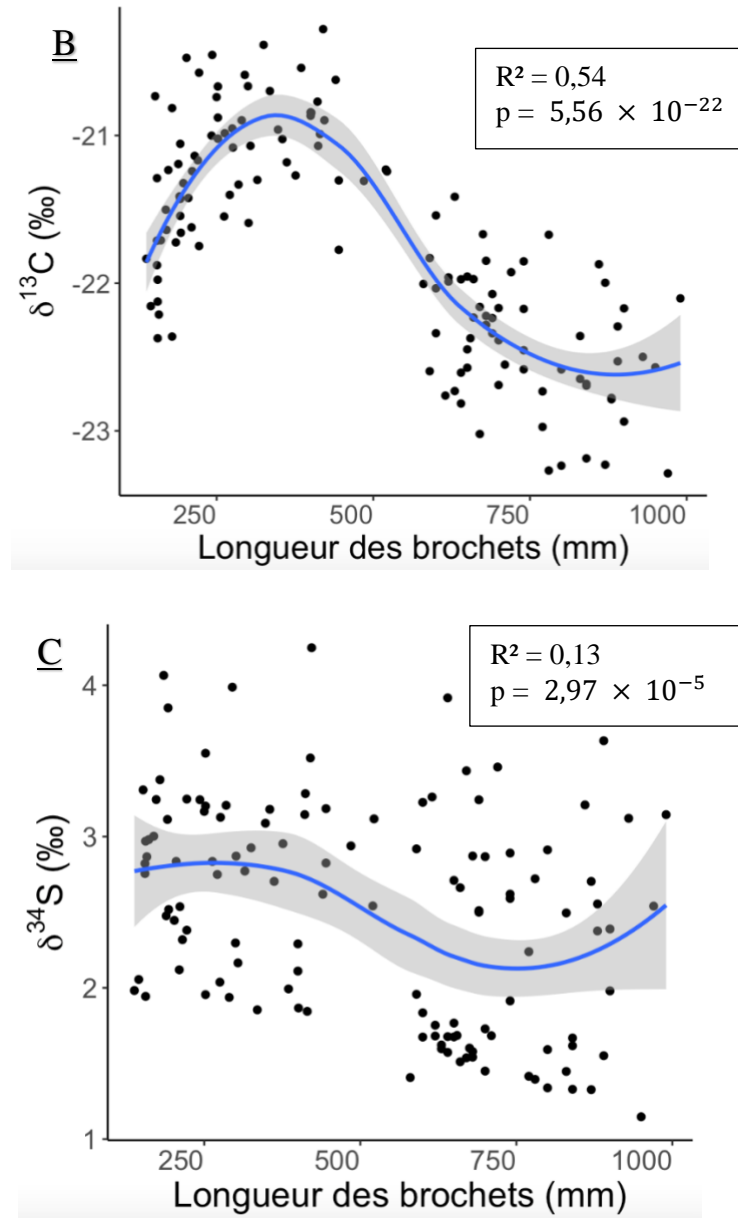


Figure 8 : Relation entre $\delta^{15}\text{N}$ (a), $\delta^{13}\text{C}$ (b), $\delta^{34}\text{S}$ (c) en ‰ et la longueur (mm) des brochets dans le Lac de Bambois. La tendance centrale de la relation est représentée par une courbe lissée. La bande grisée représente l'intervalle de confiance à 95% pour les prédictions.

3.4.3. Mise en relation des ratios isotopiques

Dans la figure 9, les valeurs isotopiques moyennes de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ des échantillons, ainsi que leurs écarts-types, sont mis en relation. Nous pouvons visuellement repérer deux différents groupes dans ce biplot. Dans un premier temps se trouve un groupe constitué de la flore aquatique submergée, de la matière en suspension, du microphytobenthos, de nos six espèces de poissons ainsi que de

l'écrevisse américaine qui présentent des valeurs élevées de $\delta^{13}\text{C}$. Et le deuxième groupe se compose majoritairement d'invertébrés, du roseau (macrophyte enracinée) ainsi que du sédiment et du plancton ($> 30\ \mu\text{m}$). Ce second groupe présente des valeurs basses de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$.

De plus, les deux groupes de producteurs primaires se sont avérés être statistiquement différents (p-valeur = 0,004) en fonction de leurs valeurs de $\delta^{15}\text{N}$.

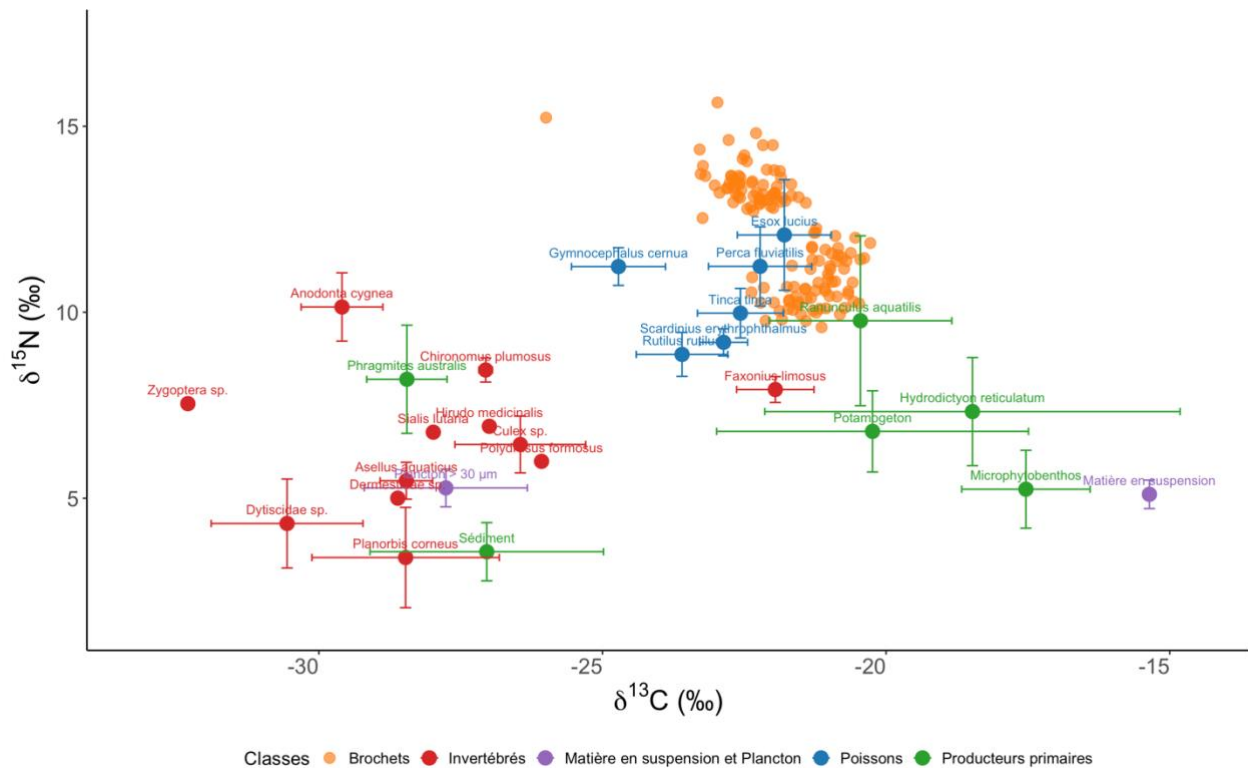
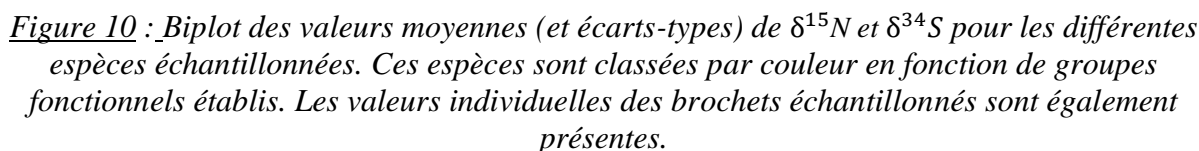


Figure 9 : Biplot des valeurs moyennes (et écarts-types) de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ pour les différentes espèces échantillonnées. Ces espèces sont classées par couleur en fonction de groupes fonctionnels établis. Les valeurs individuelles des brochets échantillonnés sont également présentes.

La figure 10 met également en relation les valeurs isotopiques moyennes des échantillons ainsi que leurs écarts-types, pour les $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{34}\text{S}$. Cette fois, les matières en suspension semblent à l'écart des autres observations. Les plantes aquatiques submergées semblent également avoir des valeurs proches les unes des autres qui correspondent également, pour $\delta^{34}\text{S}$, aux valeurs observées chez les espèces de poisson, ce qui n'est pas le cas avec le roseau. Une majorité d'invertébrés semble se rassembler autour de valeurs basses en $\delta^{34}\text{S}$.



Dans un premier temps, pour les rapports isotopiques de l'azote, les groupes présentent des différences significatives en fonction des classes d'âge (p -valeur = $5,27 \times 10^{-24}$). Le tableau 5 représente les couples de groupes présentant des différences significatives à la suite de test post-hoc. Seul les groupes 0 + / 1 + et 1 + / 2 + ne présentent pas de différence significative.

	0 +	1 +	2 +	3 +
0 +	1			
1 +	NS	1		
2 +	0,002	NS	1	
3 +	< 0,001	< 0,001	< 0,001	1

Pour les isotopes du carbone, les groupes présentent des différences significatives en fonction des classes d'âge ($p\text{-valeur} = 5,5 \times 10^{-20}$). Les duos de classes présentant des différences significatives entre eux sont représentés dans le tableau 6. Aucune différence significative n'est observée entre le groupe 2 + et les groupes 0 + et 1 +.

Tableau 6 : Récapitulatif des p-valeurs ajustées (méthode de Bonferroni) entre les classes d'âge, pour les valeurs isotopiques du carbone.

	0 +	1 +	2 +	3 +
0 +	1			
1 +	0,042	1		
2 +	NS	NS	1	
3 +	< 0,001	< 0,001	< 0,001	1

En ce qui concerne les valeurs du soufre, une différence significative a été mesurée en fonction des classes d'âge. La p-valeur issue du test non-paramétrique de Kruskal-Wallis est de $5,03 \times 10^{-5}$. Cependant, en comparant ces classes deux-à-deux grâce au test de Dunn (Tableau 7), il en ressort que les trois classes d'âge les plus récentes ne présentent pas de différences significatives pour leurs valeurs isotopiques du soufre. Cependant, chacune de ces classes présente des différences significatives en comparaison avec le groupe 3 +.

Tableau 7 : Récapitulatif des p-valeurs ajustées (méthode de Bonferroni) entre les classes d'âge, pour les valeurs isotopiques du soufre.

	0 +	1 +	2 +	3 +
0 +	1			
1 +	NS	1		
2 +	NS	NS	1	
3 +	0,004	0,002	0,017	1

3.4.5. Niches isotopiques en fonction de l'âge

Les résultats (Figure 11) montrent une différence dans la position, l'orientation et la taille des ellipses standard dans l'espace isotopique formé par $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ pour nos différentes classes d'âge de brochets. Les métriques d'aire de l'ellipse corrigée (SEAc), de distance moyenne au plus proche voisin et de distance moyenne au centroïde ont également été déterminées. La surface de l'ellipse est deux fois plus grande pour la classe 3 + en comparaison aux autres classes. Cette valeur est accompagnée par une distance moyenne au centroïde plus élevée.

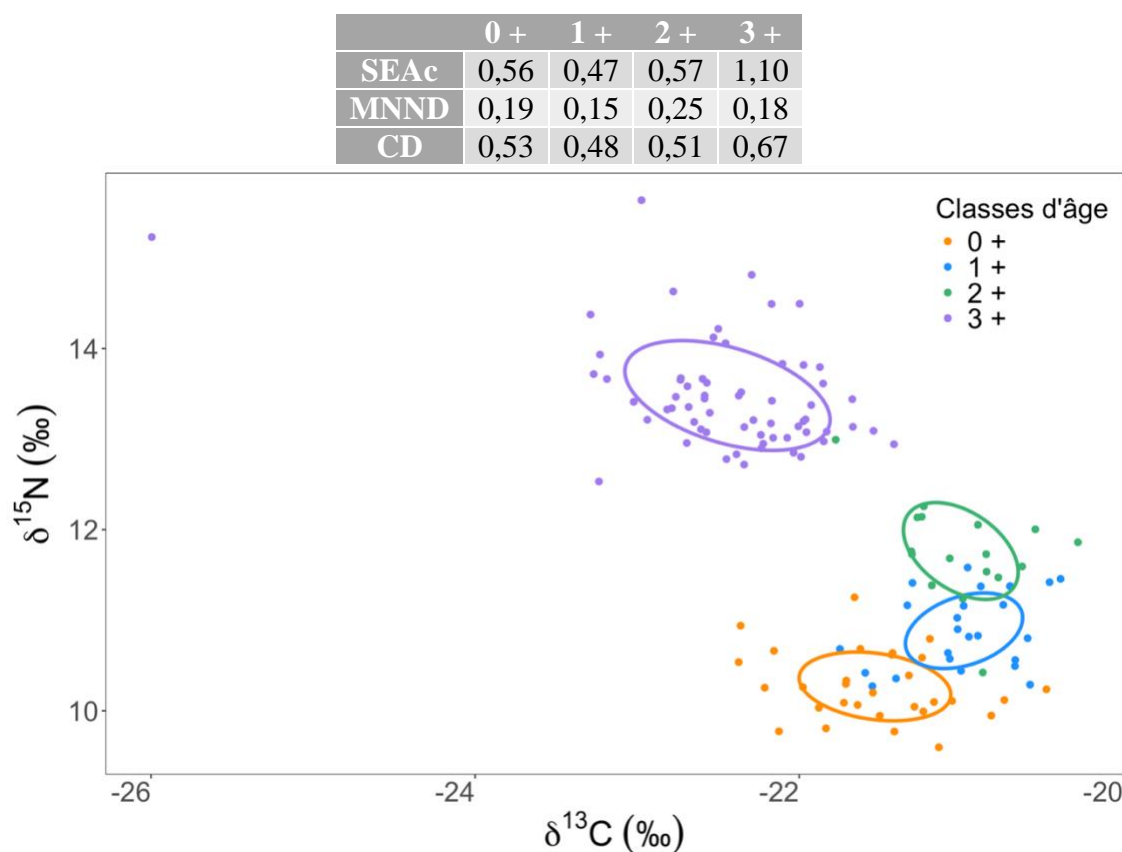


Figure 11 : Ellipses standardisés de chacune des classes d'âge de brochets pour $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$. Avec un tableau récapitulatif des données métriques.

Dans l'espace isotopique formé par $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{34}\text{S}$ (Figure 12), les valeurs sont positionnées sur l'axe des abscisses de telle sorte que les brochets des trois années les plus récentes (0 +, 1 +, 2 +) semblent avoir une position similaire, en comparaison à l'ellipse des brochets dans leur quatrième année et plus. L'aire de l'ellipse est, une fois de plus, plus importante chez les brochets plus âgés. Cette valeur est à nouveau accompagnée d'une distance moyenne au centroïde plus importante

que pour les autres classes d'âge. Pour la classe 2 +, une valeur élevée de distance moyenne au plus proche voisin est également présente, en comparaison aux valeurs des autres classes.

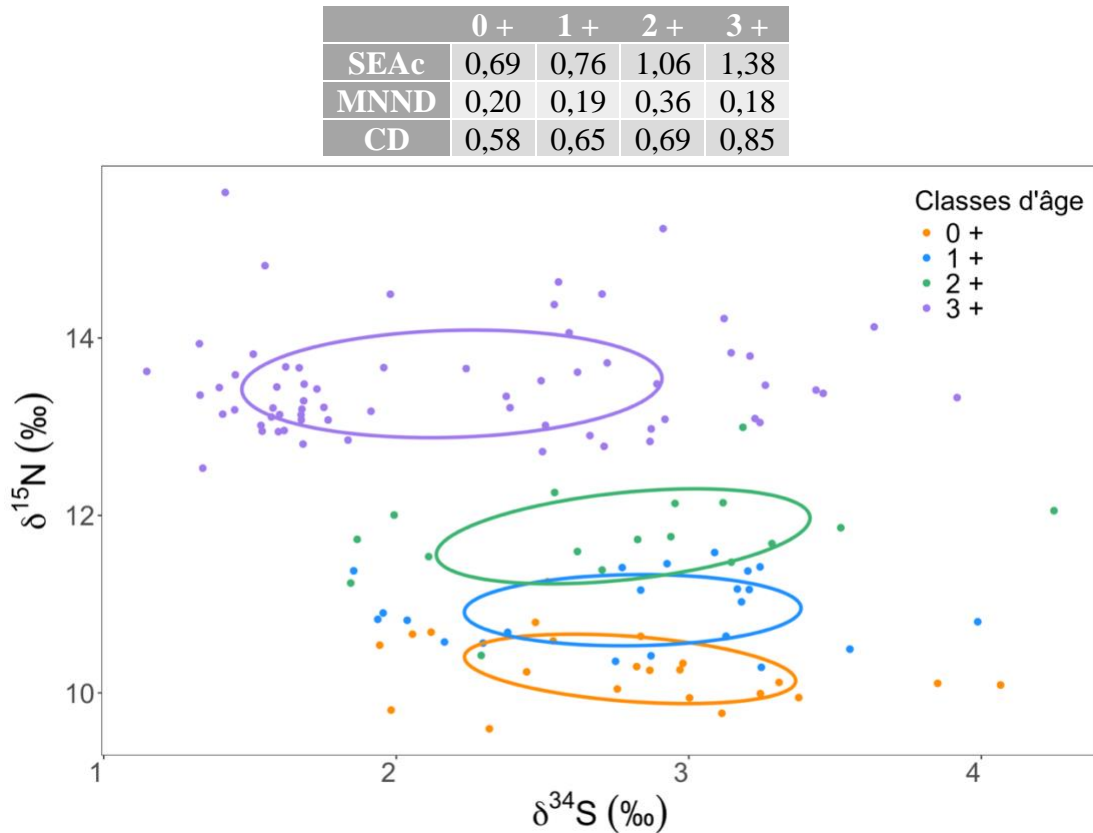


Figure 12 : Ellipses standardisées de chacune des classes d'âge de brochets pour $\delta^{15}N$ et $\delta^{34}S$. Avec un tableau récapitulatif des données métriques.

3.4.6. Position trophique

La Figure 13 illustre l'évolution des positions trophiques des différentes classes d'âge des brochets en utilisant les deux lignes de base composées des plantes aquatiques submergées (Renoncule aquatique, Potamot, et Hydrodyction) et des roseaux. Les positions trophiques ont été estimées à l'aide d'un modèle bayésien et sont représentées par le mode, accompagné d'un intervalle de crédibilité à 95%. Une augmentation progressive des positions trophiques est observée entre les brochets 0 + et les brochets 3 +. Les valeurs de mode obtenues par la méthode paramétrique sont respectivement de 1.97, 2.23, 2.58, et 3.23 pour chaque groupe d'âge. Ces résultats valident les valeurs apportées par le modèle bayésien.

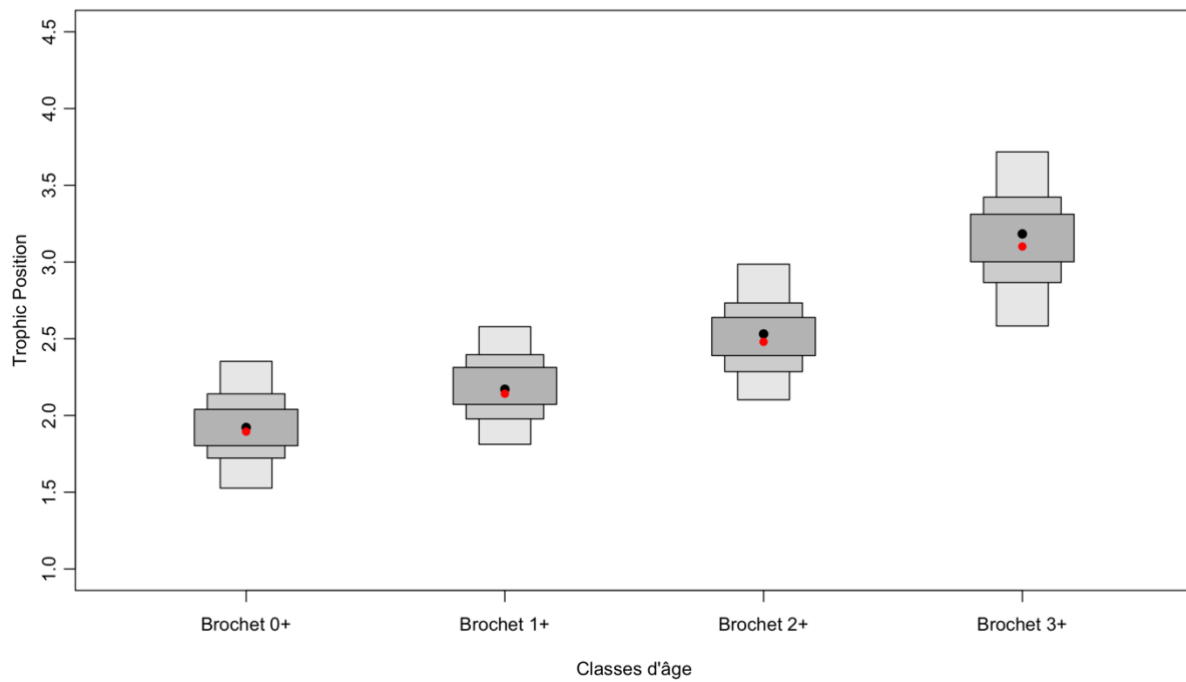


Figure 13 : Positions trophiques des brochets de quatre classes d'âge calculées avec deux lignes de base de plantes aquatiques submergées et de roseaux suivant une méthode bayésienne. Les valeurs sont représentées par un mode (point noir), un intervalle de fiabilité (50% pour le premier rectangle grisé ; 75% pour les rectangles suivants gris intermédiaire ; 95% pour le dernier rectangles gris clairs). Le point rouge représente le mode de la position trophique calculé par méthode déterministe.

4. Discussion

4.1. Considérations générales : densité de poissons dans le lac

Selon Yilmaz et ses collaborateurs, dans un lac eutrophe, la densité en poisson de différentes tailles est élevée (Yilmaz et al. 2010). Par conséquent, la disponibilité en proie potentielle est élevée, ce qui permet aux brochets de se nourrir majoritairement de poissons (Yilmaz et al., 2010). Cependant, le Lac de Bambois présente la particularité d'être vidangé régulièrement. Durant ces vidanges, réalisées en moyenne tous les trois ans, s'opère un tri dans les poissons. Ils ne sont pas tous remis dans le lac au moment du remplissage. Par exemple, en décembre 2019, c'est près de 3,5 tonnes ($\approx 51\%$) de poissons qui ont été revendues à des pisciculteurs.

Durant ce travail, la densité de poissons du lac a été estimée grâce aux données provenant de la vidange de 2022. De manière approximative, trois brochets sont présents en moyenne par hectare, pour une biomasse de 5 kg/ha. En comparaison, la densité et la biomasse des autres espèces de poissons y est estimée à 475 individus pour 30,8 kg par hectare. Le brochet est une espèce territoriale dont les individus ne vivent pas en groupe à l'âge adulte (Eklov, 1992). À partir d'un certain âge, ils sont probablement dispersés dans toute l'étendue du lac. Ces informations laisseraient suggérer que la densité de poissons présente dans le lac puisse suffire à l'alimentation des brochets.

4.2. Estimation des groupes d'âge de brochet du lac

Après avoir considéré les brochets en tant que population dans sa globalité, il est important également de diviser cette population en classes d'âge pour comparer les comportements alimentaires de chacune d'elles. Les classes d'âge ont été estimées via la méthode de Schnute et Fournier (1980) (Figure 7). Cependant, cette méthode n'est qu'une approximation des classes d'âge due à plusieurs aspects. Premièrement, il y a une part de subjectivité du scientifique lors de la détermination des longueurs qui limitent les groupes (Schnute & Fournier, 1980). Bien qu'une comparaison à la littérature ait été effectuée afin de choisir des limites de tailles qui appartiennent à des gammes de valeurs déjà observées, une généralisation est compliquée à établir. En effet, les tailles des brochets selon les âges varient de manière significative entre des milieux présentant des caractéristiques environnementales différentes (Chimits, 1956). Deuxièmement, cette méthode est puissante pour déterminer les premières classes d'âge mais devient approximative pour les dernières car différents facteurs entrent alors en jeu pour la croissance des individus (Schnute &

Fournier, 1980). C'est la raison pour laquelle une seule classe rassemble les brochets dans leur quatrième année et plus.

Les plus petits brochets sont mesurés à une douzaine de centimètres (Figure 7). Il n'y a pas de brochet plus petit. Ceci vient du fait que l'échantillonnage fut effectué en novembre 2022 lors de la vidange la plus récente. Dès lors, les jeunes brochets de cette année-là avaient dans les alentours de huit mois et mesuraient d'ores et déjà cette taille.

De plus, les brochets dans leur troisième année (2 +) présentent un effectif plus réduit que les autres classes. Cet effectif pourrait être expliqué par le fait qu'ils sont issus de la période de reproduction ayant eu lieu en mars 2020 qui suivait une vidange au début du mois de décembre 2019. Après chaque vidange, l'IDEF a pour objectif que le lac ait récupéré son niveau d'eau originel pour le mois de mars suivant afin de ne pas influencer sur la reproduction des brochets. Cependant, le remplissage du lac dépend des précipitations et personne ne peut, avec certitude, affirmer combien de temps cela prendra. En comparant ici les fréquences de brochets selon les différentes classes d'âge, il se pourrait que la vidange de 2019 eut un impact sur la reproduction suivante des brochets de 2020.

Enfin, l'effectif des brochets de très grande taille est limité. En effet, aucun d'eux ne dépasse le mètre de long. Ceci pourrait être expliqué par des facteurs externes qui régulent les populations et ne permettraient pas aux brochets de vivre longtemps dans le lac. Par exemple, bien que la pêche sportive pratiquée au lac fonctionne via le principe « catch and release », il est susceptible que les brochets se blessent durant la manipulation. Dans certains cas, les blessures peuvent s'avérer trop graves pour que les brochets puissent s'en remettre. De plus, la vidange joue également un rôle dans la régulation des brochets de grande taille. En effet, de grands brochets ne survivent pas au retrait de l'eau et sont retrouvés envasés au milieu du lac. Ceux qui parviennent à survivre dépensent toutefois un stock important de leur énergie. Ce phénomène, suivi par la période de reproduction suite au remplissage du lac, a des conséquences importantes sur ces brochets de grandes tailles qui en ressortent amaigris. Ceci pourrait également avoir un impact sur le taux de survie des brochets de grande taille au Lac de Bambois.

4.3. Approches isotopiques

4.3.1. *Au regard de l'écosystème*

Au cours de ce travail, il est apparu que les rapports isotopiques d'azote, de carbone et de soufre variaient en fonction des différents organismes de notre écosystème. Ces résultats sont influencés par la position trophique, l'origine et les sources alimentaires de chaque organisme (Figure 9, 10).

Tout d'abord, concernant les producteurs primaires, ils présentent une dichotomie qui peut être mise en évidence. En effet, les roseaux présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ plus négatives que les autres plantes considérées comme les « plantes aquatiques submergées ». Ces valeurs très basses pour les roseaux permettent de caractériser une source de carbone d'origine littorale car les roselières sont situées en zone périphérique du lac. En comparaison, les autres plantes avec des valeurs $\delta^{13}\text{C}$ moins négatives sont, quant à elles, dispersées sur l'ensemble de celui-ci. Ces valeurs s'accordent également avec celles obtenues pour le microphytobenthos et les quelques valeurs de matière organique en suspension mesurée dans ce travail. Cette dichotomie dans les producteurs primaires peut également être soulignée pour les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$. En effet, les roseaux présentent des valeurs moins élevées (voire négatives) que les producteurs primaires qui composent la flore aquatique submergée ou la matière en suspension.

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ sont indicatrices de position trophique mais dans ce cas, elles informent également sur la source. En effet, il existe une différence significative entre les deux groupes de producteurs primaires, suggérant que roseaux et végétation submergée n'utilisent pas les mêmes sources d'azote.

Pour ce qui est du sédiment, les valeurs très négatives de $\delta^{13}\text{C}$ indiquent des apports allochtones d'origine terrestre et/ou une contribution de la roselière, importants au niveau de la matière organique du sédiment. Quant aux valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ sédimentaires, elles sont également assez basses, caractéristique d'un sédiment vaseux riche en matière organique et en H_2S .

Le plancton supérieur à 30 μm , quant à lui, présente également des valeurs basses de $\delta^{13}\text{C}$. Ceci signifie qu'il serait, au même titre que le sédiment, influencé par des apports externes. Les valeurs plus élevées pour le soufre informent sur une source influencée par la colonne d'eau. La matière en suspension présente également des valeurs élevées pour le soufre. Cependant, les valeurs pour le carbone sont moins négatives. Ce qui correspond à des valeurs de source du centre du lac.

Ensuite, les invertébrés présentent également deux groupes distincts en terme de valeurs de $\delta^{13}\text{C}$. D'un côté, les écrevisses américaines présentent des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ moins négatives qui pourraient correspondre à une source alimentaire en provenance de zone périphérique à la roselière (i.e. « centre du lac »). Leur alimentation est assez diversifiée et opportuniste (Veselý et al., 2021), mais semble tout de même majoritairement provenir du centre du lac. Ce style d'alimentation est également interprétable au regard des valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ pour lesquelles il présente des valeurs centrales entre le compartiment benthique ($\delta^{34}\text{S}$ faible) et la colonne d'eau ($\delta^{34}\text{S}$ plus élevé). De l'autre côté de l'espace isotopique, se retrouvent les invertébrés aquatiques et terrestres prélevés près des berges du lac. Ils présentent, selon les valeurs du carbone, une source alimentaire dirigée vers le littoral (i.e. roselière) ou terrestre. Ceci est aisément interprétable par rapport à leur zone de prélèvement. Il est plus surprenant d'avoir cette gamme de valeurs pour les anodontes. Cependant, étant une espèce filtreuse (Lopes-Lima et al., 2014; Shiry et al., 2023) ; ses valeurs isotopiques semblent influencées par les valeurs du plancton et des sédiments, qui sont elles-mêmes très influencées par la zone littorale ou l'apport de matériel d'origine terrestre. Les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ pour les anodontes semblent à la limite entre le benthique et la colonne d'eau. Cependant, les autres invertébrés semblent davantage influencés par le benthique/terrestre (i.e. valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ faibles). Enfin, les poissons présentent des valeurs pour le carbone moins négatives que le sédiment et la roselière. Même si ceci n'est pas l'objectif de ce mémoire, ceci suggère une contribution importante de la végétation flottante et submergée, ainsi probablement que du périphyton et du plancton au fonctionnement de l'écosystème. Néanmoins, afin d'objectiver ces observations, il serait nécessaire de réaliser un modèle de mélange avec un échantillonnage approprié.

Les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ permettent de visualiser que les poissons possèdent une position trophique assez élevée. Les brochets semblent posséder la position trophique la plus élevée du système étudié. Concernant les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$, ils présentent une source orientée vers la zone centrale du lac. Bien qu'une certaine variabilité interne puisse être observée. Ils ont également des valeurs similaires aux autres poissons pour le $\delta^{34}\text{S}$ qui serait alors interprétée comme une alimentation dans la colonne d'eau, influencée par le benthique.

4.3.2. *Au regard de la population de brochets*

Des différences sont également observables au sein de la population de brochets et entre les classes d'âge estimées. Ces variations donnent des informations à plusieurs niveaux quant à l'écologie alimentaire du brochet.

Premièrement, comme visualisé dans la figure 8, les rapports isotopiques calculés pour les trois éléments sont corrélés à la taille des individus. Pour les isotopes de l'azote (Figure 8a), le $\delta^{15}\text{N}$ augmente avec la taille : les individus les plus grands présentent des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ plus élevées que les petits. Sachant que le rapport isotopique de l'azote indique la position trophique des individus (Blanco-Parra et al., 2012; Nawrocki et al., 2020; Post, 2002), une valeur élevée de $\delta^{15}\text{N}$ se réfère à une position trophique élevée alors qu'une valeur plus faible fait référence à une position trophique plus basse d'un individu. Ces résultats s'accordent avec la littérature sur le fait que la position trophique du brochet dans son écosystème augmente au fur et à mesure de sa croissance (Beaudoin et al., 1999). Cette information concorde également avec le fait que les brochets passent par différents stades d'alimentation (planctonophage et entomophage) avant d'atteindre leur régime alimentaire carnivore (Chodorowska & Chodorowski, 1975; Embury, 2015; Gres, 1995; Scott & Crossman, 1973). Certains aspects morphologiques, comme l'amplitude de l'ouverture buccale, peuvent s'avérer limitants par rapport à son alimentation (P. Hart & Hamrin, 1988). En effet, l'optimum de taille pour les proies du brochet est évalué entre un tiers et la moitié de sa propre longueur (Scott & Crossman, 1973), bien que pour les brochets de grand taille, il est plus probable que les cibles soient plus petites en raison du coût énergétique et de la disponibilité de la proie. Ces connaissances mettent en exergue que le régime carnivore du brochet prend du temps à s'établir.

Deuxièmement, dans certaines conditions les analyses des isotopes stables de l'azote peuvent, en supplément d'informer sur la position trophique, être indicatrices de source. On peut donc, sur base de la figure 8a, considérer que les sources de nourriture des brochets évoluent en fonction de la taille.

Cette information est confirmée par l'analyse des valeurs isotopiques du carbone qui informent, quant à elles, essentiellement sur la source alimentaire du brochet. Celle-ci varie en fonction de la taille des brochets. La tendance entre ces deux variables souligne un enrichissement de ^{13}C chez les individus de notre échantillon dont la taille varie entre 200 et 300 mm (longueur totale) avant

de laisser place à un appauvrissement pour les individus de plus grande taille. L'explication serait qu'à des stades précoces, les brochets se nourrissent des proies venant du littoral, influencées par la roselière, cette information s'accorde avec la littérature (Kamler, 2002; Nyqvist et al., 2020). Par la suite, les brochets vont progressivement se déplacer vers la zone centrale du lac pour rechercher de la nourriture et donc dépendre du réseau trophique plus influencé par la présence de végétation submergée. Ce comportement permet d'améliorer leur taux de croissance et leur fitness (Kamler, 2002; Nyqvist et al., 2020). Enfin, à partir de 40 cm environ, l'appauvrissement en ^{13}C peut être expliqué par le fait que les brochets de cette taille présenteraient davantage d'apports alimentaires d'origine littorale. Ces valeurs reflétant un appauvrissement en ^{13}C pourraient également être interprétées comme une augmentation de la contribution terrestre dans l'alimentation du brochet.

Cependant, cette différenciation nette dans les sources alimentaires en fonction de la taille n'est pas autant remarquable dans les valeurs obtenues pour le $\delta^{34}\text{S}$. Alors que celui-ci est, en parallèle du $\delta^{13}\text{C}$, également un indicateur de source, les résultats obtenus ne montrent pas la même tendance (Figure 8c). En effet, bien qu'une relation linéaire significative ait été établie entre les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ et la taille des individus, cette relation semble stagner bien qu'une légère diminution des valeurs de $\delta^{34}\text{S}$ puisse apparaître au cours de la croissance. Cet appauvrissement pourrait tout de même être interprété comme un apport benthique ou littoral plus important en fonction de la longueur.

4.3.3. Niche trophique et recouvrement de niche

Pour rappel, les niches isotopiques peuvent servir de proxy afin d'étudier la niche trophique d'une espèce (Layman et al., 2007). Les niches obtenues pour les différentes classes d'âge estimées présentent, globalement, des différences de surface, de position et d'orientation (Figure 11, 12). Cette variabilité fait référence à des différences au niveau de la niche trophique des individus, au niveau du comportement alimentaire ou fait référence à un changement d'habitat (Flaherty & Ben-David, 2010).

Pour ce qui est des niches formées dans l'espace isotopique constitué de l'azote et du carbone (Figure 11), la différence d'orientation, de position et de surface peut être visualisée. Premièrement, la niche isotopique des brochets 0+ présente des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ relativement basse. Cette niche va évoluer pour les individus appartenant à la classe des 1+ avec une augmentation par rapport aux deux variables. La niche des brochets 2+, quant à elle, présente une augmentation des

valeurs de $\delta^{15}\text{N}$. De manière générale, ces trois niches présentent des tailles et des métriques similaires. Un léger recouvrement existe entre les niches de classes d'âge successives. La niche isotopique des brochets 3 + est, quant à elle, différente. Elle présente des valeurs plus élevées de $\delta^{15}\text{N}$ et plus basse de $\delta^{13}\text{C}$. La taille de la niche est également plus grande. Cette différence est due à une valeur plus élevée pour la métrique de distance moyenne au centroïde. Ce qui révèle la présence d'individus aux valeurs extrêmes. Cette information s'accorde avec la littérature sur le point qu'une spécialisation individuelle envers un certain type de proie peut être observé chez les brochets (Beaudoin et al., 1999). De plus, en tant que prédateur opportuniste, son régime alimentaire peut présenter une certaine diversité (Harvey, 2009; Pedreschi et al., 2015). Il est donc imaginable que ces individus, à l'instar des autres brochets, possèdent des sources alimentaires différentes. En conclusion, pour l'espace isotopique formé des variables $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$, les niches trophiques des individus diffèrent en fonction de l'âge. Cette différence est d'autant plus marquée entre les brochets des trois années les plus récentes (0 +, 1 + et 2 +) et les brochets plus âgés. En effet, il n'y a aucun recouvrement entre les niches plus jeunes et celle plus âgée.

Ensuite, quant aux niches formées à partir des valeurs isotopiques de l'azote et du soufre (Figure 12), elles semblent présenter des formes et des orientations similaires. Les niches des trois classes d'âge les plus récentes ne varient pas selon les valeurs de $\delta^{34}\text{S}$. Seul un enrichissement de ^{15}N peut être observé entre les brochets 0 +, 1 + et 2 +. Les brochets appartenant à la classe d'âge 3 + présentent, en addition de l'augmentation des valeurs de $\delta^{15}\text{N}$, un appauvrissement de ^{34}S . Les brochets dans leur première et deuxième année présentent des niches de tailles similaires. Cependant, cette niche s'agrandit pour les brochets dans leur troisième année. Une valeur élevée de la métrique de distance moyenne au plus proche voisin indique que cet agrandissement de niche est dû à une variabilité interne élevée. La valeur de cette donnée peut, cependant, être influencée par un effectif plus réduit. Ce qui est le cas pour ce groupe de brochets 2 +. Quant aux brochets dans leur quatrième année et plus, ils présentent une niche isotopique à nouveau plus grande que les trois autres groupes. Cette valeur est associée à une distance moyenne au centroïde élevée. Il y a, par conséquent, présence d'individus aux valeurs extrêmes dans ce groupe. Ces données rejoignent l'interprétation faite sur l'espace isotopique formé de $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$.

Par conséquent, l'interprétation globale est qu'il existe une diversité trophique entre les différentes classes d'âge des brochets. Cette information est répandue dans la littérature. Les niches trophiques

des brochets de classes d'âge récentes (0 +, 1 + et 2 +) ont une taille généralement assez faible. Ceci est conséquent à une faible variabilité interne du groupe. Les brochets de ces tranches d'âge présentent le même régime alimentaire, sans spécialisation individuelle. Cependant, pour les brochets plus âgés, le niche trophique s'agrandit. Les valeurs basses de distance moyenne au plus proche voisin indiquent qu'à partir de leur quatrième année, les brochets présenteraient alors un régime alimentaire qui ne connaîtrait plus de grand changement. La présence d'individus aux valeurs isotopiques extrêmes peut être la conséquence d'une augmentation de la compétition alimentaire à partir de cet âge, étant donné que le régime alimentaire se stabilise. La solution appliquée par les brochets pour éviter la compétition interspécifique serait la spécialisation individuelle dans des régimes alimentaires alternatifs.

4.3.4. Position trophique

L'analyse de position trophique basée sur les plantes aquatiques submergées (Renoncule aquatique, Potamot, et Hydrodyction) et les roseaux montre une augmentation progressive de la position trophique des brochets avec l'âge. Les brochets de classe 0 + ont une position trophique relativement basse, ce qui indique qu'ils se nourrissent principalement d'organismes situés à des niveaux trophiques bas, tels que les invertébrés aquatiques, par exemple. Au fur et à mesure qu'ils grandissent, leur régime alimentaire évolue vers des proies plus grandes ayant des positions trophiques plus élevées, comme d'autres poissons ou de plus gros invertébrés. Cela se traduit par une élévation progressive de leur position trophique, qui culmine pour les individus dans leur quatrième année et plus, suggérant qu'ils occupent une position de prédateur au sommet de la chaîne alimentaire du lac.

Ces résultats d'augmentation graduelle de la position trophique des brochets au cours de l'ontogénie sont corrélés avec les informations qui peuvent être retrouvées dans la littérature scientifique (Beaudoin et al., 1999; Chodorowska & Chodorowski, 1975; Embury, 2015; Gres, 1995; Scott & Crossman, 1973).

4.4. Réflexion sur la question scientifique

Pour rappel, la question de recherche de ce mémoire est : Quelle est la position trophique de la population de brochet au Lac de Bambois ? Quelles sont les tendances de variation au sein de la population ? Sur base de ces résultats, est-ce qu'une gestion pourrait être mise en place afin de préserver l'équilibre de cet écosystème ?

La position trophique des brochets dans le Lac de Bambois est influencée par leurs tailles et les sources alimentaires disponibles. Les brochets, mesurant entre 15 et 50 cm, montrent une tendance à s'alimenter avec des sources de nourriture en provenance du centre du lac. Cependant, à partir de 54 cm, les brochets de notre échantillon semblent présenter une niche trophique plus large pour laquelle un attrait vers les organismes d'origine littorale voire terrestre devient possible. La population de brochet ne semble pas excessive par rapport aux autres densités de poissons présents dans le lac ainsi que par rapport aux densités de brochet qui peuvent être trouvées dans la littérature (Carlander, 1955; Jolley et al., 2008). Ceci peut être expliqué par le phénomène de cannibalisme qui intervient fréquemment chez les brochets juvéniles. Elle permet une autorégulation de la population lorsque les ressources alimentaires disponibles ne sont pas suffisantes (Bry, et al., 1992; Gres et al., 1996). Dans le cas du Lac de Bambois, le cannibalisme pourrait également apparaître entre les brochets de grandes tailles, qui présentent un attrait pour les ressources littorales, et les jeunes brochets qui sont présents dans cette zone. Une régulation involontaire des brochets plus âgés est également effective lors des vidanges ainsi que lors des activités de pêche sportive.

La mise en place d'une gestion vis-à-vis du brochet est une question importante aux vues des conséquences que cela peut entraîner sur l'équilibre de l'écosystème entier (Jacobson & Anderson, 2007; Søndergaard et al., 1997; Thao et al., 2016). Au vu de la densité de brochets du lac, en comparaison avec les autres communautés de poissons, les résultats ne nous montrent pas que la population de brochets ait besoin d'être gérée. La taille de la population peut, cependant, continuer à être surveillée au travers des prochaines vidanges. S'il venait à apparaître, au cours du temps, une augmentation de la densité de brochets mesurant plus de 54 cm, une régulation de cette tranche de taille pourrait alors être nécessaire pour réduire la compétition intraspécifique et ainsi minimiser les spécialisations du régime alimentaire envers des proies d'origine terrestre comme les amphibiens ou les jeunes oiseaux aquatiques.

5. Conclusions

L'étude de l'écologie de la population de brochets du Lac de Bambois, via l'analyse des isotopes stables, révèle des variations alimentaires liées à l'âge et à la taille des individus. Les jeunes brochets occupent des niches trophiques étroites, plutôt littorale (i.e. roselière) au début et de plus en plus liée à la végétation submergée (moins littorale) par la suite. Les brochets adultes montrent une plus grande diversité alimentaire individuelle, avec une tendance à une dépendance de source littorale et/ou terrestre chez certains individus. Cette diversité trophique est liée à leur comportement solitaire et territorial et leur permet de s'adapter à des changements de disponibilité des proies et à faire face à la compétition intraspécifique.

La position trophique des brochets du Lac de Bambois augmente avec l'augmentation de la taille des brochets jusqu'à un certain point. En effet, ils passent d'un régime basé sur des proies de bas niveau trophique à un régime carnivore à mesure qu'ils grandissent. Les brochets plus âgés deviennent des prédateurs au sommet de la chaîne alimentaire du lac.

La population de brochets est soumise à différentes pressions comme la pêche sportive, les vidanges, potentiellement le cannibalisme ainsi que d'autres pressions environnementales qui régulent automatiquement la population de brochet et limitent la taille maximale atteinte par les plus grands individus. Avec une densité moyenne et une biomasse estimée par hectare à environ 3 individus pour 5 kg lors de la vidange de 2022, une gestion supplémentaire de la population de brochet ne semble pas nécessaire. Cependant, il est intéressant de garder à l'œil les effectifs de brochets durant les prochaines vidanges car une augmentation d'effectif des brochets mesurant plus de 54 cm pourrait avoir des conséquences sur les autres communautés du lac. À l'avenir, il serait intéressant de mettre une nouvelle étude trophique en place dans le lac avec une prise des échantillons à la suite de la période des reproductions des brochets pour pouvoir évaluer les dynamiques trophiques qui se créent au niveau des frayères et ainsi repérer des possibles prédateurs du brochet sur d'autres espèces. Une étude sur l'impact exact de la vidange sur les populations de poissons du lac pourrait également permettre de mieux comprendre les dynamiques de pression sur les brochets de grande taille. Enfin, il pourrait également être intéressant d'évaluer les conséquences exactes de la vidange sur le succès reproductif des brochets durant la fraie suivante.

6. Bibliographie

Articles scientifiques

Alp, A., Yeğen, V., Apaydin Yağci, M., Uysal, R., Biçen, E., & Yağci, A. (2008). Diet composition and prey selection of the pike, *Esox lucius*, in Çivril Lake, Turkey. *Journal of Applied Ichthyology*, 24, 670-677. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01119.x>

Bearhop, S., Adams, C. E., Waldron, S., Fuller, R. A., & Macleod, H. (2004). Determining trophic niche width : A novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology*, 73(5), 1007-1012. <https://doi.org/10.1111/j.0021-8790.2004.00861.x>

Beaudoin, C. P., Tonn, W. M., Prepas, E. E., & Wassenaar, L. I. (1999). Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*) : An isotope and dietary analysis. *Oecologia*, 120(3), 386-396. <https://doi.org/10.1007/s004420050871>

Billard, R. (1983). *Le brochet : Gestion dans le milieu naturel et d'élevage*.

Blanco-Parra, M.-P., Galván-Magaña, F., Márquez-Farías, J. F., & Niño-Torres, C. A. (2012). Feeding ecology and trophic level of the banded guitarfish, *Zapteryx exasperata*, inferred from stable isotopes and stomach contents analysis. *Environmental Biology of Fishes*, 95(1), 65-77. <https://doi.org/10.1007/s10641-011-9862-7>

Brown, G. E., Godin, J.-G. J., & Pedersen, J. (1999). Fin-flicking behaviour : A visual antipredator alarm signal in a characin fish, *Hemigrammus erythrozonus*. *Animal Behaviour*, 58(3), 469-475. <https://doi.org/10.1006/anbe.1999.1173>

Bruslé, J., & Quignard, J. P. (2001). *Biologie des poissons d'eau douce européens*. Édition Tech & Doc, 625 p.

Bry, C., Basset, E., Rognon, X., & Bonamy, F. (1992). Analysis of sibling cannibalism among pike, *Esox Lucius*, juveniles reared under semi-natural conditions. *Environnemental Biology of fishes*, 35, 75-84.

Carlander, K. D. (1955). The Standing Crop of Fish in Lakes. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 12(4), 543-572.

Casselman, J. M., & Lewis, C. A. (1996). Habitat requirements of northern pike. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53(Suppl.1), 161-174.

- Cathcart, C. N., Dunker, K. J., Quinn, T. P., Sepulveda, A. J., Von Hippel, F. A., Wizik, A., Young, D. B., & Westley, P. A. H. (2019). Trophic plasticity and the invasion of a renowned piscivore : A diet synthesis of northern pike (*Esox lucius*) from the native and introduced ranges in Alaska, U.S.A. *Biological Invasions*, 21(4), 1379-1392. <https://doi.org/10.1007/s10530-018-1909-7>
- Caut, S., Angulo, E., & Courchamp, F. (2009). Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$) : The effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, 46(2), 443-453. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x>
- Chimits, P. (1956). Le Brochet. *Bulletin Français de Pisciculture*, 180, 81-96. <http://dx.doi.org/10.1051/kmae:1956006>
- Chodorowska, W., & Chodorowski, A. (1975). Substitution d'éléments de la diète chez les alevins de poissons carnassiers. *SIL Proceedings*, 19(4), 2556-2562.
- Craig, J. F. (2008). A short review of pike ecology. *Hydrobiologia*, 601(1), 5-16. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9262-3>
- Crossman, E. J. (1996). Taxonomy and distribution. In *Pike : Taxonomy and Exploitation*.
- Darchambeau, F., Demol, T., Dumonceau, F., Benitez, J.-P., Kestemont, P., & Ovidio, M. (2022). La liste rouge des espèces de poissons menacées de Wallonie, révision 2022. *Service Public de Wallonie*.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Carbon isotopic evidence for different feeding patterns in two hydrax species occupying the same habitat. *Science*, 201, 906-908.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1981). Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 45, 341-351.
- Dessborn, L., Elmberg, J., & Englund, G. (2011). Pike predation affects breeding success and habitat selection of ducks : Pike predation on breeding ducks. *Freshwater Biology*, 56(3), 579-589. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02525.x>
- Dorier, A. (1938). A propos de l'oeuf et de l'alevin de brochet. *Bulletin Français de Pisciculture*, 110, 61-73. <https://doi.org/10.1051/kmae:1938014>
- Eklov, P. (1992). Group foraging versus solitary foraging efficiency in piscivorous predators : The perch, *Perca fluviatilis*, and pike, *Esox lucius*, patterns. *Animal Behaviour*, 44, 313-326.

- Embody, G. C. (2015). *The Ecology, Habits And Growth Of The Pike, Esox Lucius*. Sagwan Press. 204 p.
- Flaherty, E. A., & Ben-David, M. (2010). Overlap and partitioning of the ecological and isotopic niches. *Oikos*, 119, 1409-1416. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2010.18259>.
- France, R. L., & Peters, R. H. (1997). Ecosystem differences in the trophic enrichment of ^{13}C in aquatic food webs. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 54, 1255-1258.
- Frederich, B., Michel, L., Zaetydyt, E., Lingfo Bolaya, R., Lavitra, T., Parmentier, E., & Lepoint, G. (2017). Comparative Feeding Ecology of Cardinalfishes (Apogonidae) at Toliara Reef, Madagascar. *Zoological Studies*, 56. <https://doi.org/10.6620/ZS.2017.56-10>
- Frost, W. E. (1954). The Food of Pike, *Esox lucius* L., in Windermere. *The Journal of Animal Ecology*, 23(2), 339. <https://doi.org/10.2307/1985>
- Fuiman, L. A. (1994). The interplay of ontogeny and scaling in the interactions of fish larvae and their predators. *Journal of Fish Biology*, 45(Supplement A), 55-79.
- Fuiman, L. A., & Higgs, D. M. (1997). Ontogeny, growth and the recruitment process. In R. C. Chambers & E. A. Trippel (Éds.), *Early Life History and Recruitment in Fish Populations* (p. 225-249). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1439-1_8
- Gres, P. (1995). Aspects quantitatifs de l'alimentation zooplanctonophage et entomophage de brochets en élevage intensif. *Ichthyophysiologica Acta*, 18, 1-21.
- Gres, P., Lim, P., & Belaud, A. (1996). Influence de la densité initiale de larves de brochet (*Esox lucius* L., 1758) en élevage intensif sur la survie, la croissance et la consommation journalière de nourriture (zooplancton, Chaoboridés). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 343, 153-174. <https://doi.org/10.1051/kmae:1996013>
- Hart, P., & Hamrin, S. F. (1988). Pike as a Selective Predator. Effects of Prey Size, Availability, Cover and Pike Jaw Dimensions. *Oikos*, 51(2), 220-226. <https://doi.org/10.2307/3565645>
- Hart, P. J. B., & Connellan, B. (1984). Cost of prey capture, growth rate and ration size in pike, *Esox lucius* L., as functions of prey weight. *Journal of Fish Biology*, 25(3), 279-292. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1984.tb04876.x>
- Harvey, B. 2009. A biological synopsis of northern pike (*Esox lucius*). *Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci.* 2885: v + 31 p.

- Heuvel, C. E., Zhao, Y., & Fisk, A. T. (2023). Influence of spatial and temporal variation on establishing stable isotope baselines of $\Delta^{15}\text{N}$, $\Delta^{13}\text{C}$, and $\Delta^{34}\text{S}$ in a large freshwater lake. *Freshwater Biology*, 68(5), 806-820. <https://doi.org/10.1111/fwb.14065>
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities : SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R: Bayesian isotopic niche metrics. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595-602. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01806.x>
- Jacobson, P. C., & Anderson, C. S. (2007). Optimal Stocking Densities of Walleye Fingerlings in Minnesota Lakes. *North American Journal of Fisheries Management*, 27(2), 650-658. <https://doi.org/10.1577/M05-166.1>
- Jolley, J. C., Willis, D. W., Debates, T. J., & Graham, D. D. (2008). The effects of mechanically reducing northern pike density on the sport fish community of West Long Lake, Nebraska, USA. *Fisheries Management and Ecology*, 15(4), 251-258. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2400.2008.00609.x>
- Jönsson, M., Hylander, S., Ranåker, L., Nilsson, P. A., & Brönmark, C. (2011). Foraging success of juvenile pike *Esox lucius* depends on visual conditions and prey pigmentation. *Journal of Fish Biology*, 79(1), 290-297. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2011.03004.x>
- Juanes, F., Buckel, J. A., & Scharf, F. S. (2002). Feeding Ecology of Piscivorous Fishes. In *Handbook of Fish Biology and Fisheries: Vol. 1 : Fish Biology* (p. 267-283). Blackwell.
- Kamler, E. (2002). Ontogeny of yolk-feeding fish : An ecological perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12, 79-103.
- Kapuscinski, K. L., Crane, D. P., & Gronda, T. (2022). Prey selection and time to consumption differ between congeneric muskellunge and northern pike. *Journal of Great Lakes Research*, 48(4), 1087-1092. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2022.05.008>
- Lacroix, G., & Danger, M. (2008). Des réseaux trophiques au fonctionnement des écosystèmes lacustres : Vers une intégration de l'hétérogénéité et de la complexité. *Revue des sciences de l'eau*, 21(2), 155-172. <https://doi.org/10.7202/018464ar>
- Lalier, C. (1996). Le lac de Bambois ou le phénix renaissant de ses cendres. *Parcs & Réserves*, 51(2), 13-16.

Lannoy, M. (1996). Intérêt botanique du lac de Bambois. *Parcs & Réserves*, 51(2), 17-19.

Layman, C. A., Araujo, M. S., Boucek, R., Hammerschlag-Peyer, C. M., Harrison, E., Jud, Z. R., Matich, P., Rosenblatt, A. E., Vaudo, J. J., Yeager, L. A., Post, D. M., & Bearhop, S. (2012). Applying stable isotopes to examine food-web structure: An overview of analytical tools. *Biological Reviews*, 87(3), 545-562. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00208.x>

Layman, C. A., Arrington, D. A., Montaña, C. G., & Post, D. M. (2007). Can stable isotope ratios provide for community-wide measures of trophic structure? *Ecology*, 88(1), 42-48.

Lopes-Lima, M., Lima, P., Hinzmann, M., Rocha, A., & Machado, J. (2014). Selective feeding by *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1771): The effects of seasonal changes and nutritional demands. *Limnologica*, 44, 18-22. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.07.001>

Lorenzoni, M., Corboli, M., Dörr, A. J. M., Giovinazzo, G., Selvi, S., & Mearelli, M. (2002). Diets of *Micropterus salmoides* Lac. And *Esox lucius* L. in lake Trasimeno (Umbria, Italy) and their diet overlap. *Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture*, 365/366, 537-547. <https://doi.org/10.1051/kmae:2002050>

Margenau, T. (1995). *Stunted northern pike : A case history of community manipulations and field transfer. Report 169 [1995]* (169).

McCutchan, J. H., Lewis, W. M., Kendall, C., & McGrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102(2), 378-390. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>

McKechnie, A. E. (2004). Stable isotopes : Powerful new tools for animal ecologists. *South African Journal of Science*, 100, 131-134.

Mérő, T. O. (2014). Diet in Pike (*Esox lucius*) in Northwestern Vojvodina (Serbia). *Natura Croatica*, 23(1), 27-34.

Mittelbach, G. G., & Persson, L. (1998). The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 1454-1465.

Nawrocki, B., McLeod, A. M., Hussey, N. E., Colborne, S. F., Del Papa, J., & Fisk, A. T. (2020). Assessing trophic position quantification methods for three piscivorous freshwater fish using stable isotopes and stomach contents. *Journal of Great Lakes Research*, 46(3), 578-588. <https://doi.org/10.1016/j.jglr.2020.03.017>

- Nilsson, J., Engstedt, O., & Larsson, P. (2014). Wetlands for northern pike (*Esox lucius* L.) recruitment in the Baltic Sea. *Hydrobiologia*, 721(1), 145-154. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1656-9>
- Nilsson, P. A., & Brönmark, C. (2000). Prey vulnerability to a gape-size limited predator : Behavioural and morphological impacts on northern pike piscivory. *Oikos*, 88(3), 539-546. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2000.880310.x>
- Nyqvist, M. J., Cucherousset, J., Gozlan, R. E., Beaumont, W. R. C., & Britton, J. R. (2020). Dispersal strategies of juvenile pike (*Esox lucius* L.) : Influences and consequences for body size, somatic growth and trophic position. *Ecology of Freshwater Fish*, 29(2), 377-383. <https://doi.org/10.1111/eff.12521>
- Ovidio, M., & Philippart, J. C. (2005). Long range seasonal movements of northern pike (*Esox lucius* L.) in the barbel zone of the River Ourthe (River Meuse basin, Belgium). *Rome, FAO/COISPA*. 191-202.
- Pedreschi, D., Mariani, S., Coughlan, J., Voigt, C. C., O'Grady, M., Caffrey, J., & Kelly-Quinn, M. (2015). Trophic flexibility and opportunism in pike *Esox lucius*. *Journal of Fish Biology*, 87(4), 876-894. <https://doi.org/10.1111/jfb.12755>
- Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18, 293-320.
- Phillips, D. L., & Koch, P. L. (2002). Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, 130(1), 114-125. <https://doi.org/10.1007/s004420100786>
- Pinel-Alloul, B., Mazumber, A., Lacroix, G., & Lazzaro, X. (2005). Les réseaux trophiques lacustres : Structure, fonctionnement, interactions et variations spatio-temporelles. *Revue des sciences de l'eau*, 11, 163-197. <https://doi.org/10.7202/705337ar>
- Polis, G. A. (1988). Exploitation Competition and the Evolution of Interference, Cannibalism, and Intraguild Predation in Age/Size-Structured Populations. In B. Ebenman & L. Persson (Éds.), *Size-Structured Populations* (p. 185-202). Springer Berlin Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-74001-5_13
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position : Models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718. [https://doi.org/10.1890/0012-9658\(2002\)083\[0703:USITET\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2)

R Core Team. (2024). *R: A language and environment for statistical computing* (Version 4.4.0) [Logiciel]. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>

Sandlund, O. T., Museth, J., & Øistad, S. (2016). Migration, growth patterns, and diet of pike (*Esox lucius*) in a river reservoir and its inflowing river. *Fisheries Research*, 173, 53-60. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.08.010>

Schnute, J., & Fournier, D. (1980). A New Approach to Length-Frequency Analysis : Growth Structure. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(9), 1337-1351. <https://doi.org/10.1139/f80-172>

Schoener, T. W. (1971). Theory of Feeding Strategies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 2(1), 369-404. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.02.110171.002101>

Scott, W.B., and Crossman, E.J. (1973). Freshwater Fishes of Canada. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 184. 966 p.

Sepulveda, A. J., Rutz, D. S., Ivey, S. S., Dunker, K. J., & Gross, J. A. (2013). Introduced northern pike predation on salmonids in southcentral Alaska. *Ecology of Freshwater Fish*, 22(2), 268-279. <https://doi.org/10.1111/eff.12024>

Sharma, C. M., & Borgstrøm, R. (2008). Shift in density, habitat use, and diet of perch and roach : An effect of changed predation pressure after manipulation of pike. *Fisheries Research*, 91(1), 98-106. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.11.011>

Sharp, Z. D. (2017). *Principles of Stable Isotope Geochemistry* (2nd Edition).

Shiry, N., Derakhshesh, N., Alavinia, S. J., Pouladi, M., Falco, F., & Faggio, C. (2023). Anodonta cygnea, a freshwater swan mussel, exposed to diazinon : Toxicity thresholds in behaviour and physiology. *Veterinary Research Communications*, 47(3), 1303-1319. <https://doi.org/10.1007/s11259-023-10078-1>

Solman, V. E. F. (1945). The Ecological Relations of Pike, *Esox Lucius*, L., and Waterfowl. *Ecology*, 26(2), 157-170. <https://doi.org/10.2307/1930821>

Søndergaard, M., Jeppesen, E., & Berg, S. (1997). Pike (*Esox lucius* L.) stocking as a biomanipulation tool 2. Effects on lower trophic levels in Lake Lyng, Denmark. In L. Kufel, A. Prejs, & J. I. Rybak (Éds.), *Shallow Lakes '95* (p. 319-325). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-011-5648-6_33

Thao, C., Mosindy, T. E., & Venturelli, P. A. (2016). Fish community changes in Shoal Lake, Canada, following the overexploitation of a top predator. *Journal of Freshwater Ecology*, 31(3), 443-450. <https://doi.org/10.1080/02705060.2016.1173120>

Trabelsi-Zouari, A. T. (2011). *Effet intra-ponte du moment d'éclosion sur la morphologie, la croissance et l'efficacité métabolique des larves de brochet *Esox lucius* et de carpe commune *Cyprinus carpio** [Sciences Agricoles]. Université Henri Poincaré - Nancy 1.

Vander Zanden, M. J., Cabana, G., & Rasmussen, J. B. (1997). Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1142-1158.

Vander Zanden, M. J., & Rasmussen, J. B. (1999). Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, 80(4), 1395–1404.

Venturelli, P. A., & Tonn, W. M. (2006). Diet and Growth of Northern Pike in the Absence of Prey Fishes : Initial Consequences for Persisting in Disturbance-Prone Lakes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135(6), 1512-1522. <https://doi.org/10.1577/T05-228.1>

Veselý, L., Ruokonen, T. J., Weiperth, A., Kubec, J., Szajbert, B., Guo, W., Ercoli, F., Bláha, M., Buřič, M., Hämäläinen, H., & Kouba, A. (2021). Trophic niches of three sympatric invasive crayfish of EU concern. *Hydrobiologia*, 848(3), 727-737. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04479-5>

Winfield, I. J., Fletcher, J. M., & Ben James, J. (2012). Long-term changes in the diet of pike (*Esox lucius*), the top aquatic predator in a changing Windermere : Long-term changes in pike diet. *Freshwater Biology*, 57(2), 373-383. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2011.02607.x>

Winter, E. R., Nyqvist, M., & Britton, J. R. (2019). Non-lethal sampling for stable isotope analysis of pike *Esox lucius* : How mucus, scale and fin tissue compare to muscle. *Journal of Fish Biology*, 95(3), 956-958. <https://doi.org/10.1111/jfb.14059>

Yilmaz, M., Gaffaroglu, M., Polat, N., & Emiroglu, O. (2010). The dietary regime of the pike in lake Uluabat. *Journal of Animal and Veterinary Advances*, 9(3), 651-653.

Sites internet

444—Etang de bambois. (2010). Biodiversité en Wallonie. <http://biodiversite.wallonie.be/fr/444-etang-de-bambois.html?IDD=251659303&IDC=1881>

Lac de Bambois (Réalisateur). (2022). *La vidange du lac de Bambois 2022 [Vidéo]* [Enregistrement vidéo]. Youtube. <https://www.youtube.com/watch?v=uBrNXYf4MFU&t=418s>

Lac de Bambois : Les algues bleues empêchent la baignade. (2019). [Émission]. In *JT 19h30*. RTBF. <https://auvio.rtbf.be/media/journal-televisé-sujet-par-sujet-lac-de-bambois-les-algues-bleues-empechent-la-baignade-2535037>

Législation/Site Natura 2000 « forêts et lac bambois ». (2014). Portail environnement de Wallonie. <http://environnement.wallonie.be/legis/consnat/natura066.html>

Les isotopes. (2023). IAEA. <https://www.iaea.org/fr/themes/les-isotopes>

NaturaServe. (2018). *Esox lucius* (amended version of 2013 assessment). In *The IUCN Red List of Threatened Species*. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2018-2.RLTS.T135631A133427422.en>

Vidange du lac de Bambois : Des milliers de poissons transférés vers un étang. (2022, novembre). RTBF actus. <https://www.rtbf.be/article/vidange-du-lac-de-bambois-des-milliers-de-poissons-transferes-vers-un-etang-11101325>

Packages Rstudio

Jackson, A.L., Parnell, A.C., Inger R., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER – Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80, 595-602.

Mangiafico, S.S. (2016). Summary and Analysis of Extension Program Evaluation in R, version 1.20.07, revised 2024. rcompanion.org/handbook/. (Pdf version: rcompanion.org/documents/RHandbookProgramEvaluation.pdf.)

Ogle, D.H., Doll, J.C., Wheeler, A.P., & Dinno, A. (2023). FSA: Simple Fisheries Stock Assessment Methods. R package version 0.9.5, <https://fishr-core-team.github.io/FSA/>.

Quezada-Romegialli, C., Jackson, A.L., Hayden, B., Kahilainen, K.K., Lopes, C., & Harrod, C. (2018). tRophicPosition: Bayesian Trophic Position Calculation with Stable Isotopes. R package version 0.8.0. <https://cran.r-project.org/package=tRophicPosition> doi:[10.5281/zenodo.1161826](https://doi.org/10.5281/zenodo.1161826)

Wickham, H. (2016). *ggplot2: Elegant Graphics for Data Analysis*. Springer-Verlag New York.

Wickham, H., & Bryan, J. (2023). *readxl: Read Excel Files*. <https://readxl.tidyverse.org>, <https://github.com/tidyverse/readxl>.

Wickham, H., & Henry, L. (2023). *purrr: Functional Programming Tools*. R package version 1.0.2, <https://github.com/tidyverse/purrr>.

Wickham, H., François, R., Henry, L., Müller, K., & Vaughan, D. (2023). *dplyr: A Grammar of Data Manipulation*. R package version 1.1.4, <https://github.com/tidyverse/dplyr>, <https://dplyr.tidyverse.org>.

Wickham, H., Vaughan, D., & Girlich, M. (2024). *tidyr: Tidy Messy Data*. R package version 1.3.1, <https://github.com/tidyverse/tidyr>, <https://tidyr.tidyverse.org>.