



HAL
open science

Utilisation des coefficients des courbes de Von Bertallanfy pour l'étude de la croissance des medakas (expérimental) et des corégones (in situ dans le Léman) en fonction de facteurs biotiques et abiotiques

Simon Bazin, Orlane Anneville, Isabelle Domaizon, Chloé Goulon, Jean Guillard, Martin Daufresne

► To cite this version:

Simon Bazin, Orlane Anneville, Isabelle Domaizon, Chloé Goulon, Jean Guillard, et al.. Utilisation des coefficients des courbes de Von Bertallanfy pour l'étude de la croissance des medakas (expérimental) et des corégones (in situ dans le Léman) en fonction de facteurs biotiques et abiotiques. [Rapport Technique] ECLA; UMR CARTELE. 2020. hal-03145647

HAL Id: hal-03145647

<https://hal.science/hal-03145647>

Submitted on 18 Feb 2021

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Utilisation des coefficients des courbes de Von Bertalanffy pour l'étude de la croissance des medakas (expérimental) et des corégones (*in situ* dans le Léman) en fonction de facteurs biotiques et abiotiques



Simon Bazin
Orlane Anneville
Isabelle Domaizon
Chloé Goulon
Jean Guillard
Martin Daufresne

INRAE

UMR CARTELE – 74200 Thonon les bains



UMR RECOVER – 13100 Le Tholonet



Année 2020

Préambule

Initialement, l'étude des courbes de croissance en fonction de facteurs biotiques et abiotiques devait être réalisée sur des espèces piscicoles et zooplanctoniques. Les données concernant les poissons permettaient d'ajuster ces courbes de croissance soit à différentes conditions d'élevage (medaka en expérimental) soit à différentes cohortes (corégone *in situ*). En revanche, les données disponibles concernant les espèces zooplanctoniques ne permettaient pas d'obtenir une taille à un stade donné de l'ontogenèse, empêchant alors l'ajustement des courbes de croissance à différentes cohortes. En effet, l'échantillonnage réalisé en amont était trop diffus, mélangeant plusieurs générations de daphnies par date de prélèvement. Ainsi, dans cette étude, seul le modèle poisson a été utilisé.

Par ailleurs, ce projet a été réalisé dans un contexte exceptionnel en raison de la présence du coronavirus, provoquant un confinement total du 17 mars 2020 au 11 mai 2020. Le télétravail était ensuite privilégié pour limiter au maximum les contacts physiques et la circulation du virus. Ainsi, la totalité de ce projet (analyses des données, interprétations des résultats et rédaction du rapport) a été réalisée à distance, impliquant quelques difficultés de communication entre collaborateurs.

Sommaire

I. Introduction	9
II. Matériels et méthodes	11
1. Étude de l'interaction entre la température et la ressource sur la croissance des medakas (expérience de laboratoire).....	11
a) Matériel biologique et condition d'élevage	11
b) Mesure de la croissance	11
c) Mesure de la condition physique	12
d) Traitements statistiques.....	12
2. Étude de l'influence de facteurs biotiques et abiotiques sur la croissance des corégones du Léman (milieu naturel)	12
a) Site d'étude	12
b) Matériel biologique et données disponibles.....	13
c) Analyses des données	14
1) Approche linéaire interannuelle.....	14
i. Environnement thermique et ressources.....	14
ii. Teneurs en pesticides	16
2) Approche par identification de périodes distinctes	17
III. Résultats	18
1. Étude de l'interaction entre la température et la ressource sur les medakas en conditions expérimentales.....	18
a) Croissance.....	18
b) Condition physique.....	19
2. Étude de l'influence de facteurs biotiques et abiotiques sur la croissance des corégones du Léman	20
a) Courbes de croissance de Von Bertalanffy et évolutions des coefficients L_{∞} et K	20
b) Approche linéaire interannuelle.....	22
1) Environnement thermique et ressources.....	22
i. Température.....	22
ii. Ressources.....	26
iii. Choix du meilleur modèle	30
2) Teneurs en pesticides	31
i. Régressions linéaires simples	31
ii. Régressions linéaires multiples	33
c) Approche par identification de périodes distinctes	34
1) Identification des périodes.....	34

2) Between PCA	35
IV. Discussion	37
1. Étude de l'interaction entre la température et la ressource sur la croissance des medakas ...	37
a) Courbes de croissance observées	37
b) Interaction entre température et ressources sur la croissance	38
2. Influence de facteurs biotiques et abiotiques sur la croissance des corégones du Léman	39
a) Hétérogénéité de l'échantillonnage	39
b) Corrélation négative entre L^∞ et K	39
c) Influence de la température	40
d) Influence de la ressource	40
e) Influence des teneurs en pesticides	41
f) Interprétation des régressions linéaires multiples	42
g) Influence de la compétition intraspécifique	43
h) Complexité de l'étude des coefficients de croissance <i>in situ</i>	43
V. Conclusion	44

Table des figures

FIGURE 1: ILLUSTRATION THEORIQUE, COURBES DE CROISSANCE CROISEE VS EMBOITEE (D'APRES BERRIGAN ET CHARNOV, 1994.).	10
FIGURE 2: ÉVOLUTION DES CAPTURES DE COREGONES ET DE LA TENEUR EN PHOSPHORE DU LAC LEMAN.	13
FIGURE 3: IMPORTANCE DES TYPES DE PECHE DANS L'ECHANTILLONNAGE DES COREGONES.	14
FIGURE 4: EFFECTIFS EN ECAILLES (= INDIVIDUS) ET STRUCTURE EN AGE DES COHORTES.	14
FIGURE 5: COEFFICIENTS DE PONDERATION PAR LA CROISSANCE EN 1 ^{ERE} , 2 ^{EME} ET 3 ^{EME} ANNEE.	16
FIGURE 6: COURBES DE CROISSANCE DE VON BERTALLANFY EN FONCTION DES CONDITIONS D'ELEVAGE.	19
FIGURE 7: ÉVOLUTION DES INDICES CORPORELS IDC EN FONCTION DES CONDITIONS D'ELEVAGE.	20
FIGURE 8: COURBES DE CROISSANCE DE VON BERTALLANFY POUR LES COHORTES DE 1983 A 1985 ET DE 1996 A 2015.	21
FIGURE 9: ÉVOLUTION TEMPORELLE DES COEFFICIENTS L_{∞} .	21
FIGURE 10: ÉVOLUTION TEMPORELLE DES COEFFICIENTS K.	21
FIGURE 11: REGRESSION LINEAIRE ENTRE LES COEFFICIENTS L_{∞} ET K.	22
FIGURE 12: ACP - CERCLE DE CORRELATION DES VARIABLES DE TEMPERATURE.	23
FIGURE 13: ACP - POURCENTAGE DE VARIANCE EXPLIQUEE PAR CHAQUE DIMENSION.	23
FIGURE 14: ACP - CONTRIBUTIONS DES VARIABLES DE TEMPERATURE A LA DIMENSION 1.	23
FIGURE 15: ACP - CONTRIBUTIONS DES VARIABLES DE TEMPERATURE A LA DIMENSION 2.	24
FIGURE 16: ÉVOLUTION TEMPORELLE DES COORDONNEES FACTORIELLES SUR L'AXE 1.	24
FIGURE 17: ÉVOLUTION TEMPORELLE DES COORDONNEES FACTORIELLES SUR L'AXE 2.	24
FIGURE 18: ÉVOLUTION DES COEFFICIENTS L_{∞} EN FONCTION DE LA VARIABLE F1_TEMPERATURE.	25
FIGURE 19: ÉVOLUTION DES COEFFICIENTS K EN FONCTION DE LA VARIABLE F1_TEMPERATURE.	25
FIGURE 20: ÉVOLUTION DES COEFFICIENTS L_{∞} EN FONCTION DE LA VARIABLE F2_TEMPERATURE.	26
FIGURE 21: ÉVOLUTION DES COEFFICIENTS K EN FONCTION DE LA VARIABLE F2_TEMPERATURE.	26
FIGURE 22: ACP - CERCLE DE CORRELATION DES VARIABLES D'ABONDANCE EN ZOOPLANCTON.	27
FIGURE 23: ACP - POURCENTAGE DE VARIANCE EXPLIQUEE PAR CHAQUE DIMENSION.	27
FIGURE 24: ACP - CONTRIBUTION DES VARIABLES D'ABONDANCE EN ZOOPLANCTON A LA DIMENSION 1.	27
FIGURE 25: ACP - CONTRIBUTION DES VARIABLES D'ABONDANCE EN ZOOPLANCTON A LA DIMENSION 2.	28
FIGURE 26: ÉVOLUTION TEMPORELLE DE LA VARIABLE F1_RESSOURCES.	28
FIGURE 27: ÉVOLUTION TEMPORELLE DE LA VARIABLE F2_RESSOURCES.	28
FIGURE 28: ÉVOLUTION DES COEFFICIENTS L_{∞} EN FONCTION DE LA VARIABLE F1_RESSOURCES.	29
FIGURE 29: ÉVOLUTION DES COEFFICIENTS K EN FONCTION DE LA VARIABLE F1_RESSOURCES.	29
FIGURE 30: ÉVOLUTION DES COEFFICIENTS L_{∞} EN FONCTION DE LA VARIABLE F2_RESSOURCES.	30
FIGURE 31: ÉVOLUTION DES COEFFICIENTS K EN FONCTION DE LA VARIABLE F2_RESSOURCES.	30
FIGURE 32: ÉVOLUTION TEMPORELLE DE LA CONCENTRATION EN ATRAZINE-DESETHYL.	31
FIGURE 33: ÉVOLUTION TEMPORELLE DE LA CONCENTRATION EN TERBUTHYLAZINE.	31
FIGURE 34: ÉVOLUTION DES COEFFICIENTS L_{∞} EN FONCTION DE LA CONCENTRATION EN ATRAZINE-DESETHYL.	32
FIGURE 35: ÉVOLUTION DES COEFFICIENTS K EN FONCTION DE LA CONCENTRATION EN ATRAZINE-DESETHYL.	32
FIGURE 36: ÉVOLUTION DES COEFFICIENTS L_{∞} EN FONCTION DE LA CONCENTRATION EN TERBUTHYLAZINE.	33
FIGURE 37: ÉVOLUTION DES COEFFICIENTS K EN FONCTION DE LA CONCENTRATION EN TERBUTHYLAZINE.	33
FIGURE 38: ÉVOLUTION TEMPORELLE DES ECARTS A LA MOYENNE DE K.	34
FIGURE 39: ÉVOLUTION TEMPORELLE DES ECARTS CUMULES.	35
FIGURE 40: BETWEEN PCA - CERCLE DE CORRELATION DES VARIABLES.	35
FIGURE 41: BETWEEN PCA - PROJECTION DES PERIODES.	36
FIGURE 42: RESULTAT DU TEST DE MONTE CARLO SUR LA BETWEEN PCA.	36
FIGURE 43: SCHEMA CONCEPTUEL DES EFFETS DE LA TEMPERATURE (OU DE LA RESSOURCE) SUR LA COMPOSITION CELLULAIRE DES ORGANISMES ET LES IMPLICATIONS A PLUS LARGE ECHELLE (D'APRES D'HESSSEN ET AL. (2013)).	38
FIGURE 44: ÉVOLUTION INTERANNUELLE DE L'ABONDANCE ABSOLUE DES DIFFERENTES CATEGORIES DE ZOOPLANCTON CRUSTACEEN (LEMAN, SHL2 ; MOYENNE DE MARS A SEPTEMBRE), D'APRES LE RAPPORT CIPEL (2019).	41

Table des tableaux

TABLEAU 1: CONTRIBUTION DES PRINCIPAUX TAXONS DANS LE REGIME ALIMENTAIRE DES COREGONES ADULTES.	15
TABLEAU 2: VALEURS DES COEFFICIENTS DES COURBES DE CROISSANCE DE VON BERTALLANFY.	19
TABLEAU 3: RESULTATS DES COMPARAISONS DES MODELES AVEC FIXATION DES PARAMETRES L^∞ , K ET T_0	19
TABLEAU 4: RESULTATS DES COMPARAISONS DE MODELES ET SIGNIFICATIVITE DES COEFFICIENTS L^∞ ET K DES COURBES DE VON BERTALLANFY.	19
TABLEAU 5: RESULTATS DU TEST POST HOC DE TUKEY SUR LES INDICES CORPORELS IDC EN FONCTION DES CONDITIONS D'ELEVAGE... ..	20
TABLEAU 6: RESULTATS DES MEILLEURS MODELES SUR LES COEFFICIENTS L^∞ ET K AU SENS DE L'AIC.....	30
TABLEAU 7: RESULTATS DES MEILLEURS MODELES SUR LES COEFFICIENTS L^∞ ET K AU SENS DE L'AIC.....	34

I. Introduction

Le réchauffement climatique a de nombreuses conséquences sur l'écologie et la physiologie des espèces et le fonctionnement des écosystèmes aquatiques (Meyer *et al.* 2007 ; Jeppesen *et al.* 2010 ; Ohlberger, 2013). D'après les prévisions, l'augmentation des températures à la fin du XXI^e siècle devrait être de + 1.1 °C à + 6.4 °C (GIEC, 2018). Les espèces ectothermes, constituant 99.9 % des espèces mondiales, seront particulièrement impactées puisque leur métabolisme dépend directement de la température de leur milieu de vie. Cependant, les réponses de ces organismes au réchauffement ainsi que les mécanismes sous-jacents restent encore relativement peu connus, réduisant nos capacités prédictives et nos capacités à gérer ces milieux sous contrainte climatique.

Récemment, la diminution de la taille corporelle avec l'augmentation de la température a été proposée comme troisième réponse universelle au réchauffement climatique (Daufresne *et al.* 2009 ; Gardner *et al.* 2011). Cette règle est importante dans la mesure où la taille corporelle est une caractéristique fondamentale déterminant de nombreuses propriétés écologiques telles que la fécondité, les taux de croissance de la population, les interactions trophiques au sein de l'écosystème par exemple. Dans les systèmes aquatiques exploités, la taille à un âge donné est également une caractéristique importante puisque les pratiques de pêche et les mesures de gestion des stocks se basent en grande partie sur ce caractère. De nombreuses études se sont intéressées à l'influence de la température sur la croissance d'organismes ectothermes (Berrigan et Charnov, 1994 ; Atkinson et Sibly, 1997 ; Perrin, 1995 ; Arendt 2011). La « Temperature Size Rule » (TSR) est une règle empirique issue de ces études qui prédit qu'un organisme ectotherme vivant dans un environnement plus chaud aura un taux de croissance initial plus élevé mais une taille adulte et asymptotique plus faible. Les courbes de croissance régies par un effet de la température seront donc dites « croisées » (Figure 1).

Le deuxième facteur expliquant généralement la croissance des organismes est la quantité de ressources disponible par individu dans le milieu. En effet, chaque individu a besoin d'une certaine quantité de ressources, en tant qu'apports énergétiques, afin d'assurer le bon fonctionnement de son métabolisme et d'optimiser l'allocation de l'énergie à la croissance ou à la reproduction. Là encore, de nombreuses études se sont intéressées à l'influence de la ressource sur les taux de croissance d'espèces ectothermes (Rasmussen et Ostfeld, 2000 ; Johnston *et al.* 2002). La plupart des résultats montre qu'un individu ayant accès à une plus grande disponibilité en ressources présente un taux de croissance initial et une taille asymptotique maximale plus élevés. À l'inverse des courbes croisées régies par la température, les courbes de croissance régies par la quantité de ressources disponible sont dites « emboîtées » (Figure 1).

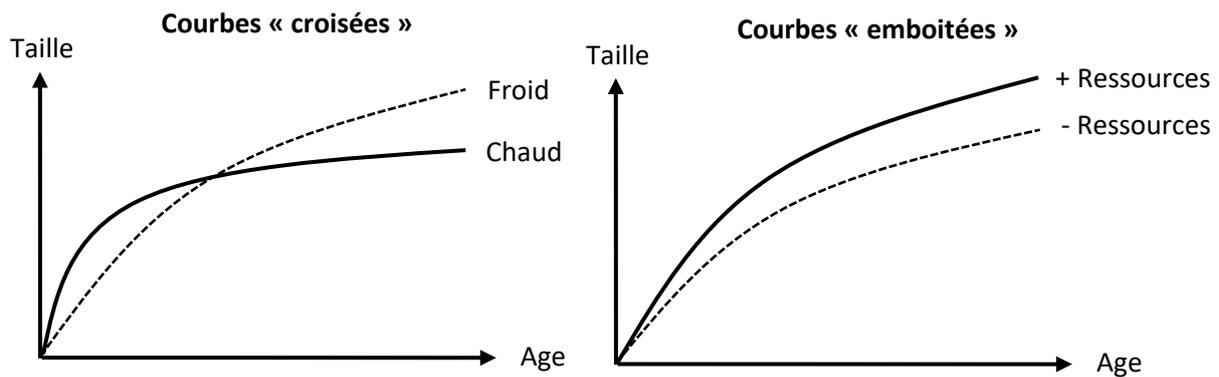


Figure 1: Illustration théorique, courbes de croissance croisée vs emboîtée (d'après Berrigan et Charnov, 1994.).

Les effets indépendants de la température et des ressources sur la croissance sont bien documentés, mais l'interaction entre ces 2 facteurs a été relativement peu étudiée. Il s'agit là d'un manque important de connaissances notamment dans le cadre de la prédiction des effets du changement global sur la croissance et la taille des organismes et de façon plus générale sur le fonctionnement des écosystèmes aquatiques. En effet, la température a un effet sur le métabolisme, donc sur les besoins énergétiques des organismes ectothermes, pouvant impacter directement les patrons de croissance ou via une modification des habitudes alimentaires. Par ailleurs, la température a également un effet sur la ressource en modifiant potentiellement la disponibilité pour les poissons de celle-ci par des décalages dans la phénologie (Cushing, 1975) mais également en modifiant sa qualité. Par exemple, dans les écosystèmes aquatiques en région tempérée, les petits taxons de faible qualité nutritionnelle (i.e. picocyanobactéries, cyanobactéries filamenteuses...) devraient être avantagés avec l'augmentation des températures (Paerl et Huisman, 2008 ; Paerl, 2014 ; Ekvall *et al.* 2013 ; Urrutia-Cordero *et al.* 2017). L'interaction entre la température et la ressource peut donc modifier les effets de ces facteurs pris indépendamment.

Dans cette étude, nous étudions les effets croisés de la température et de la ressource sur les patrons de croissance de poissons *in situ* et expérimentalement. Nos objectifs sont (i) de vérifier que température et ressources engendrent bien des patrons croisés vs emboîtés, respectivement et (ii) de savoir si ces patrons peuvent, *in situ*, informer sur la nature des contraintes pesant sur les populations dans un contexte de changements globaux (réchauffement vs ressources en particulier). Pour ce faire, nous avons étudié les courbes de croissance de Von Bertalanffy de petits poissons japonais, les medakas (*Oryzias latipes*), élevés en conditions expérimentales à plusieurs modalités de température et de ressources différentes. Ensuite, l'étude des croissances individuelles d'une population naturelle de corégones (*Coregonus lavaretus*) du Léman a été réalisée afin de déterminer si la température, les ressources ou d'autres variables biotiques ou abiotiques (i.e. compétition intraspécifique et teneurs en pesticides) pouvaient expliquer les patrons observés sur la période étudiée.

II. Matériels et méthodes

1. Étude de l'interaction entre la température et la ressource sur la croissance des medakas (expérience de laboratoire)

a) Matériel biologique et condition d'élevage

Le medaka est un petit poisson d'eau douce (20 - 40 mm / 250 - 500 mg), itéropare et originaire de l'Asie de l'Est (Hirshfield, 1980). C'est un poisson eurytherme (5 °C – 35 °C) dont l'optimum de température est de 25 °C (Dhillon et Fox, 2004). À cette température, le medaka ne nécessite que 10 à 12 semaines pour atteindre la maturité sexuelle, d'où son intérêt en tant que modèle d'étude (Dhillon et Fox, 2004). L'expérience a été réalisée à partir d'environ 300 œufs collectés dans le groupe parental F0. Les conditions d'élevage du groupe parental F0 sont décrites dans l'article d'Hemmer Brepson *et al.* (2014). Au début, les œufs ont été placés dans le même bac que le groupe parental F0. Après 30 jours de croissance, les parents ont été euthanasiés et les larves de la génération F1 ont été relâchées dans 4 bacs distincts et étudiées pendant 12 mois. Les bacs ont été séparés en 2 conditions de traitements thermiques non stressants (contrôle au bain marie, 20 °C pour la condition « froide » et 30 °C pour la condition « chaude ») et chaque traitement thermique a été séparé en 2 conditions d'alimentation (*ad libitum* ou restriction calorique). Les poissons ont été nourris *ad libitum* avec du TetraMin c (composition 47 % de protéines, 10 % de matières grasses, 3 % de cellulose et 6 % d'eau) tous les matins (week-ends compris) à 8 h (traitement *ad libitum*) ou 1 matin sur 2 (restriction calorique). Pour nourrir les poissons *ad libitum*, du TetraMin c était donné jusqu'à ce que les poissons ne montent plus chercher la nourriture à la surface. La quantité fournie était donc ajustée suivant le nombre de poissons par bac. Le surplus de nourriture était enlevé systématiquement. Des études antérieures (Hirshfield, 1980) ont indiqué que ce protocole d'alimentation n'est pas stressant pour cette espèce. Ainsi, 4 conditions ont été obtenues : W_{ad} (chaude et *ad libitum*), C_{ad} (froide et *ad libitum*), W_{res} (chaude et restriction calorique) et C_{res} (froide et restriction calorique). 3 répliques (= 3 bacs) ont été réalisés pour chaque condition, sauf pour C_{res} où seulement 2 répliques ont pu être maintenues. Dans chaque réplique, entre 20 et 30 poissons étaient rassemblés dans 20 L d'eau (pH 7.5). Cette densité inférieure à 2 - 3 poissons par litre ne provoque aucun stress et aucun comportement agoniste chez cette espèce (décrit par Denny, 1991). La photopériode était de 16 h : 8 h (jour : nuit). Cette photopériode maximisait l'effort de reproduction (Koger *et al.* 1999) et allongeait la durée d'activité permettant d'amplifier la restriction calorique.

b) Mesure de la croissance

La longueur totale (de la tête à l'extrémité de la nageoire caudale, LT) a été mesurée avec une précision de 0.5 mm à 30, 45, 60, 100, 150, 200, 300 et 350 jours après l'éclosion. La mesure des poissons a été faite en les plaçant dans une coupelle avec un fond d'eau placée sur une échelle graduée. Les poissons étaient ensuite relâchés dans leur bac respectif. En moyenne, par date, 15 poissons pris au hasard dans chaque réplique ont été mesurés (soit environ 45 individus par date et par condition). Des tests non paramétriques de Kruskal Wallis ont été réalisés pour vérifier que les LT entre les répliques n'étaient pas significativement différentes à chaque âge pour une même condition. La seule différence significative a été trouvée dans la croissance des poissons à 30 jours dans la condition C_{ad} ($K = 17.2$, $p = 1.841e-04$). Les mesures de LT permettent de construire les courbes de croissance de Von Bertalanffy (1938) (eq. 1) dont l'équation est la suivante :

$$L_t = L_{\infty}(1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad (\text{eq. 1})$$

Avec L_t = longueur totale estimée à l'instant t , L_{∞} = taille asymptotique maximale, K = taux de croissance initial et t_0 = âge théorique où la taille corporelle est nulle.

c) Mesure de la condition physique

Sur ces mêmes poissons, la condition physique a été estimée par le proxy d'indice corporel IdC (eq. 2) mesuré à 100, 200 et 350 jours après éclosion, sur en moyenne 35 individus par âge et par condition (15 au minimum et 61 au maximum). L'équation de l'indice corporel est la suivante :

$$IdC = \frac{m^3}{LT} \times 100 \quad (\text{eq. 2})$$

Avec m = masse corporelle et LT = longueur totale.

d) Traitements statistiques

Les traitements statistiques des données ont été réalisés avec le logiciel R (version 3.6.3). L'ajustement des courbes de croissance et l'analyse de leurs coefficients ont été réalisés à l'aide du package « fishmethods » (Nelson, 2019). Ce package permet de comparer les modèles de croissance entre différentes conditions en « fixant » certains paramètres des modèles (soit L_{∞} , K ou t_0). 2 modèles avec une p-value inférieure à 5 % étaient considérés comme significativement différents. Une ANCOVA avec l'âge comme covariable ainsi qu'un test post-hoc de Tukey ont été réalisés pour tester les effets de la température, de la ressource et de l'interaction entre ces 2 facteurs sur l'indice corporel des medakas. Le critère de significativité était également fixé à 5 %.

2. Étude de l'influence de facteurs biotiques et abiotiques sur la croissance des corégones du Léman (milieu naturel)

a) Site d'étude

Le Léman est le plus grand lac européen d'origine glaciaire et est situé entre la France et la Suisse. C'est un lac mésotrophe en cours de réoligotrophisation. En effet, à la fin des années 1970, le Léman a connu une forte période d'eutrophisation avec des teneurs en phosphore allant jusqu'à 80 $\mu\text{g/L}$. Les efforts effectués sur l'utilisation et le traitement de produits phosphorés ont conduit à une réoligotrophisation du milieu avec des teneurs actuelles d'environ 19 $\mu\text{g/L}$ (Figure 2). Le Léman est un lac exploité par la pêche professionnelle et récréative, notamment pour la population de corégones qu'il abrite. Les captures de corégones dans le lac étaient stables des années 1990 à 2008, puis ont fortement augmentées. À la fin des années 2000 – début des années 2010, les captures ont été exceptionnellement bonnes, dues au recrutement dans la pêche d'une très forte cohorte née en 2006 (Anneville *et al.* 2017). Ces dernières années, les captures poursuivent leur baisse et sont retombées à un niveau semblable à celles des années 2000 en 2018 (Figure 2).

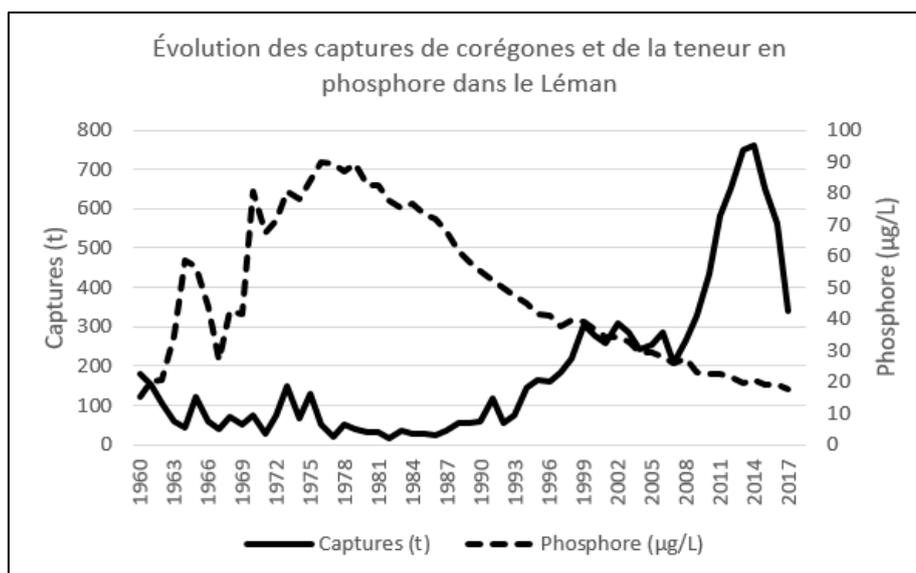


Figure 2: Évolution des captures de corégones et de la teneur en phosphore du lac Léman.

b) Matériel biologique et données disponibles

Le corégone européen est un salmonidé sténotherme d'eau froide (Anneville *et al.* 2007 ; Thomas, 2009). Les mâles sont matures sexuellement à environ 2 ans tandis que les femelles le sont à environ 3 ans (Ponton et Gerdeaux, 1988). Sa reproduction a lieu de la mi-décembre à la mi-janvier et les éclosions se produisent de février à avril. Le corégone est une espèce grégaire, vivant dans le milieu pélagique des lacs, et son régime alimentaire se compose principalement de zooplancton. Les données disponibles concernent des corégones issus soit de pêches exceptionnelles (pêches de géniteurs), de pêches scientifiques (pêches de juvéniles) mais pour la majeure partie de la pêche professionnelle au filet maillant (maille 48mm) (Figure 3). Sur les individus, des écailles ont été prélevées et les croissances annuelles ont été rétrocalculées par la régression linéaire (eq. 3) ayant pour équation (méthode de Hile (1942) standardisé (Francis, 1990)) :

$$L_i = \frac{-a}{b} + \left(L_c + \frac{a}{b} \right) \times \frac{R_i}{R_c} \quad (\text{eq. 3})$$

Avec L_i = taille du poisson à l'âge i , a = ordonnée à l'origine de la relation linéaire entre L_c et R_c , b = pente de cette même relation, L_c = longueur du poisson à la capture, R_c = rayon de l'écaille à la capture et R_i = rayon du centre de l'écaille à l'annulus de l'âge i .

Dans les figures suivantes, une écaille équivaut à 1 individu. Au total, les tailles de 3 143 individus ont été rétrocalculées et se répartissaient de façon très hétérogène entre les cohortes de 1983 à 1985 puis de 1996 à 2015 (notamment avec plus de 600 individus pour la cohorte 2006). Par ailleurs, le nombre de classes d'âge était différent selon les cohortes, avec notamment des poissons âgés allant jusqu'à 8 - 9 - 10 ans dans les cohortes de 2006 à 2011 (Figure 4). Les croissances annuelles rétrocalculées ont été utilisées pour ajuster des courbes de croissance de Von Bertalanffy à chaque cohorte, afin d'obtenir et d'étudier l'évolution des coefficients L_∞ et K .

Importance des différents types de pêche dans l'échantillonnage

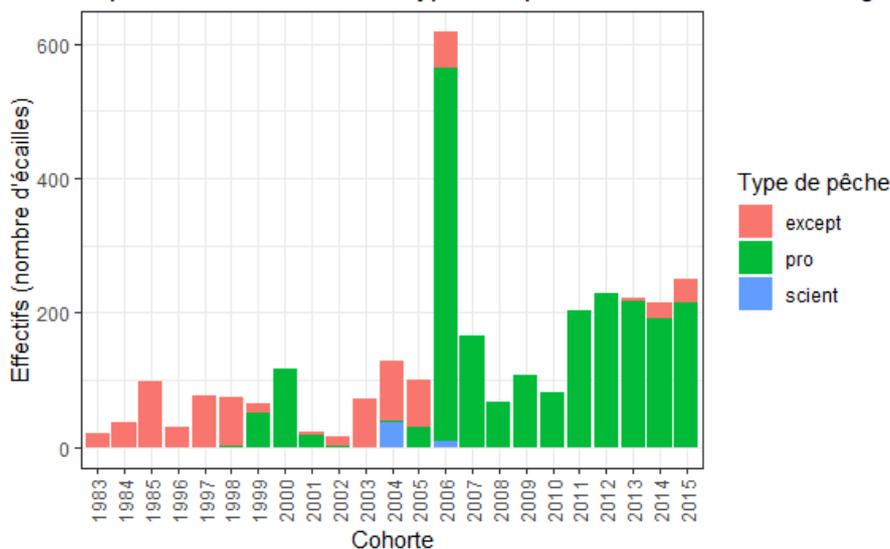


Figure 3: Importance des types de pêche dans l'échantillonnage des corégones.

Effectifs en écailles et structure en âge de chaque cohorte

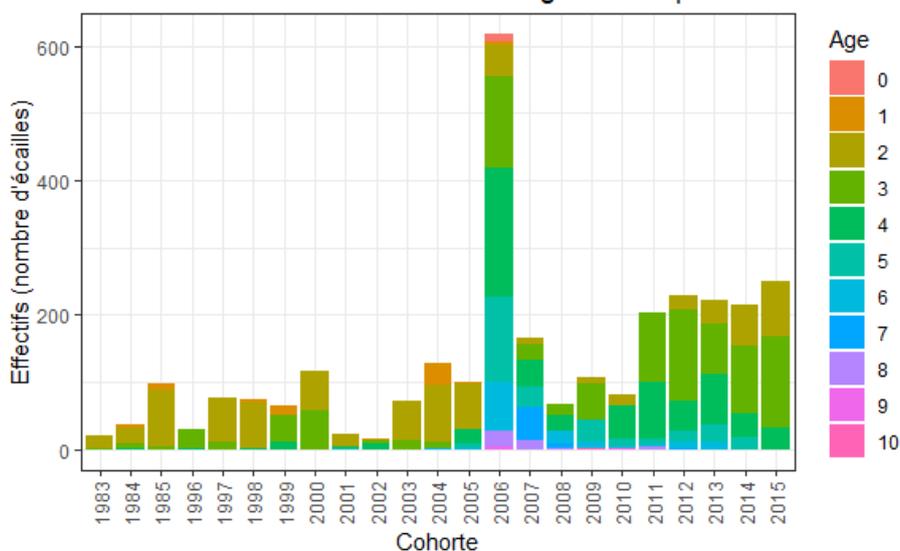


Figure 4: Effectifs en écailles (= individus) et structure en âge des cohortes.

c) Analyses des données

1) *Approche linéaire interannuelle*

Une approche linéaire interannuelle a été utilisée pour étudier si la croissance des différentes cohortes était dictée par un facteur en particulier ayant un effet prépondérant sur les autres (i.e. température, ressources, teneurs en pesticides...).

i. Environnement thermique et ressources

Les données de température et d'abondance en zooplancton issues du SI OLA (©SI OLA, AnaEE-France, INRAE Thonon-les-Bains, CIPEL, [Rimet *et al.* 2020]) ont permis d'étudier l'effet de ces facteurs sur la totalité de la série chronologique disponible (soit de 1983 à 1985 puis de 1996 à 2015).

Les différentes variables de température ont été calculées en utilisant les températures sur les 3 premières années de vie de chaque cohorte (i.e. pour la cohorte 2006, les températures utilisées étaient les températures de 2006, 2007 et 2008) et en ne prenant en compte que les mois de mars à octobre (période de croissance des individus). Par ailleurs, puisque les corégones au stade larvaire vivent dans l'épilimnion et qu'à la fin de l'été, les juvéniles rejoignent les adultes sous la thermocline (Anneville *et al.* 2007 ; Thomas, 2009 ; Cretenoy et Gerdeaux, 1997), nous avons considéré que l'habitat des corégones au stade larvaire est la couche allant de 0 à 5 m de mars à juillet inclus de la 1^{ère} année puis la couche allant de 20 à 30 m ensuite.

Les données de température disponibles ont été moyennées mensuellement par couche d'eau (0 – 5 m puis 20 – 30 m). À partir de ces données, un grand nombre de variables a été calculé. La nomenclature pour les variables est la suivante : p pour printemps (mars, avril, mai), e pour été (juin, juillet, août) et a pour automne (septembre, octobre) puis 1 pour la 1^{ère} année, 2 pour la 2^{ème} année et 3 pour la 3^{ème} année. Afin de prendre en compte la variabilité du taux de croissance annuel à 1 an, 2 ans et 3 ans, la variable pe_123 a été pondérée par les taux de croissance en 1^{ère}, 2^{ème} et 3^{ème} année donnant la variable pe_123_pond (chaque variable de température a été testée individuellement, les résultats ont été regroupés en Annexe 1). Les coefficients de pondération ont été calculés à partir de la courbe de Von Bertalanffy fittée à toutes les données corégone et en considérant la taille à 3 ans comme la taille maximale (Figure 5). Une ACP (Analyse en Composante Principale) a ensuite été réalisée à partir de l'ensemble des variables construites afin d'obtenir une variable synthétique intégrant l'ensemble des variables bien représentées sur les axes. Les coefficients L ∞ et K ont été étudiés en fonction des coordonnées des cohortes sur les axes F1 et F2 de cette ACP (F1_temperature et F2_temperature). Cette méthode est déconnectée de la dynamique de croissance dans le sens où les variables contribuant le plus aux axes de l'ACP ne sont pas forcément les variables les plus explicatives de la croissance des corégones, mais permet de minimiser la colinéarité entre les variables étudiées.

De la même manière, les données d'abondance en zooplancton ont été moyennées mensuellement. Les taxons concernés sont les daphnies, les copépodes (calanoïdes), les *Bythotrephes sp* et les *Leptodora kindtii* puisque ce sont les taxons principalement retrouvés dans le régime alimentaire des corégones du Léman (Rapport CIPEL, 2019). En se basant sur l'article d'Anneville *et al.* (2007), une variable diet_larve a été calculée pour chaque mois en considérant les proportions suivantes : 90 % de calanoïdes et 10 % de daphnies en mars, 75 % de calanoïdes et 25 % de daphnies en avril, 50 % de calanoïdes et 50 % de daphnies en mai, 25 % de calanoïdes et 75 % de daphnies en juin et 10 % de calanoïdes et 90 % de daphnies en juillet. Concernant le régime alimentaire des adultes, la contribution de chaque taxon a été calculée par saison à partir des données utilisées dans le Rapport CIPEL 2019 (Tableau 1). Une variable diet_adulte a été calculée pour chaque mois en pondérant l'abondance des différents taxons par leur contribution dans le régime alimentaire à la période appropriée.

Tableau 1: Contribution des principaux taxons dans le régime alimentaire des corégones adultes.

Saison	Daphnies	Calanoïdes	<i>Bythotrephes sp</i>	<i>Leptodora kindtii</i>
Printemps	0.630	0.015	0.336	0.019
Été	0.131	0.001	0.647	0.221
Automne	0.101	0.001	0.488	0.410

À partir de l'abondance moyenne mensuelle des taxons et des variables diet_larve et diet_adulte, les variables suivantes ont été calculées : tot = abondance moyenne du zooplancton total sur l'année de naissance ; p_tot, e_tot, a_tot = abondance moyenne du zooplancton total par saison

sur l'année de naissance ; p_cyc, p_dap, p_byt, p_lep = abondance moyenne de chaque taxon au printemps de l'année de naissance ; e_cyc, e_dap, e_byt, e_lep = abondance moyenne de chaque taxon à l'été de l'année de naissance ; a_cyc, a_dap, a_byt, a_lep = abondance moyenne de chaque taxon à l'automne de l'année de naissance ; zoo_123 : abondance moyenne du zooplancton sur les 3 premières années de vie (diet_larve de mars à juillet de la 1^{ère} année puis diet_adulte ensuite). La variable zoo_123 a été pondérée par les taux de croissance en 1^{ère}, 2^{ème} et 3^{ème} année, de la même manière que pour la variable de température pe_123, donnant la variable zoo_123_pond (chaque variable de ressources a été testée individuellement, les résultats ont été regroupés en Annexe 2). Comme pour la température, une ACP a été réalisée sur l'ensemble des variables de ressources construites et les coefficients L^∞ et K ont été étudiés en fonction des coordonnées factorielles des cohortes sur les axes F1 et F2 de cette ACP (F1_ressources et F2_ressources).

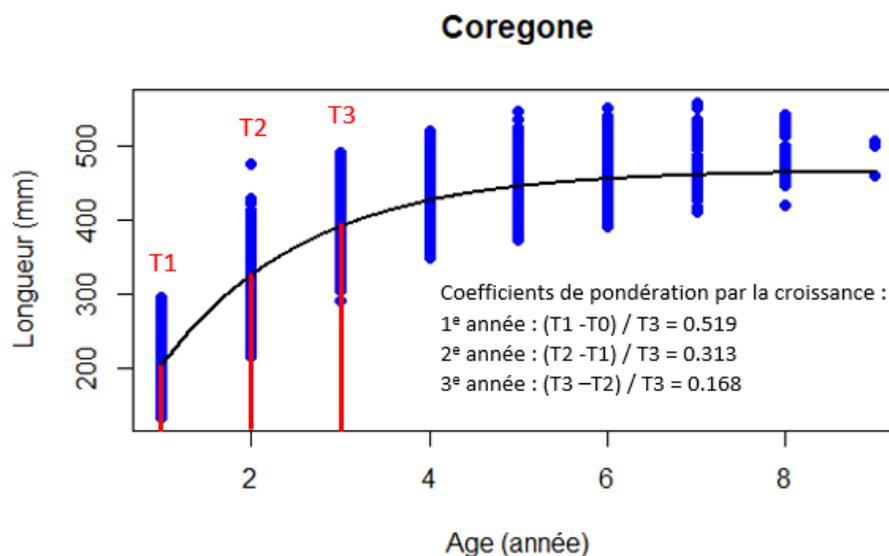


Figure 5: Coefficients de pondération par la croissance en 1^{ère}, 2^{ème} et 3^{ème} année.

Les effets de la température et de la ressource sur les coefficients L^∞ et K ont été étudiés par régression linéaire simple et par régression linéaire multiple en sélectionnant le meilleur modèle sur le critère d'information d'Akaike (AIC). Dans les régressions linéaires multiples, un proxy de la compétition intraspécifique a été ajouté aux axes F1 et F2 des ACP sur les variables de température et de ressources. Pour construire ce proxy, les statistiques de pêche des pêcheurs professionnels du côté français ont été utilisées. Les corégones âgés de 3 ans sont les plus représentés dans les captures des pêcheurs professionnels (Caranhac et Gerdeaux, 1998 ; Anneville *et al.* 2009). L'abondance en corégones a donc été estimée par décalage des captures annuelles : pour une année x, l'abondance en corégones était traduite par la somme des captures de l'année x (individus de 3 ans), x + 1 (individus de 2 ans) et x + 2 (individus de 1 an) (donnant la variable captures_123). Cette méthode permet d'avoir une idée de la pression de prédation minimale exercée sur le zooplancton en estimant l'abondance minimale des individus se partageant la ressource.

ii. Teneurs en pesticides

Les données disponibles concernant les teneurs en pesticides sont issues de suivis réalisés par la Commission Internationale pour la Protection des Eaux du Léman (CIPEL, <https://www.cipel.org/>) et correspondent à la concentration de plusieurs pesticides (notamment des herbicides) dans le lac à une profondeur de 30 m. La disponibilité des données ne permet d'étudier l'effet des teneurs en pesticides que sur les cohortes allant de 2004 à 2015. L'atrazine-déséthyl (métabolite de l'atrazine) et la

terbuthylazine ont été sélectionnées pour étudier l'effet des teneurs en pesticides en raison de leur série chronologique disponible et de leurs potentiels effets sur la croissance des poissons (Velisek *et al.* 2014 ; Velisek *et al.* 2015).

Les teneurs en atrazine-déséthyl et en terbuthylazine ont été moyennées annuellement. Les effets de ces toxiques sur les coefficients L_{∞} et K ont également été testés par des régressions linéaires simples et des régressions linéaires multiples en sélectionnant le meilleur modèle au sens de l'AIC.

2) *Approche par identification de périodes distinctes*

L'approche par l'identification de périodes distinctes permet de ne plus faire l'hypothèse d'une évolution linéaire des coefficients en fonction de l'effet prépondérant d'un facteur mais de déterminer quels facteurs peuvent expliquer des périodes avec des coefficients L_{∞} et K différents.

L'identification des périodes a été réalisée en soustrayant tout d'abord la moyenne des coefficients K à chaque valeur individuelle de K , puis en cumulant l'écart à la moyenne sur l'ensemble de la série chronologique (Fromentin et Ibanez, 1994). De cette manière, la succession de coefficients K supérieurs à la moyenne se traduit par une pente croissante tandis qu'une succession de coefficients K inférieurs à la moyenne se traduit par une pente décroissante. Plus les valeurs sont éloignées de la moyenne, plus la pente est raide.

Une fois les différentes périodes identifiées, une between PCA a été réalisée sur les variables de température (F1_temperature et F2_temperature) et de ressources (F1_ressources et F2_ressources), ainsi que la variable captures_123 traduisant la compétition intraspécifique. La between PCA est utilisée afin d'étudier la discrimination entre les différentes périodes par l'étude de la dispersion de leur centre de gravité. Finalement, un test de permutation (randtest, package « ade4 ») a été réalisé sur la between PCA afin de tester la significativité de cette dernière.

III. Résultats

1. Étude de l'interaction entre la température et la ressource sur les medakas en conditions expérimentales

a) Croissance

La croissance des medakas en fonction des conditions expérimentales a été étudiée en ajustant les courbes de croissance de Von Bertalanfy (Figure 6) aux 4 conditions d'élevage. Les points représentent les tailles moyennes des 45 poissons mesurés aux différents âges et sont donnés à titre indicatif.

Les coefficients L_{∞} , K et t_0 de ces courbes ont été regroupés dans le Tableau 2. Les différences entre les coefficients des courbes de croissance des 4 conditions ont été testées et les résultats ont été regroupés dans le Tableau 3. D'après ces résultats, les coefficients L_{∞} ($\chi^2 = 152.39$ et $p = 0.000$) et K ($\chi^2 = 98.01$ et $p = 0.000$) sont significativement différents entre les 4 conditions d'élevage mais pas le coefficient t_0 ($\chi^2 = 2.90$ et $p = 0.407$).

Plus précisément, la température avait un effet significatif sur L_{∞} ($\chi^2 = 59.56$ et $p = 0.000$) et sur K ($\chi^2 = 27.07$ et $p = 0.000$) sous les conditions d'alimentation *ad libitum*. De la même manière, la température avait un effet significatif sur L_{∞} ($\chi^2 = 94.98$ et $p = 0.000$) et sur K ($\chi^2 = 102.10$ et $p = 0.000$) sous les conditions de restriction alimentaire. Ainsi, la température avait donc un effet significatif sur les coefficients L_{∞} et K peu importe le mode d'alimentation. Les poissons élevés à 20 °C présentaient des croissances initiales plus faibles mais des tailles asymptotiques maximales plus élevées que les poissons élevés au chaud (Tableau 4).

En revanche, l'effet du mode d'alimentation sur les coefficients L_{∞} et K dépendait de la température d'élevage. En effet, à 30 °C, les poissons nourris *ad libitum* ne semblaient pas posséder un taux de croissance initial K plus élevé ($\chi^2 = 0.03$ et $p = 0.862$) mais présentaient une taille asymptotique maximale L_{∞} significativement plus grande ($\chi^2 = 4.35$ et $p = 0.037$). À l'inverse, à 20 °C, les poissons nourris *ad libitum* possédaient un taux de croissance initial K significativement plus élevé ($\chi^2 = 6.41$ et $p = 0.011$) mais une taille asymptotique maximale L_{∞} similaire aux poissons élevés à 30 °C ($\chi^2 = 0.08$ et $p = 0.777$) (Tableau 4).

Courbes de croissance de Von Bertalanfy

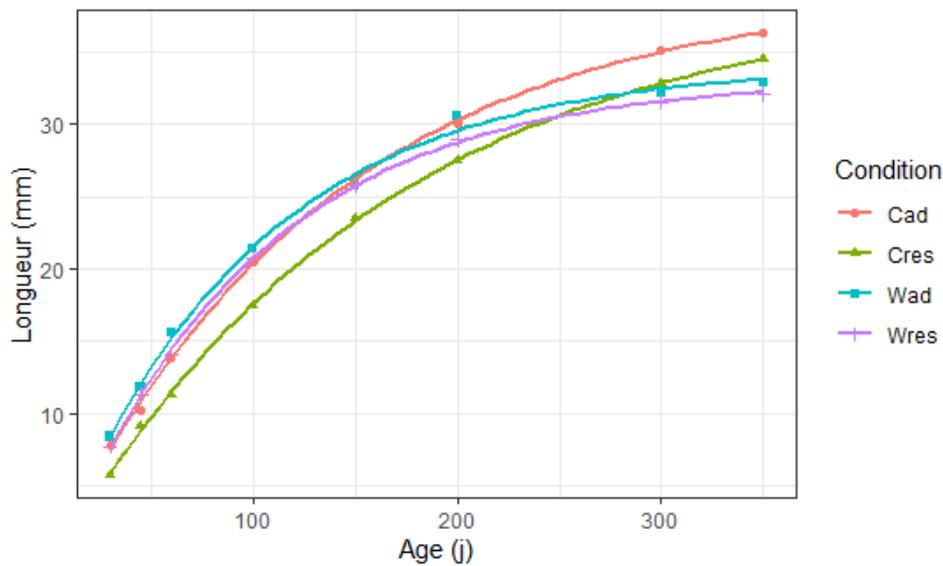


Figure 6: Courbes de croissance de Von Bertalanfy en fonction des conditions d'élevage.

Tableau 2: Valeurs des coefficients des courbes de croissance de Von Bertalanfy.

	Cad	Cres	Wad	Wres
L^∞	39.303	39.011	34.053	33.133
K	0.007	0.006	0.010	0.010
t0	1.759	4.181	2.547	4.865

Tableau 3: Résultats des comparaisons des modèles avec fixation des paramètres L^∞ , K et t0.

Test	Hypothèse	χ^2	df	p	Modèle
Ho vs H1	Lin1=Lin2=Lin3=Lin4	152.39	3	0	Von Bert
Ho vs H2	K1=K2=K3=K4	98.01	3	0	Von Bert
Ho vs H3	t01=t02=t03=t04	2.9	3	0.407	Von Bert
Ho vs H4	Lin1=Lin2=Lin3=Lin4, K1=K2=K3=K4, t01=t02=t03=t04	442.55	9	0	Von Bert

Tableau 4: Résultats des comparaisons de modèles et significativité des coefficients L^∞ et K des courbes de Von Bertalanfy.

Effet du facteur	Sous condition	L^∞	χ^2	p	K	χ^2	p
Température	Ad libitum	Oui	59.56	0.000	Oui	27.07	0.000
Température	Restriction calorique	Oui	94.98	0.000	Oui	102.10	0.000
Ressource	Chaud	Oui	4.35	0.037	Non	0.03	0.862
Ressource	Froid	Non	0.08	0.777	Oui	6.41	0.011

b) Condition physique

Les évolutions des proxies d'indice corporel IdC en fonction des conditions d'élevage ont été représentées en Figure 7. Les points représentent les IdC moyens calculés aux différents âges pour chaque condition et sont donnés à titre indicatif.

L'ANCOVA réalisée sur les IdC a montré un effet significatif de l'âge ($F = 361.644$ et $p < 2.2e-16$), de la température ($F = 36.593$ et $p = 3.276e-09$), du mode d'alimentation ($F = 12.693$ et $p = 4.101e-04$) et de l'interaction entre la température et le mode d'alimentation ($F = 24.110$ et $p = 1.315e-06$). Les résultats du test post-hoc de Tukey ont été regroupés dans le Tableau 5 et ont montré que seuls les IdC des poissons de la condition W_{ad} étaient significativement différents des IdC des poissons des autres conditions.

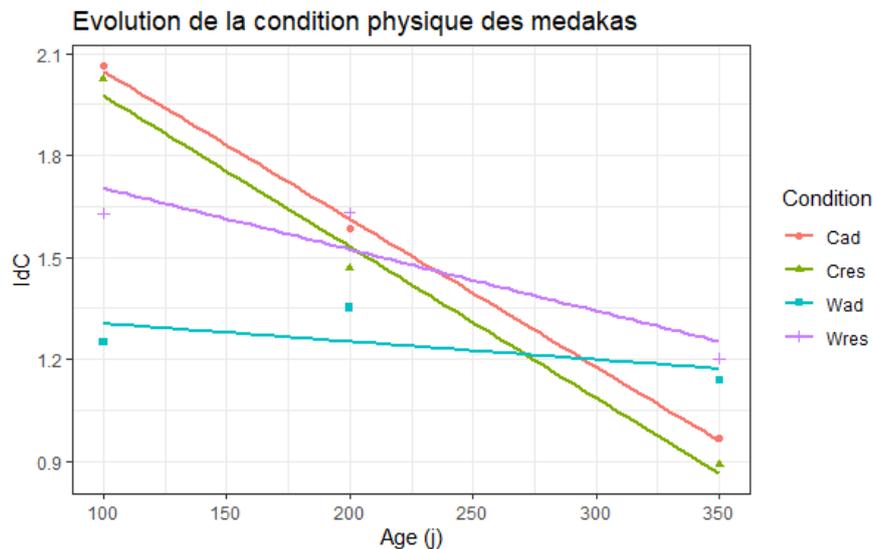


Figure 7: Évolution des indices corporels IdC en fonction des conditions d'élevage.

Tableau 5: Résultats du test post hoc de Tukey sur les indices corporels IdC en fonction des conditions d'élevage.

Hypothèse	t value	p
$W_{res} - W_{ad} == 0$	5.915	< 1e-04
$C_{ad} - W_{ad} == 0$	7.748	< 1e-04
$C_{res} - W_{ad} == 0$	4.250	1.55e-04
$C_{ad} - W_{res} == 0$	0.504	0.957186
$C_{res} - W_{res} == 0$	-0.813	0.845369
$C_{res} - C_{ad} == 0$	-1.345	0.529275

2. Étude de l'influence de facteurs biotiques et abiotiques sur la croissance des corégones du Léman

a) Courbes de croissance de Von Bertalanffy et évolutions des coefficients L_{∞} et K

Les courbes de croissance de Von Bertalanffy ont été ajustées à chaque cohorte de 1983 à 1985 et de 1996 à 2015 (Figure 8). Les coefficients L_{∞} et K ont été calculés pour chaque cohorte. Les évolutions temporelles de ces coefficients ont été représentées respectivement en Figure 9 et Figure 10. Les coefficients L_{∞} et K ne montraient pas d'évolution linéaire mais présentaient des fluctuations et semblaient évoluer de manière antagoniste. Les années où le K était fort, le L_{∞} était généralement faible. Une corrélation négative a été trouvée entre les coefficients L_{∞} et K ($R^2 = 0.676$, $p = 9.046e-07$) (Figure 11). Les 2 coefficients présentaient des amplitudes de variations plus fortes avant l'année 2006 puis semblaient se stabiliser dans les années suivantes (L_{∞} : $R^2 = -0.043$ et $p = 0.775$ et K : $R^2 = -0.005$ et $p = 0.354$).

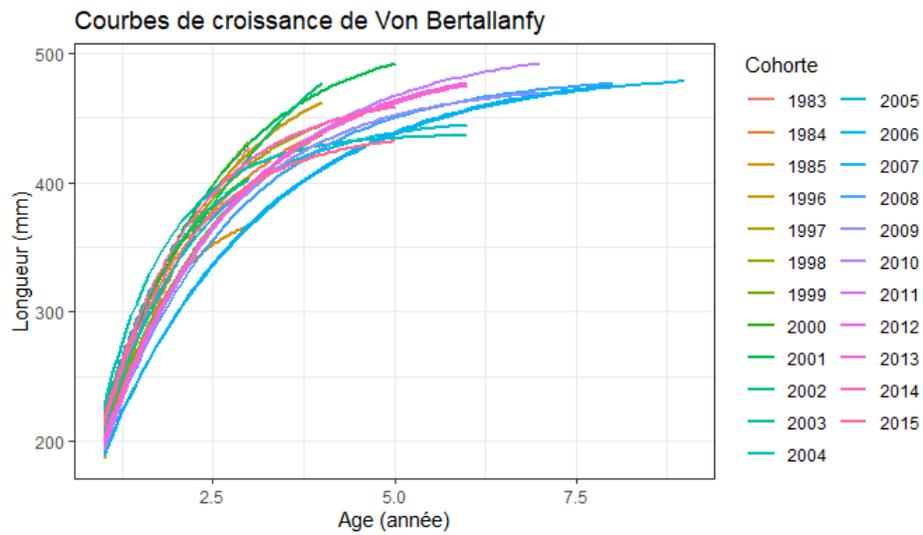


Figure 8: Courbes de croissance de Von Bertalanfy pour les cohortes de 1983 à 1985 et de 1996 à 2015.

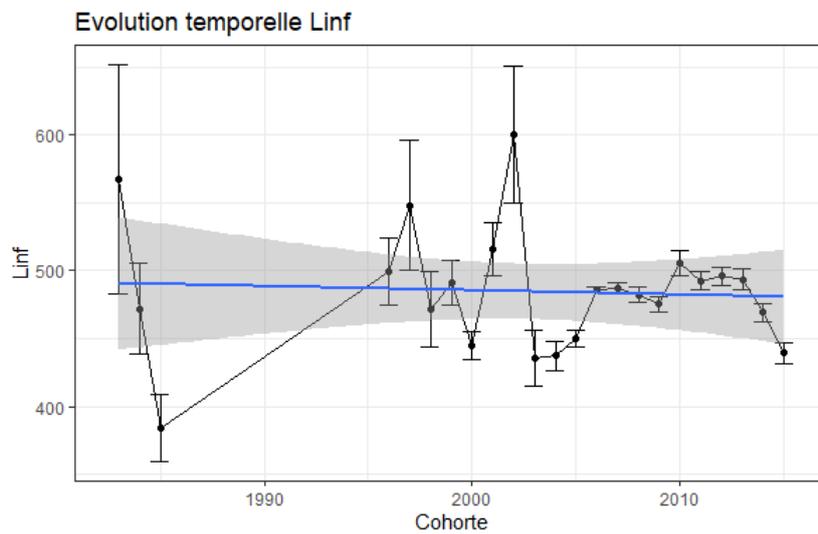


Figure 9: Évolution temporelle des coefficients L_{∞} .

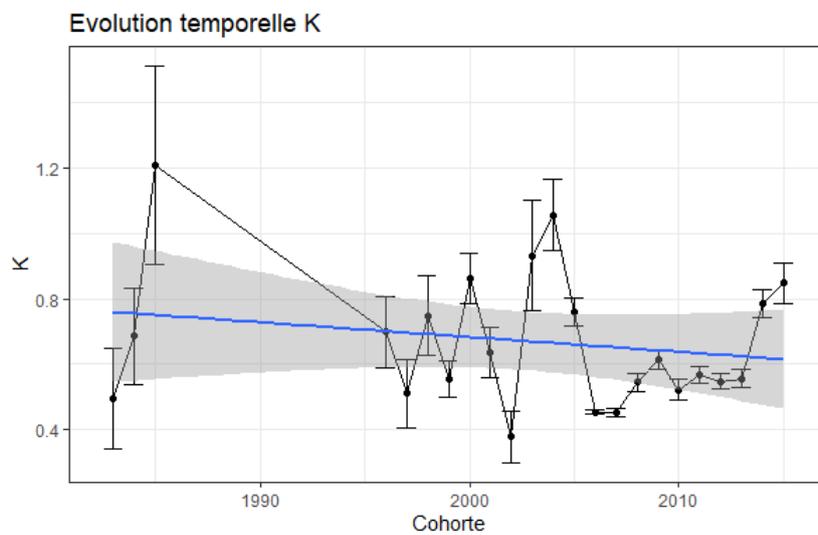


Figure 10: Évolution temporelle des coefficients K .

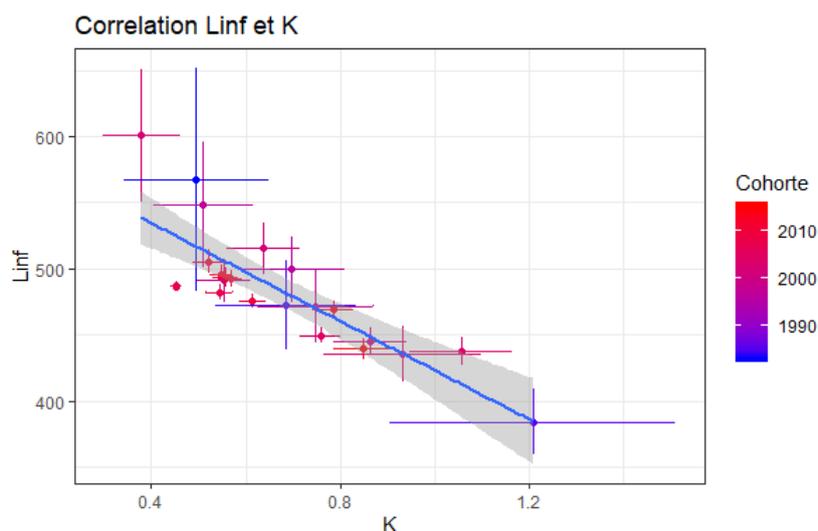


Figure 11: Régression linéaire entre les coefficients L^∞ et K .

b) Approche linéaire interannuelle

1) *Environnement thermique et ressources*

i. Température

Les résultats de l'ACP réalisée sur les variables de température ont été représentés dans les figures ci-dessous. La dimension 1 et 2 expliquaient respectivement 77.9 % et 7.6 % de la variance totale du jeu de données (Figure 12 et Figure 13). Beaucoup de variables incluant les températures printanières et estivales étaient très corrélées et contribuaient de manière similaire à l'axe 1 (Figure 14). Les variables incluant les températures automnales (a_1 , a_{12} et a_{123}) étaient les variables contribuant le plus à l'axe 2 (Figure 15). Les évolutions temporelles des coordonnées factorielles sur l'axe 1 et 2 ont été représentées respectivement en Figure 16 et Figure 17. La variable $F1_temperature$ augmentait significativement avec le temps ($R^2 = 0.556$ et $p = 1.09e-07$) tandis que la variable $F2_temperature$ est restée stable mais connaissait de très fortes variations interannuelles ($R^2 = -0.023$ et $p = 0.640$).

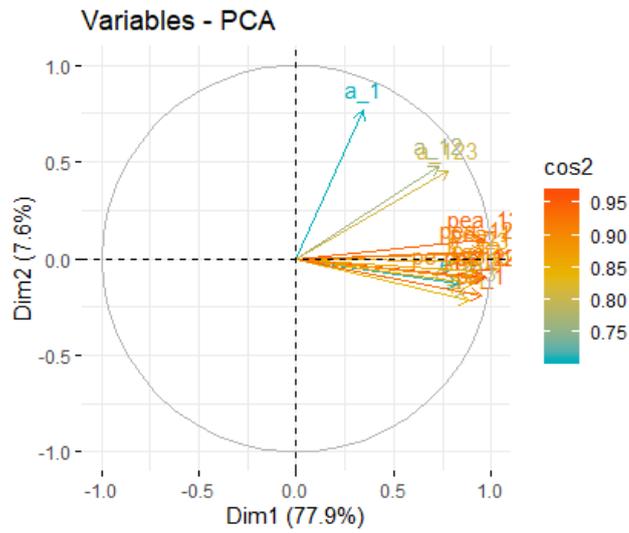


Figure 12: ACP - Cercle de corrélation des variables de température.

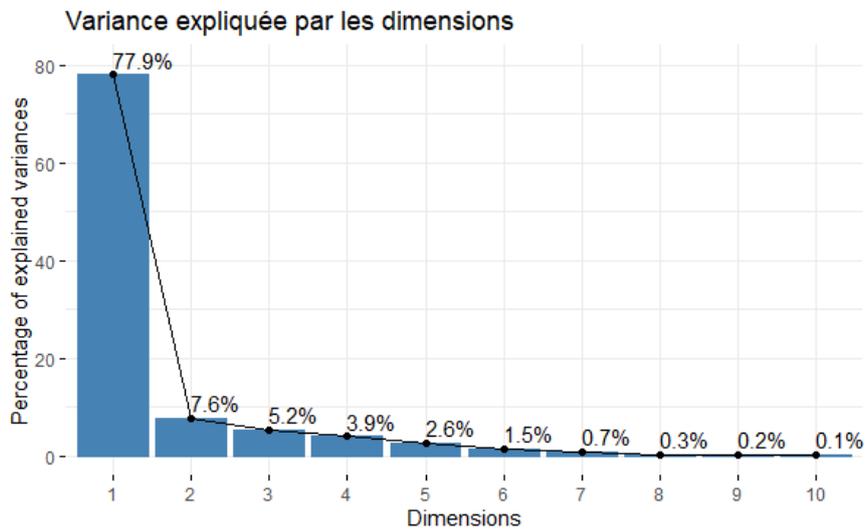


Figure 13: ACP - Pourcentage de variance expliquée par chaque dimension.

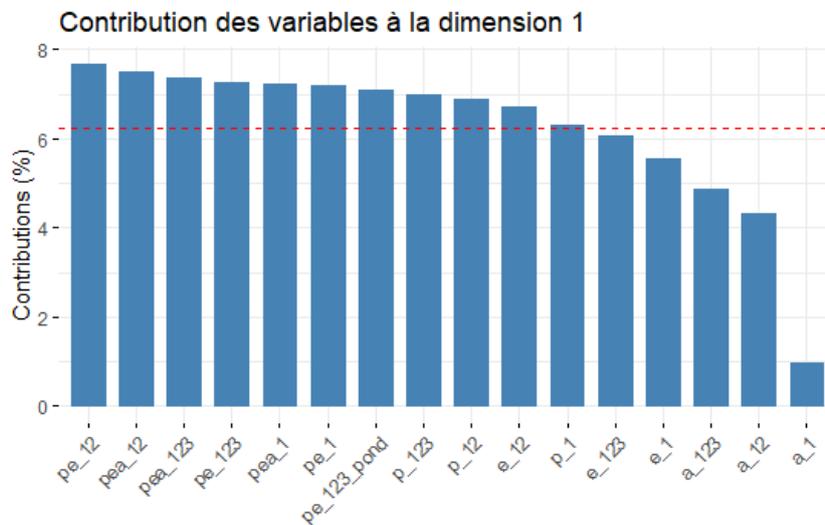


Figure 14: ACP - Contributions des variables de température à la dimension 1.

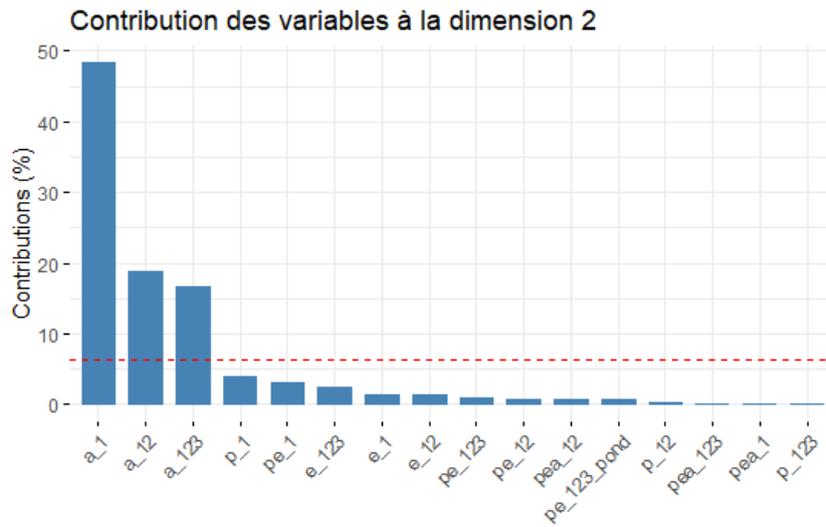


Figure 15: ACP - Contributions des variables de température à la dimension 2.

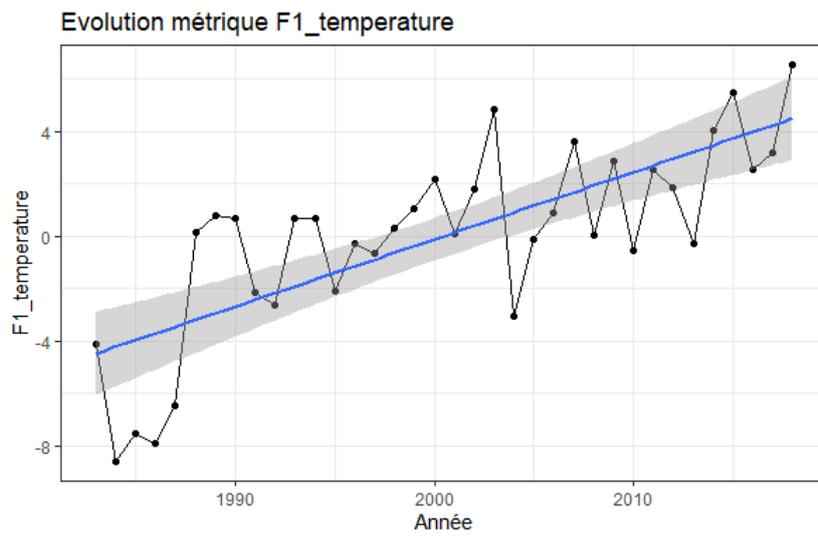


Figure 16: Évolution temporelle des coordonnées factorielles sur l'axe 1.

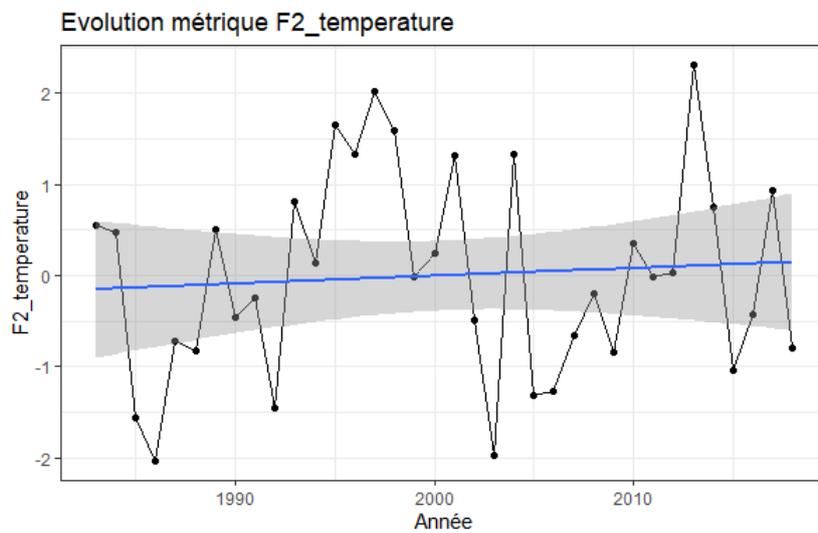


Figure 17: Évolution temporelle des coordonnées factorielles sur l'axe 2.

Les évolutions des coefficients L^∞ et K en fonction de la variable $F1_temperature$ ont été représentées respectivement en Figure 18 et Figure 19. D'après ces résultats, la variable $F1_temperature$ ne semblait pas expliquer de façon linéaire les évolutions des coefficients (L^∞ : $R^2 = -0.044$ et $p = 0.780$ et K : $R^2 = 0.006$ et $p = 0.300$). De la même manière, les évolutions des coefficients L^∞ et K en fonction de la variable $F2_temperature$ ont été représentées en Figure 20 et Figure 21. La variable $F2_temperature$ ne semblait pas non plus expliquer les évolutions des coefficients (L^∞ : $R^2 = 0.101$ et $p = 0.076$ et K : $R^2 = -0.011$ et $p = 0.396$).

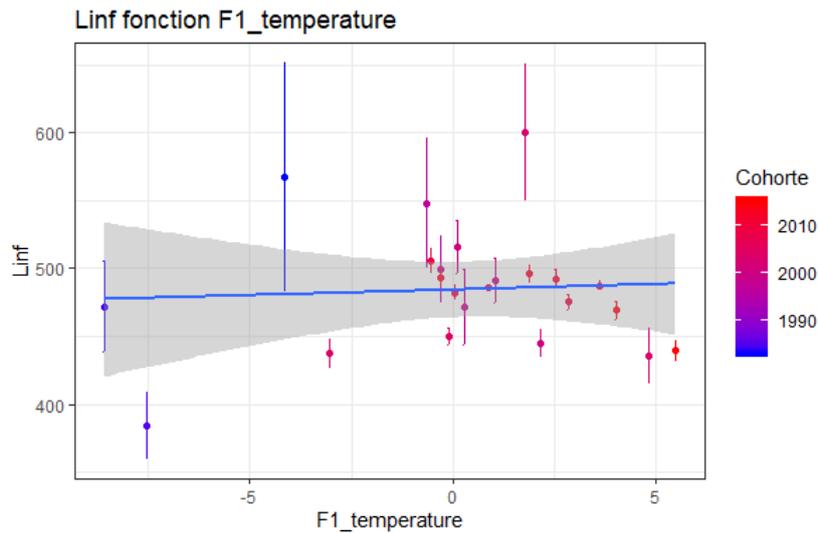


Figure 18: Évolution des coefficients L^∞ en fonction de la variable $F1_temperature$.

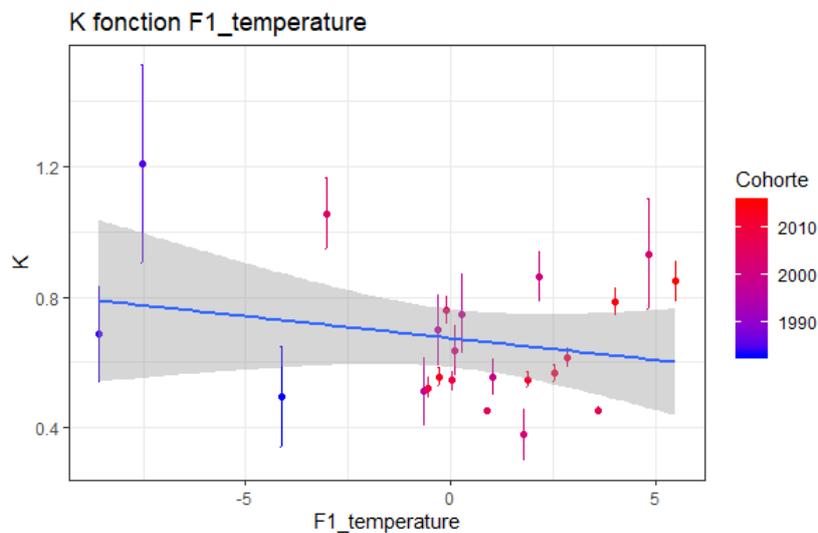


Figure 19: Évolution des coefficients K en fonction de la variable $F1_temperature$.

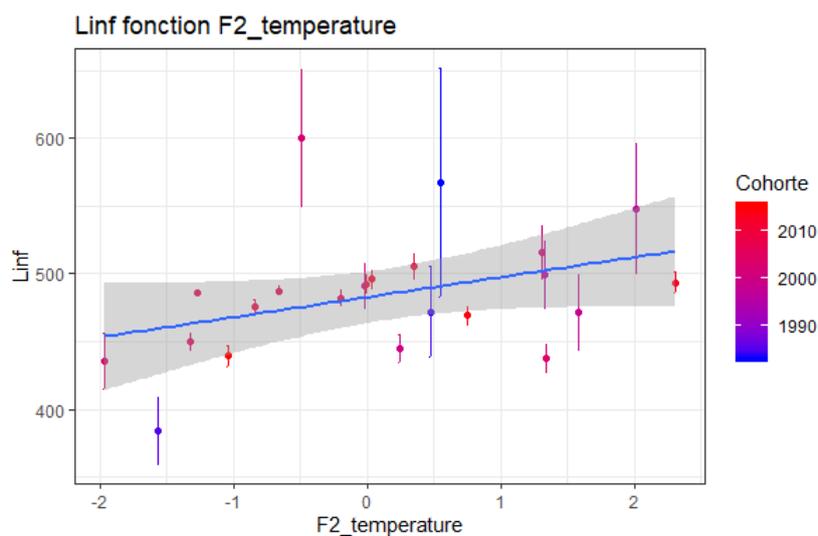


Figure 20: Évolution des coefficients L_{∞} en fonction de la variable $F2_temperature$.

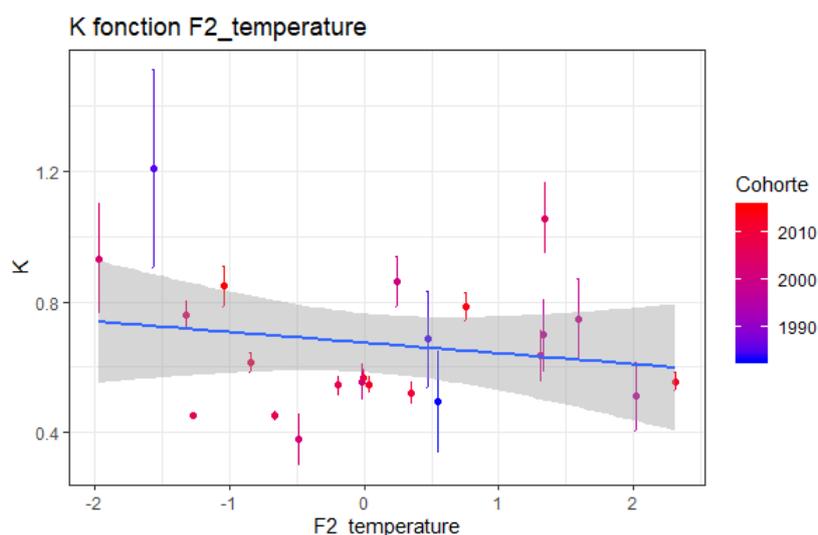


Figure 21: Évolution des coefficients K en fonction de la variable $F2_temperature$.

ii. Ressources

Les résultats de l'ACP réalisée sur les variables d'abondance en zooplancton ont été représentés dans les figures ci-dessous. La dimension 1 et 2 expliquaient respectivement 41.1 % et 15 % de la variance totale du jeu de données (Figure 22 et Figure 23). Les variables tot, dap, e_dap, zoo_123_pond, zoo_123, cyc et e_tot contribuaient grandement à la dimension 1 (Figure 24) tandis que les variables p_tot, p_cyc et byt contribuaient grandement à la dimension 2 (Figure 25). Les évolutions temporelles des coordonnées factorielles sur l'axe 1 et 2 ont été représentées respectivement en Figure 26 et Figure 27. La variable $F1_ressources$ diminuait significativement avec le temps ($R^2 = 0.529$ et $p = 3.02e-07$) tandis que la variable $F2_ressources$ est restée stable mais connaissait de très fortes variations interannuelles ($R^2 = -0.025$ et $p = 0.720$).

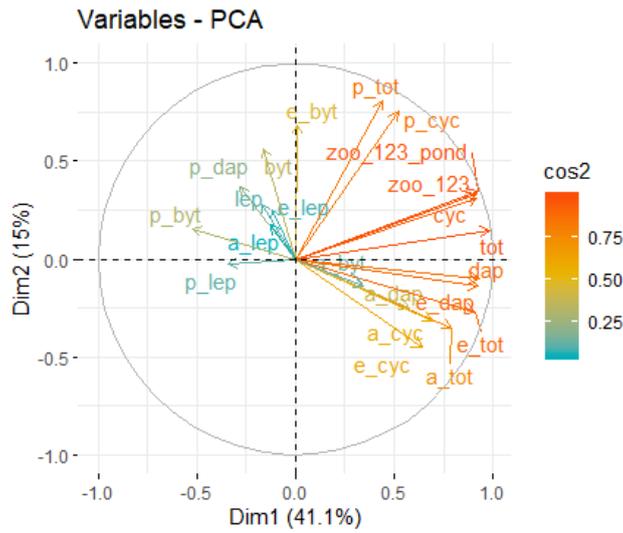


Figure 22: ACP - Cercle de corrélation des variables d'abondance en zooplancton.

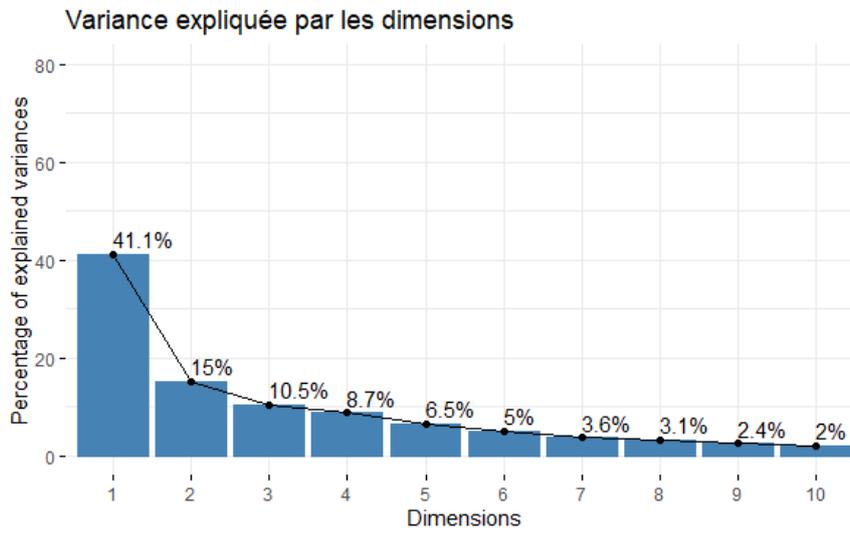


Figure 23: ACP - Pourcentage de variance expliquée par chaque dimension.

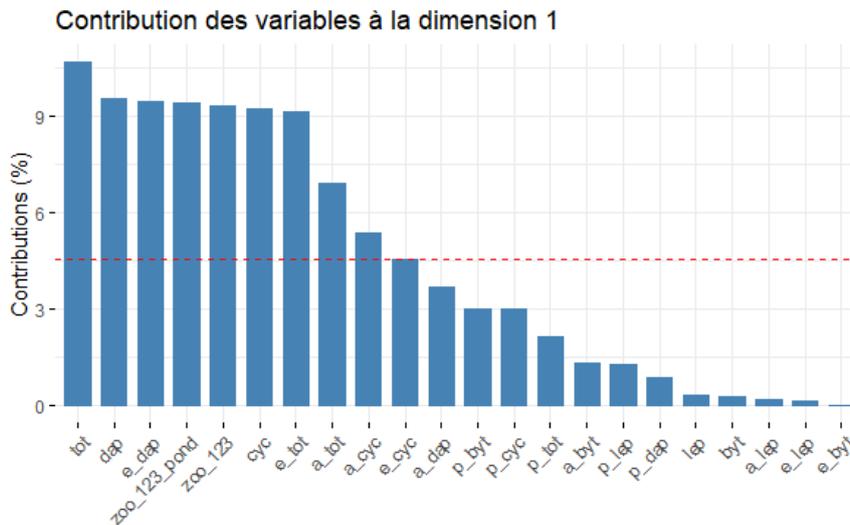


Figure 24: ACP - Contribution des variables d'abondance en zooplancton à la dimension 1.

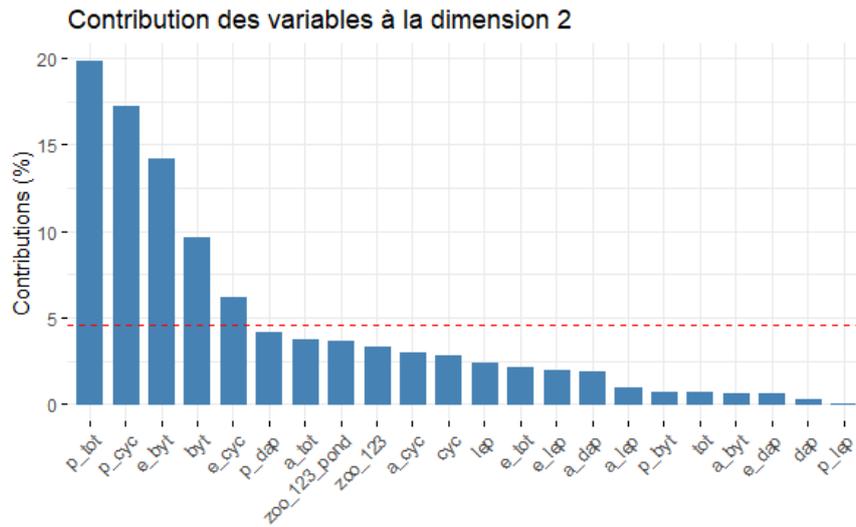


Figure 25: ACP - Contribution des variables d'abondance en zooplancton à la dimension 2.

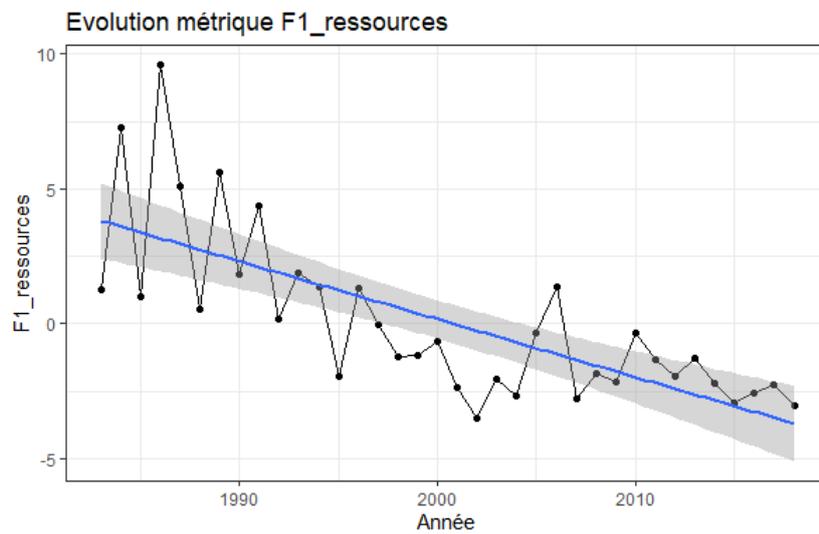


Figure 26: Évolution temporelle de la variable F1_ressources.

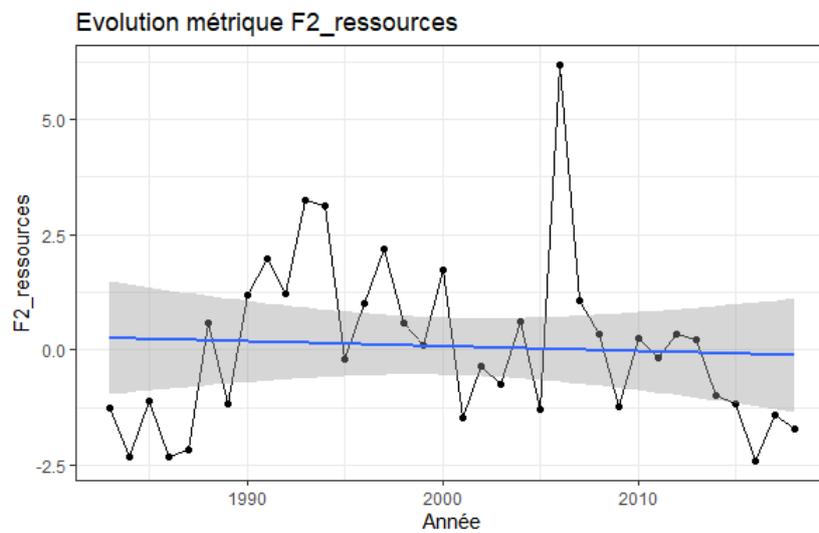


Figure 27: Évolution temporelle de la variable F2_ressources.

Les évolutions des coefficients L^∞ et K en fonction de la variable $F1_ressources$ ont été représentées respectivement en Figure 28 et Figure 29. D'après ces résultats, la variable $F1_ressources$ ne semblait pas expliquer les évolutions des coefficients (L^∞ : $R^2 = -0.043$ et $p = 0.775$ et K : $R^2 = -0.046$ et $p = 0.880$). De la même manière, les évolutions des coefficients L^∞ et K en fonction de la variable $F2_ressources$ ont été représentées en Figure 30 et Figure 31. La variable $F2_ressources$ ne semblait pas non plus expliquer les évolutions des coefficients (L^∞ : $R^2 = -0.037$ et $p = 0.643$ et K : $R^2 = 0.038$ et $p = 0.187$).

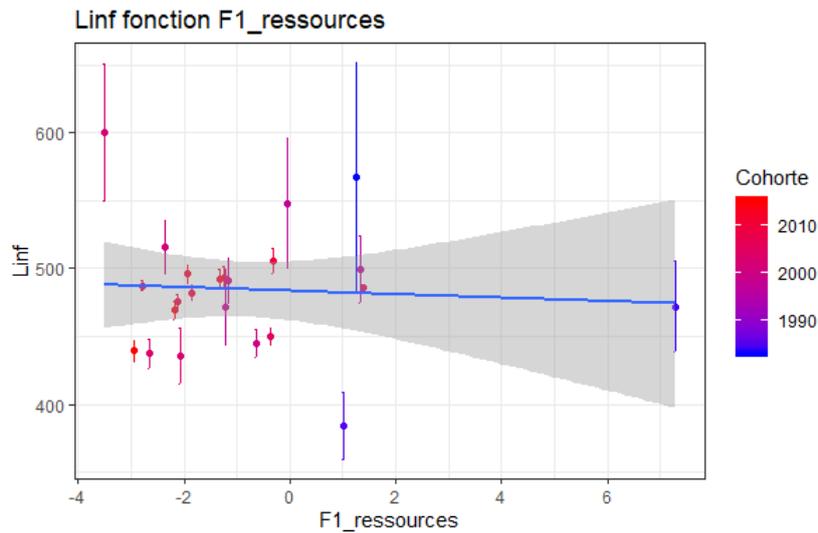


Figure 28: Évolution des coefficients L^∞ en fonction de la variable $F1_ressources$.

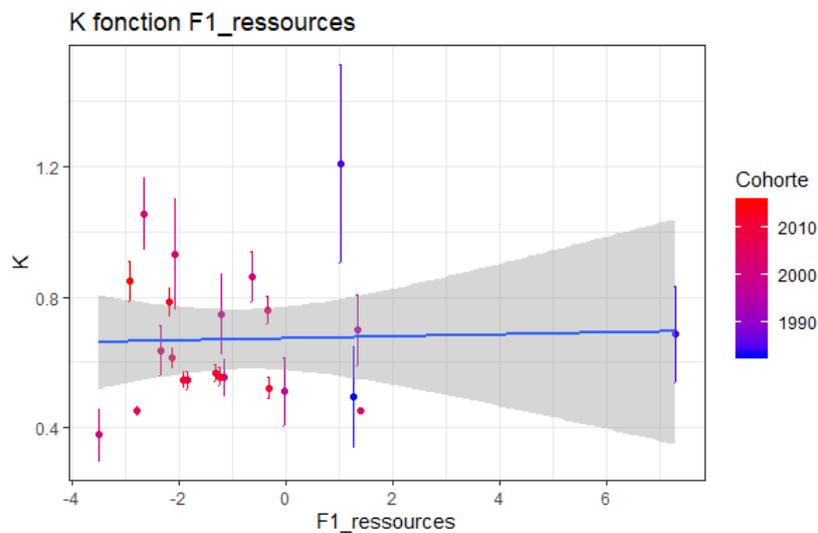


Figure 29: Évolution des coefficients K en fonction de la variable $F1_ressources$.

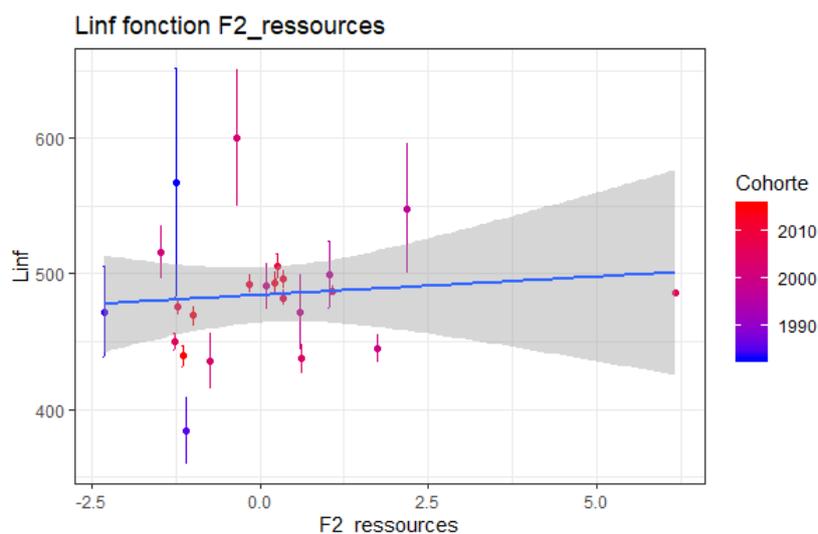


Figure 30: Évolution des coefficients L^∞ en fonction de la variable $F2_ressources$.

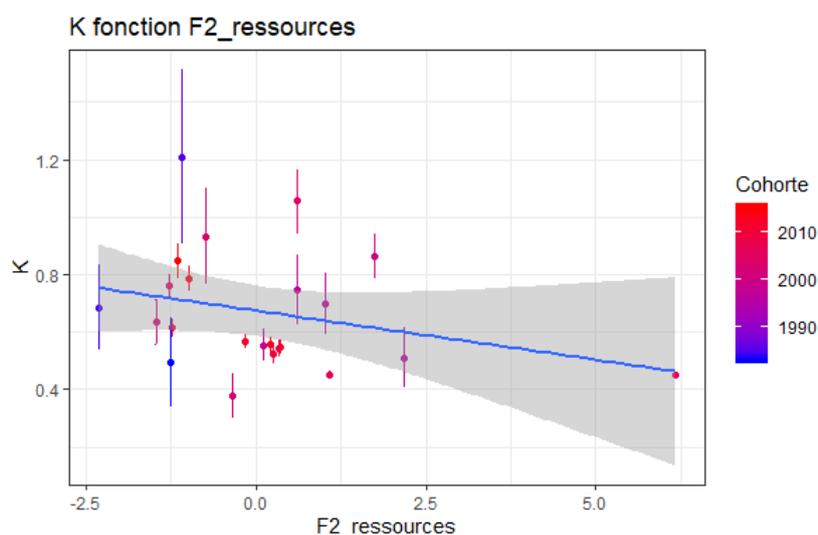


Figure 31: Évolution des coefficients K en fonction de la variable $F2_ressources$.

iii. Choix du meilleur modèle

Les résultats des meilleurs modèles obtenus sur les coefficients L^∞ et K au sens de l'AIC ont été regroupés sous le Tableau 6. Concernant le coefficient L^∞ , le meilleur modèle obtenu était $L^\infty \sim F2_temperature$ ($R^2 = 0.101$, $F = 3.471$, $p = 0.076$ et $AIC = 242.800$). Concernant le coefficient K , le meilleur modèle était $K \sim F1_temperature$ ($R^2 = 0.006$, $F = 1.127$, $p = 0.300$ et $AIC = -3.558$).

Tableau 6: Résultats des meilleurs modèles sur les coefficients L^∞ et K au sens de l'AIC.

Choix du meilleur modèle	Variables			Modèle		
	Nom	p	R^2	F	p	AIC
$L^\infty \sim F2_temperature$	$F2_temperature$	0.076	0.101	3.471	0.076	242.800
$K \sim F1_temperature$	$F1_temperature$	0.300	0.006	1.127	0.300	-3.558

2) Teneurs en pesticides

i. Régressions linéaires simples

Les évolutions temporelles des concentrations en atrazine-déséthyl et en terbuthylazine ont été représentées respectivement en Figure 32 et Figure 33. La concentration en atrazine-déséthyl a significativement diminué avec le temps ($R^2 = 0.534$ et $p = 1.193 \times 10^{-3}$), passant d'environ $0.020 \mu\text{g/L}$ en 2004 à $0.006 \mu\text{g/L}$ en 2015. La concentration en terbuthylazine a diminué de $0.014 \mu\text{g/L}$ en 2004 à des valeurs proches ou inférieures à $0.005 \mu\text{g/L}$ dans les années 2006 – 2012, puis a légèrement ré-augmenté jusqu'à $0.010 \mu\text{g/L}$ dans les années 2013 – 2015 ($R^2 = -0.073$ et $p = 0.826$).

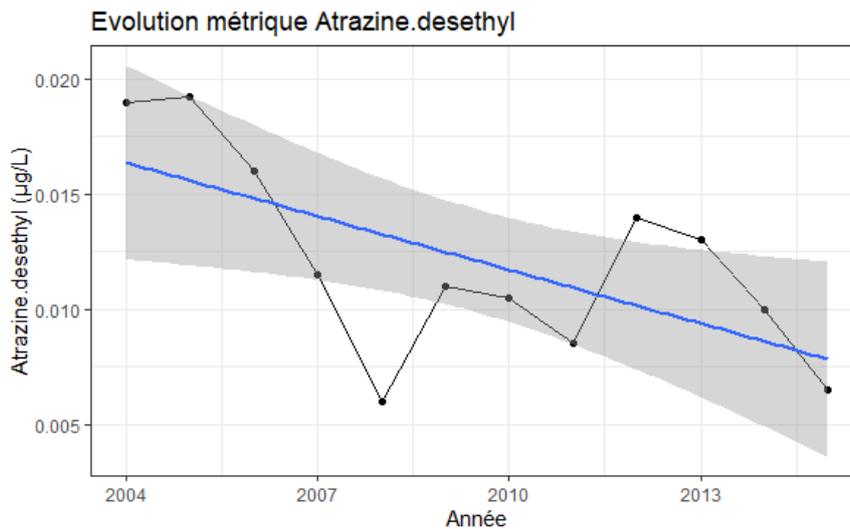


Figure 32: Évolution temporelle de la concentration en atrazine-déséthyl.

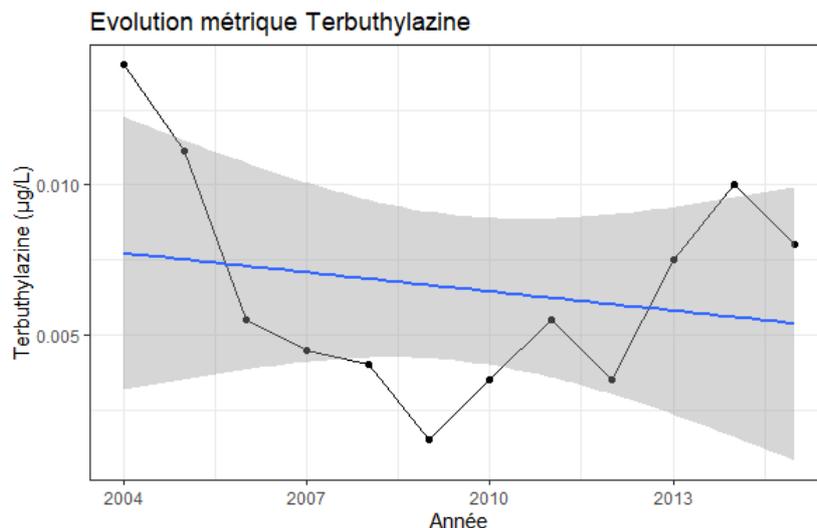


Figure 33: Évolution temporelle de la concentration en terbuthylazine.

Les évolutions des coefficients L^∞ et K en fonction de la concentration en atrazine-déséthyl ont été représentées respectivement en Figure 34 et Figure 35. L'augmentation des concentrations de ce métabolite de l'atrazine provoquait une légère tendance non significative à la diminution des coefficients L^∞ ($R^2 = -0.019$ et $p = 0.394$) et une légère tendance à l'augmentation des coefficients K ($R^2 = -0.014$ et $p = 0.378$), avec tout de même une forte variabilité. Il existait en revanche une

corrélation significative entre la teneur en terbuthylazine et les coefficients L^∞ ($R^2 = 0.512$ et $p = 0.005$) et entre la teneur en terbuthylazine et les coefficients K ($R^2 = 0.638$ et $p = 1.111e-03$), avec cette fois beaucoup moins de variabilité (Figure 36 et Figure 37).

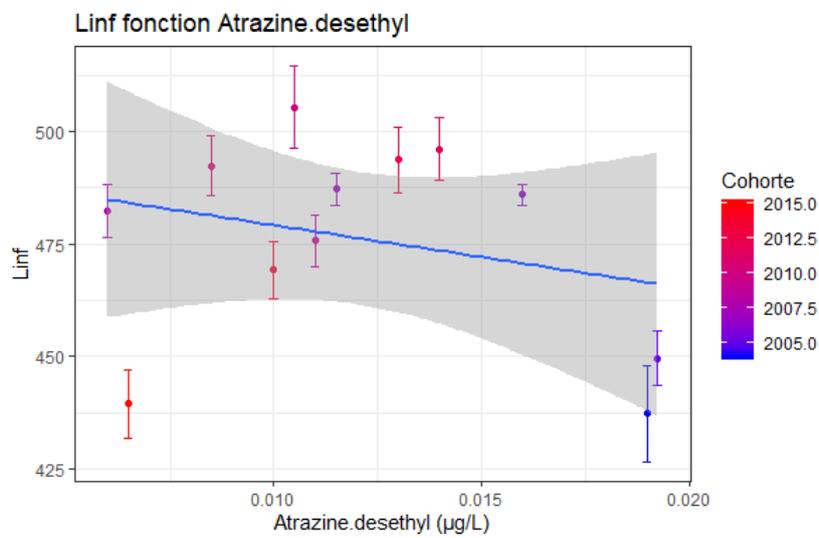


Figure 34: Évolution des coefficients L^∞ en fonction de la concentration en atrazine-déséthyl.

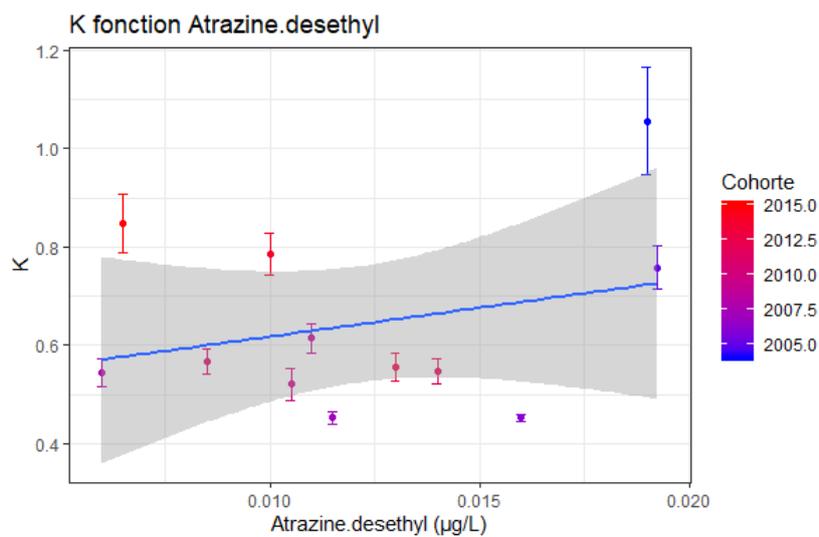


Figure 35: Évolution des coefficients K en fonction de la concentration en atrazine-déséthyl.

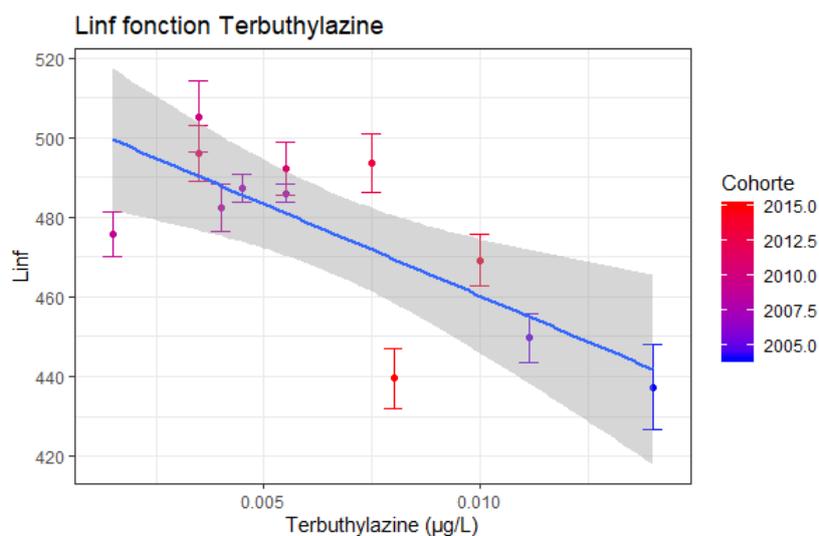


Figure 36: Évolution des coefficients L^∞ en fonction de la concentration en terbutylazine.

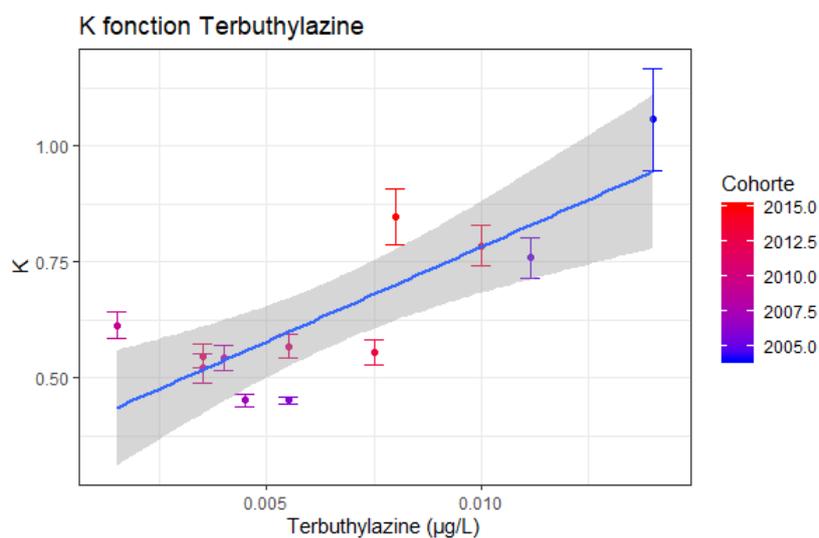


Figure 37: Évolution des coefficients K en fonction de la concentration en terbutylazine.

ii. Régressions linéaires multiples

Les résultats des meilleurs modèles obtenus sur les coefficients L^∞ et K au sens de l'AIC ont été regroupés sous le Tableau 7. Concernant le coefficient L^∞ , le meilleur modèle était $L^\infty \sim F1_ressources + F2_temperature + Terbutylazine$ ($R^2 = 0.812$, $F = 16.820$, $p = 8.143e-04$ et $AIC = 94.093$). Concernant le coefficient K , le meilleur modèle était $K \sim F1_ressources + Terbutylazine$ ($R^2 = 0.745$, $F = 17.11$, $p = 8.587e-04$ et $AIC = -18.627$).

Tableau 7: Résultats des meilleurs modèles sur les coefficients L^∞ et K au sens de l'AIC.

Choix du meilleur modèle	Variables		Modèle			
	Nom	p	R ²	F	p	AIC
$L^\infty \sim$ F1_ressources + F2_temperature + Terbutylazine	F1_ressources	0.022	0.812	16.820	8.143e-04	94.093
	F2_temperature	0.007				
	Terbutylazine	2.6e-04				
$K \sim$ F1_ressources + Terbutylazine	F1_ressources	0.048	0.745	17.110	8.587e-04	-18.627
	Terbutylazine	6.82e-04				

c) Approche par identification de périodes distinctes

1) *Identification des périodes*

Les évolutions temporelles des écarts à la moyenne de K et des écarts cumulés ont été représentées respectivement en Figure 38 et Figure 39. À partir de ces graphiques, 4 périodes distinctes ont été identifiées. La période P1 correspondait à la période 1983 – 2002 inclus, avec des coefficients K présentant une forte variabilité. La période P2 correspondait aux 3 années consécutives 2003, 2004, 2005 avec des K relativement élevés. Au contraire, les années consécutives allant de 2006 à 2013, présentant des K faibles, ont été regroupées dans la période P3. Finalement, la période P4 n'était constituée que de 2 années, 2014 et 2015, avec des K relativement élevés.

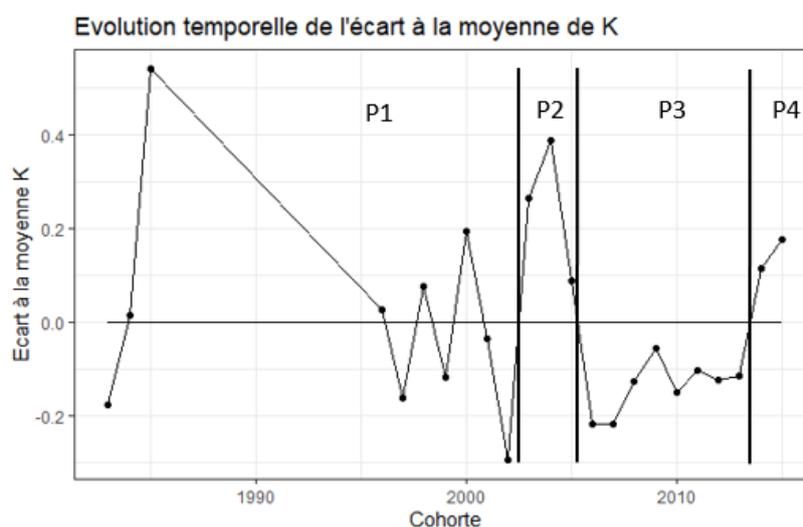


Figure 38: Évolution temporelle des écarts à la moyenne de K.

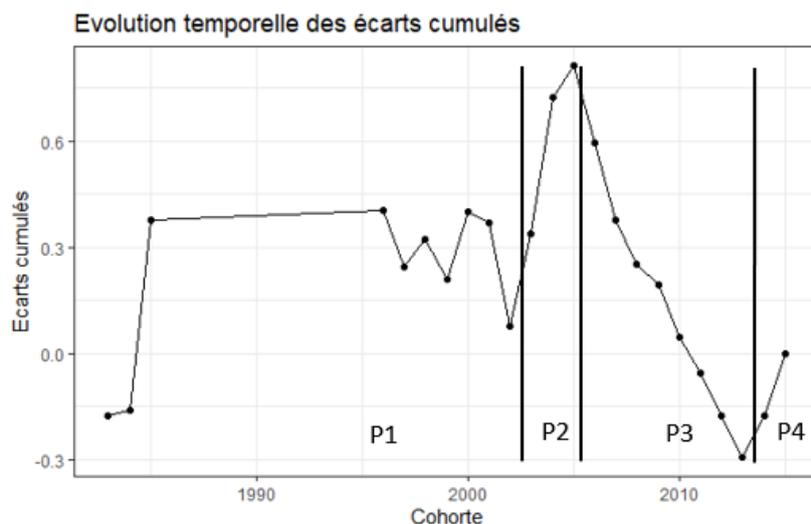


Figure 39: Évolution temporelle des écarts cumulés.

2) Between PCA

Le cercle de corrélation des variables sélectionnées pour la between PCA a été représenté en Figure 40. Les variables discriminantes sur l'axe 1 étaient principalement les variables F1_ressources, F1_temperature et captures_123 en tant que proxy de la compétition intraspécifique. Les variables discriminantes sur l'axe 2 étaient principalement captures_123, F2_ressources et F2_temperature. Les résultats de la between PCA (projection des périodes) ont été présentés dans la Figure 41. D'après ces résultats, La période P1 semblait être davantage expliquée par les variables F1_ressources et F2_temperature. Cette période était tout de même très tirée par les années 1983, 1984 et 1985, dont les coefficients K présentaient une forte variance. La période P3 (K faibles) était surtout orientée vers la variable captures_123. Enfin, la période P4, concernant les années 2014 et 2015 avec des K élevés, semblait être influencée par la variable F1_temperature. Le pourcentage de variance expliqué par cette between PCA était de 26.9 %. Le test de Monte Carlo (randtest) effectué sur la between PCA a montré un résultat significatif ($p = 0.026$) (Figure 42).

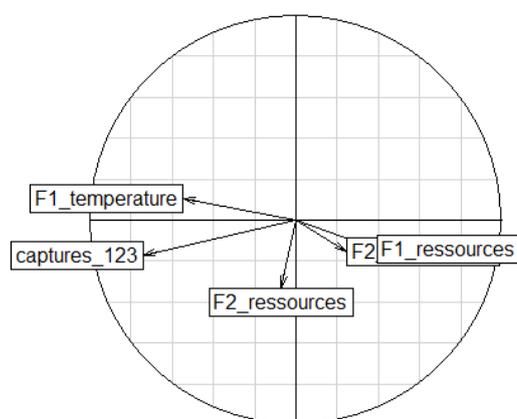


Figure 40: Between PCA - Cercle de corrélation des variables.

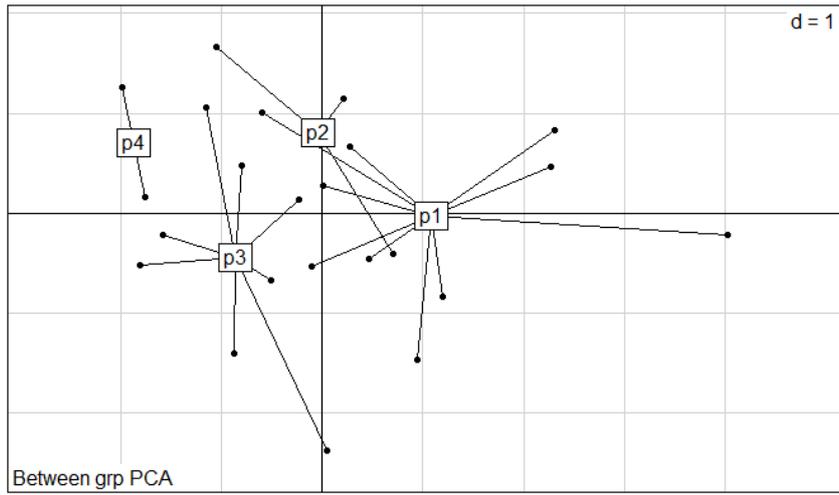


Figure 41: Between PCA - Projection des périodes.

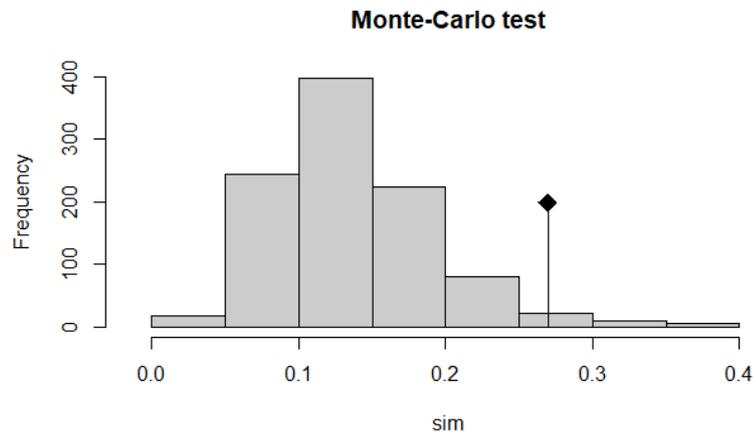


Figure 42: Résultat du test de Monte Carlo sur la between PCA.

IV. Discussion

1. Étude de l'interaction entre la température et la ressource sur la croissance des medakas

a) Courbes de croissance observées

Les courbes de croissance obtenues expérimentalement sur les medakas confirmaient l'hypothèse selon laquelle la température entraîne des courbes de croissance croisées et la ressource entraîne des courbes de croissance emboîtées. En effet, peu importe les conditions d'alimentation, des patterns de TSR ont été observés. Les medakas élevés à 30 °C présentaient un taux de croissance initial significativement plus élevé mais une taille asymptotique maximale significativement plus faible que les poissons élevés à 20 °C. Concernant le mode d'alimentation, les poissons nourris *ad libitum* semblaient avoir un taux de croissance initial et une taille asymptotique maximale plus élevés que les poissons en restriction calorique (bien que les L_{∞} ne différaient pas significativement à 20 °C et que les K ne différaient pas significativement à 30 °C). Dans ce protocole expérimental, la quantité de nourriture fournie aux poissons n'a pas été pesée pour des raisons de praticité et de gain de temps. Une réduction de moitié (1 matin sur 2) était donc considérée comme restrictive, et les effets attendus ont été observés. Cependant, il est possible que cette réduction de moitié ne soit pas très limitante pour le medaka, ce qui pourrait expliquer le fait que les L_{∞} ne différaient pas significativement à 20 °C et que les K ne différaient pas significativement à 30 °C. Les effets auraient probablement été plus marqués, et significatifs, si la restriction calorique avait été plus importante.

La taille corporelle des ectothermes est principalement dictée par le nombre et la taille des cellules qui les constituent. De nombreux auteurs ont donc cherché à expliquer la différence dans les patterns de croissance observés en fonction de la température et de la ressource par la composition cellulaire des organismes étudiés (Arendt, 2007 ; Atkinson, 1999). Nombre de ces études porte sur *Drosophila megalonaster* et suggère qu'une augmentation de température entraîne une réduction de la taille des cellules et *in fine* une réduction de la taille corporelle (Czarneleski *et al.* 2015 ; Czarneleski *et al.* 2013 ; Arendt, 2007). Au contraire, les différences de croissance observées en fonction de la ressource semblent être davantage expliquées par le nombre de cellules (Arendt, 2007).

Les poissons sont les seuls vertébrés sur lesquels le rôle du nombre et de la taille des cellules dans la taille corporelle a été largement étudié. Malgré cela, l'étude de la croissance par l'étude de la composition cellulaire est plus difficile que chez les insectes en raison du recrutement de fibres musculaires non continu. En effet, le recrutement des fibres se déroule en 3 phases distinctes et leur temporalité diffère en fonction des espèces étudiées (Johnston *et al.* 2000 ; Alami-Durante *et al.* 2000). Comme chez les insectes, une augmentation de ressources semble augmenter la taille corporelle par une augmentation du nombre de cellules (Arendt, 2007). Concernant la température, les résultats sont beaucoup plus controversés. Des études sur le saumon atlantique *Salmo salar* ont montré que les nouveau-nés incubés au froid présentaient des fibres musculaires plus petites mais plus nombreuses que ceux incubés au chaud (Johnston *et al.* 2000 ; Johnston *et al.* 2002). À l'inverse, les études sur le hareng *Clupea harengus* ont montré que les plus gros poissons avaient des fibres musculaires plus grosses et que lorsque les poissons incubés à une température plus froide étaient plus gros, ces derniers avaient moins de fibres musculaires (Johnston 1993 ; Johnston *et al.* 1995 ; Johnston *et al.* 1998).

Certains de ces résultats (notamment ceux obtenus sur les insectes) pourraient être expliqués par la théorie du « live fast die young » (Travers *et al.* 2015). Cette théorie prédit que la réponse des organismes à un environnement moins favorable est une accélération de la croissance jusqu'à la maturité sexuelle afin d'avoir une reproduction plus rapide. Cette croissance accrue a cependant des coûts énergétiques pouvant provoquer une mort prématurée. Ainsi, un environnement moins favorable pourrait accélérer la division cellulaire et augmenter le nombre de petites cellules afin de grandir plus rapidement jusqu'à la maturité sexuelle mais entrainerait une taille adulte plus petite.

Quoiqu'il en soit, les effets de la température et de la ressource sur la taille et le nombre des cellules (en plus de leurs effets directs sur le métabolisme) ont des répercussions sur la taille des organismes et à plus large échelle sur la dynamique des communautés, les réseaux trophiques et le fonctionnement global des écosystèmes, comme le montre le schéma conceptuel tiré d'Hessen *et al.* (2013) en Figure 43.

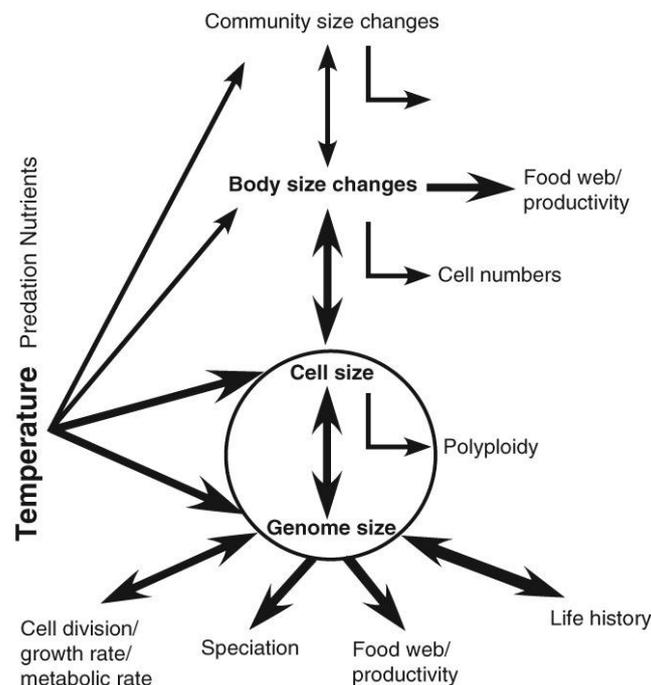


Figure 43: Schéma conceptuel des effets de la température (ou de la ressource) sur la composition cellulaire des organismes et les implications à plus large échelle (d'après d'Hessen *et al.* (2013)).

b) Interaction entre température et ressources sur la croissance

Les courbes de croissance observées dépendent de la température, du mode d'alimentation mais également de l'interaction entre ces 2 facteurs. En effet, bien que la température ait respectivement diminué et augmenté les coefficients L_{∞} et K de manière significative peu importe le mode d'alimentation, l'effet de la ressource sur ces mêmes coefficients dépendait de la température. À 30 °C, seul le coefficient L_{∞} était significativement plus élevé chez les poissons nourris *ad libitum* tandis qu'à 20 °C, seul le coefficient K était significativement plus élevé chez ces mêmes poissons.

Quelques études présentées ci-dessous ont testé l'interaction entre la température et les ressources sur la croissance d'organismes aquatiques (i.e. zooplancton, poisson ou larve de grenouille) dans des milieux contrôlés. Chacune a montré un effet interactif entre les 2 facteurs sur la croissance et l'interaction est généralement plus importante à des températures élevées. Par exemple, les expériences sur *Daphnia magna* indiquaient qu'une température élevée améliorerait les taux de croissance mais que plus la température était élevée, plus une nourriture riche en P limitait ces taux

de croissance (Persson *et al.* 2011 ; Wojewodzic *et al.* 2011). Les études sur la croissance de la larve de grenouille et du poisson de récif corallien ont montré également que les taux de croissance étaient plus importants à température élevée. Cependant, contrairement aux études sur les daphnies, celles-ci indiquaient qu'à haute température, une alimentation stochastique ou une faible disponibilité alimentaire réduisaient les taux de croissance (Courtney Jones *et al.* 2015 ; McLeod *et al.* 2013). Une étude sur des larves de tanche a montré que les températures élevées pouvaient limiter les taux de croissance mais que cette limitation pouvait être réduite par une disponibilité alimentaire continue (Wolnicki *et al.* 2016). Le but de cette expérience était de déterminer la température optimale de croissance. Le fait que les températures élevées aient réduit les taux de croissance pouvait donc potentiellement être expliqué par un dépassement de la température optimale de croissance.

La croissance et la condition physique sont donc influencées par la température, par la ressource mais également par l'interaction de ces 2 facteurs. Ainsi, il est important de prendre en compte cette interaction dans les modèles de prédiction des effets du changement global sur la taille des organismes, qui se répercutera sur les taux de croissance des populations, la dynamique des communautés et le fonctionnement des écosystèmes.

2. Influence de facteurs biotiques et abiotiques sur la croissance des corégones du Léman

a) Hétérogénéité de l'échantillonnage

Les données disponibles sur la période étudiée présentaient une hétérogénéité relativement importante. En effet, les poissons utilisés pour l'étude de la croissance étaient issus soit de pêches exceptionnelles et scientifiques (surtout avant 2006) soit de la pêche professionnelle (surtout après 2006). Les différentes méthodes de pêche introduisaient un biais dans la détermination de la taille à un âge donné puisqu'elles ont été réalisées à différentes périodes de l'année. Par exemple, un poisson âgé de 2 ans n'a pas la même taille s'il est capturé en début d'année ou en fin d'année. Le nombre de poissons par cohorte différait également, avec notamment certaines années avec très peu de corégones (1983, 1984, 1996, 2001 et 2002) et certaines années avec beaucoup de corégones (surtout 2006). Le nombre de corégones par cohorte impactait principalement la précision dans la détermination des coefficients L_{∞} et K . Enfin, certaines cohortes (≥ 2006) possédaient un nombre de classes d'âge plus important. Ainsi, l'hétérogénéité de l'échantillonnage apportait potentiellement un biais dans la détermination des tailles et des coefficients des courbes de croissance, qu'il est nécessaire de prendre en compte dans les discussions de cette étude. Pour s'en affranchir, une solution aurait été de pondérer, dans les modèles, les valeurs des coefficients L_{∞} et K par l'inverse de leur variance.

b) Corrélation négative entre L_{∞} et K

D'après les évolutions temporelles des coefficients L_{∞} et K , la croissance initiale et la taille adulte des corégones du Léman ne semblaient ni diminuer ni augmenter de façon linéaire sur la période étudiée. En revanche, elles connaissaient des fluctuations interannuelles importantes. Par ailleurs, une corrélation négative significative entre les coefficients L_{∞} et K a été mise en évidence, ce qui signifie que plus la croissance initiale du corégone était rapide, plus sa taille à l'âge adulte était petite. Cette corrélation négative est typique des patterns de TSR puisqu'elle est le résultat des courbes de croissance croisées (Berrigan et Charnov, 1994 ; Atkinson et Sibly, 1997 ; Arendt 2011). De ce fait, le facteur température semblait être le candidat idéal pour expliquer les variations des coefficients L_{∞} et K observées.

c) Influence de la température

Les coordonnées factorielles des cohortes sur l'axe 1 augmentaient significativement avec le temps, ce qui signifiait que les variables de température contribuant à cet axe avaient tendance à augmenter. Ainsi, si les courbes de croissance observées étaient dictées par un effet prépondérant de la température, les coefficients L_{∞} auraient dû diminuer et les coefficients K auraient dû augmenter au cours du temps, conformément à la TSR. Or, les évolutions temporelles des coefficients L_{∞} et K ne coïncidaient pas avec cette hypothèse, et aucune relation linéaire n'a été mise en évidence entre les variables de température et les coefficients L_{∞} et K. La température ne semblait donc pas être le facteur explicatif prépondérant de la croissance du corégone sur les premières années de vie, ou tout du moins pas sur la totalité de la période étudiée. Il est également possible que la température soit le facteur prépondérant sur la croissance des larves, comme montré dans un rapport précédent de Concastie (2018) et dans Perrier *et al.* (2012), mais qu'un ou plusieurs autres facteurs prennent ensuite ce rôle. Du fait que le K se calcule sur les 3-4 premières années de vie, l'effet température au stade larve/juvenile pourrait être « camouflé » par les effets de cet ou ces autre(s) facteur(s) au-delà de la première année.

d) Influence de la ressource

Les résultats de l'ACP sur les variables de ressources ont montré que de nombreuses variables étaient corrélées et contribuaient en grande partie à la dimension 1, et notamment les variables tot, zoo_123 et zoo_123_pond. Ces variables représentaient la quantité totale de zooplancton sur l'année de naissance ou la quantité de zooplancton sur les 3 premières années de vie en prenant en compte la contribution des taxons principaux dans le régime alimentaire et les variations interannuelles des taux de croissance. La diminution significative des coordonnées factorielles des cohortes sur cet axe F1 avec le temps indiquait que la quantité de nourriture disponible pour le corégone dans le Léman a continuellement diminué depuis les années 1980. Les évolutions interannuelles des abondances absolues des différentes catégories de zooplancton crustacéen du Léman ont été représentées dans la Figure 44, tirée du Rapport CIPEL (2019). Dans ce rapport, la diminution de la quantité de zooplancton est principalement attribuée à la diminution de l'abondance des copépodes cyclopoïdes et des cladocères herbivores. Cette baisse dans l'abondance du zooplancton serait causée par l'augmentation de la pression de prédation par la population de corégone (Vogel, 2014) et une modification dans la composition de la communauté phytoplanctonique. En effet, l'augmentation des espèces phytoplanctoniques dont la qualité nutritionnelle serait moins intéressante pour les naupliis de copépodes cyclopoïdes impacterait négativement la survie de ce taxon (Anneville *et al.* 2007) qui représente l'essentiel du régime alimentaire des jeunes stades larvaires de corégone. Par ailleurs, la diminution de l'abondance des daphnies pourrait être expliquée par une abondance relative moindre des cryptophycées, espèces d'excellente qualité nutritionnelle (Laine et Perga, 2015). Certains auteurs ont testé expérimentalement l'effet d'une restriction alimentaire sur la croissance des corégones et ont montré que la restriction alimentaire provoquait une réduction des taux de croissance (Känkänen et Pirhonen, 2008 ; Taylor et Freeberg, 1984). Ainsi, théoriquement, une diminution des ressources de manière générale aurait dû entraîner une diminution des coefficients L_{∞} et K. Or, aucun effet significatif de la ressource n'a été trouvé sur ces coefficients. Perrier *et al.* (2012) ont étudié la croissance des larves de corégone dans le lac d'Annecy et n'ont également trouvé aucune limitation alimentaire sur la période étudiée. Tout comme la température, le potentiel effet de la diminution des ressources pourrait ne pas être mis en évidence sur la totalité de la période étudiée et pourrait être camouflé par l'effet d'autres facteurs explicatifs.

Par ailleurs, les variables testées concernaient uniquement l'abondance du zooplancton et ne traduisaient donc pas la quantité de nourriture disponible par individu. Pour estimer cette disponibilité alimentaire, il faudrait prendre en compte l'abondance annuelle des corégones mais également l'abondance annuelle des larves de perche, qui exercent elles-aussi une pression de prédation considérable sur le zooplancton (Guma'a, 1978 ; Skrzypczak *et al.* 1998). Les données disponibles pour cette étude ne permettaient pas de construire un proxy précis de cette pression de prédation cumulée afin d'obtenir des variables de disponibilité alimentaire, ce qui pourrait expliquer le fait que l'effet de la ressource (s'il existe) ne soit pas mis en évidence dans les résultats.

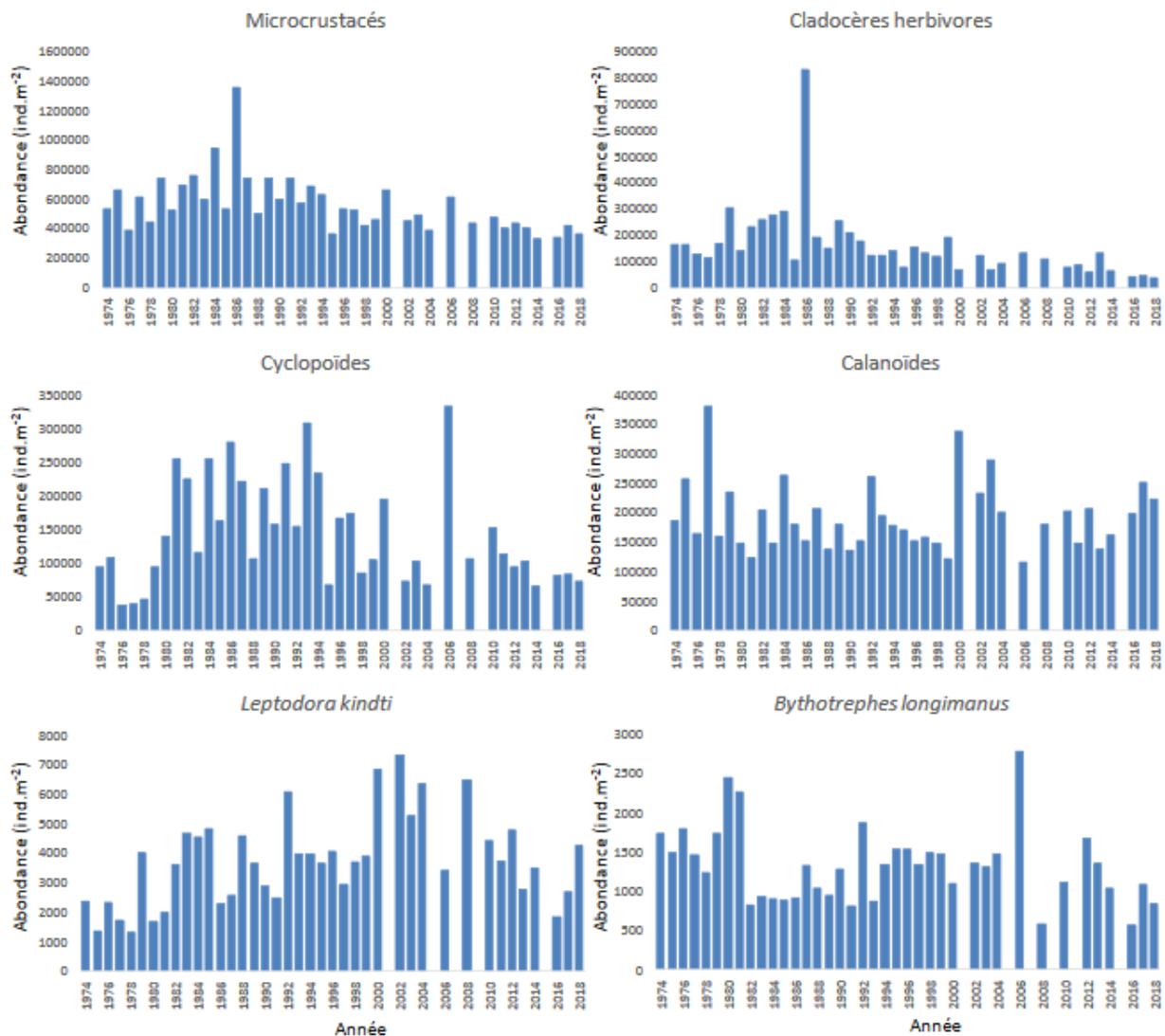


Figure 44: Évolution interannuelle de l'abondance absolue des différentes catégories de zooplancton crustacéen (Léman, SHL2 ; moyenne de mars à septembre), d'après le Rapport CIPEL (2019).

e) Influence des teneurs en pesticides

L'influence des teneurs en pesticides, par l'étude des effets de l'atrazine déséthyl et de la terbuthylazine (herbicides), n'a pu être testée que sur une sous-période correspondant aux cohortes allant de 2004 à 2015. Les concentrations en atrazine déséthyl et en terbuthylazine dans le Léman sont de l'ordre de 0.01 µg/L, et sont donc des concentrations extrêmement faibles. Cependant, une étude récente a démontré que des composés (kairomones/phéromones) à une concentration picomolaire

pouvait déclencher des réponses comportementales chez les daphnies, prouvant ainsi que même de très faibles concentrations d'un certain composé peuvent entraîner des effets substantiels sur un écosystème (Pohnert, 2020). Par ailleurs, certains auteurs se sont d'ores et déjà intéressés à l'effet de la terbuthylazine-2-hydroxy (métabolite de la terbuthylazine) en conditions expérimentales et ont démontré que de faibles concentrations de ce composé pouvaient provoquer des changements dans la croissance de jeunes stades de carpes communes *Cyprinus carpio* (Velisek *et al.* 2014 ; Velisek *et al.* 2015). Dans cette étude, les auteurs ont déterminé la LOEC (concentration minimale avec effets observés) et la NOEC (concentration maximale sans effets observés) de la terbuthylazine-2-hydroxy sur la croissance de jeunes stades de carpes à respectivement 2 µg/L et 0.1 µg/L, pour une durée d'exposition de 35 jours. D'autres études ont démontré que les effets des pesticides sur les poissons peuvent également être amplifiés par une hausse de la température (Jacquin *et al.* 2019 ; Dietrich *et al.* 2014). D'après nos résultats, une corrélation négative significative existait entre la terbuthylazine et les coefficients L_{∞} et une corrélation positive significative existait entre la terbuthylazine et les coefficients K. Malgré que les concentrations en terbuthylazine dans le Léman soient plus faibles que dans les études citées précédemment (d'environ un facteur 10), il est possible que le corégone soit également plus sensible à cette molécule que les carpes communes. De plus, la présence d'autres toxiques dans le Léman pourrait potentiellement engendrer un effet cocktail amplifiant l'effet des toxiques sur la croissance des poissons. La réponse observée (diminution de la taille adulte et augmentation de la croissance initiale) irait dans le sens de la théorie du « live fast die young », puisqu'une augmentation des teneurs en pesticides, non favorable pour le corégone, pousserait les poissons à se reproduire plus vite.

f) Interprétation des régressions linéaires multiples

Lorsque la totalité de la période était étudiée par des régressions linéaires multiples incluant les variables de température, de ressources et la variable captures_123, les meilleurs modèles obtenus ($L_{\infty} \sim F2_temperature$ et $K \sim F1_temperature$) n'étaient pas significatifs. La température et la ressource ne semblaient donc pas expliquer de façon linéaire l'évolution des coefficients L_{∞} et K sur cette période, conformément aux résultats obtenus par les régressions linéaires simples. En revanche, lorsque seule la période 2004 – 2015 était étudiée en incluant ces mêmes variables de température et de ressources ainsi que la teneur en terbuthylazine, les modèles obtenus étaient significatifs ($L_{\infty} \sim F1_ressources + F2_temperature + Terbuthylazine$ et $K \sim F1_ressources + Terbuthylazine$). Dans ces modèles, la variable Terbuthylazine était la variable la plus significative et semblait être la plus corrélée aux valeurs de L_{∞} et K. Cette corrélation était également retrouvée par des régressions linéaires simples entre la teneur en terbuthylazine et les coefficients. Par ailleurs, la variable F1_ressources était également significative dans les deux modèles et la variable F2_temperature était significative dans le modèle concernant les coefficients K. Ainsi, les variables de température et de ressources semblaient apporter une information supplémentaire, de manière significative, à propos des valeurs des coefficients L_{∞} et K, contrairement à ce qui a été montré précédemment. Deux hypothèses peuvent expliquer ces résultats. Soit les effets des variables de température et de ressources apparaissent sur une plus courte période étudiée (2004 – 2015), soit les effets de ces variables apparaissent lorsque l'effet prépondérant de la teneur en terbuthylazine est pris en compte. Une étude complémentaire pourrait consister à réaliser les mêmes types de modèle en travaillant sur les résidus de modèles linéaires incluant uniquement la teneur en terbuthylazine, afin de s'affranchir de l'effet prépondérant de celle-ci sur les coefficients.

g) Influence de la compétition intraspécifique

L'approche par l'identification de périodes distinctes permettait de ne plus faire l'hypothèse d'une évolution linéaire des coefficients sous l'effet d'un ou plusieurs facteur(s) prépondérant(s). Par cette approche, la période P3, présentant une succession de K relativement faibles des cohortes de 2006 à 2013, a notamment été mise en évidence. D'après les résultats de la between PCA, cette période semblait davantage expliquée par la variable captures_123, proxy de l'abondance annuelle des corégones. Il semblerait donc que les faibles coefficients K observés pourraient être expliqués par un effet densité-dépendance de la population de corégone, se traduisant par une compétition intraspécifique importante. Ce résultat est cohérent avec les observations des captures issues de la pêche professionnelle puisque la cohorte 2006 a été identifiée comme une très forte cohorte, augmentant considérablement les captures entre 2008 et 2015. Cependant, la variable captures_123 considère que les individus âgés de 3 ans sont les plus représentés dans les captures (Caranhac et Gerdeaux, 1998 ; Anneville *et al.* 2009), ce qui était vrai jusqu'en 2009. En 2010, 2011 et 2012, les individus âgés respectivement de 4, 5 et 6 ans étaient les plus représentés (individus issus de la cohorte 2006) (Annexe 3). Ainsi, le décalage des captures utilisé pour la construction du proxy captures_123 n'était plus exact, particulièrement pour les années 2007, 2008 et 2009, où l'abondance des individus âgés de 3 ans ou moins a été surestimée. Malgré cela, les statistiques de pêche sur les années 2009 – 2015 indiquaient tout de même un stock de corégones particulièrement important sur ces années-ci pouvant être corrélé aux faibles coefficients K observés. Cet effet densité-dépendance a également été mis en évidence sur la croissance des corégones du Lac Constance par Thomas et Eckmann (2007). Une forte abondance en corégones entraînerait donc une diminution du taux de croissance initial. Entre 2006 et 2013, les coefficients L_{∞} et K présentaient également une variabilité interannuelle très faible comparée au reste de la période étudiée. Il semblerait donc qu'une forte abondance en corégones homogénéiserait la croissance des individus. L'utilisation des modèles additifs généralisés (GAM, Hastie *et al.* 1990) aurait également pu permettre d'étudier l'interaction entre les facteurs température, ressources et abondance en corégones en s'affranchissant des relations linéaires.

h) Complexité de l'étude des coefficients de croissance *in situ*

Dans cette étude, divers facteurs potentiellement explicatifs de la croissance des corégones ont été testés (i.e. température, ressources, pesticides et densité-dépendance). *In situ*, les facteurs ayant des effets sur la croissance, qu'ils soient dominants ou marginaux, sont extrêmement nombreux (i.e. pression de pêche, compétition interspécifique, physico-chimie de l'eau, prédation, parasitisme, qualité nutritionnelle etc...). Il existe donc un grand nombre de facteurs confondants complexifiant la compréhension des effets de chacun sur la croissance du corégone. Par ailleurs, suivant les années, les facteurs ayant un effet prépondérant peuvent changer, comme en 2006 – 2013 où la densité importante en corégones semblait être le facteur principal expliquant les coefficients de croissance observés. De plus, les coefficients L_{∞} et K des courbes de croissance de Von Bertalanffy intègrent chacun plusieurs années de la vie des corégones. Ainsi, si les facteurs explicatifs changent entre les différentes années (i.e. la température pourrait expliquer la croissance des larves mais la disponibilité en nourriture pourrait expliquer la croissance en 2^{ème} année), cette méthode ne peut pas le mettre en évidence.

V. Conclusion

L'expérimentation sur la croissance des medakas a confirmé l'hypothèse selon laquelle la température entraîne des courbes de croissance croisées tandis que la ressource entraîne des courbes de croissance emboîtées. L'utilisation des coefficients des courbes de croissance de Von Bertalanffy a permis de montrer que la température et la ressource avaient indépendamment des effets sur la croissance, mais que l'interaction entre ces 2 facteurs pouvaient modifier ces effets individuels. Il est donc important de prendre en compte cette interaction dans les modèles de prévision des effets du changement global sur la croissance des organismes aquatiques, effets qui se répercuteront sur l'ensemble du réseau trophique, la dynamique des communautés et le fonctionnement des écosystèmes.

L'application de cette méthode à la population de corégones du Léman a été réalisée et une relation négative entre les coefficients L_{∞} et K a été obtenue. Cette relation suggère que les corégones ayant un taux de croissance initial important ont également une taille à l'âge adulte plus petite. Cette relation est typique d'un effet de la température et correspond aux patterns de croissance de la TSR.

Pourtant, par l'approche linéaire interannuelle, aucune relation n'a été mise en évidence entre les variables de température et les coefficients L_{∞} et K . Ces résultats suggèrent que la température n'est pas le facteur explicatif dominant sur l'ensemble de la période étudiée et sur la totalité de la vie du corégone. Au même titre que la température, aucune relation linéaire n'a été mise en évidence entre les variables de ressources et les coefficients L_{∞} et K .

Les effets des teneurs en pesticides ont ensuite été étudiés sur une sous période correspondant aux cohortes allant de 2004 à 2015. Une augmentation de la concentration en terbuthylazine semblait augmenter le taux de croissance initial et diminuer la taille à l'âge adulte des corégones. Ces résultats sont cohérents avec la théorie du « live fast die young » qui prédit que les individus vivant dans un environnement défavorable auraient tendance à grandir plus vite pour se reproduire plus vite mais payeraient les conséquences de ces coûts énergétiques élevés à l'âge adulte.

Les régressions linéaires multiples appliquées à la sous période 2004 - 2015 et en incluant la teneur en terbuthylazine ont démontré que les variables de température et de ressources pouvaient avoir un effet significatif et pouvaient apporter une information supplémentaire à l'évolution des coefficients L_{∞} et K sur cette sous période. Soit les effets de ces variables apparaissent sur la sous période 2004 – 2015, soit les effets apparaissent lorsque celui de la teneur en terbuthylazine est pris en compte.

Les cohortes allant de 2006 à 2013 ont présenté des coefficients K relativement faibles. La densité-dépendance semblait être le facteur expliquant ces résultats puisque la cohorte 2006 a été identifiée comme une très forte cohorte avec une abondance en corégones très élevée, augmentant les captures de la pêche professionnelle entre 2008 et 2015. Une forte abondance en corégone aurait donc tendance à diminuer la croissance initiale des individus, potentiellement par la compétition intraspécifique pour la nourriture, l'espace etc...

Finalement, les nombreux facteurs potentiellement confondants ont complexifié la compréhension de leurs effets individuels sur la croissance des corégones du Léman. Le fait que les coefficients L_{∞} et K intègrent plusieurs années de vie pouvait également expliquer la difficulté à isoler un facteur explicatif prépondérant, puisque ces derniers peuvent varier entre les stades de croissance.

Bibliographie

Alami-Durante, H., P. Bergot, M. Rouel, et G. Goldspink. « Effects of Environmental Temperature on the Development of the Myotomal White Muscle in Larval Carp (*Cyprinus Carpio* L.) ». *Journal of Experimental Biology* 203, no 24 (15 décembre 2000): 3675 88.

Anneville, O., L. Lainé, S. Benker, A. Ponticelli, et D. Gerdeaux. « FOOD HABITS AND ONTOGENETIC CHANGES IN THE DIET OF WHITEFISH LARVAE IN LAKE ANNECY ». *Bulletin Français de La Pêche et de La Pisciculture*, no 387 (2007): 21 33.

Anneville, O., S. Souissi, J. C. Molinero, et D. Gerdeaux. « Influences of Human Activity and Climate on the Stock-recruitment Dynamics of Whitefish, *Coregonus Lavaretus*, in Lake Geneva ». *Fisheries Management and Ecology* 16, no 6 (1 décembre 2009): 492 500.

Anneville, Orlane, Camille Vogel, Jérémy Lobry, et Jean Guillard. « Fish communities in the Anthropocene: detecting drivers of changes in the deep peri-alpine Lake Geneva ». *Inland Waters* 7, no 1 (2 janvier 2017): 65 76.

Arendt, Jeff. « Ecological Correlates of Body Size in Relation to Cell Size and Cell Number: Patterns in Flies, Fish, Fruits and Foliage ». *Biological Reviews* 82, no 2 (2007): 241 56.

Arendt, Jeffrey D. « Size-Fecundity Relationships, Growth Trajectories, and the Temperature-Size Rule for Ectotherms ». *Evolution* 65, no 1 (2011): 43 51.

Atkinson, David, et Richard M. Sibly. « Why Are Organisms Usually Bigger in Colder Environments? Making Sense of a Life History Puzzle ». *Trends in Ecology & Evolution* 12, no 6 (1 juin 1997): 235 39.

Berrigan, D., et E. L. Charnov. « Reaction Norms for Age and Size at Maturity in Response to Temperature: A Puzzle for Life Historians ». *Oikos* 70, no 3 (1994): 474 78.

BERTALANFFY, LUDWIG von. « A QUANTITATIVE THEORY OF ORGANIC GROWTH (INQUIRIES ON GROWTH LAWS. II) ». *Human Biology* 10, no 2 (1938): 181 213.

Caranhac, F., et Daniel Gerdeaux. « Analysis of the Fluctuations in Whitefish (*Coregonus Lavaretus*) Abundance in Lake Geneva ». *Advances in Limnology* 50 (1998): 197.

CIPEL, 2019. Rapp. Comm. int. Pour la protec. Des eaux du Léman contre la pollution Campagne 2018, 2019

Courtney Jones, Stephanie K., Adam J. Munn, Trent D. Penman, et Phillip G. Byrne. « Long-term changes in food availability mediate the effects of temperature on growth, development and survival in striped marsh frog larvae: implications for captive breeding programmes ». *Conservation Physiology* 3, no 1 (8 juillet 2015).

Cretenoy, L., et D. Gerdeaux. « Croissance et alimentation des larves de corégones (*Coregonus lavaretus*) dans le lac d'Annecy de mars à avril 1996 ». *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, no 346 (1997): 519 26.

Cushing, D. H. *Marine Ecology and Fisheries*. CUP Archive, 1975.

Czarnoleski, Marcin, Brandon S. Cooper, Justyna Kierat, et Michael J. Angilletta. « Flies Developed Small Bodies and Small Cells in Warm and in Thermally Fluctuating Environments ». *Journal of Experimental Biology* 216, no 15 (1 août 2013): 2896-2901.

Czarnoleski, Marcin, Dominika Dragosz-Kluska, et Michael J. Angilletta. « Flies Developed Smaller Cells When Temperature Fluctuated More Frequently ». *Journal of Thermal Biology, What sets the limit? How thermal limits, performance and preference in ectotherms are influenced by water or energy balance*, 54 (1 décembre 2015): 106-110.

Daufresne, Martin, Kathrin Lengfellner, et Ulrich Sommer. « Global Warming Benefits the Small in Aquatic Ecosystems ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 106, no 31 (4 août 2009): 12788-12793.

Denny, Jeffrey S. « Guidelines for Culturing the Japanese Medaka (*Oryzias latipes*) », 1991.

Dhillon, Rashpal S., et Michael G. Fox. « Growth-Independent Effects of Temperature on Age and Size at Maturity in Japanese Medaka (*Oryzias latipes*) ». *Copeia* 2004, no 1 (1 février 2004): 37-45.

Dietrich, Joseph P., Ahna L. Van Gaest, Stacy A. Strickland, et Mary R. Arkoosh. « The Impact of Temperature Stress and Pesticide Exposure on Mortality and Disease Susceptibility of Endangered Pacific Salmon ». *Chemosphere* 108 (1 août 2014): 353-59.

Ekvall, Mattias K., Javier de la Calle Martin, Elisabeth J. Faassen, Susanne Gustafsson, Miquel Lüring, et Lars-Anders Hansson. « Synergistic and Species-Specific Effects of Climate Change and Water Colour on Cyanobacterial Toxicity and Bloom Formation ». *Freshwater Biology* 58, no 11 (2013): 2414-22.

Francis, R. I. C. C. « Back-Calculation of Fish Length: A Critical Review ». *Journal of Fish Biology* 36, no 6 (1990): 883-902.

Fromentin, Jean-Marc, et F. Ibanez. « Year-to-Year Changes in Meteorological Features of the French Coast Area during the Last Half-Century - Examples of 2 Biological Responses ». *Oceanologica Acta* 17, no 3 (1 janvier 1994): 285-96.

Gardner, Janet L., Anne Peters, Michael R. Kearney, Leo Joseph, et Robert Heinsohn. « Declining Body Size: A Third Universal Response to Warming? » *Trends in Ecology & Evolution* 26, no 6 (juin 2011): 285-91.

GIEC, 2018 : Résumé à l'intention des décideurs, Réchauffement planétaire de 1,5 °C, Rapport spécial du GIEC sur les conséquences d'un réchauffement planétaire de 1,5 °C par rapport aux niveaux préindustriels et les trajectoires associées d'émissions mondiales de gaz à effet de serre, dans le contexte du renforcement de la parade mondiale au changement climatique, du développement durable et de la lutte contre la pauvreté [Publié sous la direction de V. Masson-Delmotte, P. Zhai, H. O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J. B. R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M. I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor et T. Waterfield]. Organisation météorologique mondiale, Genève, Suisse, 32

Guma'a, S. A. « The Food and Feeding Habits of Young Perch, *Perca fluviatilis*, in Windermere ». *Freshwater Biology* 8, n° 2 (1978): 177-87.

Hastie, T. J., et R. J. Tibshirani. *Generalized Additive Models*. CRC Press, 1990.

Hemmer-Brepson, C., L. Replumaz, C. Romestaing, Y. Voituron, et M. Daufresne. « Non-Stressful Temperature Effect on Oxidative Balance and Life History Traits in Adult Fish (*Oryzias Latipes*) ». *Journal of Experimental Biology* 217, no 2 (15 janvier 2014): 274-82.

Hessen, Dag O., Martin Daufresne, et Hans P. Leinaas. « Temperature-Size Relations from the Cellular-Genomic Perspective ». *Biological Reviews* 88, no 2 (2013): 476-89.

Hile, Ralph. « Growth of the Rock Bass, *Ambloplites Rupestris* (Rafinesque), in Five Lakes of Northeastern Wisconsin ». *Transactions of the American Fisheries Society* 71, no 1 (1942): 131-43.

Hirshfield, Michael F. « An Experimental Analysis of Reproductive Effort and Cost in the Japanese Medaka, *Oryzias Latipes* ». *Ecology* 61, no 2 (1980): 282-92.

Jacquín, L., A. Gandar, M. Aguirre-Smith, A. Perrault, M. Le Hénaff, L. De Jong, S. Paris-Palacios, P. Laffaille, et S. Jean. « High Temperature Aggravates the Effects of Pesticides in Goldfish ». *Ecotoxicology and Environmental Safety* 172 (15 mai 2019): 255-64.

Jeppesen, Erik, Mariana Meerhoff, Kerstin Holmgren, Ivan González-Bergonzoni, Franco Teixeira-de Mello, Steven A. J. Declerck, Luc De Meester, et al. « Impacts of Climate Warming on Lake Fish Community Structure and Potential Effects on Ecosystem Function ». *Hydrobiologia* 646, no 1 (1 juin 2010): 73-90.

Johnston, I. A. « Temperature Influences Muscle Differentiation and the Relative Timing of Organogenesis in Herring (*Clupea Harengus*) Larvae ». *Marine Biology* 116, no 3 (1 juillet 1993): 363-79.

Johnston, I. A., H. A. McLay, M. Abercromby, et D. Robins. « Early Thermal Experience Has Different Effects on Growth and Muscle Fibre Recruitment in Spring- and Autumn-Running Atlantic Salmon Populations ». *The Journal of Experimental Biology* 203, no Pt 17 (septembre 2000): 2553-64.

Johnston, I. A., V. L. A. Vieira, et M. Abercromby. « Temperature and Myogenesis in Embryos of the Atlantic Herring *Clupea Harengus* ». *Journal of Experimental Biology* 198, no 6 (1 juin 1995): 1389-1403.

Johnston, Ian A, Sujatha Manthri, Richard Alderson, Patrick Campbell, David Mitchell, David Whyte, Alistair Dingwall, David Nickell, Craig Selkirk, et Billy Robertson. « Effects of Dietary Protein Level on Muscle Cellularity and Flesh Quality in Atlantic Salmon with Particular Reference to Gaping ». *Aquaculture* 210, no 1 (31 juillet 2002): 259-83.

Johnston, null, null Cole, et null m. « Embryonic Temperature Modulates Muscle Growth Characteristics in Larval and Juvenile Herring ». *The Journal of Experimental Biology* 201 (Pt 12) (juin 1998): 623-46.

Känkänen, Mikko, et Juhani Pirhonen. « The Effect of Intermittent Feeding on Feed Intake and Compensatory Growth of Whitefish *Coregonus Lavaretus* L. ». *Aquaculture* 288, no 1 (2 mars 2009): 92-97.

Koger, S.J. Teh, D.E. Hinton, Variations of Light and Temperature Regimes and Resulting Effects on Reproductive Parameters in Medaka (*Oryzias latipes*), *Biology of Reproduction*, Volume 61, Issue 5, 1 November 1999, Pages 1287–1293.

LAINÉ L., PERGA, ME (2015). Zooplancton du Léman. Rapp. Comm. Int. Prot. Eaux Léman contre pollut., Campagne 2014, 127-136

McLeod, Ian M., Jodie L. Rummer, Timothy D. Clark, Geoffrey P. Jones, Mark I. McCormick, Amelia S. Wenger, et Philip L. Munday. « Climate change and the performance of larval coral reef fishes: the interaction between temperature and food availability ». *Conservation Physiology* 1, no 1 (1 octobre 2013).

Meyer, Judy L., Michael J. Sale, Patrick J. Mulholland, et N. LeRoy Poff. « Impacts of Climate Change on Aquatic Ecosystem Functioning and Health1 ». *JAWRA Journal of the American Water Resources Association* 35, no 6 (1999): 1373 86.

Nelson, Gary A. « Bias in common catch-curve methods applied to age frequency data from fish surveys », 2019.

Ohlberger, Jan. « Climate Warming and Ectotherm Body Size – from Individual Physiology to Community Ecology ». *Functional Ecology* 27, no 4 (2013): 991 1001.

Paerl, Hans W. « Mitigating Harmful Cyanobacterial Blooms in a Human- and Climatically-Impacted World ». *Life* 4, no 4 (15 décembre 2014): 988 1012.

Paerl, Hans W., et Jef Huisman. « Blooms Like It Hot ». *Science* 320, no 5872 (4 avril 2008): 57 58.

Perrier, C., J. C. Molinero, D. Gerdeaux, et O. Anneville. « Effects of Temperature and Food Supply on the Growth of Whitefish *Coregonus Lavaretus* Larvae in an Oligotrophic Peri-Alpine Lake ». *Journal of Fish Biology* 81, no 5 (2012): 1501 13.

Perrin, N. « About Berrigan and Charnov's Life-History Puzzle ». *Oikos* 73, no 1 (1995): 137 39.

Persson, Jonas, Marcin Włodzimierz Wojewodzic, Dag Olav Hessen, et Tom Andersen. « Increased risk of phosphorus limitation at higher temperatures for *Daphnia magna* ». *Oecologia* 165, no 1 (janvier 2011): 123 29.

Pohnert, G. « Finding the Fish Factor. » *Elife* 8 (11 juin 2019).

Ponton, D., et D. Gerdeaux. « Quelques aspects de l'alimentation de deux poissons planctonophages du Lac Léman : le Corégone (*Coregonus schinzii palea* Cuv. et Val.) et le gardon (*Rutilus rutilus* L.) ». *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, no 308 (1988): 11 23.

Rasmussen, R. S., et T. H. Ostenfeld. « Influence of Growth Rate on White Muscle Dynamics in Rainbow Trout and Brook Trout ». *Journal of Fish Biology* 56, no 6 (2000): 1548 52.

Skrzypczak, Andrzej, Andrzej Mamcarz, Roman Kujawa, Dariusz Kucharczyk, et Grazyna Furgala-Selezniow. « Feeding habits of larval Eurasian perch, *Perca fluviatilis* (Percidae) ». *Italian Journal of Zoology* 65, n° sup1 (1 janvier 1998): 243-45.

Taylor, W. W., et M. H. Freeberg. « Effect of Food Abundance on Larval Lake Whitefish, *Coregonus Clupeaformis* Mitchill, Growth and Survival ». *Journal of Fish Biology* 25, no 6 (1984): 733 41.

Thomas, Gregor. « Long-Term Anthropogenic Impacts on the Whitefish (*Coregonus Lavaretus* L.) Stock of Lake Constance », 2009.

Thomas, Gregor, et Reiner Eckmann. « The influence of eutrophication and population biomass on common whitefish (*Coregonus lavaretus*) growth — the Lake Constance example revisited ». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64, no 3 (1 mars 2007): 402 10.

Travers, Laura M., Francisco Garcia-Gonzalez, et Leigh W. Simmons. « Live Fast Die Young Life History in Females: Evolutionary Trade-off between Early Life Mating and Lifespan in Female *Drosophila Melanogaster* ». *Scientific Reports* 5 (20 octobre 2015): 15469.

Urrutia-Cordero, Pablo, Mattias K. Ekvall, Jens Ratcovich, Margarida Soares, Susanne Wilken, Huan Zhang, et Lars-Anders Hansson. « Phytoplankton Diversity Loss along a Gradient of Future Warming and Brownification in Freshwater Mesocosms ». *Freshwater Biology* 62, no 11 (2017): 1869 78.

Velisek, Josef, Dalibor Koutnik, Eliska Zuskova, et Alzbeta Stara. « Effects of the Terbutylazine Metabolite Terbutylazine-Desethyl on Common Carp Embryos and Larvae ». *Science of The Total Environment* 539 (1 janvier 2016): 214 20.

Velisek, Josef, Alzbeta Stara, Dalibor Koutnik, et Jana Machova. « Effect of Terbutylazine-2-hydroxy at Environmental Concentrations on Early Life Stages of Common Carp (*Cyprinus carpio* L.) ». *BioMed Research International* 2014 (2014).

VOGEL, C. (2014) : Influence du changement global sur les peuplements piscicoles des lacs perialpins Léman, Bourget et d'Annecy. Rapport de stage. Master 2 recherche, Université Claude Bernard Lyon1. 27p

Wojewodzic, Marcin W., Marcia Kyle, James J. Elser, Dag O. Hessen, et Tom Andersen. « Joint Effect of Phosphorus Limitation and Temperature on Alkaline Phosphatase Activity and Somatic Growth in *Daphnia Magna* ». *Oecologia* 165, no 4 (avril 2011): 837 46.

Wolnicki, Jacek, Rafał Kamiński, et Justyna Sikorska. « Combined Effects of Water Temperature and Daily Food Availability Period on the Growth and Survival of Tench (*Tinca Tinca*) Larvae ». *Aquaculture Research* 48, no 7 (2017): 3809 16.

Annexe 1

Résultats des modèles linéaires entre chaque variable de température et le coefficient L_{∞} .

Modèle	R ²	p
$L_{\infty} \sim p_1$	-0.048	0.975
$L_{\infty} \sim p_{12}$	-0.040	0.699
$L_{\infty} \sim p_{123}$	-0.027	0.519
$L_{\infty} \sim e_1$	-0.040	0.690
$L_{\infty} \sim e_{12}$	-0.037	0.641
$L_{\infty} \sim e_{123}$	-0.043	0.768
$L_{\infty} \sim a_1$	0.025	0.226
$L_{\infty} \sim a_{12}$	0.034	0.197
$L_{\infty} \sim a_{123}$	0.056	0.145
$L_{\infty} \sim pe_1$	-0.046	0.847
$L_{\infty} \sim pe_{12}$	-0.048	0.985
$L_{\infty} \sim pe_{123}$	-0.046	0.849
$L_{\infty} \sim pea_1$	-0.047	0.936
$L_{\infty} \sim pea_{12}$	-0.040	0.698
$L_{\infty} \sim pea_{123}$	-0.029	0.549
$L_{\infty} \sim pe_{123_pond}$	-0.048	0.987

Résultats des modèles linéaires entre chaque variable de température et le coefficient K.

Modèle	R ²	p
$K \sim p_1$	-0.006	0.364
$K \sim p_{12}$	0.019	0.247
$K \sim p_{123}$	0.050	0.156
$K \sim e_1$	-0.040	0.694
$K \sim e_{12}$	-0.034	0.606
$K \sim e_{123}$	-0.011	0.392
$K \sim a_1$	0.001	0.321
$K \sim a_{12}$	-0.001	0.333
$K \sim a_{123}$	0.053	0.149
$K \sim pe_1$	-0.043	0.756
$K \sim pe_{12}$	-0.006	0.363
$K \sim pe_{123}$	0.026	0.220
$K \sim pea_1$	-0.033	0.596
$K \sim pea_{12}$	0.034	0.197
$K \sim pea_{123}$	0.078	0.105
$K \sim pe_{123_pond}$	-0.008	0.377

Annexe 2

Résultats des modèles linéaires entre chaque variable de ressources et le coefficient L^∞ .

Modèle	R²	p
$L^\infty \sim \text{tot}$	-0.046	0.862
$L^\infty \sim \text{p_tot}$	-0.039	0.679
$L^\infty \sim \text{e_tot}$	-0.039	0.676
$L^\infty \sim \text{a_tot}$	-0.034	0.611
$L^\infty \sim \text{cyc}$	-0.035	0.622
$L^\infty \sim \text{dap}$	-0.043	0.770
$L^\infty \sim \text{byt}$	-0.041	0.725
$L^\infty \sim \text{lep}$	-0.048	0.962
$L^\infty \sim \text{p_cyc}$	-0.044	0.784
$L^\infty \sim \text{p_dap}$	-0.034	0.607
$L^\infty \sim \text{p_byt}$	-0.024	0.492
$L^\infty \sim \text{p_lep}$	-0.045	0.835
$L^\infty \sim \text{e_cyc}$	0.032	0.202
$L^\infty \sim \text{e_dap}$	-0.042	0.738
$L^\infty \sim \text{e_byt}$	-0.046	0.842
$L^\infty \sim \text{e_lep}$	-0.035	0.623
$L^\infty \sim \text{a_cyc}$	-0.047	0.925
$L^\infty \sim \text{a_dap}$	-0.033	0.590
$L^\infty \sim \text{a_byt}$	-0.008	0.373
$L^\infty \sim \text{a_lep}$	0.016	0.256
$L^\infty \sim \text{zoo_123}$	-0.048	0.998
$L^\infty \sim \text{zoo_123_pond}$	-0.048	0.996

Résultats des modèles linéaires entre chaque variable de ressources et le coefficient K.

Modèle	R²	p
K ~ tot	-0.046	0.870
K ~ p_tot	0.036	0.191
K ~ e_tot	-0.024	0.497
K ~ a_tot	-0.043	0.756
K ~ cyc	-0.047	0.940
K ~ dap	-0.044	0.797
K ~ byt	0.034	0.199
K ~ lep	0.009	0.284
K ~ p_cyc	-0.005	0.355
K ~ p_dap	0.048	0.160
K ~ p_byt	0.063	0.130
K ~ p_lep	-0.045	0.838
K ~ e_cyc	0.027	0.218
K ~ e_dap	-0.047	0.898
K ~ e_byt	-0.022	0.475
K ~ e_lep	-0.025	0.502
K ~ a_cyc	-0.047	0.901
K ~ a_dap	-0.044	0.787
K ~ a_byt	-0.047	0.920
K ~ a_lep	0.020	0.243
K ~ zoo_123	-0.038	0.656
K ~ zoo_123_pond	-0.039	0.674

Annexe 3

Structure en âge (proportion) dans les captures de la pêche professionnelle

