

INFLUENCE DES FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA FAUNE PISCICOLE

PROJET LAC

Le Projet Lac a permis pour la première fois de faire un inventaire systématique du peuplement pisciaire de 35 lacs préalpins. Les résultats montrent que les conditions environnementales influent fortement sur la nature et la fréquence des espèces qui composent les communautés piscicoles. Les activités anthropiques modifient ces conditions et affectent ainsi lourdement les communautés. Il est donc impératif de renforcer la protection et la restauration des habitats importants pour les espèces indigènes, en particulier dans les fonds lacustres, à l'embouchure des rivières et en zone littorale.

Ole Seehausen, Eawag, Fish Ecology and Evolution, Kastanienbaum; Aquatische Ökologie & Evolution, Universität Bern
Timothy Alexander, Eawag, Fish Ecology and Evolution, Kastanienbaum
Pascal Vonlanthen; Nicole Egloff, Aquabios GmbH*

ZUSAMMENFASSUNG

EINFLUSS VON UMWELTFAKTOREN AUF FISCHARTENGEMEINSCHAFTEN

Die Seen rund um den Alpenbogen weisen ein vielseitiges Fischartenspektrum auf. Neben der Wiederbesiedlung am Ende der Eiszeit aus den Gazialrefugien der vier Einzugsgebiete und der lokalen Artenstehung (siehe *Projet Lac - Artikel 1*), beeinflussen lokale Umweltbedingungen sowie anthropogene Veränderungen die Fischartenzusammensetzung und deren Häufigkeiten. Die Ergebnisse des *Projet Lac* zeigen einen positiven Einfluss der Seefläche auf die Anzahl Fischarten. Die Seetiefe wiederum korreliert nördlich der Alpen positiv mit der Anzahl vorgefundener endemischer Fischarten, die sich auf verschiedene Tiefenzonen spezialisiert haben. Grosse und tiefe Seen beinhalten vielfältige Lebensräume, die von genügend grossen Populationen einzelner Fischarten bewohnt werden. Dies erhöht die Überlebenswahrscheinlichkeit der verschiedenen Fischarten im See. Deshalb kann sich in diesen Seen eine grössere Artenvielfalt ausbilden und erhalten.

Die Wassertemperatur beeinflusst die vertikale Verteilung der Fischarten. In den oberflächennahen Wasserschichten leben bevorzugt Karpfenartige (Rotaugen, Rotfedern, Lauben usw.). Tiefer folgen Barsche (Egli), und noch tiefer Felchen und Seesaiblinge. Der flache Uferbereich (Litoral) weist eine grosse Artenvielfalt mit

INTRODUCTION

La distribution actuelle des espèces de poissons dans les lacs préalpins est en grande partie le résultat de la recolonisation des milieux après le retrait des glaciers et de l'apparition, par le biais de l'évolution, de nouvelles espèces sur place.[1] (cf. *article 1 sur Projet Lac*). Ces facteurs ne suffisent cependant pas, à eux seuls, à expliquer les variations de composition des communautés de poissons d'un lac à l'autre. Les conditions écologiques locales jouent aussi un rôle déterminant.

Elles comptent notamment des facteurs naturels tels que la taille et la profondeur des lacs. Les grands lacs offrent une grande diversité de niches écologiques qui permettent la coexistence de nombreuses espèces différentes. De même, ils offrent de meilleures opportunités pour l'émergence locale de nouvelles espèces [2] (cf. *article 1 sur Projet Lac*). La grande taille des lacs accroît d'autre part les chances de survie des populations et des espèces sur la durée car elle atténue les fluctuations environnementales qui sont donc moins souvent synonymes d'extinction totale [3]. La profondeur est, elle aussi, décisive. En été, les lacs profonds présentent une stratification thermique: leur eau est

* Contact: Ole.Seehausen@eawag.ch

(Titelbild: © M. Roggo)

chaude en surface mais reste froide toute l'année en profondeur. Les lacs ainsi stratifiés offrent des conditions de vie favorables aussi bien aux poissons appréciant la chaleur qu'à ceux inféodés aux eaux froides, et permettent ainsi la survie d'une grande diversité d'espèces.

En plus de la diversité d'habitats dans l'axe vertical, les caractéristiques des rives et de la zone littorale sont importantes pour de nombreuses espèces [4]. Dans beaucoup de lacs, le littoral offre des habitats très variés. Les talus pentus alternent avec des berges plates, les zones abritées du vent et des vagues sont occupées par de luxuriantes roselières tandis que les rives exposées aux éléments sont rocailleuses et présentent çà et là des plages de sable ou de galets. Certaines espèces de poissons occupent ces habitats toute l'année tandis que d'autres ne les fréquentent qu'à certaines périodes pour la reproduction, la croissance des juvéniles ou encore la recherche d'une nourriture particulière. Enfin, la productivité des lacs, notamment conditionnée par l'abondance de matières nutritives, a également une influence sur les communautés piscicoles. Dans les lacs préalpins, le phosphore est le facteur limitant pour la production de phytoplancton même si, dans certaines conditions, l'azote et les oligoéléments peuvent également jouer un rôle décisif [5]. Les lacs riches en nutriments présentent une forte production d'algues planctoniques (phytoplancton). Ces algues servent de nourriture à divers organismes microscopiques (zooplancton), de sorte que ces lacs présentent également une biomasse zooplanctonique plus élevée [6]. Le zooplancton est, à son tour, consommé par les poissons, si bien que les lacs riches en nutriments présentent généralement une plus forte densité d'espèces planctophages dans leurs couches superficielles que les lacs pauvres en nutriments.

Toutes ces caractéristiques sont aujourd'hui influencées par les activités humaines. On sait que ces activités affectent aussi la composition des communautés piscicoles [7]. On ignore cependant encore largement de quelle façon cette influence s'exerce dans les grands lacs préalpins. Les nombreuses données recueillies dans les études standardisées du *Projet Lac* livrent de précieuses informations à ce sujet qui permettent de cerner certains facteurs environnementaux qui influent sur les communautés piscicoles [1].

RÉSULTATS MARQUANTS

INFLUENCE DE LA SUPERFICIE ET DE LA PROFONDEUR DES LACS

Conformément aux attentes, on observe une corrélation entre le nombre d'espèces de poissons présentes dans un lac et sa superficie (fig. 1). Une corrélation positive a également été constatée avec le nombre d'espèces indigènes, le nombre d'espèces introduites et le nombre d'espèces indigènes disparues. La même relation a d'autre part été observée avec le nombre d'espèces endémiques dans les lacs du bassin rhénan (cf. *article 1 sur Projet Lac, encadré 1*) [1]. Ces résultats sont en accord avec le principe de l'écologie selon lequel les grands écosystèmes peuvent abriter davantage d'espèces parce qu'ils offrent une gamme plus large d'habitats et que le risque d'extinction y est plus faible [1, 3, 8]. Le fait que cette relation ait également été observée avec les espèces endémiques s'accorde avec le principe de la théorie de l'évolution selon lequel une plus grande disponibilité d'habitats accroît le taux d'apparition de nouvelles espèces [2]. Ces deux grands principes n'expliquent cependant pas pourquoi le nombre d'espèces disparues augmente également avec la taille

des lacs puisque les grands lacs sont censés abriter des populations plus grandes et plus stables. La cause du phénomène est donc plutôt à rechercher du côté des modifications environnementales d'origine anthropique susceptibles de recouvrir l'effet positif de la taille des lacs sur la taille des populations.

La profondeur des lacs a une influence particulièrement forte sur le nombre d'espèces endémiques qu'ils abritent. En effet, les lacs profonds présentent une plus grande variété d'habitats très différents dans lesquels de nouvelles espèces peuvent se former suite à leur colonisation (cf. *article 1 sur Projet Lac, encadré 2*). Chez les corégones, les ombles et les chabots, en particulier, de nouvelles espèces sont ainsi souvent apparues dans les grands lacs profonds suite à des adaptations à différentes profondeurs [9-11]. À l'inverse, les données n'indiquent aucune relation entre la profondeur et la richesse en espèces chez les cyprinidés (famille des carpes) ou les percidés (famille des perches), dont les habitats se limitent principalement aux zones chaudes en été. La superficie et la profondeur des lacs n'influent pas uniquement sur la diversité d'espèces mais aussi sur la densité de population des espèces présentes. Les grands lacs préalpins présentent une plus forte proportion d'habitats d'eau libre (zone pélagique) que les petits. Les espèces de poissons qui vivent en milieu pélagique y sont donc particulièrement fréquentes. Dans les lacs du nord des Alpes, il s'agit surtout de différentes espèces de corégones et d'ombles, souvent endémiques, mais on y trouve également des ablettes, des perches et des gardons (fig. 2). Au

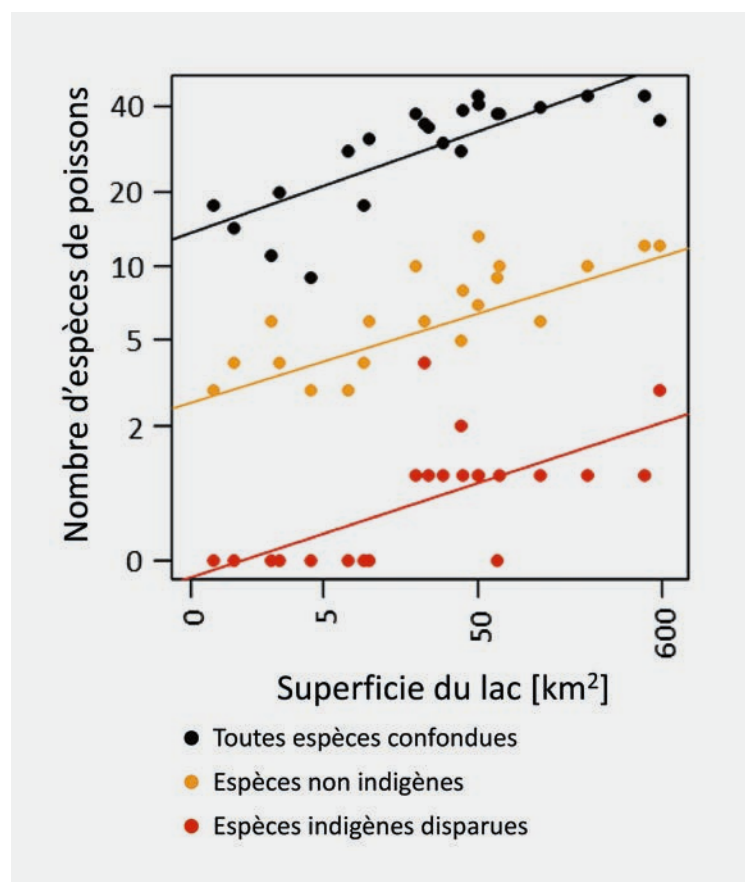


Fig. 1 Corrélation entre la richesse en espèces de poissons et la taille des lacs dans le bassin rhénan. Sont prises en compte, pour chaque lac, toutes les espèces capturées dans le *Projet Lac* et toutes les espèces ayant déjà été capturées par le passé même si elles ne l'ont pas été dans le *Projet Lac*. Les deux axes sont à l'échelle logarithmique.

sud des Alpes, l'agone (une alose) et l'alborella (une ablette) sont particulièrement fréquentes dans la zone pélagique des lacs proches d'un état naturel. Ces

deux espèces sont devenues rares dans le lac Majeur et celui de Lugano mais sont encore fréquentes dans le lac de Garde en Italie (fig. 2).

INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE

La température de l'eau a également une forte influence sur la nature des espèces et familles présentes dans les lacs. Les lacs alpins, qui restent frais en été même en surface, abritent ainsi presque exclusivement des espèces adaptées au froid. Les seuls poissons naturellement présents dans ces lacs sont les truites, les chabots et les vairons (lacs de Sils et de Poschiavo, fig. 2). À l'inverse, les espèces adaptées au froid sont rares dans les petits lacs peu profonds de plaine ou en sont totalement absentes. Les grands lacs profonds préalpins présentent une diversité très élevée d'espèces qui n'a quasiment pas d'équivalent dans les lacs européens de même taille. En effet, ils offrent des conditions de vie convenant aussi bien aux poissons adaptés à la chaleur qu'à ceux adaptés au froid et peuvent être naturellement colonisés par les deux types d'espèces (cf. article 1 sur Projet Lac). Suivant leur richesse nutritive et la manière dont ils ont été recolonisés, leur faune piscicole est dominée par différentes espèces d'ombles et de corégones, qui privilégient les eaux froides, ou par les perches ou les gardons, qui sont fréquents dans les lacs chauds et riches en nutriments (fig. 2).

La figure 3 montre à partir d'une sélection de lacs comment la composition de la faune piscicole se modifie avec la profondeur et donc avec l'apparition de niches thermiques. Dans les lacs préalpins, la

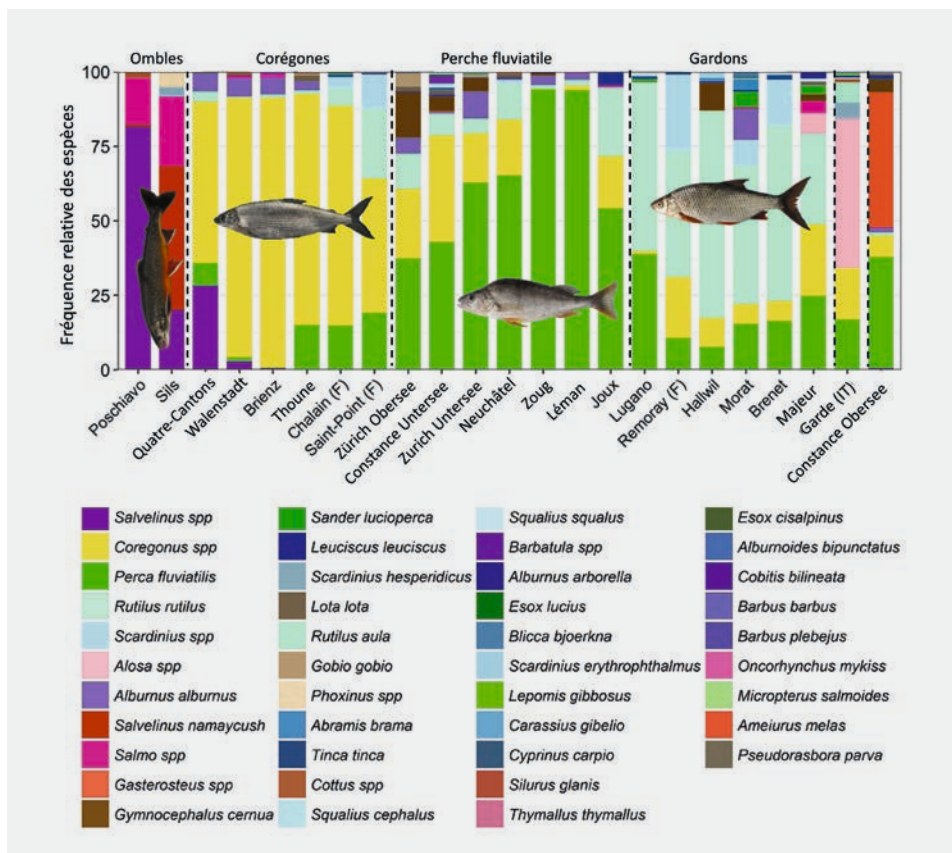


Fig. 2 Fréquence relative des espèces de poissons capturées dans les différents lacs au moyen de filets pélagiques verticaux dans le cadre du Projet Lac. Sont représentées les données de CPUE rapportées au volume [12].

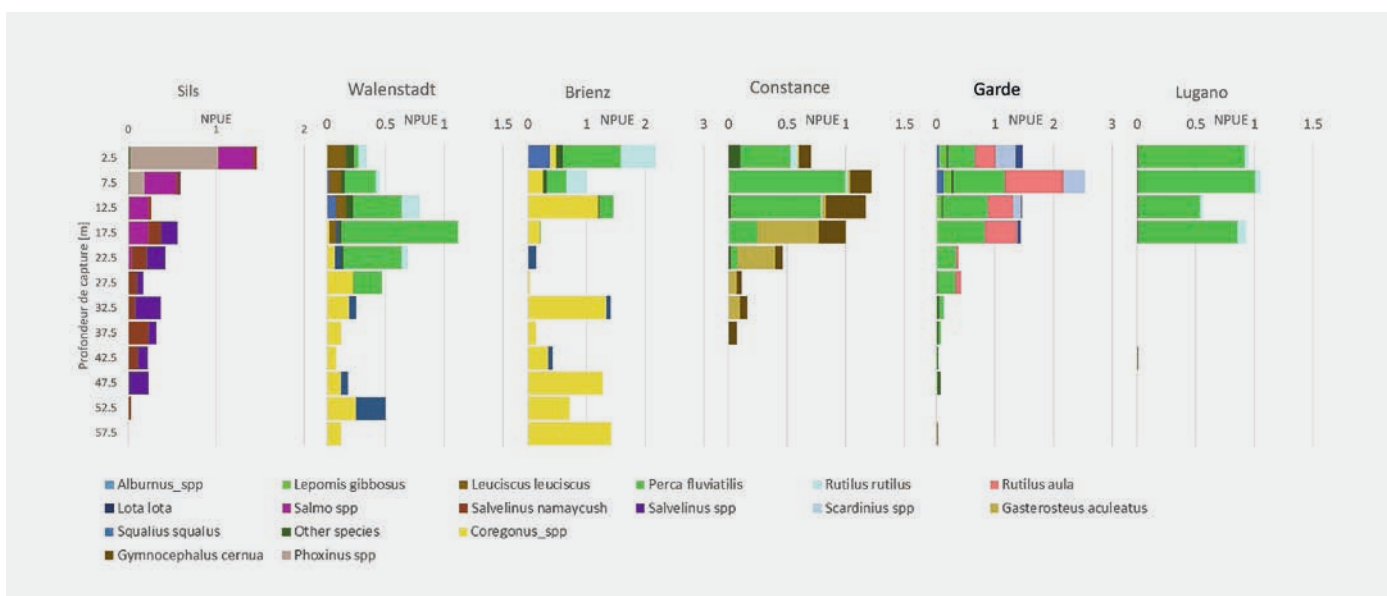


Fig. 3 Représentation, pour chaque espèce et chaque profondeur, du nombre d'individus capturés dans chaque lac dans les filets benthiques. Sont indiquées les densités rapportées à l'effort de pêche (surface de filet) jusqu'à 60m de profondeur (NPUE). Le lac de Sils est un lac alpin pauvre en nutriments (oligotrophe); les lacs de Walenstadt et de Brienz sont des lacs préalpins oligotrophes qui n'ont jamais connu de déficit en oxygène; l'Obersee du lac de Constance est également un lac préalpin oligotrophe mais il a connu une déperdition d'oxygène en profondeur; le lac de Garde est un lac oligotrophe du sud des Alpes qui n'a jamais connu d'anoxie, au contraire du lac de Lugano dont les eaux profondes sont encore aujourd'hui très déficitaires en oxygène.

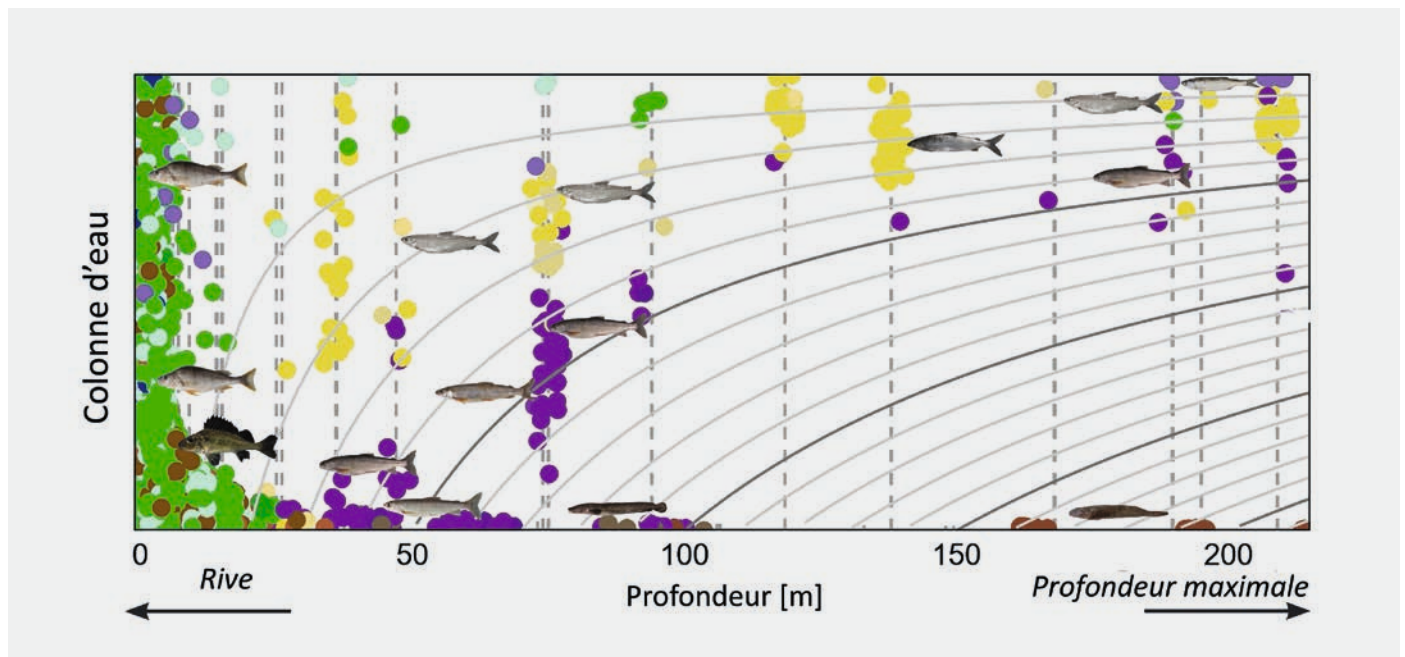


Fig. 4 Distribution spatiale des espèces de poissons dans un lac profond: exemple du lac des Quatre-Cantons. L'axe des x correspond à la profondeur à laquelle ont été tendus les filets. Les lignes verticales en pointillés indiquent chacune l'emplacement d'un filet vertical. L'axe des y correspond à la profondeur relative de l'endroit où chaque poisson a été capturé (de la surface jusqu'au fond du lac). Les lignes iso indiquent les profondeurs effectives de capture dans le lac. Les couleurs correspondent aux différentes espèces capturées: jaune et marron clair = différentes espèces de corégones, violet foncé = différentes espèces d'ombles, marron foncé = chabots, bleu clair = gardons, violet clair = ablettes, vert = perches.

couche d'eau la plus chaude, près de la surface, est dominée par les cyprinidés, principalement les gardons, les rotengles et les ablettes (fig. 3). Les densités les plus fortes de perches sont observées un peu plus en profondeur que chez les cyprinidés (fig. 3). Les densités maximales de corégones ont été mesurées en dessous du maximum des perches, sous la thermocline. À noter qu'il s'agit déjà ici d'un genre privilégiant typiquement les eaux froides. Dans les lacs bien oxygénés, des densités élevées de corégones ont été observées jusqu'au fond et la présence de chabots et d'ombles a été enregistrée jusqu'à une certaine profondeur [13, 14]. Au lac des Quatre-Cantons, il était par ailleurs notable que la densité maximale d'ombles s'observait à une profondeur encore plus élevée que celle des corégones (fig. 4).

DIVERSITÉ DE LA ZONE LITTORALE

La zone littorale présente une grande biodiversité ainsi que des densités et des biomasses élevées de poissons (fig. 4). Dans beaucoup des lacs étudiés, la perche fluviatile était le poisson le plus fréquemment pêché près des rives, suivie par les gardons et les rotengles. Fait intéressant, la zone littorale est aussi celle qui abrite le plus petit nombre d'espèces endémiques. Pour évaluer l'importance des différents

habitats littoraux pour les poissons, une valeur d'association a été calculée pour chaque espèce et chaque habitat. Cette valeur est positive quand la fréquence de l'espèce dans l'habitat est plus élevée que ce que ne le voudrait le hasard. En considérant tous les lacs, il apparaît que les zones d'embouchure des affluents présentent un taux très élevé d'associations positives (fig. 5). Ces zones abritaient également davantage d'espèces menacées

que d'autres habitats littoraux. Ces observations soulignent toute l'importance des deltas naturels pour beaucoup d'espèces lacustres d'eau peu profonde. Mais tous les autres habitats littoraux présentent également des taux plus ou moins élevés d'associations positives. Les habitats offrant des abris aux poissons, comme les blocs, les grosses pierres, les plantes aquatiques et les branchages, sont ainsi précieux pour beaucoup d'espèces (fig. 5).

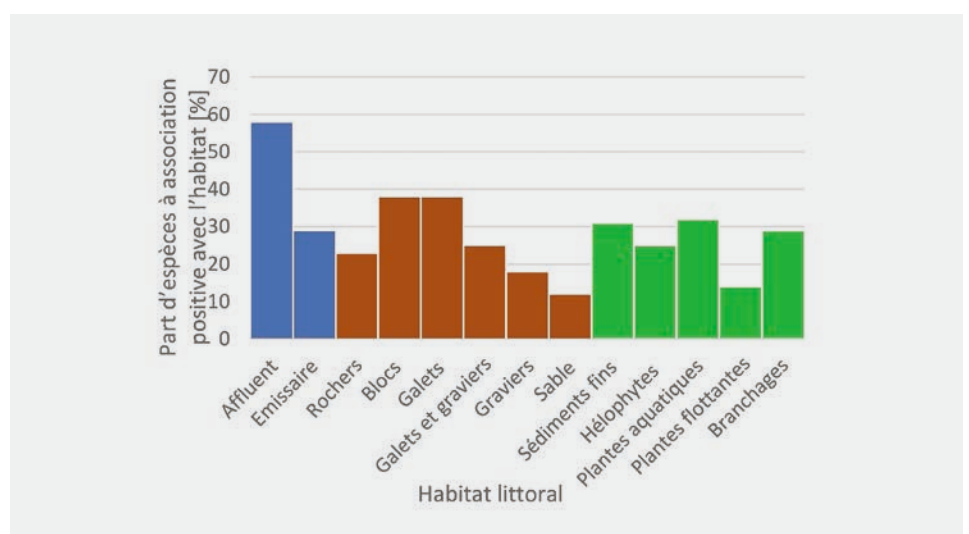


Fig. 5 Pourcentage d'espèces de poissons présentant une association positive avec les différents types d'habitats littoraux dans la moyenne de tous les lacs. Une valeur élevée indique que beaucoup d'espèces apprécient un habitat et une valeur faible qu'un habitat n'est privilégié que par un petit nombre d'espèces (graphique établi à partir des données du tableau 10 de [1]).

L'observation des valeurs d'association en fonction des espèces est particulièrement instructive (fig. 6). Il apparaît en effet que

les cyprinidés ont été le plus souvent capturés dans les plantes aquatiques ou les héliophytes (comme les roseaux). Les pe-

tits poissons benthiques comme les chabots, les loches ou les vairons privilégient les cailloux ou galets. Et c'est au niveau des blocs, qui offrent de bonnes caches, que les prédateurs comme les truites, les lottes et les silures sont souvent capturés. Dans l'ensemble, les associations observées correspondent bien aux caractéristiques biologiques des espèces. Elles soulignent ainsi toute l'importance d'habitats littoraux variés et proches d'un état naturel pour la diversité spécifique de la faune piscicole des lacs.

INFLUENCE DES NUTRIMENTS ET DE L'OXYGÈNE

Abondance et biomasse

Le dépouillement des données a révélé que, dans les grands lacs, la biomasse de corégones mesurée était plus élevée dans les milieux pauvres en nutriments (oligotrophes) que dans les milieux riches (eutrophes) (fig. 7). Cette observation est remarquable dans la mesure où elle indique une tendance inverse à celle des rendements de la pêche professionnelle. Les statistiques de pêche montrent en effet que les rendements de la pêche au corégone sont plus élevés dans les lacs modérément riches en nutriments que dans les lacs pauvres. Cette apparente contradiction est probablement liée à l'observation faite dans le *Projet Lac* selon laquelle les lacs oligotrophes abritent un grand nombre d'individus de petites espèces de corégones. C'est particulièrement le cas des lacs de Brienz et de Walenstadt. Ces petites espèces sont moins pêchées par les pêcheurs professionnels mais constituent une très forte biomasse dans les lacs. La forte densité de ces petites espèces pourrait s'expliquer par la moindre pression de pêche. Il est également probable que les petites espèces de corégones rencontrent des conditions idéales dans les lacs oligotrophes (bonne oxygénation jusqu'au fond, notamment) et y vivent donc déployées sur toute la profondeur.

Si l'on ne considère que les grandes espèces de corégones, on observe une corrélation positive entre les captures du *Projet Lac* et celles de la pêche professionnelle [1], ce qui s'accorde avec les statistiques de pêche. Les lacs oligotrophes présentent ainsi, rapportées à leur volume, une plus forte biomasse et une densité beaucoup plus forte de corégones (terme technique: «standing crop»), mais ceux-ci sont souvent de petite taille et donc peu

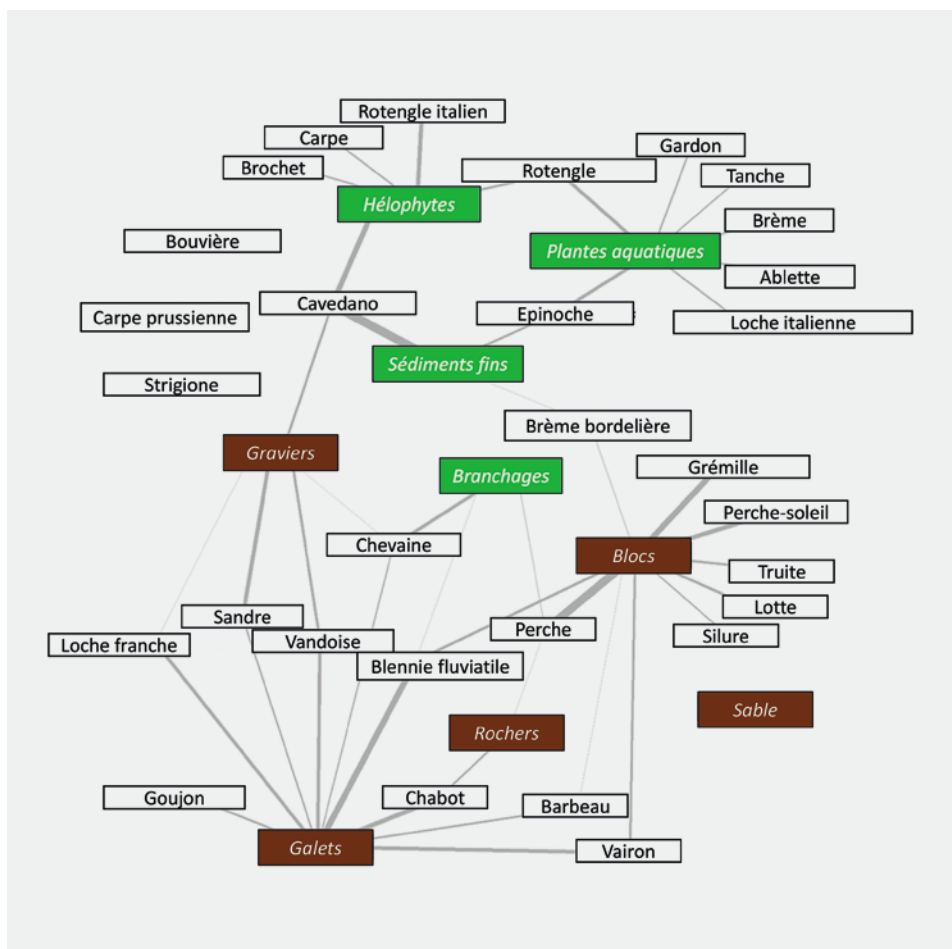


Fig. 6 Associations entre espèces de poissons et habitats littoraux en fin d'été/début d'automne (établies à partir des données de 28 lacs). Les traits gris indiquent les cas dans lesquels une espèce est observée plus fréquemment dans un habitat que ne l'entraînerait une distribution aléatoire. Plus un de ces traits est épais, plus l'association espèce-habitat est forte. Les espèces qui ne présentent pas d'association significative avec un habitat sont indiquées dans des cases isolées (le strigione, par exemple).

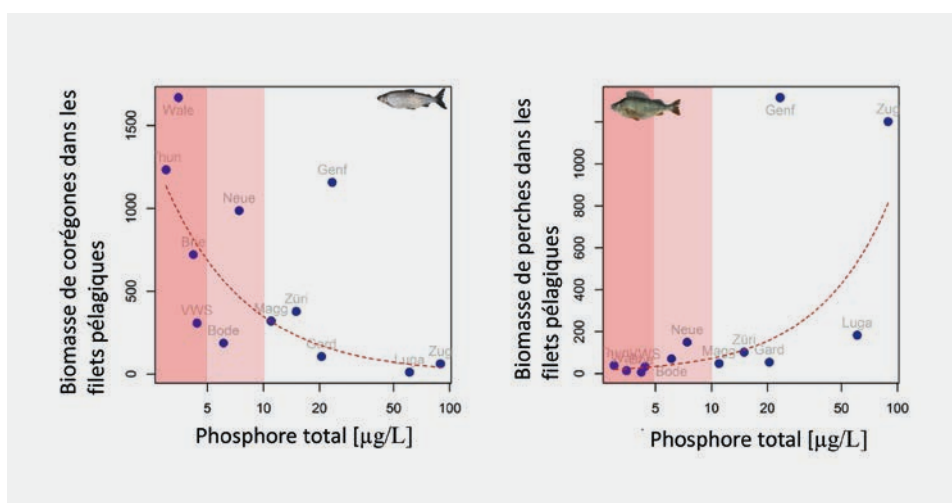


Fig. 7 Relations opposées entre la biomasse des deux taxons les plus fréquents et le phosphore total dans les grands lacs profonds (profondeur moyenne > 50 m). Les données indiquent la biomasse moyenne (en grammes) des poissons capturés au filet pélagique vertical dans tout un lac. L'axe des x est à l'échelle logarithmique.

intéressants pour la pêche. Chez la perche fluviatile, les observations du *Projet Lac* corroborent celles des pêcheurs professionnels (fig. 7). La biomasse des captures était beaucoup plus élevée dans les lacs riches que dans les lacs pauvres et ce, indépendamment de la taille des perches.

Distribution des poissons en fonction de la profondeur

Il n'est donc pas faux d'en déduire que de fortes teneurs en nutriments favorisent la capture de davantage de poissons de plus grande taille. Mais cet adage ne s'applique pas à toutes les espèces. Certains profitent des fortes concentrations en nutriments, d'autres en pâtissent. La nature des gagnants et des perdants dépend notamment de la charge en nutriments préexistante et des habitats dans lesquels les individus des différentes espèces vivent et se reproduisent. Ainsi, les espèces qui profitent de la richesse nutritive sont surtout celles qui vivent toute l'année près de la surface et près des rives et qui s'y reproduisent (fig. 8). Il en va tout autrement de celles qui vivent au fond des lacs. Cette zone est moins pêchée mais elle abrite beaucoup d'espèces endémiques. Et ces espèces très spécialisées sont les grandes perdantes des forts apports de nutriments et de leur corollaire, la modification de l'offre alimentaire et l'appauvrissement en oxygène du fond. Ainsi, leur biomasse

baisse très rapidement à mesure que la teneur en nutriments augmente (fig. 8). En conséquence, l'abondance et la biomasse des poissons sont réparties de façon beaucoup plus homogène dans la colonne d'eau dans les lacs pauvres en nutriments que dans les lacs riches où elles se concentrent surtout dans les couches superficielles (voir aussi fig. 3).

Fait intéressant, les inventaires standardisés montrent aussi que, dans les lacs redevenus pauvres en nutriments après une phase de réoligotrophisation, les fonds n'ont toujours pas été recolonisés par les corégones, les ombles ou les chabots. Les lacs autrefois très eutrophes, notamment, ont perdu la majeure partie de leurs espèces adaptées à la vie en profondeur [15]. Les espèces encore présentes ne se déploient pas à nouveau vers les fonds malgré l'amélioration des conditions d'oxygénation. En revanche, les lacs n'ayant jamais été affectés par l'eutrophisation et la désoxygénation abritent des ombles jusqu'à plus de 100 m de profondeur ainsi que des corégones et des chabots sur toute leur profondeur, de la surface jusqu'aux abysses (fig. 9).

La seule espèce à avoir été capturée régulièrement dans les couches profondes de tous les lacs, même autrefois eutrophes, est la lotte. Fait intéressant, la lotte n'a pas besoin d'habitats profonds pour se reproduire car elle produit des œufs et

larves pélagiques et pond également dans les zones peu profondes et les affluents. La présence de la lotte au fond des lacs indique cependant que cette zone offre aujourd'hui de bonnes conditions d'habitabilité pour les adultes. L'absence de recolonisation de la zone profonde par d'autres espèces après le retour de bons niveaux d'oxygène suggère que la faune piscicole abyssale disparue présentait des adaptations à la vie dans cet habitat qui font défaut aux espèces de moindre profondeur ayant persisté. Il serait pertinent d'observer si des sous-populations de ces espèces peuvent à nouveau s'adapter aux conditions de vie dans les grandes profondeurs et dans quelles conditions.

PRINCIPAUX ENSEIGNEMENTS DU RAPPORT DE SYNTHÈSE

Grâce à l'intervention combinée de deux facteurs, la Suisse est devenue un haut lieu européen de la biodiversité des poissons d'eau douce. Elle dispose d'une part d'un grand nombre de grands lacs profonds qui étaient à l'origine bien oxygénés jusque dans leurs eaux les plus profondes et qui, grâce à leur stratification thermique, offrent des habitats favorables aussi bien aux espèces nécessitant des eaux froides qu'à celles qui apprécient la chaleur. Par ailleurs, les lacs suisses ont pu être recolonisés à partir de quatre

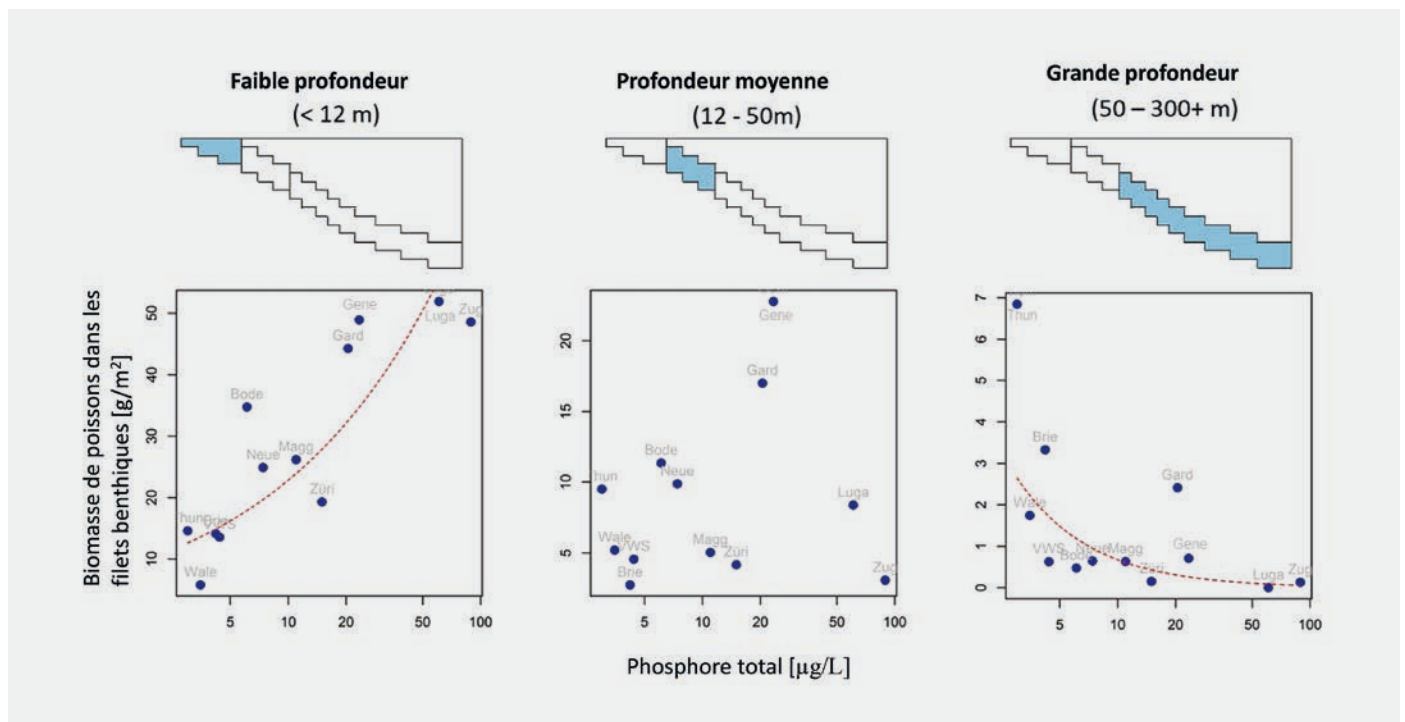


Fig. 8 Relation entre la biomasse des poissons capturés dans les filets maillants benthiques et la teneur en nutriments des lacs. Cette relation est représentée pour trois zones de profondeur des lacs étudiés. Les corrélations qui suivent une ligne en pointillés rouges sont significatives ($p < 0.05$).

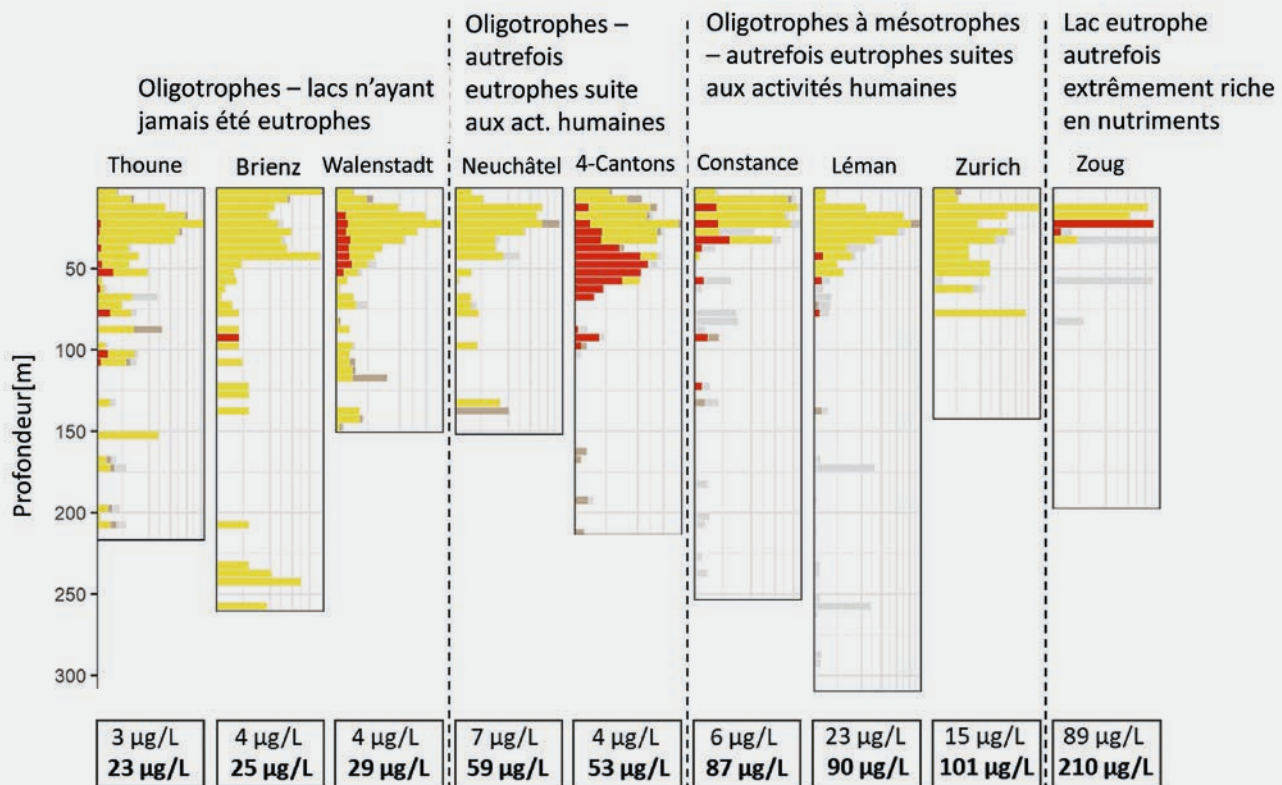


Fig. 9 Distribution des poissons en fonction de la profondeur dans différents lacs présentant différents passés d'eutrophisation. Les lacs sont classés en fonction de leur teneur en nutriments actuelle (ligne du haut) et passée (ligne du bas, au moment de la pollution organique la plus forte). Sont représentés les groupes de poissons suivants: les corégones en jaune, les ombles en rouge, les chabots en marron clair et la lotte en gris.

grands refuges glaciaires. Ils totalisent ainsi aujourd'hui au moins 106 espèces de poissons différentes [1].

En plus du passé de recolonisation et des processus de spéciation locale favorisés par les grandes profondeurs, la composition naturelle en espèces de la faune piscicole des lacs et leur fréquence relative sont notamment influencées par la profondeur, la température maximale en surface, la productivité et la part respective des habitats littoraux, pélagiques et benthiques. La grande variété de lacs de différents types (lacs alpins froids toute l'année, grands lacs préalpins, lacs du Plateau) et de différentes tailles et profondeurs est donc, elle aussi, à l'origine de la grande diversité des communautés piscicoles de la Suisse, dont chacune présente ses propres espèces prédominantes. Mais les grands lacs du pourtour des Alpes sont aussi fortement sollicités par les activités humaines qui modifient les conditions environnementales et affectent ainsi la composition de la faune piscicole. Le réchauffement climatique agit ainsi directement sur la température

de l'eau et perturbe donc aussi la communauté pisciaire. Les scientifiques estiment que, dans les décennies à venir, le changement climatique constituera l'une des plus fortes menaces pour les peuplements pisciaires des lacs [1]. En effet, les poissons inféodés aux eaux froides ne pourront pas se réfugier dans d'autres milieux plus frais et le retard du refroidissement des lacs à l'automne et en hiver affecte la circulation verticale des eaux, ce qui, en outre, compromet la réoxygénation des fonds.

De même, les atteintes d'ordre hydrologique jouent un rôle important. À cela s'ajoutent la perte des apports sédimentaires naturels par les affluents, l'artificialisation des rives et le manque de connexions entre les lacs et les rivières. Il convient également de citer le rôle de la qualité de l'eau et, notamment, des micropolluants organiques. Depuis plusieurs dizaines d'années, la pollution de nombreux lacs par des apports excessifs de nutriments a une influence majeure sur la composition de la faune piscicole. Suite à l'introduction de la déphosphata-

tion dans les stations d'épuration dans les années 1980, la qualité de l'eau s'est lentement améliorée dans de nombreux lacs, si bien que la productivité de certains se rapproche aujourd'hui de son niveau d'origine. En conséquence, la composition de la faune piscicole se modifie ou s'est déjà modifiée dans le sens de son état naturel. Dans plusieurs lacs, toutefois, les espèces endémiques qui étaient adaptées aux grandes profondeurs ont été perdues à jamais.

À l'avenir aussi, les exigences liées aux usages se heurteront aux impératifs de protection de la nature et des espèces. Il est important que les intérêts de la société en termes d'utilisation des lacs soient évalués en tenant compte des intérêts de la protection des espèces et des habitats dans un processus encadré par la loi. Les engagements de la Suisse au niveau international pour la préservation de la biodiversité ne devront alors pas être oubliés.

RECOMMANDATIONS

Au vu des résultats présentés dans le rapport de synthèse du *Projet Lac*, les re-

commandations suivantes peuvent être émises pour les futurs pesées d'intérêts:

- Les habitats benthiques occupés par les espèces endémiques restent menacés. L'étude de ces milieux d'eau profonde et de leurs espèces doit être poursuivie. C'est à cette seule condition que les modifications qui se manifesteront chez les dernières espèces endémiques des lacs pourront être détectées à temps pour que des mesures de protection adéquates puissent être prises.
- Les rives encore assez naturelles doivent être préservées et les rives artificialisées renaturées. Une importance particulière doit alors être accordée aux berges plates et aux deltas. Actuellement, ces derniers sont encore souvent exploités pour l'extraction de gravier, ce qui les empêche de remplir leur fonction écologique essentielle d'habitat pour les poissons.
- Les lacs sont bien souvent déconnectés de leurs tributaires et émissaires suite à la présence d'obstacles artificiels. Il faut poursuivre le travail de reconnexion engagé.
- Du fait de leur régulation, beaucoup de lacs ne présentent quasiment plus de fluctuations naturelles de niveau, pourtant si importantes pour la régénération et la préservation des habitats littoraux. Il convient de trouver des solutions pour leur rendre des variations de niveau aussi naturelles que possible.
- La qualité de l'eau doit encore être améliorée dans beaucoup de lacs. Nombre d'entre eux pâtissent encore d'apports excessifs de nutriments. La pollution par les composés traces organiques, les microplastiques et les pesticides constitue également une menace pour les poissons et les invertébrés aquatiques. L'impact éventuel de ces contraintes pour partie émergentes est encore très mal connu et doit impérativement être étudié scientifiquement.
- La pression exercée sur les lacs par les activités récréatives ne cesse de croître. Or les poissons ne disposent quasiment pas de refuges pour s'en abriter. Il serait pertinent de créer pour les poissons des réserves dans différents habitats comme il en existe pour les oiseaux.

BIBLIOGRAPHIE

[1] Alexander, T.; Seehausen, O. (2021): *Diversity, distribution and community composition of fish in perialpine lakes – «Projet Lac» synthesis report.*

- Eawag: Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology, Kastanienbaum
- [2] Seehausen, O. et al. (2014): *Cichlid species-area relationships are shaped by adaptive radiations that scale with area. Ecology letters 17(5): 583-592*
- [3] Diethart, M. et al. (2004): *Population size and the risk of local extinction: empirical evidence from rare plants. OIKOS 105: 481-488*
- [4] Winfield, I.J. (2004): *Fish in the littoral zone: ecology, threats and management. Limnologica 34: 124-131*
- [5] OFEV (2021): *Rapport de concentration entre l'azote (N) et le phosphore (P) dans les lacs suisses dans le contexte du postulat n° 15.3795 de la CEATE-N «Etat des lieux de la situation des lacs et cours d'eau de Suisse en matière de pêche» - Rapport élaboré à l'intention de la CEATE-N». Office fédéral de l'environnement OFEV, Berne, 2021*
- [6] Korhonen, J.J. et al. (2011): *Productivity-Diversity Relationships in Lake Plankton Communities. PLOS One 6(8): 1-11*
- [7] Degerman, E. et al. (2001): *Human Impact on the Fish Diversity in the Four Largest Lakes of Sweden, Ambio 30(8): 522-528*
- [8] MacArthur, R.H.; Wilson, E.O. (1967): *The theory of island biogeography. Princeton: Princeton University Press*
- [9] Vonlanthen, P. et al. (2009): *Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (Coregonus sp.). Journal of Evolutionary Biology 22: 498-514*
- [10] Doenz, C. (2014): *Diversity and diversification in two fish radiations in the same pre-alpine lake, Lake Thun. Universität Bern, Bern*
- [11] Lucek, K. et al. (2018): *Distinct colonization waves underlie the diversification of the freshwater sculpin (Cottus gobio) in the Central European Alpine region. Journal of Evolutionary Biology 31: 1254-1267*
- [12] Alexander, T.J. et al. (2015): *Estimating whole-lake fish catch per unit effort. Fisheries Research 172: 287-302*
- [13] Vonlanthen, P.; Périat, G. (2013): *Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Brienzersee. Eawag, Kastanienbaum*
- [14] Eawag (2014): *Artenvielfalt und Zusammensetzung der Fischpopulation im Walensee. Eawag, Kastanienbaum*
- [15] Vonlanthen, P. et al. (2012): *Anthropogenic eutrophication drives extinction by speciation reversal in adaptive radiations. Nature 482: 375-362*

> FORTSETZUNG DER ZUSAMMENFASSUNG

hohen Dichten und Biomassen auf. Den naturnahen Flussmündungen kommt dabei eine wichtige Funktion zu, da an diesen Standorten viele gefährdete Fischarten festgestellt wurden. Obwohl der Offenwasserbereich (Pelagial) relativ artenarm ist, weist er den grössten Anteil endemischer Arten auf, insbesondere von Felchen und Seesaiblingen. Im Tiefenwasserbereich (Profundal) spielt heute der Sauerstoffgehalt eine entscheidende Rolle. In Seen, die in der Vergangenheit keine Sauerstoffdefizite aufgewiesen hatten, konnten Seesaiblinge, Felchen und Groppen bis in die grössten Tiefen festgestellt werden. In Seen hingegen, die in der Phase der Seeneutrophierung Sauerstoffdefizite erfahren hatten, wurden diese Fischarten im Tiefwasser nicht gefangen. Dies, obwohl die heutige Sauerstoffversorgung in verschiedenen Seen wieder ausreichend ist. In Seen, die heute noch Sauerstoffdefizite aufweisen, kann die Tiefenwasserzone nicht von Fischen besiedelt werden.

Nährstoffarme und sauerstoffreiche Grossseen weisen über das gesamte Seevolumen höhere Biomassen und höhere Häufigkeiten von kleinen Felchenarten auf als nährstoffreichere Grossseen. Von höheren Nährstoffkonzentrationen profitieren insbesondere Fischarten, welche die oberen Wasserschichten besiedeln und dort ihre Laichgründe vorfinden wie Hecht, Rotaube, Schleie, Egli, Rotfeder und Laube. Das erhöhte Nahrungsangebot führt aber auch zu einem rascheren Wachstum von gewissen Felchenarten, was zu höheren fischereilichen Erträgen führen kann. Zugleich verursachen hohe Nährstoffkonzentrationen auch Sauerstoffmangel in der Tiefe, was zum Aussterben der an die Tiefe angepassten Fischarten führte, insbesondere von Felchen- und Seesaiblingsarten. Für den Erhalt und Schutz der Fischvielfalt dieser einzigartigen Seeökosysteme müssen Bestrebungen zur Revitalisierung von Seeufern und Flussdeltas, zum Verzicht von Kiesabbau bei Flussmündungen, zur Vernetzung von Zu- und Abflüssen, zur Wiederherstellung von natürlicheren Seepiegelschwankungen sowie zur weiteren Verbesserung der Wasserqualität und damit auch zum Schutz der profundalen Habitate unternommen werden.