

Projet de Fin d'Etudes (PFE) 2020-2021

Impact d'Esox lucius sur les réseaux trophiques lacustres



Sous la direction de Catherine BOISNEAU

Thomas DAY

Impact d'*Esox lucius* sur les réseaux trophiques lacustres

Titre : Identification de l'impact d'*Esox lucius* et analyse des différentes approches et modèles utilisés pour quantifier cet impact.

Catherine BOISNEAU

Thomas DAY

2020-2021

AVERTISSEMENT

Cette recherche a fait appel à des lectures, enquêtes et interviews. Tout emprunt à des contenus d'interviews, des écrits autres que strictement personnel, toute reproduction et citation, font systématiquement l'objet d'un référencement.

L'auteur DAY Thomas de cette recherche a signé une attestation sur l'honneur de non-plagiat.

Formation par la recherche, Projet de Fin d'Etudes en génie de l'aménagement et de l'environnement

La formation en génie de l'aménagement et de l'environnement, assurée par le département aménagement et environnement de l'Ecole Polytechnique de l'Université de Tours, associe dans le champ de l'urbanisme, de l'aménagement des espaces fortement à faiblement anthropisés, l'acquisition de connaissances fondamentales, l'acquisition de techniques et de savoir-faire, la formation à la pratique professionnelle et la formation par la recherche. Cette dernière ne vise pas à former les seuls futurs élèves désireux de prolonger leur formation par les études doctorales, mais tout en ouvrant à cette voie, elle vise tout d'abord à favoriser la capacité des futurs ingénieurs à :

- Accroître leurs compétences en matière de pratique professionnelle par la mobilisation de connaissances et de techniques, dont les fondements et contenus ont été explorés le plus finement possible afin d'en assurer une bonne maîtrise intellectuelle et pratique,
- Accroître la capacité des ingénieurs en génie de l'aménagement et de l'environnement à innover tant en matière de méthodes que d'outils, mobilisables pour affronter et résoudre les problèmes complexes posés par l'organisation et la gestion des espaces.

La formation par la recherche inclut un exercice individuel de recherche, le projet de fin d'études (P.F.E.), situé en dernière année de formation des élèves ingénieurs. Cet exercice correspond à un stage d'une durée minimum de trois mois, en laboratoire de recherche, principalement au sein de l'équipe Dynamiques et Actions Territoriales et Environnementales de l'UMR 7324 CITERES à laquelle appartiennent les enseignants-chercheurs du département aménagement.

Le travail de recherche, dont l'objectif de base est d'acquérir une compétence méthodologique en matière de recherche, doit répondre à l'un des deux grands objectifs :

- Développer toute ou partie d'une méthode ou d'un outil nouveau permettant le traitement innovant d'un problème d'aménagement
- Approfondir les connaissances de base pour mieux affronter une question complexe en matière d'aménagement.

Afin de valoriser ce travail de recherche nous avons décidé de mettre en ligne sur la base du Système Universitaire de Documentation (SUDOC), les mémoires à partir de la mention bien.

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Madame Boisneau pour le sujet, sa disponibilité et ses conseils tout au long du Projet de Fin d'Etudes. Merci aussi à Madame Greulich qui fera partie avec Madame Boisneau du jury pour ma prestation orale.

Merci à Madame Gralepois pour son temps passé et ses réponses aux questions d'ordre organisationnelle tout au long de ces deux années.

Merci à Amaya et Tanguy, mes deux compères de PFE (et bien sûr à Madame Boisneau) qui m'ont permis, au fil des réunions, de construire mon PFE.

Merci à la promo IMA sans qui le temps du Covid aurait été bien différent.

Merci à Adrien Parais, Morgane Finiels et Julien Mazière pour ces temps d'échanges sur le brochet.

Merci à Marion Manaud pour ses conseils avisés sur la rédaction.

Merci à tous ceux qui ont participé de près ou de loin à ce PFE.

TABLE DES MATIERES

Introduction	2
Méthode	4
Esox lucius	5
Son régime	5
Son habitat	5
L'impact de la prédation sur les niveaux trophiques inférieures.....	5
Les macro-invertébrés	6
La méthode physique	7
Exemple méthode physique : Nicholson et al. 2015.	7
Critique de la méthode « physique » et ouverture sur les modèles bioénergétiques et mathématiques.	7
Le modèle bioénergétique.....	8
Exemple d'un modèle bioénergétique : Courtney et al. 2018.	10
Résultats.....	10
La méthode mathématique	11
Réponse fonctionnelle	11
Conditions limites	12
Classes d'âges.....	12
Cannibalisme	13
Bifurcation de Hopf.....	13
Reproduction et l'âge d'E.lucius.....	14
Exemple d'un modèle mathématique : Nilsson et al. 2001.....	15
Résultats.....	16
Comparaison des modèles.....	17
Conclusion.....	19
Bibliographie	20
Annexes.....	24
Annexe 1. Tableau présentant comment la recherche a été effectuée.....	24

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Présentation de l'effet top-down sur un réseau en équilibre à gauche. A droite, l'effet top down dû à l'introduction d'un top prédateur dans un réseau trophique. Il est montré que le phytoplancton est principalement influencé par le zooplancton, ainsi si l'abondance du zooplancton diminue et que l'abondance des macro-invertébrés augmente, l'abondance du phytoplancton va augmenter quand même (Pinel-Alloul et al., 2005).....p.3

Figure 2. Schéma montrant un exemple de diversité d'alimentation d'Esox lucius comparé à un top prédateur des régions tempérées : Le Sander lucioperca. Cette diversité va varier suivant le milieu et les espèces qui la peuplent.....p.5

Figure 3. Schéma non exhaustif des facteurs permettant le fonctionnement d'un modèle bioénergétique. Les facteurs abiotiques sont à part car ils interagissent indirectement sur le modèle.p.9

Figure 4. Schéma montrant l'importance de séparer le brochet en plusieurs classes d'âge. L'épaisseur des flèches indique la préférence du prédateur pour le type de proie. Plus l'adulte va grandir et plus ses proies pourront être grandes. Hennessey (2011) énonce quatre stades d'alevins (cf le paragraphe sur l'âge d'Esox lucius).....p.13

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Tableau présentant comment la recherche a été effectuée. La totalité de ce tableau est présent en annexe 1.....p.4

Tableau 2. Tableau présentant le pourcentage de saumon dans l'alimentation du brochet suivant son âge.....p.10

Tableau 3. Représente le nombre d'œufs suivant le poids de la femelle. Ce nombre est théorique.p.14

Tableau 4. Présentation des différents paramètres pour Esox lucius afin d'utiliser un modèle mathématique. Récapitulatif des paramètres.p.15

Tableau 5. Présentation des paramètres pour l'élaboration du modèle de Nilsson en 2001.....p.16

Tableau 6. Récapitulatif des différents modèles avec les points positifs et négatifs de chaque modèle suivant mon point de vue.p.17

INTRODUCTION

En 1935, Arthur George Tansley propose le terme « écosystème », dans le but de représenter l'environnement et les liens qui unissent les êtres vivants entre eux (Golley, 1991). Depuis ce jour, les scientifiques se sont accordés pour utiliser ce terme afin de définir les interactions entre les espèces et leurs environnements. Ces interactions sont de toutes sortes et dépendent des espèces qui les composent. Il existe une diversité d'interactions : la compétition entre deux espèces, une symbiose entre une bactérie et un poisson, un parasitisme avec un parasite et un hôte ou tout simplement une proie et son prédateur. Ces interactions multiples entre les guildes d'espèces qui peuvent ou non utiliser les mêmes ressources, créées un réseau trophique unique (Pinel-Alloul et al., 2005). Chaque espèce influence donc son environnement suivant ses interactions avec les autres espèces présentes.

L'interaction étudiée ici, et l'une des plus importantes, concerne la relation entre les espèces de différents niveaux trophiques dans les milieux aquatiques c'est-à-dire les interactions entre prédateurs et proies. Ces relations sont très fragiles et reposent sur un équilibre acquis au fil des années (Pinel-Alloul et al., 2005). De nombreuses études ont montrées que le comportement du prédateur influence directement le comportement de la proie, de la façon de se nourrir jusqu'aux choix du partenaire (Lima, 2002, 1998; Sih, 1994) et aussi sur la façon dont la proie va modifier sa stratégie pour éviter le prédateur (Dessborn et al., 2011; Eklöv and Hamrin, 1989; Henseler et al., 2020; Nicholson et al., 2015). L'inverse est aussi vrai, un changement de comportement de la part d'une proie va induire un changement de comportement du prédateur voire un nouveau régime alimentaire (Haught and von Hippel, 2011) ou un terrain de chasse plus grand (Lima, 2002). L'ensemble de ces interactions peuvent différer d'un système à un autre : lac, rivière, étang, canal etc. (Pedreschi et al., 2015; Pinel-Alloul et al., 2005). Dans le cadre de ce rapport, ce dernier se focalise sur les lacs des régions tempérées (lacs du Canada et de l'Irlande plus particulièrement).

Dans les lacs tempérés, le schéma trophique le plus représenté est celui d'une cascade trophique, c'est-à-dire que le prédateur va avoir une influence directe sur le niveau trophique inférieur qui va ensuite avoir une influence sur le niveau d'après etc. (Figure 1). Le modèle de cascade trophique se fait dans le sens top-down.

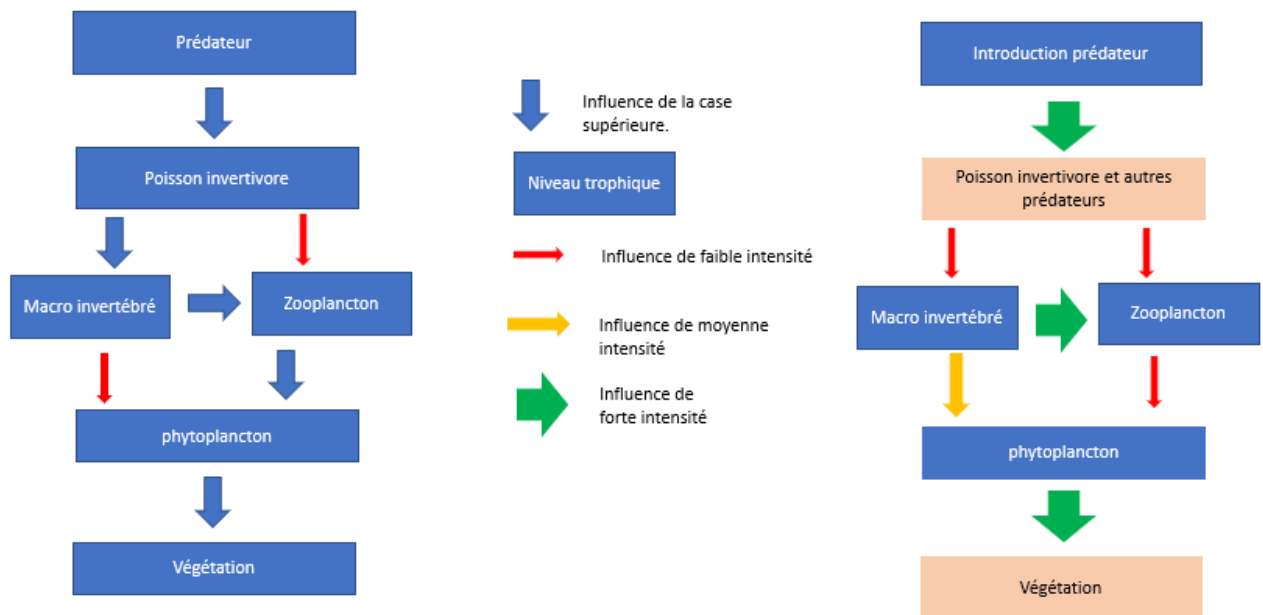


Figure 5. Présentation de l'effet top-down sur un réseau en équilibre à gauche. A droite, l'effet top down dû à l'introduction d'un top prédateur dans un réseau trophique. Il est montré que le phytoplancton est principalement influencé par le zooplancton, ainsi si l'abondance du zooplancton diminue et que l'abondance des macro-invertébrés augmente, l'abondance du phytoplancton va augmenter quand même (Pinel-Alloul et al., 2005).

Au sein de ces écosystèmes, l'un des top-prédateurs est le brochet (*Esox lucius*), c'est-à-dire qu'à l'âge adulte, *Esox lucius* n'a pas de prédateur. *Esox lucius* est un poisson holarctique (présent dans l'hémisphère Nord) dont l'ADN ne varie pas d'un endroit à un autre (Harvey, 2009). Cependant, le brochet est dépendant des facteurs abiotiques : température, transparence de l'eau, productivité etc. et aussi biotiques : proies, abondance, densité etc. (Craig, 2008).

Ce dernier, présent dans tout l'hémisphère Nord, a été introduit dans certains lacs à des fins récréatives, commerciales, accidentelles ou encore à cause de l'aquaculture (Harvey, 2009). Or, l'introduction d'espèces est l'une des principales raisons de la disparition des espèces natives (Nicholson et al., 2015). Ainsi, en étant introduit le brochet va, théoriquement, perturber le réseau trophique du milieu pouvant induire à court ou à long terme, la disparition de certaines espèces indigènes (Johnson et al., 2008) ou changer les modes de vie de certaines proies (Lima, 2002, 1998; Sih, 1994). De nombreuses études ont étudié cet impact grâce à différents outils dont le modèle mathématique ou encore le modèle bioénergétique.

Le rapport va se focaliser sur les lacs des régions tempérées (lacs du Canada et de l'Irlande plus particulièrement) et traitera de la cascade trophique top-down présent dans ces milieux (Byström et al., 2007; Pinel-Alloul et al., 2005). L'étude se divise en plusieurs parties, la première partie est la méthode utilisée pour réaliser la recherche bibliographique. La deuxième est une approche générale sur comment *E. lucius* va impacter les réseaux trophiques dulçaquicoles en milieux lacustres. Trois parties vont présenter les différents modèles qui peuvent être utilisés pour quantifier l'impact du brochet. Enfin la dernière partie permet de comparer les modèles.

METHODE

Le rapport est axé sur une recherche bibliographique, ce qui fait que de nombreux articles ont été étudiés. Le tableau 1 permet à un lecteur de comprendre le cheminement de la recherche et de retrouver facilement les articles cités (l'ensemble de la recherche est donné en annexe 1).

Tableau 7. Tableau présentant comment la recherche a été effectuée. La totalité de ce tableau est présent en annexe 1.

Moteur de recherche	Mot clef	Nombre d'articles	Date de la recherche	Titre de l'article	Auteur	Objectif
google scholar	réseau trophique lacustre fonctionnement	1 520	13/02/2020	Les réseaux trophiques lacustres : structure, fonctionnement, interactions et variations spatio-temporelles	Pinel-Alloul et al. 1998	C'est le premier lien. L'idée était d'avoir une idée des réseaux trophiques.
JSTOR	esox lucius Ireland alevins	16	13/02/2020	A study of reproduction, early life, weight-length relationship and growth of pike, <i>Esox lucius</i> L., in windermere	Frost & Kipling. 1967	L'objectif est d'avoir une étude sur <i>E. lucius</i> en général de sa vie d'alevin à adulte.
univ-tours.fr	esox lucius predation habitat perca fluviatilis	1 132	22/02/2020	Predation risk and competition affect habitat use of adult perch, <i>Perca fluviatilis</i> .	Henseler et al. 2020	Premier lien. L'article précédent parlait d'une compétition de l'habitat avec <i>Perca fluviatilis</i> . Cela permet d'en savoir plus.
univ-tours.fr	esox lucius trophic system opportunism flexibility	17	27/03/2020	Trophic flexibility and opportunism in pike <i>Esox lucius</i>	Pedreschi et al. 2015	Premier lien. L'idée était d'avoir une idée générale du système trophique du brochet et de la flexibilité observée dans les précédentes études.
ISTEX	esox lucius trophic system substitution	89	27/03/2020	Substitution of top predators: effects of pike invasion in a subarctic lake	Bystrom et al. 2007	Deuxième lien, le premier parlait des contaminants dans <i>Esox lucius</i> . L'objectif était de trouver un changement de prédateur avec l'arrivée d' <i>E. lucius</i> .
univ-tours.fr	esox lucius predator lake introduction prey fish extirpation	155	29/03/2020	Apparent Extirpation of Prey Fish Communities Following the Introduction of Northern Pike (<i>Esox lucius</i>)	Nicholson et al. 2015	Premier lien. L'idée est de trouver un article qui montre que l'introduction d' <i>E. lucius</i> fait disparaître des communautés indigènes.
univ-tours.fr	esox lucius predator lake community change Canada overexploitation	90	29/03/2020	Fish community changes in Shoal Lake, Canada, following the overexploitation of a top predator.	Thao et al. 2016	Même objectif que la précédente mais avec plutôt un changement et non une disparition
JSTOR	esox lucius predator lake perca fluviatilis	260	02/04/2020	Predatory Efficiency and Prey Selection: Interactions between Pike <i>Esox lucius</i> , Perch <i>Perca fluviatilis</i> and Rudd Scardinius erythrophthalmus	Eklöv & Hamrin. 1989.	Premier lien. Une idée du choix des proies. <i>Perca fluviatilis</i> est une des proies principales du brochet.
JSTOR	esox lucius predator lake perca fluviatilis behaviour	137	02/04/2020	Predator Behaviour and Prey Density: Evaluating Density-Dependent Intraspecific Interactions on Predator Functional Responses	Anders nilsson 2001	Premier lien. Une volonté de connaître le comportement plus en détail, savoir s'il y a de nouvelles informations.
Wiley Online Library	esox lucius predation impact ducks	41	02/04/2020	Pike predation affects breeding success and habitat selection of ducks	Dessborn et al. 2011	premier lien. L'idée était d'avoir un impact différent sur une espèce particulière et pas encore observé comme le canard.
JSTOR	Pedreshi 2015 (Solman_1945) & (Lagler, 1956). ecological	1	11/05/2020	The ecological relations of pike, <i>Esox lucius</i> L., and waterfowl.	Solman. 1945	Il manquait le % sur l'article de Pedreschi.
université de Tours	mathematical model predator prey functional response	6295	24/10/2020	Analysis on the existence of the steady-states for an ecological-mathematical model with predator-prey-dependent functional response	Jia et al. 2018	Premier lien, l'objectif était d'avoir un aperçu de plusieurs modèles sans a priori c'est pourquoi la recherche est peu affinée.
Jia et al. 2018	Bibliographie	1	24/10/2020	A derivation of Holling's type I, II and III functional responses in predator-prey systems	Dawes & Souza 2013	Reponses fonctionnelles des systèmes proies-prédateurs.
Dawes & Souza 2013	Bibliographie	1	25/10/2020	The components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly	Holling 1959.	Qu'est ce que c'est plus précisément les 3 réponses fonctionnelles.

Lors des recherches, ce sont d'abord les titres qui ont été déterminants. En effet, un titre se doit d'être clair et apporter de nouvelles informations. Ensuite, une lecture du résumé permet d'avoir un point de vue général de l'article avec les résultats clefs.

La recherche bibliographique s'est faite en plusieurs temps. Généralement, des articles sont cherchés avec peu d'attente particulière (Henseler et al., 2020; Jia et al., 2018; Lima, 2002; Pinel-Alloul et al., 2005; Sherratt et al., 1997 etc.). Cela forme une première base de connaissances. Dans un second temps, grâce aux bibliographies des articles retrouvés cela permettaient d'étayer (Camara and Aziz-alaoui, 2008; Dawes and Souza, 2013; Holling, 1959; Kaewmanee and Tang, 2003; Solman, 1945 ; etc.). Une autre recherche visait à comprendre certains termes génériques comme la bifurcation de Hopf (Bonin and Legault, 1988; Crandall and Rabinowitz, 1977; Medjahdi, 2019) ou encore la biologie générale d'*Esox lucius* (Craig, 2008; Diana, 1979; Hennessey, 2011). Pour terminer une dernière recherche est effectuée afin de finaliser le rapport (Deslauriers et al., 2017; Jeschke et al., 2002; Kipling, 1984; Kuttler, 2017; Rosenzweig, 1971).

ESOX LUCIUS

Son régime

En tant que top prédateur, *E. lucius* va être à l'origine de la cascade trophique. Mais *a contrario* de la figure 1, *E. lucius* possède un régime très flexible qui lui permet de s'adapter à de nombreux endroits (Craig, 2008). Le brochet peut se nourrir de grenouilles (4,6 %), mammifères (5,6 %), poissons (20,42 %), macro-invertébrés (45 %) etc. (Nicholson et al., 2015; Pedreschi et al., 2015) (Figure 2). Les pourcentages sont à prendre avec précaution car ils varient d'un endroit à un autre suivant le stock de nourriture et aussi suivant le temps (Lagler, 1956; Solman, 1945). Les pourcentages données ci-dessus concernent l'alimentation du brochet lorsqu'il est dans un lac (Pedreschi et al., 2015). Dans une rivière, *E. lucius* va privilégier les poissons aux autres sources de nourriture 72,2 % de son alimentation (Johnson et al., 2008). De plus, *E. lucius* est un poisson qui préfère les proies faciles à celles plus rentables (Eklöv and Hamrin, 1989). De fait, dans certains lacs *E. lucius* se nourrit majoritairement de macro-invertébrés (45 % de son régime) (Pedreschi et al., 2015). Enfin, *E. lucius* peut s'adapter à son environnement et son régime peut changer suivant sa maturité. Il peut manger des poissons et lorsque l'abondance est faible, changer de régime pour se concentrer sur des macro-invertébrés (Haught and von Hippel, 2011). En dernier recours, le brochet peut pratiquer le cannibalisme (Giles et al., 1986; Haught and von Hippel, 2011; Kipling, 1984; Nicholson et al., 2015; Nilsson, 2001). Un autre fait intéressant, *E. lucius* se nourrit aussi d'espèces hors de l'eau de manière anecdotique comme *Rana sylvatica* (grenouille), qui va être éliminée et donc disparaître de l'environnement (Haught and von Hippel, 2011), de canard (Dessborn et al., 2011), de serpents (Pedreschi et al., 2015) etc.

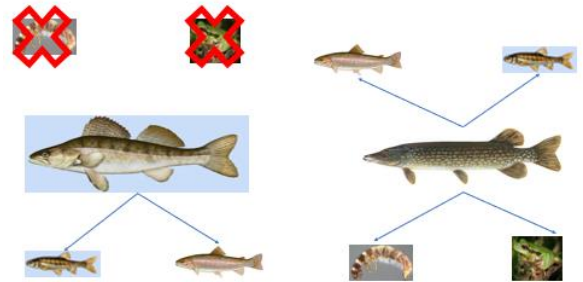


Figure 6. Schéma montrant un exemple de diversité d'alimentation d'*Esox lucius* comparé à un top prédateur des régions tempérées : Le *Sander lucioperca*. Cette diversité va varier suivant le milieu et les espèces qui la peuplent.

Son habitat

Comme énoncé dans le paragraphe précédent, le brochet est un poisson qui peut aussi bien vivre en lac, que dans une rivière ou un canal (Craig, 2008; Pedreschi et al., 2015). Cependant, son alimentation et sa taille seront différentes suivant ses conditions de vie (Craig, 2008; Johnson et al., 2008; Pedreschi et al., 2015). A propos des lacs, *E. lucius* préfère le littoral avec la présence de macrophyte plutôt que les eaux libres (Craig, 2008; Eklöv and Hamrin, 1989; Frost and Kipling, 1967; Henseler et al., 2020). De plus, il ne chasse pas dans des profondeurs élevées (Eklöv and Hamrin, 1989; Haught and von Hippel, 2011). De fait, ses principales proies vivent dans les milieux côtiers peuplés de macrophytes (Eklöv and Hamrin, 1989; Frost and Kipling, 1967; Henseler et al., 2020).

L'impact de la prédation sur les niveaux trophiques inférieures

L'impact le plus important du brochet quand il a été introduit dans un lac, est la disparition de certaines espèces natives comme l'omble chevalier (Byström et al., 2007) ou encore les cyprinidés et salmonidés (Eklöv and Hamrin, 1989; Haught and von Hippel, 2011; Nicholson et al., 2015; Pedreschi et al., 2015), proies privilégiées du brochet. Ces familles disparaissent en premières car elles sont vulnérables à la prédation des brochets. Elles ont peu de défenses et vivent dans la même zone qu'*E. lucius*. La disparition des espèces natives peut prendre entre 3 et 13 ans (Nicholson

et al., 2015). La durée dépend principalement du réseau trophique avant l'introduction du brochet. La stratégie des proies (Nicholson et al., 2015), les caractéristiques morphologiques comme *Perca fluviatilis* (Haught and von Hippel, 2011; Nilsson, 2001; Pedreschi et al., 2015), ou encore les caractéristiques chimiques des lacs avec les épinoches (Haught and von Hippel, 2011) vont influencer cette durée. En effet, concernant ces derniers, si le lac possède une forte conductivité, les protections naturelles des épinoches seront plus résistantes et donc plus dangereuses pour les brochets qui préféreront d'autres proies (Haught and von Hippel, 2011).

L'introduction d'*E. lucius* dans les réseaux trophiques lacustres va aussi faire apparaître des changements morphologiques et des stratégies pour certaines espèces (Dessborn et al., 2011; Eklöv and Hamrin, 1989; Henseler et al., 2020; Nicholson et al., 2015). Dans un premier temps, les espèces deviennent plus petites soit parce que c'est une stratégie afin d'éviter les prédateurs, soit une conséquence directe du choix du changement d'habitat qui induit une réduction de la nourriture (Henseler et al., 2020). Par exemple, *P. fluviatilis* (perche) va être chassée de son habitat et va donc s'alimenter dans d'autres milieux entraînant ainsi, une diminution de sa taille et celle des autres poissons présents (Henseler et al., 2020). Cependant, dans les nombreuses études étudiées, l'introduction d'*E. lucius* au sein des écosystèmes est trop brutale, ce qui empêche les espèces de modifier leurs morphologies afin de répondre à cette nouvelle pression ce qui conduit fatalement à leur extinction. Enfin, le changement de morphologie ne se fait pas uniquement sur les proies mais aussi sur le brochet qui, en changeant de régime va réduire sa taille afin de pallier la quantité d'énergie plus faible s'il se nourrit essentiellement de macro-invertébrés (Nicholson et al., 2015).

Pour finir, la dernière stratégie, et la plus simple, est le changement d'habitat qui est montré dans plusieurs études (Haught and von Hippel, 2011; Henseler et al., 2020; Nicholson et al., 2015). Le brochet, en plus d'être présent sur le littoral, préfère des habitats macrophytiques afin de se cacher et attendre les proies les plus vulnérables comme les cyprinidés (Nicholson et al., 2015). Une étude a montré que l'introduction des brochets va induire un changement d'habitat chez les *Perca fluviatilis* qui, lorsqu'elles ont le choix, vont quitter les habitats macrophytiques pour éviter la prédation (Henseler et al., 2020). Un autre changement d'habitat se fait aussi avec les épinoches qui vont migrer vers le fond des lacs (quand c'est possible) afin d'être peu impactés par *E. lucius* (Haught and von Hippel, 2011).

Les macro-invertébrés

De nombreuses études ont traité de la prédation des brochets sur les macro-invertébrés (Byström et al., 2007; Haught and von Hippel, 2011; Nilsson, 2001; Venturelli and Tonn, 2005). Théoriquement, un prédateur va se nourrir de la guildes trophique qui se situe juste en dessous. Or, il arrive que certains ont des régimes flexibles qui leur permettent de se nourrir dans différents échelons trophiques comme le brochet. Une expérience a mis le brochet en situation où aucun poisson n'était présent dans le lac et l'étude a regardé comment il réagissait (Venturelli and Tonn, 2005). Le résultat a montré qu'il s'adaptait à son environnement en se nourrissant de macro-invertébrés. Une autre étude, théorique quant à elle, a essayé de déterminer l'intensité de l'impact tout au long du réseau trophique entre le brochet et le sandre, un autre top prédateur (Nilsson, 2001). L'étude s'est basée sur le gardon (*Rutilus rutilus*) qui se nourrit exclusivement de zooplanctons et d'invertébrés. Plusieurs modèles ont été proposés, et le résultat montre que le sandre a un plus grand impact sur l'ensemble du réseau trophique que le brochet (Nilsson, 2001). Ce résultat peut s'expliquer par le fait que le brochet va aussi se nourrir de macro-invertébrés alors que le sandre va avoir un régime exclusivement de *Rutilus rutilus*, ainsi là où le sandre va perturber complètement l'effet top down d'un système en supprimant un échelon, le brochet va réduire l'effet top down en se nourrissant à divers niveaux du système (Nilsson, 2001).

En somme, l'impact du brochet est très important sur le réseau trophique mais peut être régulé par différentes propriétés physico-chimiques du lac ou du réseau trophique (Haught and von Hippel, 2011). Ensuite, chaque écosystème va réagir différemment suivant son adaptabilité et son passé (Nilsson, 2001; Pedreschi et al., 2015; Thao et al., 2016).

LA METHODE PHYSIQUE

Afin de quantifier cet impact, la majorité des études présentées précédemment ont i) capturé des brochets au sein des sites d'études, ii) fait des analyses de l'estomac d'*E. lucius*, iii) identifié les proies ingérées. Dans de nombreux cas, des isotopes stables ont aussi été réalisés (Byström et al., 2007; Dessborn et al., 2011; Frost and Kipling, 1967; Nicholson et al., 2015; Pedreschi et al., 2015). Ces études permettent de refléter le régime d'*E. lucius* dans son milieu naturel. La méthode est dite « physique » car elle ne nécessite pas d'important calcul ou d'ordinateur puissant pour la faire fonctionner.

Le brochet s'est fait capturé grâce à des filets maillants de différentes tailles pouvant aller de 6 mm (Byström et al., 2007) à 55 mm (Dessborn et al., 2011). Dessborn et al. (2011) ont aussi utilisé ponctuellement des petites détonations. Les estomacs ont ensuite été retirés du brochet, fixés au formol et conservés à l'éthanol (Byström et al., 2007; Frost and Kipling, 1967; Pedreschi et al., 2015). L'identification des proies s'est faite visuellement au microscope quand il y avait des invertébrés ou grâce à des dents lorsqu'elles étaient encore présentes (Byström et al., 2007; Pedreschi et al., 2015).

Cependant, le souci majeur de cette méthode est qu'elle est destructrice des espèces étudiées et représente seulement une image de la réalité.

Exemple méthode physique : Nicholson et al. 2015.

L'étude vise à observer la disparition de poissons natifs de lacs suite à l'introduction du brochet (*Esox lucius*). Pour se faire, trois lacs expérimentaux situés au Canada ont subi l'introduction d'*Esox lucius*. Puis des relevés visuels et des pêches ont été effectués sur ces lacs à différentes périodes dans l'objectif d'étudier les communautés de poissons.

Le résultat montre une restructuration des communautés piscicoles à la suite de cette introduction et dans certains lacs, la disparition de certaines espèces (Nicholson et al., 2015).

Critique de la méthode « physique » et ouverture sur les modèles bioénergétiques et mathématiques.

Plusieurs problèmes peuvent être soulevés. Tout d'abord, la question de l'éthique devenue de plus en plus importante dans les discussions peut poser un problème. En effet, est-il acceptable de tuer des animaux afin d'étudier leur régime et leur impact (Huntingford, 1984) ? Hormis cette question épineuse, la répétabilité de ces études est difficile. Les facteurs environnementaux ne seront pas tout à fait les mêmes et le comportement des espèces peut changer (Huntingford, 1984). De plus, le coût des prélèvements durant une année, et cela sur une période pouvant s'étaler sur dix ans, est élevé. Enfin, les études ne permettent pas d'expliquer comment, ou pourquoi l'introduction d'*Esox lucius* ou un autre prédateur va bouleverser l'écosystème. C'est plutôt une image de l'instant t et donc les prédictions peuvent aussi être faussées.

Ainsi, d'autres alternatives sont possibles : le modèle bioénergétique et le modèle mathématique en sont des exemples. Ces derniers consistent à prévoir théoriquement les impacts suivant différents paramètres environnementaux ou sociologiques comme par exemple avec le modèle bioénergétique Courtney et al. (2018).

LE MODELE BIOENERGETIQUE

Le modèle bioénergétique permet de décrire le budget énergétique d'un individu afin d'étudier la consommation des proies (Hansen et al., 1993; Heikinheimo and Korhonen, 1996), comprendre la disparition d'espèces natives (Kitchell et al., 1977), l'évolution de la taille des individus (Kitchell and Crowder, 1986) ou tout simplement étudier l'impact de la prédation (Courtney et al., 2018; Paukert et al., 2003). Ce modèle utilise de nombreuses données afin de pouvoir fonctionner. Ces dernières sont issues d'études sur le terrain et entraîne notamment la mort des individus étudiés (pour leurs estomacs) mais aussi en laboratoire (Courtney et al., 2018; Hansen et al., 1993; Heikinheimo and Korhonen, 1996; Paukert et al., 2003). Il découle d'une équation centrée sur la taille et l'espèce qui est proposée par Winberg en 1956 (Hansen et al., 1993; Heikinheimo and Korhonen, 1996). Cette équation est la suivante :

$$C = G + R + F + U$$

C : Energie contenue dans la nourriture ingérée.

G : Energie utilisée pour la croissance.

R : Energie utilisée lors de la respiration.

F et U : L'énergie utilisée lors de la formation et l'éjection des excréments et des toxines.

Au fil du temps cette équation a été modifiée par certains auteurs comme Diana en 1982 (Diana, 1982).

$$G + R = C - (R_{met} + F + U + A)$$

C : Energie contenue dans la nourriture ingérée.

G : Energie utilisée pour la croissance.

R : Energie utilisée pour la reproduction.

R_{met} : Energie utilisée lors de la respiration.

F et U : L'énergie utilisée lors de la formation et l'éjection des excréments.

La dernière en date est proposée par Deslauriers et al. (2017) dans une publication concernant les modèles bioénergétiques sur le logiciel R avec une présentation afin d'utiliser ces modèles.

$$C = R + A + SDA + F + U + G$$

C : Energie contenue dans la nourriture ingérée.

R : Energie utilisée pour le métabolisme.

A : Energie utilisée pour l'activité.

SDA : Energie utilisée lors d'activité spécifique comme la digestion.

F et U : L'énergie utilisée lors de la formation et l'éjection des excréments.

G : Energie utilisée pour la croissance.

Ces équations sont à la base du modèle bioénergétique et nécessitent de nombreux paramètres pour être applicable. Ces derniers peuvent être compliqués à obtenir et dépendent grandement de la manière d'échantillonnage (un mauvais échantillonnage peut fausser un résultat) (Hansen et al., 1993).

La figure 3 schématise les différents paramètres nécessaires au bon fonctionnement d'un modèle bioénergétique. C'est une liste non-exhaustive des facteurs qui entre en jeu (Diana, 1982; Hansen et al., 1993; Kitchell et al., 1977) et cela permet de donner un aperçu de la complexité du modèle. Enfin, les facteurs abiotiques vont rendre chaque modèle inutile pour un autre site étudié. En effet, le bilan énergétique va changer suivant la température ou la concentration en éléments nutritifs (Hansen et al., 1993).

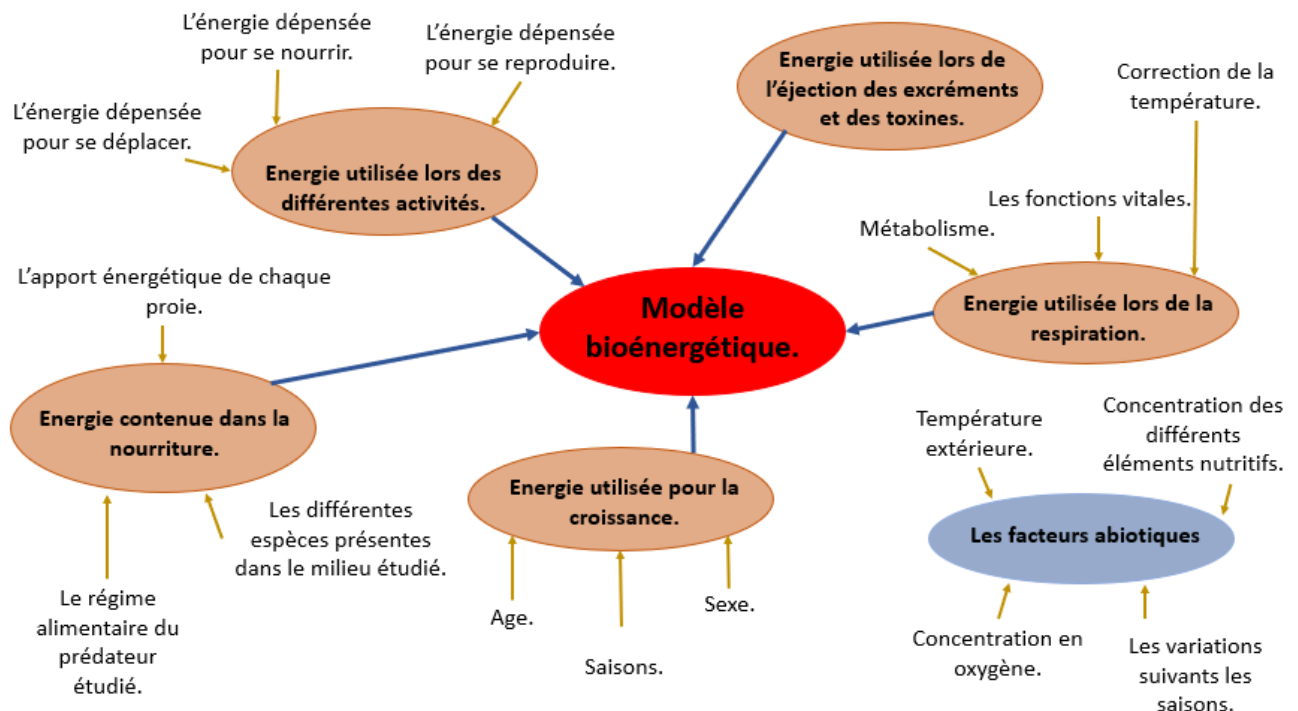


Figure 7. Schéma non exhaustif des facteurs permettant le fonctionnement d'un modèle bioénergétique. Les facteurs abiotiques sont à part car ils interagissent indirectement sur le modèle.

Ainsi, chaque modèle est unique pour un site donné, dépend des espèces cibles, de ce que l'on veut connaître et change au cours du temps à cause, par exemple, du changement climatique (Lennox et al., 2018). Deslauriers et al. (2017) propose un modèle "type" présent sur le logiciel R.

Exemple d'un modèle bioénergétique : Courtney et al. 2018.

Le modèle bioénergétique présenté de ce rapport est celui réalisé par Courtney et al. 2018. L'étude a pour objectif de déterminer l'utilité d'un programme d'éradication visant le brochet. En effet, ce dernier a été introduit dans un lac et depuis, décime la population de saumon présent à cet endroit. Cependant ce type de programme enlève préférentiellement les grands brochets et laisse ainsi passer à travers les mailles du filet les alevins ou les brochets de petites tailles comme le montre le pourcentage de capture des brochet d'âge 5 qui a diminué de 97% contrairement à celle de l'âge 1 qui a baissé de 44 % en trois ans (Courtney et al. 2018). L'étude cherche à conclure sur l'efficacité d'une telle méthode. De plus, une hypothèse avancée dans la littérature indique que le brochet juvénile consomme plus d'alevins de saumon que l'adulte. Si cette hypothèse est validée, cela rend le programme caduque.

Des études menées sur le terrain ont permis d'estimer :

- La croissance relative suivant la saison et l'âge de l'individu.
- La composition de la nourriture et le taux de consommation suivant la saison, l'année et l'âge de l'individu.
- La température de l'eau.

La littérature a permis d'estimer la densité d'énergie :

- Au brochet (publication de Bevelhimer et al., 1985).
- Aux différentes proies (publications citées dans (Courtney et al., 2018).

La densité d'énergie correspond à l'énergie par gramme d'une espèce. L'énergie est déterminée par l'ensemble de ses activités, de son métabolisme de ses déplacements etc.

Cependant la population totale du brochet n'est pas connue. Ce qui est un grand biais dans les résultats.

Résultats

Tout d'abord, il apparaît que le saumon n'est pas l'aliment le plus important dans le régime du brochet et que ce dernier consomme différemment suivant l'âge mais pas de manière croissante ou décroissante (tableau 2).

Tableau 8. Tableau présentant le pourcentage de saumon dans l'alimentation du brochet suivant son âge.

Age	Pourcentage de saumon dans son alimentation
1	10 à 25%
2	12 à 32%
3	2 à 25%
4	5 à 14%
5	12 à 31%

Mr Courtney a ainsi pu déterminer que le programme d'éradication du brochet a permis la réduction de la consommation de saumon de 88% en 4 ans. En trois ans, la capture des brochets a diminué de 76% tout âge confondu:

- 44% pour l'âge 1
- 58% pour l'âge 2
- 93% pour l'âge 3
- 99% pour l'âge 4
- 97% pour l'âge 5

Bien entendu ces résultats sont à prendre avec précaution car l'abondance totale du brochet n'est pas connue. De plus, Diana en 1979 a découvert que le budget calorique entre le brochet mâle et femelle n'était pas identique. Par exemple en été : le male (9,6 à 18,1 kcal/kg/jour) ; la femelle (14 à 30,9 kcal/kg/jour) (Diana, 1979) ce qui peut remettre en question l'alimentation du brochet ou du moins changer les proportions de certaines proies.

LA METHODE MATHEMATIQUE

Le modèle proie-prédateur a été créé dans les années 1920 avec Lotka et Volterra (Xu and Zhang, 2014). Le modèle consiste à étudier au cours du temps le comportement des prédateurs et des proies suivant des paramètres précis. Depuis les années 1920, de nombreux modèles ont vu le jour avec différentes thématiques. Certains modèles sont axés sur un modèle prédateur-proie avec diffusion (Camara and Aziz-alaoui, 2008; Liu, 2010; Sherratt et al., 1997), d'autres plutôt axés sur l'importance du cannibalisme (Cushing, 1991; Jia et al., 2017; Kaewmanee and Tang, 2003), l'importance de la classe d'âge (Pavlova and Berec, 2011) etc. Cette variété de modèle met en lumière la complexité de créer un modèle précis, afin de représenter au mieux la réalité. Dans la suite de ce rapport, plusieurs paramètres importants vont être détaillés afin de créer un modèle prédateur-proie.

Réponse fonctionnelle

Ce premier paramètre étudié permet d'identifier comment le prédateur va réagir dans le système. En effet, la dynamique proie-prédateur est primordiale afin de faire un bon modèle (Dawes and Souza, 2013). Seulement, cette dynamique peut être affectée par tellement de facteurs qu'elle peut vite devenir complexe (Dawes and Souza, 2013). Par exemple, avec le paradoxe de l'enrichissement (Rosenzweig, 1971) qui montre qu'une augmentation des proies va augmenter le nombre de prédateurs et peut amener i) un équilibre entre les deux espèces, ii) l'extinction des proies par les prédateurs.

Afin de ne pas complexifier le modèle, la majeure partie des études se concentre sur les réponses fonctionnelles proposées par Holling en 1959 (Holling, 1959). Ces réponses sont principalement dues à deux facteurs : i) chercher la proie et ii) manipuler la proie (Jeschke et al., 2002).

- Ainsi la **réponse fonctionnelle de type I** décrit les espèces qui ne manipulent pas la proie. Le temps est utilisé pour chercher la proie, un peu comme un herbivore qui va manger de l'herbe.
- La **réponse fonctionnelle de type II** est la plus répandue chez les prédateurs, avec une partie du temps qui est utilisée pour chasser et l'autre partie est utilisée pour manipuler la proie.
- Enfin pour la **réponse fonctionnelle de type III**, il y a l'ajout de données de l'apprentissage. Ainsi, au début les proies sont rarement tuées car le prédateur n'est pas encore habitué.

Dans le cas d'*Esox lucius*, la réponse fonctionnelle la plus adaptée est la réponse fonctionnelle de type II. Cependant comme *E. lucius* est introduit, un temps d'adaptation peut être nécessaire. Ainsi, les deux réponses fonctionnelles sont correctes pour le brochet. De plus, une publication montre qu'une réponse fonctionnelle de type III ou II n'est pas une grande différence concernant la stabilité d'un système (Xu and Zhang, 2014).

Conditions limites

Lors de la création d'un modèle, il faut définir les limites du système. Suivant le site d'étude, différentes conditions peuvent être applicable :

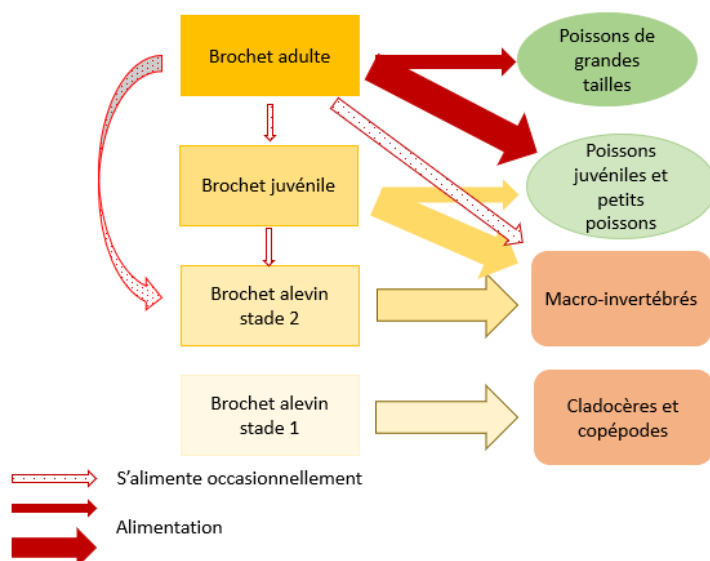
- Les **conditions de Dirichlet** (Jia et al. 2018) : elles modélisent la disparition des particules lorsque ces dernières touchent les limites du système, ce qui veut dire que tout ce qui atteint la limite disparaît (Kuttler, 2017).
- Les **conditions de Robin** : elles modélisent la relation entre le flux concentration/densité de la substance ou de la population considérée (Kuttler, 2017).
- Les **conditions de Neumann** : elles permettent d'identifier l'espace étudié comme étant clos. En d'autres termes, cela sous-entend que le système étudié est isolé de l'extérieur, ainsi une particule présente dans le système sera recyclée (Kuttler, 2017).

Toujours dans un souci de simplifier le système, les conditions limites de Neumann sont appliquées dans la plupart des modèles proie-prédateur du brochet (Camara and Aziz-alaoui, 2008; Jia et al., 2017; Kaewmanee and Tang, 2003; Xu and Zhang, 2014). Dans le cas de ce rapport, cela correspond au système des lacs.

Classes d'âges

Dans un modèle mathématique, l'importance d'une classe d'âge n'est pas à sous-estimer. Suivant l'âge, les prédateurs n'ont pas le même régime alimentaire, de même que les proies peuvent être chassées lorsqu'elles sont juvéniles, mais pas lorsqu'elles sont adultes (Pavlova and Berec, 2011). Cette différence est surtout due à la taille de la proie qui va augmenter au cours de sa vie (Pavlova and Berec, 2011). Ainsi, une représentation possible est de classer les prédateurs et les proies en deux classes d'âges et suivant la classe, la proie est plus encline à être mangée ou non (Nilsson, 2001; Pavlova and Berec, 2011; Wikan and Eide, 2004). Lorsqu'il est juvénile, le brochet se nourrit majoritairement d'invertébrés, de macro-crustacées et de poissons juvéniles (Bry et al., 1995). Ensuite l'adulte se nourrissant principalement de proies faciles à attraper, son régime alimentaire reste principalement constitué de juvéniles de poissons et de petits poissons (Nicholson et al., 2015; Pavlova and Berec, 2011; Wikan and Eide, 2004), mais du fait de sa taille, *E. lucius* peut

aussi s'alimenter sur des poissons adultes de grandes tailles (Diana, 1979) (Figure 4) contrairement à d'autres top-prédateurs.



A noter que lors de sa phase alevine, le brochet a plusieurs régimes alimentaires suivant sa taille. Dans un premier temps, lorsque la taille de l'alevin est inférieure à 46mm, il se nourrit exclusivement de Cladocères et de Copépodes, ensuite les macro-crustacées deviennent leur principale source de nourriture entre 46 et 65mm environ (Frost and Kipling, 1967; Hennessey, 2011). Au-delà de cette taille, le brochet est considéré comme un juvénile (Hennessey, 2011).

Figure 8. Schéma montrant l'importance de séparer le brochet en plusieurs classes d'âge. L'épaisseur des flèches indique la préférence du prédateur pour le type de proie. Plus l'adulte va grandir et plus ses proies pourront être grande. Hennessey (2011) énonce quatre stades d'alevins (cf le paragraphe sur l'âge d'*Esox lucius*).

Cannibalisme

Dans la dynamique des populations, le phénomène de cannibalisme engendré par les adultes sur les juvéniles est commun chez certaines espèces et particulièrement chez les poissons (Jia et al., 2017). D'après Jia et al. (2017). Le cannibalisme pourrait servir à éviter une surpopulation, cependant d'autres publications telles que Kaewmanee and Tang, (2003) avancent que le cannibalisme est une perte d'énergie pour l'espèce. La reproduction coûte de l'énergie (Diana, 1982) et le cannibalisme gaspillerait cette énergie dépensée. Or, la perte d'énergie n'est pas un trait fonctionnel voulu par l'évolution (Kaewmanee and Tang, 2003). Cependant, dans les deux cas, les publications s'accordent pour dire que le cannibalisme est une source d'instabilité et peut mener à terme l'extinction de l'espèce (Jia et al., 2017; Kaewmanee and Tang, 2003). Enfin, Cushing (1991) propose que le cannibalisme soit plutôt une forme de mécanisme indispensable pour la survie de l'espèce en cas de disparition des proies.

Dans le cas du brochet, le cannibalisme semble être un moyen de pallier le manque de proie (Giles et al., 1986). Ainsi, une étude a même avancé que ce mécanisme a permis au brochet de survivre après l'épidémie qui a touché les perches au sein du lac de Windermere (Kipling, 1984). De fait, ce mécanisme est à prendre en compte dans un modèle.

Bifurcation de Hopf

Durant les recherches, de nombreux modèles ont utilisé la bifurcation de Hopf (Cushing, 1991; Jia et al., 2018, 2017; Kaewmanee and Tang, 2003; Liu, 2010; Pavlova and Berec, 2011). Cette bifurcation est l'une des nombreuses bifurcations possibles qui peut se retrouver en théorie des bifurcations (Bonin and Legault, 1988). Ces bifurcations ont pour objectif d'étudier, et dans le cas de modèles, de pouvoir définir des changements au cours du temps (Bonin and Legault, 1988; Crandall and Rabinowitz, 1977; Jia et al., 2018). Sans rentrer dans les détails, la bifurcation de Hopf va permettre de créer des cycles qui sont « presque » symétriques au point de départ et ensuite ces cycles évoluent au cours du temps et des rencontres avec des particules (Bonin and Legault, 1988).

Ces cycles vont donner une valeur de bifurcation de Hopf dont trois cas sont possibles (Medjahdi, 2019) :

- La bifurcation dégénérée : il n'y a pas de changement et les cycles sont autour du point d'équilibre.
- La bifurcation super-critique : le système va donc évoluer et avoir un état instable pendant un période et s'étendre au niveau des limites.
- La bifurcation sous-critique : le système va se rétracter et peut être amené à disparaître.

Cette bifurcation permet ainsi de valider si le système est stable ou instable et comment il est susceptible d'évoluer.

Reproduction et l'âge d'*E.lucius*

Les derniers paramètres importants à prendre en compte dans un modèle sont la reproduction et l'âge moyen. En effet, ces deux paramètres vont influencer significativement la densité de prédateurs et ainsi la rencontre avec les proies. Dans le cas d'*Esox Lucius*, les œufs sont déposés dans la végétation par dizaines de milliers et dépendent principalement du poids de la femelle (Tableau 3).

Tableau 9. Représente le nombre d'œufs suivant le poids de la femelle. Ce nombre est un nombre théorique.

Publication	Poids (kg)	Nombre d'œufs
Shannon Hennessey, 2011.	0.3	9 000 à 10 000
	4.5	100 000
Frost & Kipling, 1967.	1 et 5	28 000 - 42 000
	6 et 8	186 000- 226 000

Une fois les œufs pondus durant la période de Février à Avril (Frost and Kipling, 1967), différents stades sont décrits. Frost expose trois stades :

- **Les œufs** : qui vont éclore au bout de 14 jours environ (Frost and Kipling, 1967).
- **Les alevins** : L'embryon devient un alevin 10 jours après l'éclosion.
- **Les adultes** : Au bout de 4 à 6 mois lorsque l'alevin atteint la taille de 6,5 cm, il est considéré comme un adulte (Frost and Kipling, 1967; Hennessey, 2011).

De plus, Frost fait une distinction entre les jeunes alevins (11-24mm) qui vont se nourrir majoritairement de zooplancton, et les vieux alevins (25-35mm) qui vont se nourrir majoritairement d'invertébrés. Hennessey ajoute un stade entre l'état d'œuf et celui d'alevin car l'embryon (7-9mm) va se nourrir principalement de son sac vitellin. Etant donné que cette période ne dure que deux semaines (Frost and Kipling, 1967; Hennessey, 2011), elle peut être écartée du modèle afin de faciliter ce dernier.

Enfin, concernant l'âge de maturité, les deux auteurs s'accordent sur le fait que le brochet se reproduit lorsqu'il atteint l'âge de 2 ans.

L'âge moyen d'*E.lucius* va dépendre de son environnement et peut vivre jusqu'à quatre ans avec de mauvaises conditions (Hennessey, 2011), mais certains individus ont été capturés à l'âge de 24 ans (Hennessey, 2011). Dans des lacs comme Windermere (Irlande), le plus vieux spécimen retrouvé par Frost (1967) avait 17 ans. Ainsi dans le cadre des modélisations, l'âge peut être un facteur pouvant causer des biais au niveau des résultats s'il n'est pas étudié correctement.

Le tableau 4 présente le résumé des différents paramètres nécessaires à l'élaboration d'un modèle mathématique. Cette liste est non-exhaustive mais permet d'avoir les bases afin de faire tourner un modèle simple et d'obtenir des résultats probants concernant *Esox lucius*.

Tableau 10. Présentation des différents paramètres pour *Esox lucius* afin d'utiliser un modèle mathématique. Récapitulatif des paramètres.

Paramètre	<i>Esox lucius</i>	Publications
Réponse fonctionnelle	Réponse fonctionnelle II Réponse fonctionnelle III	Nilsson 2001 Xu 2014
Condition limite	Condition de Neumann	Baba Issa Camara and M. A. Aziz-Alaoui 2008; Kaewmanee & Tang 2003; Xu. 2014; Jia 2016
Classes d'âge	Trois classes d'âge	Hennessey, 2011 ; frost,1967 ; Bry et al. 2015
Cannibalisme	Cannibalisme afin de pallier un manque de proie	Giles 1984
Bifurcation	Bifurcation de Hopf	Cuching 1991; Kaewmanee & Tang 2003; Jia 2017; Pan-Ping Liu 2009; Jia et al. 2018; Pavlova & Berec 2011
Reproduction	A partir de deux ans	Hennessey, 2011 ; frost,1967
Age moyen	Varie suivant son milieu de vie	Hennessey, 2011

Exemple d'un modèle mathématique : Nilsson et al. 2001

Le premier modèle étudié est celui créé par Anders Nilsson en 2001. Ce dernier souhaite étudier l'impact de deux prédateurs sur leur environnement : le sandre et le brochet. Nilsson a choisi ces deux top-prédateurs car ce sont les plus importants dans les écosystèmes tempérés (Nilsson, 2001). Afin de simplifier le modèle, seulement deux populations sont présentes : la proie (le gardon) et le prédateur (brochet ou sandre). Une partie des différents paramètres est annoncée dans le tableau 5.

Tableau 11. Présentation des paramètres pour l'élaboration du modèle de Nilsson en 2001.

Paramètre	Nilsson 2001	Informations
Réponse fonctionnelle	Réponse fonctionnelle II.	
Condition limite	X	
Classes d'âge	Trois classes d'âge et la taille augmente suivant l'âge.	Le prédateur ne peut manger que les proies du même âge ou plus jeunes.
Cannibalisme	Cannibalisme afin de pallier un manque de proie.	Seulement sur des individus plus jeunes.
Bifurcation	X	
Reproduction	Seulement la troisième année.	A partir de l'année deux pour les proies.
Age moyen	Trois ans.	

Résultats

Après plusieurs modélisations concernant divers scénarii tels que les interactions proie-prédateur, les interactions avec et sans cannibalisme ou encore des interférences entre les prédateurs, différentes pistes ont pu être abordées par Nilsson.

Tout d'abord, le modèle permet de valider l'hypothèse comme quoi le brochet et le sandre ont des effets différents concernant les réseaux trophiques des lacs. Cela peut notamment être dû à leur manière de chasser (Nilsson, 2001). L'impact du Sandre sur le gardon est élevé lorsqu'il est présent en grande quantité, avec le cannibalisme le sandre sera moins abondant et donc aura un impact plus faible sur le gardon. *A contrario*, l'impact du brochet sur le gardon va diminuer avec l'augmentation de la densité du prédateur, avec le cannibalisme la densité du prédateur va diminuer et son impact va augmenter.

La deuxième hypothèse validée grâce aux différentes simulations concerne l'impact du brochet sur le long terme au sein du réseau trophique. Les résultats montrent que son impact est plus faible que le sandre et moins persistant. Cela est dû à la première hypothèse et aussi au fait que le brochet peut se nourrir de macro-invertébrés.

COMPARAISON DES MODELES

Les trois modèles permettent d'observer différentes facettes de la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques, dans le cas présent, du brochet et des lacs. Chaque modèle possède ses points forts et ses points faibles (Tableau 6).

Tableau 12 .Récapitulatif des différents modèles avec les points positifs et négatifs de chaque modèle suivant mon point de vue.

Physique	Bioénergétique	Mathématique
+		
Facile à comprendre	Permet de comprendre les mécanismes mis en jeu d'un point de vue énergétique	Pas d'échantillonnage
Montre la réalité à l'instant t de l'écosystème	Permet d'étudier différentes facettes d'un réseau trophique	Permet d'étudier différentes facettes d'un réseau trophique
Facilité à mettre en œuvre	Plus il y aura de paramètre, plus le modèle sera proche de la réalité	Rapide à mettre en œuvre
	Permet d'avoir une idée du futur du réseau trophique	Permet de tester de nombreux paramètres = répétabilité facile au sein du site mais sur d'autres sites aussi
	Permet de tester de nombreux paramètres = répétabilité facile concernant un site d'étude	Permet d'avoir un aperçu du comportement des espèces
		Permet d'avoir une idée du futur du réseau trophique
		Coût peu élevé
-		
Question de l'éthique	Question de l'éthique	Les paramètres sont obtenus dans la littérature.
Difficulté à comprendre les mécanismes mis en jeu	Difficile à mettre en œuvre à cause des nombreux paramètres	Importance de la classe d'âge qui n'est pas à sous-estimer
Coût élevé dans certains cas	Coût élevé pour le moment	Donne une représentation du réseau trophique mais ce n'est pas l'exacte réalité
Difficile à reproduire	Peu de répétabilité possible sur d'autres sites	
Un mauvais échantillonnage peut fausser les résultats	Un mauvais échantillonnage fausse les résultats.	
La durée de l'échantillonnage	La durée de l'échantillonnage	

La méthode dite « physique » est la plus répandue et la plus simple à mettre en œuvre aujourd'hui. Les résultats montrent l'état du réseau trophique au moment t. Cependant, il y a de nombreuses lacunes concernant l'éthique et la reproductibilité. En effet, en obtenant ces résultats, l'étude est obligée de tuer un certain nombre d'individus de la population présente sur le site et donc modifie le réseau trophique. En somme, ces études permettent de comprendre rapidement les grandes lignes d'un réseau trophique et le mode de fonctionnement des espèces mais ne permettent pas de prédire l'évolution du système.

Le modèle bioénergétique, quant à lui, va nécessiter de nombreux paramètres dans l'objectif de représenter au mieux le système. Ces derniers vont permettre de prédire l'évolution possible du

système. Cependant, les données étant récupérées sur le terrain, cela prend du temps et une erreur d'échantillonnage peut fausser l'ensemble des résultats.

Ce modèle est relativement récent, c'est en 1992 que les scientifiques commencent à s'intéresser à ce dernier (Hartman and Kitchell, 2008) et essayent de le rendre universel avec des formules/publications types pour chaque espèce de poissons (Deslauriers et al., 2017). Ainsi, ce type de modèle semble prometteur même si de nombreuses recherches sur certains facteurs semblent primordiales (quantification de l'énergie utilisée entre la femelle et le mâle, quantification exacte de l'activité de prédation sur une gamme de température différente etc.).

Enfin, le dernier modèle est le modèle mathématique qui est rapide à mettre en œuvre mais nécessite un certain nombre de facteurs concernant le site. Ce modèle va principalement étudier le comportement des espèces au sein d'un système et peut être reproductible facilement. Cependant, afin de rendre le modèle accessible, de nombreux facteurs sont laissés de côté ce qui ne permet pas d'affirmer que ce modèle donne une représentation exacte du système. De plus, les prédictions du modèle sont à prendre avec des précautions car il peut y avoir des facteurs aléatoires (climat, destruction de l'espace par l'homme etc.) qui rendent la prédiction caduque.

Ces modèles sont importants pour la représentation d'un réseau trophique et connaître l'impact des espèces sur leur environnement. Chaque modèle permet de donner une facette de cette relation avec plus ou moins de véracité. Le modèle bioénergétique semble le plus complet mais nécessite de nombreuses avancées scientifiques ; le mathématique quant à lui, peut être utilisé afin d'avoir une idée de comment le système évolue avec son taux d'incertitude et peut, dans certains cas, expliquer certains comportements. Enfin le modèle physique permet de comprendre certains facteurs nécessaires au fonctionnement des deux autres.

Concernant l'utilisation de ces différents modèles sur le brochet, le modèle bioénergétique semble le plus correct. En effet, il a été observé que le brochet, contrairement à de nombreux autres top-prédateurs, possède un régime alimentaire varié rendant ainsi le modèle mathématique plus complexe (de nombreuses variables vont venir s'ajouter aux variables existantes). Cependant, malgré de nombreuses études sur le budget énergétique d'*Esox lucius* (Bevelhimer et al., 1985; Diana, 1982, 1979), son régime particulier va amener les chercheurs à faire des études de terrain afin de connaître la communauté exacte du système étudié (poissons, invertébrés, mais aussi les espèces extérieures comme le canard, les grenouilles, les oiseaux etc.).

CONCLUSION

Le brochet est un top-prédateur holarctique qui est présent dans les rivières et les lacs de l'hémisphère Nord. Au cours de ces dernières décennies, ce poisson a été introduit pour différentes raisons dans des zones humides. La conséquence directe de cette introduction a été la disparition de certaines espèces natives de ces milieux et le changement de comportement de nombreuses autres espèces. Des études ont donc fait des recherches sur ce top-prédateur emblématique de l'hémisphère Nord et différents constats ont pu être menés. Tout d'abord, *Esox lucius* possède un régime alimentaire très particulier qui lui permet de s'adapter à tous les réseaux trophiques possibles car il est capable de s'alimenter avec des gros poissons, des petits poissons mais aussi des macro-invertébrés et des mammifères de manière anecdotique (5.6 % (Nicholson et al., 2015)). Ce régime alimentaire le rend particulièrement difficile à éradiquer et perturbe les écosystèmes. De plus, il a été montré que le brochet préfère vivre près du littoral sous des macrophytes riches en vie aquatique. Ce positionnement amène de nombreux changements d'habitats, morphologiques, ou tout simplement de comportements chez de nombreuses proies.

Aujourd'hui l'enjeu est d'essayer d'appréhender le fonctionnement d'*Esox lucius* afin de prédire ses impacts. Pour cela, différents modèles sont présentés dans ce rapport afin de répondre à cet enjeu. Son impact a été démontré à l'aide de modèles physiques, la quantification et l'explication sont quant à eux, exposées à l'aide des deux autres modèles : bioénergétique et mathématique. Ces deux modèles ont pour objectif de comprendre le fonctionnement du brochet en déterminant pour l'un son budget énergétique et pour l'autre son comportement. La difficulté majeure de ces modèles est de donner une représentation la plus fidèle possible de la réalité. Malheureusement, dans la nature les facteurs sont innombrables et complexifient les modèles. Ainsi à ce jour, de nombreuses autres données sont nécessaires afin de rendre un modèle identique à la réalité et même si cela était possible, il faudrait prendre en compte des facteurs aléatoires. Cependant, ces modèles permettent de donner des pistes sur l'évolution du système et le modèle bioénergétique semble capable de donner l'image la plus fidèle pour le moment.

L'idéal serait donc de coupler ces trois modèles afin de représenter fidèlement l'impact d'*Esox lucius* lorsqu'il est introduit.

- 1- Le modèle physique va donner les premières informations avec la communauté présente dans le système. Grâce à la littérature, les différentes études peuvent connaître précisément le fonctionnement et le régime d'*Esox lucius*.
- 2- Le modèle bioénergétique va permettre de déduire le budget énergétique et donc connaître les besoins précis du brochet suivant les périodes et les années.
- 3- Le modèle mathématique permet de prédire le fonctionnement du brochet dans les années à venir et ainsi prédire l'évolution du système.

Cet idéal est hypothétique et est à prendre avec des précautions, des raccourcis ont été fait mais l'objectif de comprendre et quantifier l'impact d'*Esox lucius* reste le même.

BIBLIOGRAPHIE

- Bevelhimer, M.S., Stein, R.A., Carline, R.F., 1985. Assessing Significance of Physiological Differences among Three Esocids with a Bioenergetics Model.
- Bonin, G., Legault, J., 1988. Comparaison de la Méthode des Constantes de Lyapunov et de la Bifurcation de Hopf*. Canadian Mathematical Bulletin 31, 200–209. <https://doi.org/10.4153/CMB-1988-031-6>
- Bry, C., Bonamy, F., Manelphe, J., Duranthon, B., 1995. Early life characteristics of pike, *Esox lucius*, in rearing ponds: temporal survival pattern and ontogenetic diet shifts. Journal of Fish Biology 46, 99–113. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1995.tb05949.x>
- Byström, P., Karlsson, J., NILSSON, P., van Kooten, T., Ask, J., OLOFSSON, F., 2007. Substitution of top predators: Effects of pike invasion in a subarctic lake. Freshwater Biology 52, 1271–1280. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01763.x>
- Camara, B.I., Aziz-alaoui, M.A., 2008. Dynamics of a predator-prey model with diffusion. Dyn. Contin. Discrete Impuls. Syst. Ser. A: Math. Anal 897–906.
- Courtney, M.B., Schoen, E.R., Wizik, A., Westley, P.A.H., 2018. Quantifying the Net Benefits of Suppression: Truncated Size Structure and Consumption of Native Salmonids by Invasive Northern Pike in an Alaska Lake. North American Journal of Fisheries Management 38, 1306–1315. <https://doi.org/10.1002/nafm.10231>
- Craig, J.F., 2008. A short review of pike ecology. Hydrobiologia 601, 5–16. <https://doi.org/10.1007/s10750-007-9262-3>
- Crandall, M.G., Rabinowitz, P.H., 1977. The Hopf Bifurcation Theorem in infinite dimensions. Arch. Rational Mech. Anal. 67, 53–72. <https://doi.org/10.1007/BF00280827>
- Cushing, J.M., 1991. A simple model of cannibalism. Mathematical Biosciences 107, 47–71. [https://doi.org/10.1016/0025-5564\(91\)90071-P](https://doi.org/10.1016/0025-5564(91)90071-P)
- Dawes, J.H.P., Souza, M.O., 2013. A derivation of Holling's type I, II and III functional responses in predator-prey systems. Journal of Theoretical Biology 327, 11–22. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2013.02.017>
- Deslauriers, D., Chipps, S.R., Breck, J.E., Rice, J.A., Madenjian, C.P., 2017. Fish Bioenergetics 4.0: An R-Based Modeling Application. Fisheries 42, 586–596. <https://doi.org/10.1080/03632415.2017.1377558>
- Dessborn, L., Elmberg, J., Englund, G., 2011. Pike predation affects breeding success and habitat selection of ducks. Freshwater Biology 56, 579–589. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02525.x>
- Diana, J.S., 1982. An energy budget for northern pike (*Esox lucius*). Canadian Journal of Zoology. <https://doi.org/10.1139/z83-259>
- Diana, J.S., 1979. The feeding pattern and daily ration of a top carnivore, the northern pike (*Esox lucius*). Canadian Journal of Zoology. <https://doi.org/10.1139/z79-279>
- Eklöv, P., Hamrin, S.F., 1989. Predatory Efficiency and Prey Selection: Interactions between Pike *Esox lucius*, Perch *Perca fluviatilis* and Rudd *Scardinius erythrophthalmus*. Oikos 56, 149–156. <https://doi.org/10.2307/3565330>
- Frost, W.E., Kipling, C., 1967. A Study of Reproduction, Early Life, Weight-Length Relationship and Growth of Pike, *Esox lucius* L., in Windermere. The Journal of Animal Ecology 36, 651. <https://doi.org/10.2307/2820>

Giles, N., Wright, R.M., Nord, M.E., 1986. Cannibalism in pike fry, *Esox lucius* L.: some experiments with fry densities. *Journal of Fish Biology* 29, 107–113. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb04930.x>

Golley, F.B., 1991. The ecosystem concept: A search for order. *Ecol. Res.* 6, 129–138. <https://doi.org/10.1007/BF02347157>

Hansen, M.J., Boisclair, D., Brandt, S.B., Hewett, S.W., Kitchell, J.F., Lucas, M.C., Ney, J.J., 1993. Applications of Bioenergetics Models to Fish Ecology and Management: Where Do We Go from Here? *Transactions of the American Fisheries Society* 122, 1019–1030. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1993\)122<1019:AOBMTF>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1993)122<1019:AOBMTF>2.3.CO;2)

Hartman, K.J., Kitchell, J.F., 2008. Bioenergetics Modeling: Progress since the 1992 Symposium. *Transactions of the American Fisheries Society* 137, 216–223. <https://doi.org/10.1577/T07-040.1>

Harvey, S., 2009. A Biological Synopsis of Northern Pike (*Esox Lucius*) [WWW Document]. URL /paper/A-Biological-Synopsis-of-Northern-Pike-(-Esox-)-Harvey/364b0618a663ee2cc8e0c1d101ffba9694967b02 (accessed 1.6.21).

Haught, S., von Hippel, F., 2011. Invasive pike establishment in Cook Inlet Basin lakes, Alaska: Diet, native fish abundance and lake environment. *Biological Invasions* 13, 2103–2114. <https://doi.org/10.1007/s10530-011-0029-4>

Heikinheimo, O., Korhonen, A.P., 1996. Food consumption of northern pike (*Esox lucius* L.), estimated with a bioenergetics model. *Ecology of Freshwater Fish* 5, 37–47. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.1996.tb00035.x>

Hennessey, S., 2011. *Esox lucius*: Northern pike. *Aquatic Invasion Ecology FISH* 423, 17.

Henseler, C., Nordström, M.C., Törnroos, A., Snickars, M., 2020. Predation risk and competition affect habitat use of adult perch, *PERCA FLUVIATILIS* . *J Fish Biol* jfb.14258. <https://doi.org/10.1111/jfb.14258>

Holling, C.S., 1959. The Components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly¹. *The Canadian Entomologist* 91, 293–320. <https://doi.org/10.4039/Ent91293-5>

Huntingford, F.A., 1984. Some ethical issues raised by studies of predation and aggression. *Animal Behaviour* 32, 210–215. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(84\)80339-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(84)80339-5)

Jeschke, J.M., Kopp, M., Tollrian, R., 2002. Predator Functional Responses: Discriminating Between Handling and Digesting Prey. *Ecological Monographs* 72, 95–112. [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(2002\)072\[0095:PFRDBH\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(2002)072[0095:PFRDBH]2.0.CO;2)

Jia, Y., Li, Y., Wu, J., 2017. Effect of predator cannibalism and prey growth on the dynamic behavior for a predator-stage structured population model with diffusion. *Journal of Mathematical Analysis and Applications* 449, 1479–1501. <https://doi.org/10.1016/j.jmaa.2016.12.036>

Jia, Y., Luo, B., Wu, J., Xu, H.-K., 2018. Analysis on the existence of the steady-states for an ecological–mathematical model with predator–prey-dependent functional response. *Computers & Mathematics with Applications* 76, 1767–1778. <https://doi.org/10.1016/j.camwa.2018.07.028>

Johnson, B.M., Martinez, P.J., Hawkins, J.A., Bestgen, K.R., 2008. Ranking Predatory Threats by Nonnative Fishes in the Yampa River, Colorado, via Bioenergetics Modeling. *North American Journal of Fisheries Management* 28, 1941–1953. <https://doi.org/10.1577/M07-199.1>

Kaewmanee, C., Tang, I.M., 2003. Cannibalism in an age-structured predator–prey system. *Ecological Modelling* 167, 213–220. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00190-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00190-X)

Kipling, C., 1984. A study of perch (*Perca fluviatilis* L.) and pike (*Esox lucius* L.) in Windermere from 1941 to 1982. *ICES Journal of Marine Science* 41, 259–267. <https://doi.org/10.1093/icesjms/41.3.259>

- Kitchell, J., Stewart, D., Weininger, D., 1977. Applications of a Bioenergetics Model to Yellow Perch (*Perca flavescens*) and Walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34, 1910–1921. <https://doi.org/10.1139/f77-258>
- Kitchell, J.F., Crowder, L.B., 1986. Predator-prey interactions in Lake Michigan: model predictions and recent dynamics. *Environ Biol Fish* 16, 205–211. <https://doi.org/10.1007/BF00005172>
- Kuttler, C., 2017. Chapter 4 - Reaction–Diffusion Equations and Their Application on Bacterial Communication, in: Srinivasa Rao, A.S.R., Pyne, S., Rao, C.R. (Eds.), *Handbook of Statistics, Disease Modelling and Public Health, Part B*. Elsevier, pp. 55–91. <https://doi.org/10.1016/bs.host.2017.07.003>
- Lagler, K.F., 1956. The Pike, *Esox lucius* Linnaeus, in Relation to Water-Fowl on the Seney National Wildlife Refuge, Michigan. *The Journal of Wildlife Management* 20, 114–124. <https://doi.org/10.2307/3797415>
- Lennox, R.J., Eliason, E.J., Havn, T.B., Johansen, M.R., Thorstad, E.B., Cooke, S.J., Diserud, O.H., Whoriskey, F.G., Farrell, A.P., Uglem, I., 2018. Bioenergetic consequences of warming rivers to adult Atlantic salmon *Salmo salar* during their spawning migration. *Freshwater Biology* 63, 1381–1393. <https://doi.org/10.1111/fwb.13166>
- Lima, S.L., 2002. Putting predators back into behavioral predator–prey interactions. *Trends in Ecology & Evolution* 17, 70–75. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02393-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02393-X)
- Lima, S.L., 1998. Stress and Decision Making under the Risk of Predation: Recent Developments from Behavioral, Reproductive, and Ecological Perspectives. [https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(08\)60366-6](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60366-6)
- Liu, P.-P., 2010. An analysis of a predator–prey model with both diffusion and migration. *Mathematical and Computer Modelling* 51, 1064–1070. <https://doi.org/10.1016/j.mcm.2009.12.010>
- Medjahdi, I., 2019. Bifurcation de Hopf pour un modele proie-predateur avec structure d'age. (Thesis). 01-03-2020.
- Nicholson, M.E., Rennie, M.D., Mills, K.H., 2015. Apparent extirpation of prey fish communities following the introduction of Northern Pike (*Esox lucius*). *The Canadian Field-Naturalist* 129, 165–173. <https://doi.org/10.22621/cfn.v129i2.1697>
- Nilsson, P.A., 2001. Predator Behaviour and Prey Density: Evaluating Density-Dependent Intraspecific Interactions on Predator Functional Responses. *Journal of Animal Ecology* 70, 14–19.
- Paukert, C., Stancill, W., DeBates, T., Willis, D., 2003. Predatory Effects of Northern Pike and Largemouth Bass: Bioenergetic Modeling and Ten Years of Fish Community Sampling. *Journal of Freshwater Ecology - J FRESHWATER ECOL* 18, 13–24. <https://doi.org/10.1080/02705060.2003.9663947>
- Pavlova, V., Berec, L., 2011. Impacts of predation on dynamics of age-structured prey: Allee effects and multi-stability. *Theoretical Ecology*. <https://doi.org/10.1007/s12080-011-0144-y>
- Pedreschi, D., Mariani, S., Coughlan, J., Voigt, C.C., O'Grady, M., Caffrey, J., Kelly-Quinn, M., 2015. Trophic flexibility and opportunism in pike *Esox lucius*: trophic flexibility and opportunism in *e. lucius*. *J Fish Biol* 87, 876–894. <https://doi.org/10.1111/jfb.12755>
- Pinel-Alloul, B., Mazumber, A., Lacroix, G., Lazzaro, X., 2005. Les réseaux trophiques lacustres: structure, fonctionnement, interactions et variations spatio-temporelles. *rsseau* 11, 163–197. <https://doi.org/10.7202/705337ar>
- Rosenzweig, M.L., 1971. Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time. *Science* 171, 385–387. <https://doi.org/10.1126/science.171.3969.385>
- Sherratt, J.A., Eagan, B.T., Lewis, M.A., 1997. Oscillations and chaos behind predator–prey invasion: mathematical artifact or ecological reality? *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* 352, 21–38. <https://doi.org/10.1098/rstb.1997.0003>

- Sih, A., 1994. Predation risk and the evolutionary ecology of reproductive behaviour. *Journal of Fish Biology* 45, 111–130. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1994.tb01087.x>
- Solman, V.E.F., 1945. The Ecological Relations of Pike, *Esox Lucius*, L., and Waterfowl. *Ecology* 26, 157–170. <https://doi.org/10.2307/1930821>
- Thao, C., Mosindy, T.E., Venturelli, P.A., 2016. Fish community changes in Shoal Lake, Canada, following the overexploitation of a top predator. *Journal of Freshwater Ecology* 31, 443–450. <https://doi.org/10.1080/02705060.2016.1173120>
- Venturelli, P.A., Tonn, W.M., 2005. Invertivory by northern pike (*Esox lucius*) structures communities of littoral macroinvertebrates in small boreal lakes. *Journal of the North American Benthological Society* 24, 904–918. <https://doi.org/10.1899/04-128.1>
- Wikan, A., Eide, A., 2004. An analysis of a nonlinear stage-structured cannibalism model with application to the Northeast Arctic cod stock. *Bulletin of Mathematical Biology* 66, 1685–1704. <https://doi.org/10.1016/j.bulm.2004.03.005>
- Xu, C., Zhang, Q., 2014. Dynamical behavior of a delayed diffusive predator–prey model with competition and type III functional response. *Journal of the Egyptian Mathematical Society* 22, 379–385. <https://doi.org/10.1016/j.joems.2013.11.006>

Annexe 1. Tableau présentant comment la recherche a été effectuée.

Moteur de recherche	Mot def	Nombre d'articles	Date de la recherche	Titre de l'article	Auteur	Objectif
google scholar	réseau trophique lacustre fonctionnement	1 520	13/02/2020	Les réseaux trophiques lacustres : structure, fonctionnement, interactions et variations spatio-temporelles	Pinel-Aloul et al. 1998	C'est le premier lien. L'idée était d'avoir une idée des réseaux trophiques.
JSTOR	esox lucius Ireland alevins	16	13/02/2020	A study of reproduction, early life, weight-length relationship and growth of pike, <i>Esox lucius</i> L., in windermere	Frost & Kipling. 1967	L'objectif est d'avoir une étude sur <i>E. lucius</i> en général de sa vie d'adulte à adulte.
univ-tours.fr	esox lucius predation habitat perca fluviatilis	1 132	22/02/2020	Predation risk and competition affect habitat use of adult perch, <i>Perca fluviatilis</i> .	Henseler et al. 2020	Premier lien. L'article précédent parlait d'une compétition de l'habitat avec <i>Perca fluviatilis</i> . Cela permet d'en savoir plus.
univ-tours.fr	esox lucius trophic system opportunism flexibility	17	27/03/2020	Trophic flexibility and opportunism in pike <i>Esox lucius</i>	Pedreschi et al. 2015	Premier lien. L'idée était d'avoir une idée générale du système trophique du brochet et de la flexibilité observée dans les précédentes études.
ISTEX	esox lucius trophic system substitution	89	27/03/2020	Substitution of top predators: effects of pike invasion in a subarctic lake	Bystrom et al. 2007	Deuxième lien, le premier parlait des contaminants dans <i>Esox lucius</i> . L'objectif était de trouver un changement de prédateur avec l'arrivée d' <i>E. lucius</i> .
univ-tours.fr	esox lucius predator lake introduction prey fish extirpation	155	29/03/2020	Apparent Extirpation of Prey Fish Communities Following the Introduction of Northern Pike (<i>Esox lucius</i>)	Nicholson et al. 2015	Premier lien. L'idée est de trouver un article qui montre que l'introduction d' <i>E. lucius</i> fait disparaître des communautés indigènes.
univ-tours.fr	esox lucius predator lake community change Canada overexploitation	90	29/03/2020	Fish community changes in Shoal Lake, Canada, following the overexploitation of a top predator.	Thao et al. 2016	Même objectif que la précédente mais avec plutôt un changement et non une disparition
JSTOR	esox lucius predator lake perca fluviatilis	260	02/04/2020	Predatory Efficiency and Prey Selection: Interactions between Pike <i>Esox lucius</i> , Perch <i>Perca fluviatilis</i> and Rudd Scardinius erythrophthalmus	Eklöv & Hamrin. 1989.	Premier lien. Une idée du choix des proies. <i>Perca fluviatilis</i> est une des proies principales du brochet.
JSTOR	esox lucius predator lake perca fluviatilis behaviour	137	02/04/2020	Predator Behaviour and Prey Density: Evaluating Density-Dependent Intraspecific Interactions on Predator Functional Responses	Anders nilsson 2001	Premier lien. Une volonté de connaître le comportement plus en détail, savoir s'il y a de nouvelles informations.
Wiley Online Library	esox lucius predation impact ducks	41	02/04/2020	Pike predation affects breeding success and habitat selection of ducks	Dessborn et al. 2011	premier lien. L'idée était d'avoir un impact différent sur une espèce particulière et pas encore observé comme le canard.
JSTOR	Pedreshi 2015 (Solman, 1945) & (Lagler, 1956). ecological mathematical model predator prey functional response	1	11/05/2020	The ecological relations of pike, <i>Esox lucius</i> L., and waterfowl.	Solman. 1945	Il manquait le % sur l'article de Pedreshi.
université de Tours	ecological mathematical model predator prey functional response	6295	24/10/2020	Analysis on the existence of the steady-states for an ecological-mathematical model with predator-prey dependent functional response	Jia et al. 2018	Premier lien, l'objectif était d'avoir un aperçu de plusieurs modèles sans a priori c'est pourquoi la recherche est peu affinée.
Jia et al. 2018	Bibliographie	1	24/10/2020	A derivation of Holling's type I, II and III functional responses in predator-prey systems	Dawes & Souza 2013	Reponses fonctionnelles des systèmes proies-prédateurs.
Dawes & Souza 2013	Bibliographie	1	25/10/2020	The components of Predation as Revealed by a Study of Small-Mammal Predation of the European Pine Sawfly	Holling 1959.	Qu'est ce que c'est plus précisément les 3 réponses fonctionnelles.

Moteur de recherche	Mot clef	Nombre d'articles	Date de la recherche	Titre de l'article	Auteur	Objectif
Dawes & Souza 2013	Bibliographie	1	26/10/2020	Cannibalism in an age-structured predator-prey system	Kaewmanee & Tang 2003.	Apporte plus de précision sur la cannibalisme et la dépense d'énergie
Kaewmanee & Tang 2003.	Discussion	1	26/10/2020	A simple model of cannibalism	Cushing 1991	Voir le modèle ou il prend en compte le fait que le cannibalisme n'est présent que lorsqu'il manque des ressources
Google scholar	Esox lucius mathematical model bioenergetics pike invasive	180	26/10/2020	The feeding pattern and daily ration of a top carnivore, the northern pike (Esox lucius)	Diana. 1979	Premier lien. Ce qui m'a attiré sur l'article c'est le titre avec la ration journalière. Je voulais en savoir plus.
Google scholar	mathematical model invasive predators	26000	27/10/2020	Oscillations and chaos behind predator-prey invasion : mathematical artefact or ecological reality ?	Sherrat et al. 1997	Quatrième article, les trois premier parlait de la maladie ou d'espèces invertébrés et leurs conséquences sur le zooplancton. Je cherchais un article général sur les conséquences d'une espèce invasive plutôt.
Google scholar	Dynamics of a predator-prey model with diffusion	1	27/10/2020	Dynamics of a predator-prey model with diffusion	Camara and Aziz-al-aoui, 2008	affiner la recherche sur le modèle et les espèces invasives.
Google (en cherchant un autre article)	predator prey model diffusion and migration	3 829	27/10/2020	An analysis of a predator-prey model with both diffusion and migration	Pan-Ping Liu 2010	Premier lien. En cherchant un modèle proie prédateur qui parle d'espèce invasive assez récent.
Google scholar	hopf bifurcation theorem	45 300	28/10/2020	The Hopf Bifurcation Theorem in Infinite Dimensions	Crandall & Rabinowitz 1977	Premier lien afin de connaître ce qu'est le hopf bifurcation
Google scholar	models impact pike predator	2 960	28/10/2020	Ranking Predatory Threats by Nonnative Fishes in the Yampa River, Colorado, via Bioenergetics Modeling	Johnson et al. 2011	Premier lien afin d'avoir une idée sur mon premier modèle bioénergétique sur le brochet.
université de Tours	models impact pike predator mathematic	380	29/10/2020	Dynamical Behavior of a Delayed Predator-prey Model in Periodically Fluctuating Environments.	Moussaoui & Alaoui 2019	Troisième lien car les deux autres concernent la génétique et le marin. L'objectif était d'avoir un modèle proie-prédateur avec l'influence de l'environnement
Moussaoui & Alaoui. 2019	Bibliographie	1	29/10/2020	Dynamical behavior of a delayed diffusive predator-prey model with competition and type III functional response	Xu and Zhang 2014	en cherchant la publication juste au dessus.
Moussaoui & Alaoui. 2019	Bibliographie	1	29/10/2020	Almost Periodic Solution of a Diffusive Mixed System with Time Delay and Type III Functional Response	Qiong Liu 2008	En connaître plus sur le système permanent
google scholar	mathematical model invasive predators/prey age structure	545	20/10/2020	Impacts of predation on dynamics of age-structured prey: Allee effects and multi-stability	Pavlovà & Berec 2011	Deuxième lien, le premier concernait la compétition, ce que je cherchais c'était l'influence de l'âge sur des modèles mathématiques
Pavlovà & Berec 2011	Bibliographie	1	02/11/2020	From chaos to chaos. An analysis of a discrete age-structured prey-predator model	Wikan 2001	L'importance du paramètre de l'âge.
Google scholar	arthur george tansley ecosystem	1 970	30/11/2020	The ecosystem concept: A search for order	Golley 1991	Notion d'écosystème. En cherchant la publication d'Arthur George Tansley. Premier lien.
Google scholar	interaction predator prey behavior	383 000 (premier lien)	30/11/2020	Putting predators back into behavioral predator-prey interactions	Steven L. Lima, 2002	Il n'y avait pas de recherche en particulier, seulement l'objectif d'observer le comportement des prédateur et des proies au vue de leurs interactions.

Moteur de recherche	Mot clef	Nombre d'articles	Date de la recherche	Titre de l'article	Auteur	Objectif
Steven L Lima, 2002	Bibliographie	1	30/11/2020	Stress and Decision Making under the Risk of Predation: Recent Developments from Behavioral, Reproductive, and Ecological Perspectives	Steven L. Lima, 1998	interaction predator prey
Steven L Lima, 2002	Bibliographie	1	30/11/2020	Predation risk and the evolutionary ecology of reproductive behaviour	Andrew Sih (1994)	interaction predator prey
google scholar	causes of Introduction lake esox lucius synopsis	17 100	30/11/2020	A Biological Synopsis of Northern Pike (Esox Lucius)	BJ Harvey (2009)	Premier lien. Avoir une idée de pourquoi le brochet était introduit et sa biologie en général.
univ-tours.fr	esox lucius invasive predator lake coexistence irish lake	11	30/11/2020	Coexistence of pike Esox lucius and brown trout Salmo trutta in Irish lakes.	McLoone et al. 2018	Premier lien. Coexistence du brochet avec d'autres espèces dans les lacs ici d'Irlande.
Pavlovà & Berec 2011	Bibliographie	1	06/12/2020	Early life characteristics of pike, Esox lucius, in rearing ponds: temporal survival pattern and ontogenetic diet shifts	Bry et al. 1995	Changement de régime pour E. lucius
google scholar	Model predator prey stage cannibalism diffusion	3 870	06/12/2020	Effect of predator cannibalism and prey growth on the dynamic behavior for a predator-stage structured population model with diffusion	Jia et al. 2017	Premier lien. Trouver un modèle qui explique le cannibalisme dans la chaîne alimentaire avec aussi la structure de la population.
Jia et al. 2017	Bibliographie	1	10/12/2020	An analysis of a nonlinear stage-structured cannibalism model with application to the Northeast Arctic cod stock	A. Wilkan et A. Eide 2004	Cannibalisme dans la chaîne alimentaire
Google scholar	pike cannibalism esox lucius densities	2 040	10/12/2020	Cannibalism in pike fry, Esox lucius L.: some experiments with fry densities	Giles et al. 1986	Premier lien. Le brochet et le cannibalisme et son influence sur les densités de communautés
Google scholar	La bifurcation de Hopf	27 600	10/12/2020	Comparaison de la Méthode des Constantes de Lyapunov et de la Bifurcation de Hopf	Guy Bonin 2018	Premier lien. Avoir une publication général qui parle de la bifurcation de Hopf.
Google scholar	La bifurcation de Hopf modèle proie prédateur	27 900	15/12/2020	Bifurcation de Hopf pour un modèle proie-prédateur avec structure d'âge.	I Medjahdi-2019	Premier lien. Avoir une publication qui parle de la bifurcation de Hopf dans les modèles proies prédateurs en français.
Google scholar	Reproduction of esox lucius lake	268	15/12/2020	Esox lucius : Northern pike	Hennessey 2011	Quatrième lien car je voulais une publication sur l'alimentation d'Esox lucius et le brochet en général
Google scholar	model with predation pike ecology	26 100	22/12/2020	A short review of pike ecology	JF Craig 2008	Premier lien, toujours en rapport avec la recherche précédente.
Google scholar	parameters for bioenergetics model predation	19 300	02/01/2021	Applications of Bioenergetics Models to Fish Ecology and Management: Where Do We Go from Here?	Hansen et al. 1993	Premier lien. Permet d'avoir des informations générales sur les modèles bioénergétiques
Hansen et al. 1993	Bibliographie	1	02/01/2021	Predator-prey interactions in Lake Michigan: model predictions and recent dynamics	Kitchell & Crowder. 1986	Modèle bioénergétique et son utilisation
Hansen et al. 1993	Bibliographie	1	02/01/2021	Applications of a Bioenergetics Model to Yellow Perch (Perca flavescens) and Walleye (Stizostedion vitreum) J ²	Kitchell et al. 1977	Information sur le modèle bioénergétique
Cours de madame Boisseneau	-	1	02/01/2021	Bioenergetic consequences of warming rivers to adult Atlantic salmon Salmo salar during their spawning migration	Lennox et al. 2018	Température, un facteur important du modèle bioénergétique
Google scholar	bioenergetic model pike predator effect	3 400	02/01/2021	Predatory Effects of Northern Pike and Largemouth Bass: Bioenergetic Modeling and Ten Years of Fish Community Sampling	Paukert et al. 2003	Premier lien. Un modèle bioénergétique sur le brochet et son effet

Moteur de recherche	Mot clef	Nombre d'articles	Date de la recherche	Titre de l'article	Auteur	Objectif
Google scholar	bioenergetics model esox lucius	2 530	03/01/2021	Food consumption of northern pike (Esox lucius L.), estimated with a bioenergetics model	Heikinheimo et al 1996	Premier lien. Permet d'avoir un modèle bioénergétique sur le brochet et sa consommation de nourriture
Google scholar	bioenergetics model esox lucius	2 530	04/01/2021	An energy budget for northern pike (Esox lucius)	Diana 1983	Deuxième lien. Permet de connaître le budget énergétique d'Esox lucius.
Google scholar	bioenergetics model esox lucius invasive	527	04/01/2021	Quantifying the Net Benefits of Suppression: Truncated Size Structure and Consumption of Native Salmonids by Invasive Northern Pike in an Alaska Lake	Courtney et al 2018	Premier lien. Trouver un modèle bio-énergétique montrant l'impact d'Esox lucius sur un lac.
Google scholar	parameters for bioenergetics model predation	19 300	05/01/2021	Bioenergetics Modeling: Progress since the 1992 Symposium	Hartman & Kitchell 2011	Deuxième lien. Connaître les paramètres d'un modèle bioénergétique
Hartman & Kitchell 2011	Bibliographie	1	05/01/2021	Fish Bioenergetics 4.0: An R-Based Modeling Application	Deslaurier et al. 2017	Tomber dessus par hasard mais qui parle des modèles sur R
Deslaurier et al. 2017	Bibliographie	1	05/01/2021	Assessing Significance of Physiological Differences among Three Esocids with a Bioenergetics Model	Bevelhimer et al 1985	Modèle bioénergétique sur le brochet
Giles et al. 1986	Bibliographie	1	05/01/2021	A study of perch (Perca fluviatilis L.) and pike (Esox lucius L.) in Windermere from 1941 to 1982	Kipling 1984	Le brochet a survécu grâce au cannibalisme
Dawes & Souza 2013	Bibliographie	1	06/01/2021	Paradox of Enrichment: Destabilization of Exploitation Ecosystems in Ecological Time	Rosenzweig 1971	Le paradoxe de l'enrichissement
Dawes & Souza 2013	Bibliographie	1	06/01/2021	Predator functional responses : discriminating between handling and digesting prey	Jeschke et al. 2002	Importance entre la manipulation et la digestion des proies
Jia et al. 2018	Bibliographie	1	06/01/2021	Chapter 4 - Reaction-Diffusion Equations and Their Application on Bacterial Communication	Kuttler 2017	Comprendre les boundaries conditions

Directeur de recherche :

BOISNEAU Catherine

Thomas DAY

PFE/DAE5

Filière/Option

2020-2021

Identification de l'impact d'*Esox lucius* et analyse des différentes approches et modèles utilisés pour quantifier cet impact.

Résumé : Le brochet est un top-prédateur holarctique présent dans les rivières et les lacs de l'hémisphère Nord. Au cours de ces dernières décennies, ce poisson a été introduit pour différentes raisons dans des zones humides. La conséquence directe de cette introduction a été la disparition de certaines espèces natives de ces milieux et le changement de comportement de nombreuses autres espèces. De plus, *Esox lucius* possède un régime très particulier qui lui permet de s'adapter à tous les réseaux trophiques possibles car il est capable de s'alimenter avec des gros poissons, des petits poissons mais aussi des macro-invertébrés et des mammifères. Afin de ne pas complexer l'étude, cette dernière se concentre principalement sur les lacs de l'hémisphère Nord et de l'impact du brochet sur les poissons et les macro-invertébrés.

L'objectif est de connaître et quantifier l'impact de ce prédateur sur l'écosystème lacustre lorsqu'il est introduit. Pour cela des méthodes et modèles sont utilisés. La méthode dite « physique » qui permet d'étudier l'estomac du brochet afin d'avoir une image de la réalité. Le modèle bioénergétique qui se concentre sur le budget énergétique d'*Esox lucius* et ainsi son impact potentiel. Et enfin, le modèle mathématique qui va essayer de prédire le comportement du brochet et l'évolution possible du réseau trophique. Les modèles donnent un bon aperçu de ce que pourrait devenir le système et apportent des connaissances concernant les mécanismes régissant l'impact du brochet. Néanmoins, Le régime particulier d'*E. lucius* et les variations des facteurs abiotiques font que les modèles sont complexes et on du mal à représenter fidèlement la réalité.

Mots Clés : *Esox lucius*, modèle bioénergétique, modèle mathématique, holarctique, brochet, régime, lac, introduction, disparition d'espèces.