
L'acoustique au service de l'écologie halieutique

Jean Guillard

UMR CARRETEL, INRA – Univ. Savoie Mont Blanc
75 avenue de Corzent, F-74203 Thonon, France
jean.guillard@thonon.inra.fr

RÉSUMÉ. Depuis les années 1970, la nécessité d'obtenir des informations robustes sur les densités, les abondances des peuplements de poissons, en s'affranchissant des statistiques de pêches, a été le point de départ de l'utilisation des méthodes hydroacoustiques (échosondage). Cette approche est devenue au cours de ces 40 dernières années un outil majeur de l'évaluation des stocks piscicoles et apportent des informations dans de nombreux domaines (reconnaissance de la nature des fonds, détection des plantes immergées, détection de panaches sous-marins, évaluation de densités de zooplancton, relations prédateurs-proies). Nous présentons ici des travaux sur i) la normalisation de ces approches avec l'impact de la fréquence d'utilisation dans le cadre des suivis de la qualité des eaux, ii) un exemple d'utilisation de l'échosondage pour l'étude de la dynamique d'une population de perches (*Perca fluviatilis*) dans un lac oligotrophe et iii) l'utilisation d'un sonar multifaisceau pour étudier l'architecture interne des bancs et aborder la discrimination spécifique.

ABSTRACT. Since the 1970s, the need for accurate information on fish densities, while avoiding fisheries statistics, was the starting point of using hydroacoustic methods (echo-sounding). Over the past 40 years, this approach has become a major tool for fish stock assessment and to provide information in many areas (bottom discrimination, detection of submerged plants, detection of plumes, evaluation of zooplankton densities, predator-prey relationships). We present researches on i) standardization of these approaches with the impact of the used frequency in the context of water quality monitoring, ii) an example of echo-sounding to study an annual perch (*Perca fluviatilis*) population dynamics in an oligotrophic lake, and iii) the use of a multi-beam sonar to study school internal architecture and address specific discrimination.

MOTS-CLÉS : échosondeur, hydroacoustique, sonar, multifaisceaux, fréquence, normalisation, poisson, perche, banc, lac.

KEYWORDS: echo-sounder, hydroacoustic, sonar, multibeam, frequency, standardization, fish, perch, school, shoal, lake.

DOI:10.3166/TS.33.113-130 © Lavoisier 2016

Extended abstract

Since the 1970s, the need for accurate information on fish densities, while avoiding fisheries statistics, was the starting point of using hydroacoustic methods (echo-sounding). Over the past 40 years, this approach has become a major tool for fish stock assessment and to provide information in many areas (bottom discrimination, detection of submerged plants, detection of plumes, evaluation of zooplankton densities, predator-prey relationships). We present researches on i) standardization of these approaches with the impact of the used frequency in the context of water quality monitoring, ii) an example of echo-sounding to study an annual perch (*Perca fluviatilis*) population dynamics in an oligotrophic lake, and iii) the use of a multi-beam sonar to study school internal architecture and address specific discrimination. The aim of the first part is to investigate the effect of sound frequency on acoustic parameters, such as volume backscattering strength (S_v), target strength (TS) and the estimation of fish abundance. Data were recorded in situ using different frequencies simultaneously. The results among the frequencies were compared and statistically tested. Data from the 70 and 120 kHz frequencies yielded similar results, but the 200 kHz echo-sounder estimates in temperate lakes seem to be different, especially in cases of high fish abundance, which is typical of eutrophic ecosystems. For the second part, a cohort of perch was monitored from hatching to first winter by combining hydroacoustic and direct captures. The stock of pelagic fish increased by a factor of 10 during the season, reaching a maximum in August and decreasing in autumn. The increase in juvenile biomass during summer was associated with collapse of the *Daphnia* population by late July, and copepods one month later. Fish being at 90 % infected by parasites and in bad condition, the annual increasing and dramatic decreasing of biomass were analysed. Finally, we present a focus on active acoustic detection and characterization of fish schools using a multibeam sonar. Investigations on the internal 3D morphological characteristics of young-of-the year pelagic fish schools were performed. The main objective was to discriminate between the two fish species that school in the lake: perch and roach (*Rutilus rutilus*). To discriminate between these juvenile fish species, we used one characteristic of their internal spatial structure, the total number of vacuoles, defined as empty volumes inside the school, relative to the school volume. Two distinct linear relationships between school volume and the total number of vacuoles were determined. These two types were consistent with the proportions of the percentage occurrence of the two different species as obtained from pelagic trawl sampling. Thus, we assume that the schooling behavior is a phenotypic expression that could be used for remote fish species identification. Hydroacoustics, by its multiple possibilities, is a key tool to describe and monitor fish populations and aquatic ecosystems.

1. Introduction

L'évolution du niveau des stocks de poisson dans les écosystèmes aquatiques est un sujet majeur de préoccupations (Pauly *et al.*, 2005), même si les effondrements annoncés des pêcheries maritimes sont sujets à controverse (Daan *et al.*, 2011). En

effet, les poissons jouent un rôle majeur dans l'alimentation humaine, tant d'un point de vue quantitatif que qualitatif, et la place des pêcheries dans les économies locales est souvent centrale. Par sa fonction de régulateur de la chaîne alimentaire et sa capacité à intégrer les changements tant locaux que globaux subis par les écosystèmes aquatiques, le poisson est considéré comme un bio-indicateur pertinent (Karr, 1981). Si les populations de poissons sont et restent les objets cibles de l'halieutique, car ce sont les « unités de gestion » (Laurec et Le Guen, 1981), le concept de « gestion écosystémique des pêches » (Cury *et al.*, 2008) est maintenant accepté et encouragé (Gascuel *et al.*, 2011). En effet, les populations de poissons sont dépendantes de l'écosystème qui les entoure et c'est donc cet écosystème, avec l'ensemble de ses composantes, qui doit être surveillé, géré, et appréhendé (Garcia, 2003).

Si les 117 millions de lacs répertoriés au niveau mondial ne représentent que 3,7 % de la surface terrestre (Verpoorter *et al.*, 2014), les services écosystémiques rendus par ces lacs sont multiples (Amigues et Chevassus-au-Louis, 2011) : réservoirs d'eau potable, de ressources naturelles dont la pêche, sites de conservation de la biodiversité, zone de repos pour les migrateurs, lieux récréatifs, mais aussi réceptacle d'eaux usées et d'eaux de pluie ruisselant sur des couvertures plus ou moins anthropisées. La gestion de ces écosystèmes est donc un enjeu majeur de développement, dans un contexte d'évolution des facteurs de forçage des écosystèmes (Millenium Assessment, 2005).

Dès les années 1970, la nécessité d'obtenir des informations robustes sur les densités, les abondances des peuplements de poissons, en s'affranchissant des statistiques de pêches, a été le point de départ de l'utilisation des méthodes hydroacoustiques (échosondage) (Guillard et Marchal, 2001). En effet, si de nombreuses méthodes permettent d'inventorier et d'observer les peuplements de poissons (filets maillants, chaluts, statistiques de débarquement, ...), elles présentent de nombreux biais, des difficultés de mises en œuvre dans les lacs et sont de plus destructrices. L'hydroacoustique n'est pas soumise à ces restrictions et a l'avantage de ne pas avoir d'impact vis-à-vis des populations étudiées (Rudstam *et al.*, 2012). C'est ainsi que cette approche est devenue au cours de ces 40 dernières années un outil majeur de l'évaluation des stocks piscicoles (Simmonds et Maclellan, 2005). De plus, ces méthodes peuvent apporter des informations utiles dans de nombreux domaines (Trenkel *et al.*, 2011) : bathymétrie et reconnaissance de la nature des fonds des écosystèmes aquatiques ; détection et évaluation des plantes immergées ; détection de panaches sous-marins de méthane et plumes d'entrées de cours d'eau ; évaluation des densités de zooplancton ou de certaines formes de phytoplancton, comme les blooms de *cynaobactéries* ; mise en évidence de structurations hydrologiques dans la colonne d'eau, caractérisées par des variations de propriétés physiques de la masse d'eau (température, disponibilité en oxygène) qui influent sur sa densité ; évaluation quantitative des stocks de poissons ; écologie des poissons, relations prédateurs-proies, comportements individuels ou grégaires en relation avec l'environnement, etc. (Guillard et Lebourges, 2014).

Nous présentons ici des travaux sur 1) la normalisation de ces approches dans le cadre des suivis de la qualité des eaux, 2) un exemple d'utilisation de la méthode

pour l'étude de la dynamique d'une population de perches (*Perca fluviatilis*) dans un lac oligotrophe et 3) l'utilisation d'un sonar multifaisceau pour étudier l'architecture interne des bancs et aborder la discrimination spécifique.

2. Influence de la fréquence dans le cadre de la normalisation de l'échosondage

La Directive Cadre Eau en Europe et d'autres approches équivalentes aux États-Unis ont amené les scientifiques et gestionnaires à vouloir standardiser leurs méthodes d'études des populations de poissons afin d'obtenir des données comparables dans l'espace et le temps (CEN, 2009, Rudstam *et al.*, 2009). Si l'hydroacoustique ne peut que partiellement répondre à la DCE, car elle ne peut pas identifier les espèces (Horne 2000), la rapidité de sa mise en œuvre et son faible coût d'utilisation lui confère un avantage indéniable par rapport aux autres méthodes, et ce d'autant plus qu'elle est non destructive. De plus, sa fiabilité, malgré la diversité des matériels potentiels, est maintenant établie, en particulier en milieu lacustre (Rudstam *et al.*, 2012). Les données peuvent être comparées d'un lac à l'autre, permettant de confronter les densités piscicoles de chaque plan d'eau et les structures en taille des populations pélagiques (Pollom et Rose, 2015).

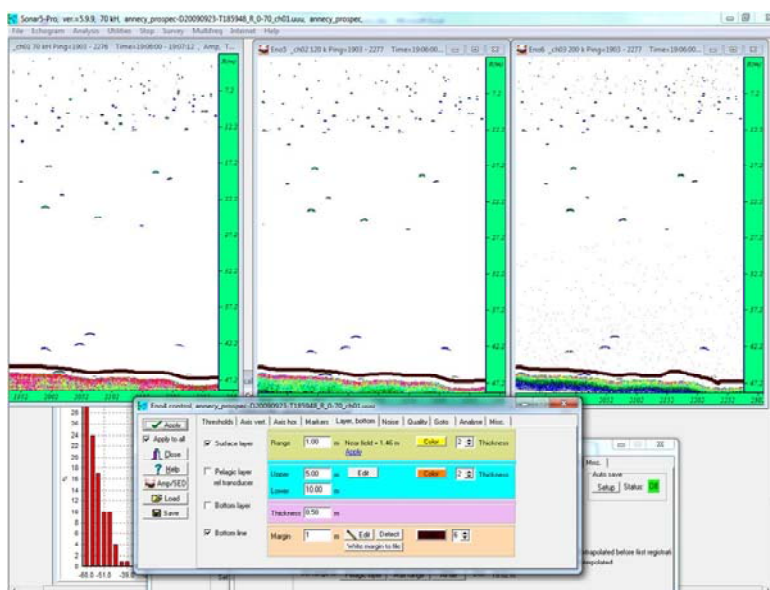


Figure 1. Exemple d'échogrammes obtenus par un sondeur EK60 Simrad gérant trois transducteurs split-beam de fréquences 70, 120, 200 kHz, respectivement de gauche à droite, dans le lac d'Annecy. Le logiciel de traitement Sonar5-pro (Balk et Lindem, 2011) permet d'analyser les 3 fréquences de manière simultanée

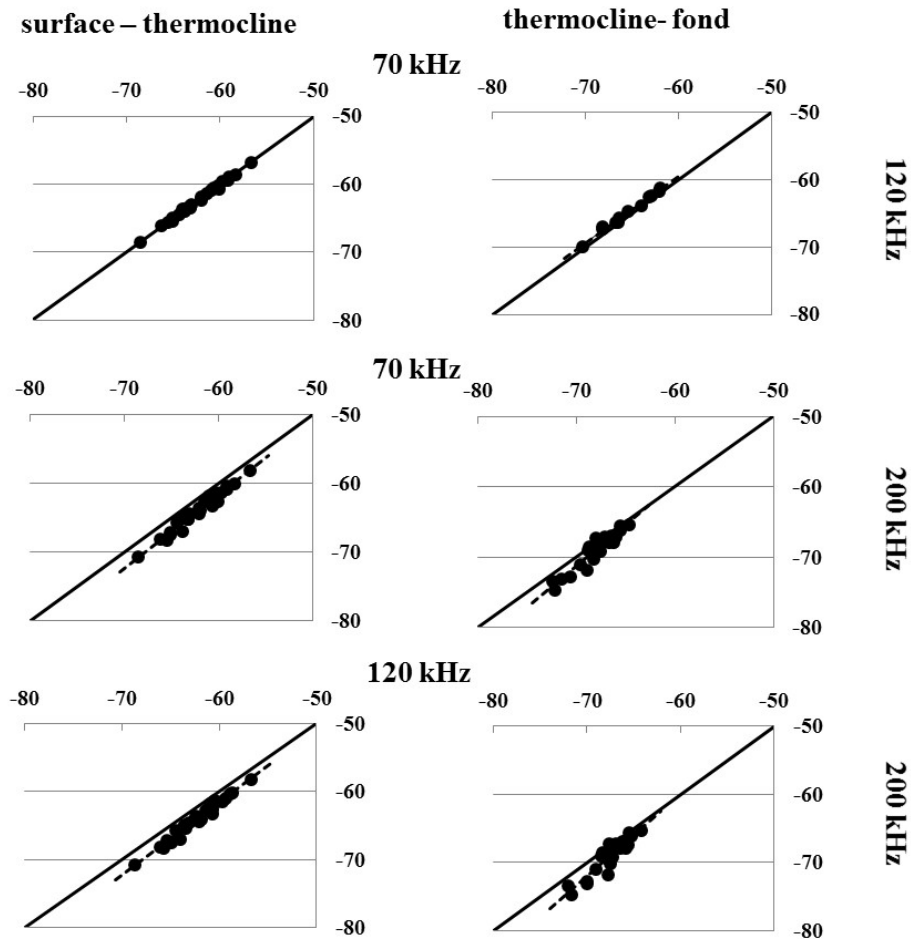


Figure 2. Comparaisons d'énergie rétrodiffusée par unité de volume d'eau pour chaque unité élémentaire d'échantillonnage pour les trois fréquences 70, 120 et 200 kHz, pour les deux couches d'eau définies en fonction de la structure physique (thermocline) du lac d'Annecy séparant les communautés piscicoles

Bien que les approches multifréquentielles soient de plus en plus fréquentes en particulier dans le milieu marin, les comparaisons systématiques *in situ* de différentes fréquences d'échosondeur manquent toujours largement. Et ce malgré le fait que la réponse individuelle de chaque cible soit variable en théorie selon la fréquence (Horne, 2000 ; Love 1971). Dans un processus de normalisation, il faut comparer les résultats finaux issus de paramètres d'acquisition différents. Il faut

évaluer en particulier l'impact des fréquences sur les résultats en termes d'énergie rétrodiffusée, de force des échos individuels et donc finalement d'estimation des densités de poissons détectés.

Nous avons ainsi menés *in situ* plusieurs expérimentations dans plusieurs lacs afin de comparer les fréquences les plus utilisées en milieu lacustre : 70, 120, 200 kHz (figure 1), en utilisant un sondeur SIMRAD EK60 et des transducteurs à faisceaux partagés (Simmonds et Maclennan, 2005), d'angle d'ouverture circulaire de 7° à -3 dB, en utilisant une longueur d'impulsion de 0.256 ms.

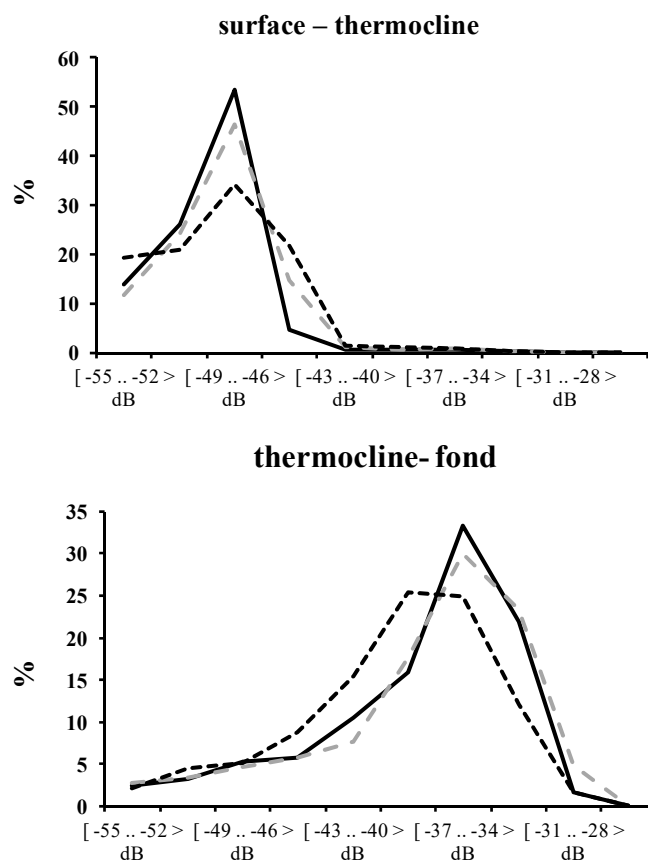


Figure 3. Comparaison des distributions des classes des énergies rétrodiffusées par les cibles individuelles pour chaque unité élémentaire d'échantillonnage pour les trois fréquences : 70 (trait noir continu), 120 (trait gris pointillé) et 200 kHz (trait noir pointillé), pour les deux couches d'eau définies en fonction de la structure physique (thermocline) du lac d'Annecy séparant les communautés piscicoles

Les expérimentations sont réalisées de manière similaire à chaque fois : acquisition de données *in situ* à plusieurs fréquences sur des cibles individuelles et des bancs. Les données sont ensuite écho-intégrées sur la base d'unités élémentaires d'échantillonnage de 250 m de long environ et 15 m de haut pour la couche superficielle, 40 m de haut pour la couche inférieure (figure 1). La composition spécifique et les densités présentes sont vérifiées par des échantillonnages complémentaires (chalut, pêches aux filets, ...) (Guillard *et al.*, 2004). Les résultats obtenus montrent que les paramètres acoustiques de base (énergie rétrodiffusée et force de l'écho (MacLennan *et al.*, 2002) ne sont pas significativement différents entre les fréquences (figures 2 et 3).

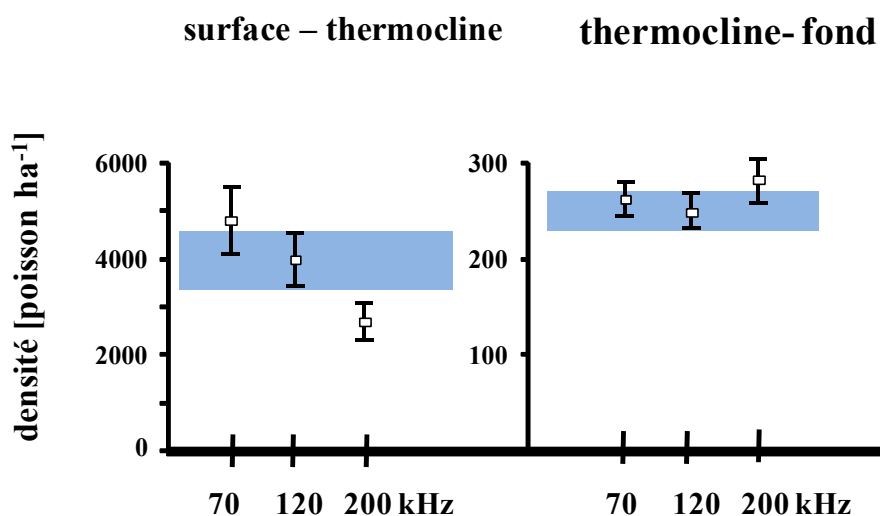


Figure 4. Densité moyenne de poissons estimés à partir des trois fréquences 70, 120, et 200 kHz, dans le lac d'Annecy pour les couches supérieures et inférieures à la thermocline. Le carré blanc indique la valeur moyenne estimée et les barres d'erreurs l'intervalle de confiance. Le rectangle bleu indique la dispersion des valeurs moyennes obtenues à partir de la fréquence intermédiaire de 120 kHz.

Les différents travaux réalisés sur des lacs de statuts trophiques et avec des communautés piscicoles variés confirment que pour les populations de poissons des lacs européens, les réponses acoustiques à 70 et 120 kHz ne montrent pas de différences significatives (Guillard *et al.*, 2004 ; Godlewska *et al.*, 2009 ; Guillard *et al.*, 2014). En ce qui concerne la fréquence de 200 kHz, lorsque les densités de poissons sont inférieures à environ 600 poissons. ha⁻¹, on n'observe pas non plus de différences significatives. Par contre lorsque les densités sont supérieures à 600 poissons. ha⁻¹, les données acoustiques de base divergent (en particulier les énergies rétrodiffusées individuelles) (figure 3) et donc les estimations en densité de poissons deviennent divergentes (figure 4). Si ces travaux confortent la possibilité d'utiliser

l'acoustique comme une méthode donnant des résultats comparables et pouvant servir de méthode standardisée pour étudier les peuplements de poissons dans les écosystèmes lacustres, il est nécessaire de continuer à acquérir des données *in situ* sur des populations de poissons d'espèces et de densités variables, afin de mieux cerner l'influence de la fréquence sur les réponses.

3. Un exemple d'utilisation de l'échosondage pour l'étude de la dynamique de stock d'une population de perches (*Perca fluviatilis*) dans un lac oligotrophe

Avec une faible teneur en nutriments, le lac d'Annecy est considéré comme un des plans d'eau les « plus purs d'Europe » et ce depuis plusieurs années, l'eutrophisation l'ayant très peu impacté dans les années 1960 (Guillard, 2011). Ce statut implique en théorie une faible production globale, or le peuplement piscicole est relativement dense. Il est exploité par deux pêcheurs professionnels, ainsi que par une pêche de loisir très intensive. Ce peuplement piscicole actuel est similaire aux peuplements des autres lacs alpins dans sa composition spécifique, suite à l'introduction du corégone (*Coregonus lavaretus*) et de l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) dans les années 1880 (Gerdeaux et Janjua, 2009). La perche est peu recherchée par la pêche des amateurs et des professionnels, plutôt centrée sur le corégone (Gerdeaux et Janjua, 2009).

La population de jeunes perches est particulièrement abondante (figure 5), et ce presque chaque année (Guillard *et al.*, 2010, 2011).

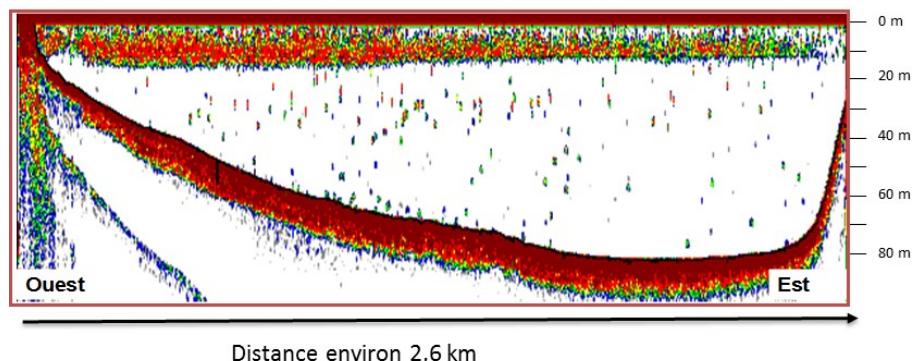


Figure 5. Exemple d'un transect d'échosondage sur le lac d'Annecy (environ 2,5 km) acquis en septembre 2002 avec un sondeur EY500 (Simrad, 70 kHz, angle d'ouverture 11° à -3 dB, longueur d'impulsion 1 ms). L'échelle verticale est d'environ 60 m. On observe les très fortes densités d'échos dans les couches supérieures, correspondant à de jeunes perches juvéniles

Des constats analogues sont aussi faits par les pêcheurs locaux, professionnels et amateurs, alors que les perches de plus d'un an ne sont que faiblement représentées dans la pêche et n'occupent que la quatrième place de la biomasse ichtyaire

(Caranhac, 1999). Ces poissons de l'année jouent un rôle important dans le réseau trophique lacustre, en particulier par leur impact sur les dynamiques planctoniques et la boucle microbienne, mais aussi sur les échelons supérieurs du réseau trophique en tant que « poissons fourrages ». Afin de quantifier la biomasse totale de perchettes présentes dans le lac et d'en suivre son évolution au cours d'un cycle saisonnier, nous avons effectué des campagnes périodiques d'estimation du stock en couplant des relevés hydroacoustiques (sondeur EY500 Simrad, 70 kHz, angle d'ouverture 11° à -3 dB, longueur d'impulsion 1 ms) (Guillard *et al.*, 2006) à des captures directes par chalut. La biomasse du zooplancton et sa composition ont été mesurées sur les mêmes pas de temps, afin de mesurer l'impact potentiel sur la dynamique saisonnière du zooplancton de ces juvéniles de poissons zooplanctonophages. Des études préalables (Masson *et al.*, 2001 ; Guillard *et al.*, 2004) avaient montré que dans ce lac les jeunes stades de perches se caractérisent par une répartition pélagique durant la majeure partie de la saison. La première campagne, réalisée en période de ponte des percidés et cyprinidés a permis d'obtenir une estimation du stock de poissons pélagiques avant le recrutement de ces poissons. Puis lors des premières campagnes (mai), les cibles détectées directement sous la surface avec un corps remorqué (Guillard 2011) se sont avérées être une quantité négligeable, avec une énergie rétrodiffusée ne modifiant pas la valeur de la biomasse totale évaluée pour les poissons pélagiques.

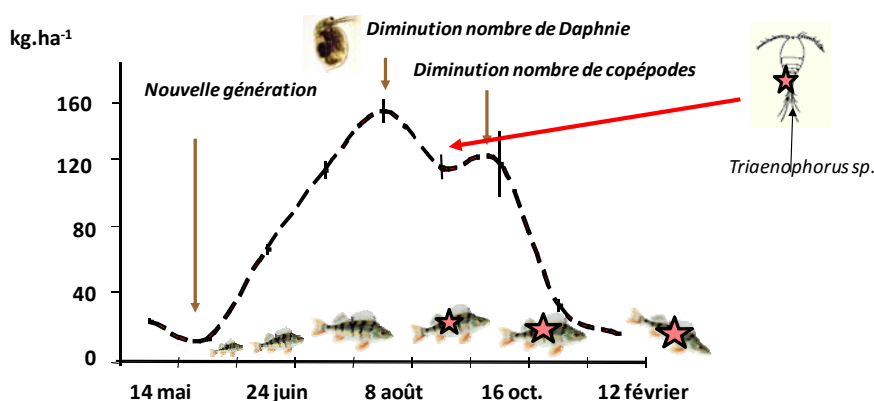


Figure 6. Évolution de la biomasse de perchettes détectées par échosondage et facteurs de forçage (d'après Guillard *et al.*, 2006). Les étoiles symbolisent la présence du parasite

Au cours de ce suivi, les perches, très largement majoritaires dans les captures au chalut, s'éloignent de la surface et se rapprochent de la thermocline qui s'enfonce, et l'utilisation d'un transducteur remorqué émettant vers le haut n'est donc plus nécessaire. La biomasse totale pisciaire du lac a augmenté au cours du cycle d'un facteur 10 (figure 6), lié au succès du recrutement d'une ou plusieurs espèces. Le taux de survie des larves et juvéniles dépend d'un grand nombre de facteurs, en

particulier des conditions environnementales et notamment de la température (Eckmann *et al.*, 1988), mais la quantité et la qualité de zooplancton disponible apparaissent également comme des facteurs déterminants (Beaugrand *et al.*, 2003). Plusieurs études mettent en avant l'importance de la disponibilité en nourriture et le synchronisme entre éclosion des larves de poissons et présence des proies planctoniques en renvoyant à l'hypothèse du *match-mismatch* de Cushing (1990). Mais la « période critique » ne se limite pas au moment de l'éclosion, elle concerne toute la période de prérecrutement.

Dès la fin de l'été, on constate une diminution de la biomasse totale de poissons (figure 6) et un ralentissement, voir un arrêt de la croissance des jeunes perches (Guillard *et al.*, 2006) (figure 7).

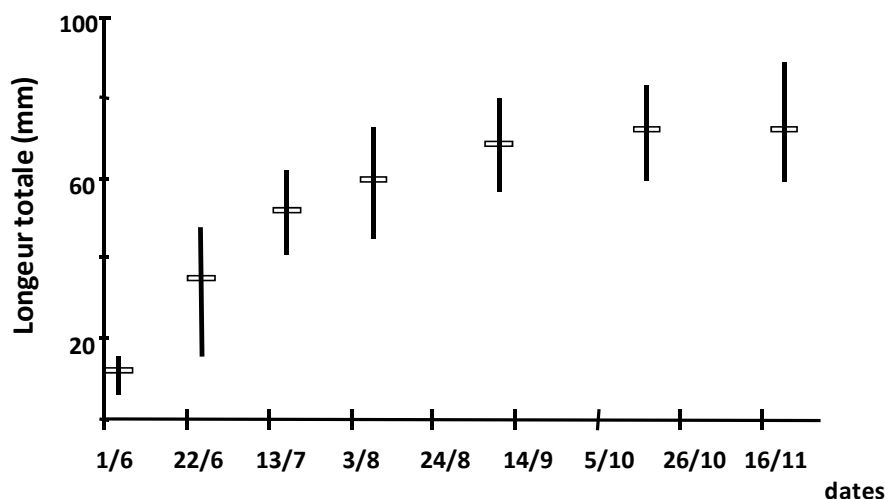


Figure 7. Évolution de la taille moyenne des individus capturés au chalut (d'après Guillard *et al.*, 2006).

Avec une densité de poissons estimée à environ $150 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$, la quantité de zooplancton présent dans le lac pourrait être un facteur limitant pour la croissance des juvéniles de perches. On observe une diminution de la quantité de daphnies, synchronisée avec le pic maximum de biomasse de juvéniles, alors que le nombre de cyclopoïdes décroît plus tard (figure 6). De plus, des examens effectués sur les poissons capturés ont montré une très forte prévalence parasitaire de *Triaenophorus crassus* (Eckmann *et al.*, 2006) de 60 % en juillet à plus de 90 % fin août chez les perchettes (figure 6).

La limitation du nombre des proies les plus favorables à la croissance, les daphnies, couplée avec la diminution globale de l'abondance du zooplancton en fin d'été et un taux de parasitisme fort, donc des conditions physiologiques mauvaises, expliqueraient les fortes mortalités observées en automne. Ces fortes mortalités et une forte prédation, induisent un niveau du stock de poissons pélagiques à un niveau

équivalent à celui estimé avant la reproduction de ces poissons. Par sa fertilité importante, la perche pourra assurer l'année suivante une nouvelle génération, malgré un taux de recrutement annuel faible. Ce modèle de dynamique de population de poissons que l'on a mis en évidence dans ce lac oligotrophe (Guillard *et al.*, 2006), peut servir de référence pour le futur des autres lacs alpins en cours de ré-oligotrophisation et de base pour les réflexions à mener en termes de gestion halieutique de cette espèce. Cette forte biomasse joue un rôle majeur dans le fonctionnement du réseau trophique pélagique, et dans la bonne productivité du lac d'Annecy.

L'hydroacoustique a permis de mettre en évidence ce cycle particulier, inaccessible par les méthodes traditionnelles. En effet, la pêche aux filets ne permet pas d'extrapoler les données à l'ensemble du lac et d'obtenir une estimation du stock total, et de plus les poissons de petites tailles sont mal échantillonnés (Prchalová *et al.*, 2009) ; le chalutage aurait demandé un effort trop important pour avoir des données de stock extrapolables à l'ensemble du lac, et les statistiques de pêches ne sont pas informatives sur cette espèce. L'hydroacoustique par la possibilité d'obtenir en un laps de temps relativement court (environ 6 h par campagne) une estimation de la biomasse d'une population de poissons pélagiques a donc permis de mettre en évidence le cycle particulier de cette espèce.

4. Sonar multifaisceau et architecture interne des bancs de poissons

Les développements technologique récents, comme les sonars multifaisceaux ainsi que des améliorations dans les traitements des signaux acoustiques (Godø et Tenningen, 2009), conjugués à des décennies d'expérience en mer et en eau douce (Fernandes *et al.*, 2002), ont aboutit à une acceptation des campagnes acoustiques comme une technique fiable pour les évaluations d'abondance, en particulier des poissons pélagiques (Simmonds et MacLennan, 2005). Cependant, il est toujours difficile de discriminer les espèces lors de ces campagnes à partir des simples données acoustiques. De nombreuses études ont pourtant été consacrées pour tenter de résoudre ce problème (Horne, 2000), en utilisant une variété de méthodes comme 1) la morphologie du banc à partir des échogrammes bidimensionnels (Moreno *et al.*, 2007) ; 2) l'analyse multi-fréquentielle (Fernandes, 2009) et 3) l'utilisation de sondeurs à large-bande (Reeder *et al.*, 2004).

D'après Aron et Passera (2000), la vie en groupe est un phénomène comportemental très répandu dans le monde animal : ce comportement varie bien entendu selon les espèces ou le cycle de vie, et il s'établit de façon permanente ou temporaire. La structure agrégative, quand elle est présente, dépend notamment des conditions du milieu ou des fonctions nécessaires et vitales telles que la nutrition, la reproduction, la survie... Pour un banc de poissons, un certain nombre d'hypothèses très générales a été énoncé par plusieurs auteurs tel que Partridge en (1982) : la structure en banc augmente 1) la protection contre les prédateurs, la prédation est alors diluée entre tous les poissons du banc et de plus la vigilance est accrue, 2) la probabilité de détecter des ressources trophiques, 3) la probabilité de disposer d'un partenaire reproductif, 4) le gain énergétique... Pour les poissons grégaires, le banc,

comme le résume Aoki (1980) est *an essential life unit in which fish feed, breed, rest, and flee*. Être en groupe représente alors un coût-bénéfice positif, induit par des paramètres extérieurs (l'environnement) qui influent sur ce bilan : la vie en groupe ne se faisant pas alors uniquement dans un but reproductif. C'est la rencontre entre individus qui donne naissance à ces structures en bancs : cette action en fait un des éléments fondamentaux du comportement chez les poissons (Croft *et al.*, 2003). Les changements des conditions environnementales, telles que les ressources trophiques disponibles, le nombre de prédateurs, et les conditions physiologiques individuelles, telles que la faim et la reproduction, peuvent influencer sur les différentes décisions de se structurer ou non en banc, afin de maximiser ce rapport coût-bénéfice dans un environnement en évolution. Les dynamiques d'agrégation et désagrégation des bancs sont un des points clefs de la compréhension de ces phénomènes agrégatifs. Croft *et al.* (2003) affirment que la connaissance de la structure et de la dynamique des bancs de poissons, c'est-à-dire les mécanismes et les contraintes des rencontres entre bancs, est essentielle dans la gestion de la pêche, et pourrait être la clef de la conservation des stocks halieutiques. Selon ces auteurs, les interactions entre bancs sont fondamentales car elles influencent les opportunités de brassage entre individus, impactent les processus évolutifs, la transmission d'informations et de maladies.

Si l'étude des bancs de poissons en milieu marin commence à être très bien documentée (*cf.* en particulier la synthèse réalisée par Fréon et Misund en 1999), en eau douce peu d'études ont été réalisées *in situ* sur ces structures (Milne *et al.*, 2005), malgré leurs importances tant quantitatives que qualitatives dans les milieux lacustres. La plupart des travaux sont basés sur des recherches en milieux contrôlés et sur quelques espèces clefs. Ces recherches reposent essentiellement sur l'étude des interactions individuelles et des choix de socialité, c'est-à-dire de la formation de banc. Dans le lac d'Annecy, comme dans les autres grands lacs alpins (Gerdeaux *et al.*, 2006), le recrutement printanier des cyprinidés et percidés peut être couronné de succès et donner ainsi naissance à des cohortes très abondantes, augmentant d'un facteur 10 la biomasse piscicole pélagique totale d'un lac pendant la saison estivale (Guillard *et al.*, 2006). Les bancs observés dans notre écosystème présentent des paramètres tant morphologiques qu'énergétiques ou spatiaux très variables mais analogues aux données acquises dans le milieu marin (Gerlotto et Paramo, 2003). Les données ont été obtenues à l'aide d'un sonar Reson Seabat 6012 multifaisceau (fréquence 455 kHz) (Guillard *et al.*, 2010), immergé le long du bateau. Les 60 faisceaux (chaque faisceau à une ouverture de $1.5^\circ \times 17^\circ$) permettent une observation d'un volume de 90° (figure 8). Les paramètres d'acquisition sont les suivants TVG (*Time Varied Gain*) 20 LogR, longueur d'impulsion 0.06 ms et champ d'acquisition de 50 m.

Le logiciel Sbi-Viewer (Gerlotto *et al.*, 1999) permet une analyse de la structure interne des bancs. Les bancs ne sont pas des structures homogènes mais présentent à l'intérieur de nombreuses zones de plus faibles densités, les vacuoles (Fréon *et al.*, 1992). Gerlotto et Paramo (2003) qui ont utilisé le même outil d'acquisition et d'analyse, précisent la définition de cette structure interne : *a fish school is a very heterogeneous 3D structure with numerous empty sub-volumes that they named vacuoles*. Le nombre de vacuoles par bancs dans nos analyses est significativement

corrélé ($p < 0,01$) au volume du banc : en effet, plus le banc est important, plus le nombre de vacuoles détectées dans le banc est important. Mais cette corrélation présente deux modalités distinctes, dans des proportions de 60 % et 40 % (figure 9).

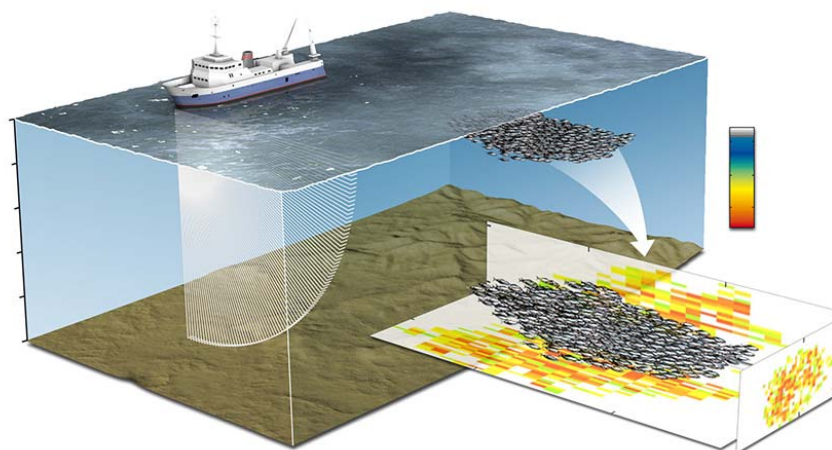


Figure 8. Représentation du volume détecté par le sonar multifaisceaux Reson d'après Guillard et Lebourges, 2014

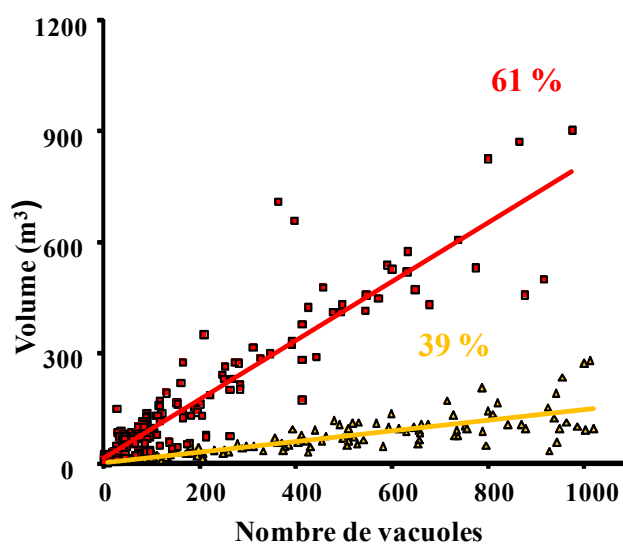


Figure 9. Relation nombre de vacuoles - volume du banc, données acquises en septembre 2008. Les carrés rouges correspondraient aux perches (65 % des poissons capturés) et les triangles jaunes aux gardons (35 % des poissons capturés)

Nous n'avons pu par ailleurs mettre en évidence aucune relation entre le nombre de vacuoles et les autres paramètres (distance, profondeur, temps, position géographique, énergie...) qui auraient permis d'émettre des hypothèses sur les deux modalités rencontrées. Par ailleurs, dans notre écosystème les bancs sont monospécifiques, ce qui est souvent le cas (Fréon et Misund 1999) et correspondent à deux espèces, dont l'une (la perche) est un prédateur de l'autre (le gardon). Pour un volume donné, il existe donc des bancs avec beaucoup de vacuoles et d'autres avec très peu. Cette différence pourrait être du 1) à des bancs ayant des comportements différents, par exemple certains bancs sont en fuite et se dispersent alors que d'autres se regroupent, mais aussi 2) aux deux espèces présentes. En effet, Eklöv et Persson (1995) ont montré expérimentalement qu'elles se comportaient différemment : *roach formed schools which were denser in the presence of predators, had a higher swimming speed (both in the open water and in the refuge) than juvenile perch*. À l'aide des échantillonnages complémentaires au chalut, il est montré que les proportions de chaque catégorie de banc sont du même ordre de grandeur que les proportions des deux espèces présentes dans le milieu, capturées au chalut : 65 % et 35 %.

Le nombre de vacuoles, paramètre de la morphologie interne des bancs, significativement corrélé avec le volume des bancs, présente deux modalités distinctes, dans des proportions semblables à l'occurrence des deux espèces présentes. Cette relation pourrait permettre, si elle était validée, la discrimination spécifique par les approches acoustiques 3D des poissons pélagiques dans les écosystèmes d'eau douce. Nous proposons l'hypothèse que la morphologie interne des bancs, décrite par le rapport entre le volume du banc et le nombre de vacuoles, est une caractéristique liée à l'espèce (Guillard *et al.*, 2011). Bien entendu d'autres investigations sont nécessaires, en essayant d'améliorer la connaissance de la composition spécifique du peuplement pour connaître *in situ* la nature de chaque banc. Il serait également nécessaire d'examiner si cette relation existe dans d'autres écosystèmes et pour d'autres espèces, en particulier marines. Ce rapport, obtenu par l'acoustique, entre la morphologie interne des bancs et la composition spécifique pourrait alors devenir un outil de discrimination des espèces et ainsi améliorer la gestion des populations pélagiques de poissons et plus largement des écosystèmes aquatiques.

5. Conclusion

La richesse informative des données acoustiques sur les distributions spatiales et temporelles des poissons, ainsi que sur leur abondance, leurs comportements, et sur leurs relations avec l'environnement, fait désormais partie intégrante des approches scientifiques et des suivis des milieux aquatiques, tant marins que continentaux. Les changements climatiques qui s'ajoutent à de multiples pressions anthropiques vont mener à une évolution des écosystèmes aquatiques en termes de propriétés physico-chimiques de l'eau, de qualité des eaux, d'impacts sur le réseau trophique et de densité, composition, structuration des populations de poissons. Comment ces écosystèmes et les communautés de poissons qui les peuplent, soumis à ces

pressions, vont réagir à ces facteurs de forçage ? Le suivi des communautés de poissons, que ce soit en lacs où elles sont de véritables indicateurs et intégrateurs de la qualité des eaux lacustres, mais aussi en milieu marin, et cela en lien avec les conditions d'environnement et avec leur évolution, est donc plus que jamais indispensable pour pouvoir proposer des scénarii et anticiper les réactions des écosystèmes et les évolutions des communautés piscicoles (Guillard, 2011).

La capacité de l'acoustique à fournir une vue intégrée du milieu, de la physique aux prédateurs supérieurs, en fait donc une source d'informations unique pouvant fournir des données à la fois pour des modèles biogéochimiques mais aussi des modèles trophiques visant à proposer des scénarii en lien avec les changements climatiques. L'acoustique a été au cours de ces 40 dernières années, un outil important de l'évaluation des stocks halieutiques, mais la nécessité d'une gestion écosystémique pose de nouveaux défis : aucun outil de recherche n'est susceptible de se révéler aussi efficace que l'hydroacoustique, dont les nouveaux développements, tels que l'approche multifaisceau ou large bande, ainsi que les caméras acoustiques (Martignac *et al.*, 2014) devraient conduire à de nouvelles avancées en matière d'identification des organismes. L'intégration de l'hydroacoustique dans des approches interdisciplinaires de caractérisation des écosystèmes est maintenant une évidence.

Remerciements

L'ensemble de ces travaux n'aurait pu être mené sans des collaborations nationales et internationales, des encadrements d'étudiants, de doctorants et post-doctorants et évidemment sans l'aide du personnel technique de l'UMR CARTEL. Je tiens à remercier particulièrement Michel Colon, jeune retraité, qui pendant une vingtaine d'années a contribué de façon majeure aux bons déroulements de l'acquisition de ces données mais aussi à leurs analyses. Les deux relecteurs sont aussi remerciés pour leurs remarques qui ont permis d'améliorer ce manuscrit.

Bibliographie

- Amigues J-P, Chevassus-au-Louis B. (2011). *Evaluer les services écologiques des milieux aquatiques : enjeux scientifiques, politiques et opérationnels*. Ed Onema, Collection Comprendre pour Agir.
- Aoki I. (1980). An analysis of the schooling behavior of fish: internal organization and communication process. *Bulletin Oceanographic Research Institut University of Tokyo*, 12, 1–65.
- Aron S., Passera L. (2000). *Les sociétés animales : évolution de la coopération et organisation sociale*. De Boeck Université.
- Balk H., Lindem T. (2011). *Sonar4 and Sonar5-Pro post processing systems*. Operator manual version 6.0.3, Lindem Data Acquisition A/S.
- Beaugrand G., Brander K.M., Lindley J.A., Souissi S., Reid P.C. (2003). Plankton effect on cod recruitment in the North Sea. *Nature*, 426, 661–664.

- Caranhac F. (1999). *Modélisation de la dynamique de populations piscicoles exploitées intégrant la variabilité individuelle de croissance : application aux corégones (Coregonus Lavaretus) du lac d'Annecy*. Thèse Université Claude Bernard-Lyon I.
- CEN (2009). *Water quality - Guidance on the estimation of fish abundance with mobile hydroacoustic methods*. prEN 1591041.
- Croft D. P., Krause J., Couzin I.D., Pitcher J.T. (2003). When fish shoals meet: outcomes for evolution and fisheries. *Fish and Fisheries*, 4, 138-146.
- Cury P.M., Shin Y.-J., Planque B., Durant J.M., Fromentin J.M., Kramer-Schadt S., Stenseth N.C., Travers M., Grimm V. (2008). Ecosystem oceanography for global change in fisheries. *Trends in Ecology & Evolution*, 23(6), 338-346.
- Cushing D.H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, 26: 250–293.
- Daan N., Gislason H., Pope J.G., Rice J.C. (2011). Apocalypse in world fisheries? The reports of their death are greatly exaggerated. *ICES Journal of Marine Science*, 68, 1375–1378.
- Eckmann R., Gaedke U., Wetzlar H.J. (1988). Effects of climatic and density-dependent factors on year-class strength of *Coregonus lavaretus* in Lake Constance. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 45: 1088–1093.
- Eckmann R., Gerster S., Kraammer A. (2006). Yields of European perch from Upper Lake Constance from 1910 to present. *Fisheries Management and Ecology*, 13: 381-390.
- Eklöv P., Persson L. (1995). Species-specific antipredator capacities and prey refuges: interactions between piscivorous perch (*Perca fluviatilis*) and juvenile perch and roach (*Rutilus rutilus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 37, 169-178.
- Fernandes P.G. (2009). Classification trees for species identification of fish-school echotraces. *ICES Journal of Marine Science*, 66, 1073-1080.
- Fernandes P.G., Gerlotto F., Holliday D.V., Nakken O., Simmonds E.J. (2002). Acoustic applications in fisheries science: the ICES contribution. *ICES Marine Science Symposia*, 215, 483-492.
- Fréon P., Misund O.A. (1999). *Dynamics of Pelagic Fish Distribution and Behaviour: Effects on Fisheries and Stock Assessment*. Oxford, Fishing News Books, Blackwell Science Ltd.
- Fréon P., Gerlotto F., Soria M. (1992). Changes in school structure according to external stimuli: description and influence on acoustic assessment. *Fisheries Research*, 15, 45-66.
- Garcia S.M. (2003). *The ecosystem approach to fisheries: issues, terminology, principles, institutional foundations, implementation and outlook*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
- Gascuel D., Bez N., Forest A., Guillotreau P., Laloë F., Lobrya J., Mahévas S., Mesnil B., Rivota E., Rochette S., Trenkel V. (2011). Future for marine fisheries in Europe (Manifesto of the Association Française d'Halieumétrie). *Fisheries Research*, 109, 1–6.
- Gerdeaux D., Anneville O., Hefti D. (2006). Fishery changes during re-oligotrophication in 11 peri-alpine Swiss and French lakes over the past 30 years. *Acta Oecologica*, 30, 161-177.
- Gerdeaux D., Janjua J. (2009). Contribution of obligatory and voluntary fisheries statistics to the knowledge of whitefish population in Lake Annecy (France). *Fisheries Research*, 96, 6-10.

- Gerlotto F., Paramo J. (2003). The three-dimensional morphology and internal structure of clupeid schools as observed using vertical scanning multibeam sonar. *Aquatic Living Resources*, 16, 113-122.
- Gerlotto F., Soria M., Fréon P. (1999). From two dimensions to three: the use of multibeam sonar for a new approach in fisheries acoustics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 56, 6-12.
- Godlewska M., Colon M., Doroszczyk L., Długoszewski B., Verges C., Guillard J. (2009). Hydroacoustical measurements at two frequencies: 70 and 120 kHz - consequences on fish stock estimation. *Fisheries Research*, 96, 11-16.
- Godø O.R., Tenningen E. (2009). *Remote sensing, chapter 5*. Megrey, B.A. and E. Moksness (Eds.) *Computers in Fisheries Research* (2nd Ed.), Springer, Heidelberg.
- Guillard J., Fernandes P., Laloë T., Brehmer P. (2011). Three-dimensional internal spatial structure of young-of-the-year pelagic freshwater fish provides evidence for the identification of fish school species. *Limnology and Oceanography Methods*, 9, 322-328.
- Guillard J., Lebourges-Dhaussy A. (2014). Au cœur des bancs de poissons. *Pour la Science*, 436, 38-45.
- Guillard J., Perga M.E., Colon M., Angeli N. (2006). Hydroacoustic assessment of young-of-year perch, *Perca fluviatilis*, population dynamics in an oligotrophic lake (Lake Annecy, France). *Fisheries Management Ecology*, 13, 319-327.
- Guillard J. (2011). *Du peuplement piscicole au banc de poissons : une approche acoustique multi-échelle*. HDR, Université de Grenoble.
- Guillard J., Balvay P., Colon M., Brehmer P. (2010). Survey boat effect on YOY fish schools in a pre-alpine lake: evidence from multibeam sonar and split-beam echosounder data. *Ecology of Freshwater Fish*, 19, 373-380.
- Guillard J., Lebourges-Daussy A., Balk H., Colon M., Józwick A., Godlewska M. (2014). Comparing hydroacoustic fish stock estimates in pelagic zone of temperate deep lakes using three sound frequencies (70, 120, 200 kHz). *Inland Waters*, 4, 435-444.
- Guillard J., Lebourges-Dhaussy A., Brehmer P. (2004). Simultaneous Sv and TS measurements on YOY fresh water fish using three frequencies. *ICES Journal of Marine Science*, 61, 267-273.
- Guillard J., Marchal E. (2001). *L'hydroacoustique, méthode d'étude de la distribution spatiale et de l'abondance des peuplements pisciaires lacustres*. La gestion piscicole des grands plans d'eaux, Ed. Gerdeaux, INRA Paris, 215-239.
- Horne J.K. (2000). Acoustic approaches to remote species identification: a review. *Fisheries. Oceanography*, 9, 356-371.
- Laurec A., Le Guen J.C. (1981). *Dynamique des populations marines exploitées*. Rapport Scientifique et Technique, 45, CNEXO.
- Love R.H. (1971). Dorsal-aspect target strength of an individual fish. *Journal of the Acoustic Society of America*, 49, 816-823.
- MacLennan D. N., Fernandes P.G., Dalen J. (2002). A consistent approach to definitions and symbols in fisheries acoustics. *ICES Journal of Marine Science*, 59, 365-369.

- Martignac F., Daroux A., Baglinière J.L., Ombredane D., Guillard J., 2014 The use of acoustic cameras in shallow waters: new hydroacoustic tools for monitoring migratory fish population. A review of DIDSON technology. *Fish & Fisheries*, 1-25.
- Masson S., Angeli N., Guillard J., Pinel-Alloul B. (2001). Diel vertical and horizontal distribution of crustacean zooplankton and YOY fish in a sub alpine lake: an approach based on high frequency sampling. *Journal of Plankton Research*, 23, 1041-1060.
- Millennium Assessment (2005). *Ecosystems and human well-being: Wetland and Water synthesis*.
- Milne S.W., Shute B.J., Sprules W.G. (2005). The schooling and foraging ecology of lake herring (*Coregonus artedii*) in Lake Opeongo, Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, 62, 1210-1218.
- Moreno G., Josse E., Brehmer P., Nøttestad L. (2007). Echotrace classification and spatial distribution of pelagic fish aggregations around drifting fish aggregating devices (DFAD). *Aquatic Living Resources*, 20, 343-356.
- Partridge B.L. (1982). The structure and function of fish schools. *Scientific American*, 246, 114-123.
- Pauly D., Watson R., Alder J. (2005). Global trends in world fisheries: effects on marine ecosystems and food security. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360, 05-12.
- Pollom R.A., Rose G.A. (2015). Size-Based Hydroacoustic Measures of Within-Season Fish Abundance in a Boreal Freshwater Ecosystem. *PLoS ONE*, 10, 4.
- Prchalová M., Kubecka J., Říha M., Mrkvicka T., Vaseka M., Juza T., Kratochvíl M., Peterka J., Drastík V., Krizek J. (2009). Size selectivity of standardized multimesh gillnets in sampling coarse European species. *Fisheries Research*, 96, 51-57
- Reeder D.B., Jech J.M., Stanton T.K. (2004). Broadband acoustic backscatter and high-resolution morphology of fish: Measurement and modelling. *Journal of the Acoustic Society of America*, 116, 747-761.
- Rudstam L.G., Jech J.M., Parker-Stetter S.L., Horne J.K., Sullivan P.J., Mason D.M. (2012). *Fisheries acoustics*. Zale AV, Parrish DL, Sutton TM (ed) Fisheries Techniques, Third Edition, American Fisheries Society. Bethesda, Maryland, p. 597-636.
- Rudstam L.G., Parker-Stetter S.L., Sullivan P.J., Warner D.M. (2009). Towards a standard operating procedure for fishery acoustic surveys in the Laurentian Great Lakes, North America. *ICES Journal of Marine Science*, 66, 1391-1397.
- Simmonds E. J., MacLennan D. N. (2005). *Fisheries Acoustics: Theory and Practice*. Oxford: Blackwell Science Ltd.
- Trenkel V.M., Berger L., Bourguignon S., Doray M., Fablet R., Massé J., Mazauric V., Poncelet C., Quemener G., Scalabrin C., Villalobos H. (2009). Overview of recent progress in fisheries acoustics made by Ifremer with examples from the Bay of Biscay. *Aquatic Living Resources*, 22, 433-445.
- Verpoorter C., Kutser T., Seekell D.A., Tranvik L.J. (2014). A global inventory of lakes based on high-resolution satellite imagery. *Geophysical Research Letters*, 41.

Article soumis le : 5/05/2015

Accepté le : 18/12/2015