

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

ISABELLE PITRE

BIOMANIPULATION DU MEUNIER NOIR (*CATOSTOMUS COMMERSONI*) DANS TROIS LACS DU BOUCLIER CANADIEN:
EFFETS DE LA COMPÉTITION INTRA- ET INTERSPÉCIFIQUE SUR
LES TRAITS DU CYCLE VITAL DES POPULATIONS DE POISSONS

DÉCEMBRE 2007

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

AVANT-PROPOS

Le présent document s'inscrit conformément à l'article D45 du règlement des études de cycles supérieurs permettant de présenter les résultats obtenus dans le cadre d'une maîtrise de recherche en Sciences de l'environnement sous forme d'un article scientifique plutôt que sous forme d'un mémoire traditionnel.

Il a été convenu avec mon directeur de recherche, le Dr Pierre Magnan, qu'un article issu de ce projet sera soumis à un périodique scientifique. Le présent mémoire comprend donc le document réalisé dans le cadre du cours *Séminaire I : Présentation du projet de recherche* (ECL-6005), contenant l'exposé de la problématique ainsi qu'une rétrospective de la littérature relative à la capacité du meunier noir à coloniser les lacs du bouclier canadien et son impact sur les populations d'omble de fontaine (Chapitre I), un résumé détaillé en français présentant les principaux résultats du projet de maîtrise (Chapitre II) et la version anglaise de cet article (Chapitre III).

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier les nombreuses personnes qui ont contribué de façon directe ou indirecte à la réalisation de ce projet. Je remercie en premier lieu mon directeur de recherche, le Dr Pierre Magnan, pour son soutien, son encouragement constant ainsi que pour son encadrement et ses conseils judicieux. Je remercie également le Dr Gilbert Cabana et M. Michel Legault (M. Sc.) d'avoir accepté d'être membres de mon comité d'encadrement.

J'aimerais adresser des remerciements particuliers au Dr Andrea Bertolo, chercheur sous octroi à la Chaire de Recherche du Canada en écologie des eaux douces, pour sa grande disponibilité et pour ses nombreux conseils reliés aux analyses statistiques. Son assistance a été des plus précieuses tout au long de la réalisation de ce projet.

Je tiens également à remercier tous ceux qui ont participé aux travaux de terrain et de laboratoire pour leur travail consciencieux et soutenu, leur grande patience et les bons souvenirs que j'en retiens. Merci à Chantal Fournier, Maxime Léveillé et David Schelling de l'Université du Québec à Trois-Rivières, à Chantal Duval et Anne-Marie Pratte de la Zone d'Exploitation Contrôlée (ZEC) des Nymphe, et à Guy Biron, Serge Gravel et Jean Lafrance du Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF; auparavant Société de la Faune et des Parcs du Québec). Merci à Yves Paradis pour son aide précieuse lors des lectures d'âge et ses conseils concernant les rétrocalculs. Merci aussi à Martin-Hugues St-Laurent pour son assistance avec l'utilisation des bases de données relatives aux deux premières phases de ce programme de recherche (de 1991 à 2001).

Je remercie toute l'équipe du Laboratoire de recherche sur les communautés aquatiques pour leur support et leur bonne humeur. La solidarité et l'entraide qui existent parmi les membres du laboratoire sont inestimables. Merci également aux professeurs du module de biologie pour leur disponibilité, leur attention et leurs bons conseils.

Je veux remercier les personnes et organismes qui m'ont appuyée financièrement pendant la réalisation de ma maîtrise, soit mon directeur, le Dr Pierre Magnan, le Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), le programme des Chaires de recherche du Canada, le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) et l'Université du Québec à Trois-Rivières (Bourse d'études supérieures).

Merci finalement à ma famille et amis pour leur soutien et leurs encouragements.

RÉSUMÉ

Le but de cette étude était de quantifier les réponses du meunier noir et de l'omble de fontaine à une période de 6 à 9 ans de retrait massif du meunier noir dans trois lacs et suite à l'arrêt de cette biomanipulation dans deux lacs. Une diminution générale de l'abondance et de la biomasse du meunier noir, une augmentation du recrutement du meunier noir et de l'omble de fontaine, ainsi qu'une diminution de l'âge à maturité des deux espèces ont été observées pendant le retrait massif du meunier noir. Après l'arrêt du retrait massif du meunier noir, le recrutement a augmenté chez le meunier noir et a diminué chez l'omble de fontaine, et la croissance ainsi que l'âge à maturité des deux espèces ont diminué. L'omble de fontaine a produit un plus grand nombre d'œufs, mais de plus petite taille, pendant le retrait massif du meunier noir et le contraire s'est produit après l'arrêt du retrait massif. Cette étude, basée sur un gradient de retrait massif au niveau du temps et de l'intensité nous a permis de tester les effets de la compétition intra- et interspécifique sur différentes caractéristiques démographiques du meunier noir et de l'omble de fontaine.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
REMERCIEMENTS	iii
RÉSUMÉ	v
TABLE DES MATIÈRES	vi
LISTE DES TABLEAUX	ix
LISTE DES FIGURES	x
CHAPITRE I RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE	1
1.1 Problématique.....	1
1.2 Rétrospective de la littérature.....	2
1.2.1 Avant-propos	2
1.2.2 Biomanipulations	3
1.2.2.1 Concepts de base	3
1.2.2.2 Études récentes	5
1.2.2.3 Réponses compensatoires	5
1.2.3 Introduction d'espèces non-résidentes	13
1.2.3.1 Processus d'invasion	14
1.2.3.2 Potentiel de colonisation	19
1.2.4 Conclusion	20
1.3 Bibliographie.....	22
CHAPITRE II RÉSUMÉ DÉTAILLÉ EN FRANÇAIS	30
2.1 Introduction	31
2.2 Matériel et méthodes	33
2.2.1 Plans d'eau étudiés	33

2.2.2	Retrait massif du meunier noir	33
2.2.3	Stratégie d'échantillonnage	34
2.2.4	Analyses statistiques	35
2.2.5	Variables étudiées	35
2.3	Résultats	37
2.3.1	Retrait massif du meunier noir	38
2.3.2	Abondance et biomasse	38
2.3.3	Croissance	40
2.3.4	Âge et longueur à maturité	41
2.3.5	Investissement reproducteur de l'omble de fontaine	43
2.4	Discussion	44
2.4.1	Retrait massif du meunier noir	45
2.4.2	Abondance et biomasse	45
2.4.3	Croissance	47
2.4.4	Âge et longueur à maturité	48
2.4.5	Investissement reproducteur de l'omble de fontaine	49
2.5	Bibliographie.....	52
	CHAPITRE III	53
3.1	Abstract	54
3.2	Introduction	55
3.3	Materials and Methods	56
3.3.1	Study lakes	56
3.3.2	White sucker mass removal	57
3.3.3	Fish sampling	57
3.3.4	General statistical approach	58

3.3.5	Fish abundance and biomass	59
3.3.6	Growth	59
3.3.7	Age and length at maturity	60
3.3.8	Brook trout reproductive investment	61
3.4	Results	61
3.4.1	White sucker removal	61
3.4.2	Fish abundance and biomass	62
3.4.3	Growth	64
3.4.4	Age and length at maturity	65
3.4.5	Brook trout reproductive investment	67
3.5	Discussion	69
3.5.1	White sucker removal	69
3.5.2	Fish abundance and biomass	70
3.5.3	Growth	71
3.5.4	Age and length at maturity	72
3.5.5	Brook trout reproductive investment	73
3.6	Acknowledgments	75
3.7	References	76
3.8	Tables.....	81
3.9	Figure captions.....	84
3.10	Figures.....	87
	ANNEXE I.....	95

LISTE DES TABLEAUX

1.1	Études récentes portant sur le retrait massif de poissons, tirées de Lammens 2001 et Meijer <i>et al.</i> 1999, ainsi que l'année de publication, le pays d'origine, le plan d'eau étudié, sa superficie et la justification du projet	6
1.2	Études portant sur le retrait massif de poissons dans le but d'obtenir une réduction de la compétition interspécifique, ainsi que des effets positifs sur la faune ichtyenne résidante. Le plan d'eau, la superficie, la profondeur moyenne, la durée du retrait, le pourcentage de la biomasse retirée, ainsi que les effets sur les espèces retirées et résidantes sont indiqués	8
3.1	General characteristics of the study lakes containing sympatric brook trout and white sucker populations	81
3.2	Summary of results (CPUE, BPUE, age and length at maturity and growth) found in lakes Mastigou, Claudette and Des Îles, during and after the cessation of white sucker mass removal. The signs + and – indicate a significant increase and decrease respectively, while no sign indicates non significant variations	82
3.3	Summary of results found in lakes Mastigou, Claudette and Des Îles during and after the cessation of white sucker mass removal, for the brook trout reproductive investment variables. The signs + and – indicate a significant increase and decrease respectively, while no sign indicates non significant variations.....	83

LISTE DES FIGURES

3.1	Total biomass of white sucker removed (kg) during white sucker mass removal in the three study lakes	87
3.2	Mean catch and biomass per unit of effort (CPUE and BPUE \pm standard deviation) of white sucker populations (all age classes), 1+ and 2+ white sucker. Black bars, before or first year of white sucker mass removal; striped bars, 3 years of white sucker mass removal; grey bars, 6 years of white sucker mass removal; white bars, 3 years after the end of white sucker mass removal or 9 years of white sucker mass removal	88
3.3	Mean catch and biomass per unit of effort (CPUE and BPUE \pm standard deviation) of brook trout populations (all age classes) and 1+ brook trout. Black bars, before or first year of white sucker mass removal; striped bars, 3 years of white sucker mass removal; grey bars, 6 years of white sucker mass removal; white bars, 3 years after the end of white sucker mass removal or 9 years of white sucker mass removal	89
3.4	Mean length (\pm standard deviation) of 1+, 2+ and 3+ white sucker. Upper panel: Lake Mastigou; middle panel: Lake Claudette; lower panel: Lake Des Îles. Mean values with asterisks (*) are significantly different; NS: not significantly different. Curves were fitted for each group using a logarithmic or linear function to show growth trends	90
3.5	Mean length (\pm 1 standard deviation) of 1+, 2+ and 3+ brook trout. Upper panel: Lake Mastigou; lower panel: Lake Claudette. Mean values with asterisks (*) are significantly different; NS: not significantly different. Curves were fitted for each group using a linear, logarithmic or exponential function to show growth trends	91
3.6	Mean age and length at maturity (\pm standard deviation) of white sucker males and females. Black bars, first year of white sucker mass removal; striped bars, 3 years of white sucker mass removal; grey bars, 6 years of white sucker mass removal; white bars, 3 years after the end of white sucker mass removal or 9 years of white sucker mass removal	92
3.7	Mean age and length at maturity (\pm standard deviation) of brook trout males and females. Black bars, before or first year of white sucker mass removal; striped bars, 3 years of white sucker mass removal; grey bars, 6 years of white sucker mass removal; white bars, 3 years after the end of white sucker mass removal or 9 years of white sucker mass removal	93
3.8	Mean adjusted fecundity, egg weight and gonad weight of brook trout females in lakes Mastigou, Claudette and Des Îles, during and after the cessation of white sucker mass removal	94

CHAPITRE I

RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE

1.1 PROBLÉMATIQUE

Le meunier noir (*Catostomus commersoni*) a été introduit par les pêcheurs utilisant des poissons appâts dans plusieurs lacs du bouclier laurentien entre les années 1940 et 1960 (Magnan 1988; Tremblay et Magnan 1991; Lacasse et Magnan 1992). Il est reconnu comme étant un compétiteur de la plupart des espèces à alimentation littorale (Johnson 1977; Magnan 1988; Chen et Harvey 1995), et un important compétiteur de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) dans les lacs du bouclier laurentien (Magnan 1988; Tremblay et Magnan 1991). Plusieurs études ont démontré qu'en situation de sympatrie, le meunier noir entraîne des diminutions significatives de la biomasse, l'abondance et les rendements à la pêche sportive de l'omble de fontaine (Magnan 1988; Venne et Magnan 1995; Magnan *et al.* 2005).

Chaque année, l'omble de fontaine est soumis à une grande pression de pêche. Au Québec, on compte près d'un million de pêcheurs sportifs. Ces derniers pêchent environ 23 millions de spécimens d'omble de fontaine à chaque année ce qui représente environ 470 millions de dollars en revenus pour la province (Pêches et Océans Canada 2000). Par conséquent, la pêche associée à cette espèce peut être considérée comme une activité économique importante.

Puisque l'abondance de l'omble de fontaine semblait menacée dans plusieurs lacs du Québec, un protocole de contrôle du meunier noir a été élaboré par le Laboratoire de recherche sur les communautés aquatique (LRCA) de l'Université du Québec à Trois-Rivières, en collaboration avec la Société de la faune et des parcs du Québec (aujourd'hui, Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF)) et la Fondation de la Faune du Québec (FFQ) (Magnan *et al.* 1998). Ce protocole impliquait

principalement le retrait massif du meunier noir et le contrôle chimique des larves sur les sites de fraie. Suivant la publication de ce protocole, une expérience a été menée sur des lacs du bouclier laurentien afin d'établir un suivi à court (3 ans) et à moyen terme (5 à 7 ans) des réponses compensatoires des espèces impliquées suite au début du retrait massif du meunier noir, et d'évaluer l'applicabilité et l'efficacité de cet outil d'aménagement.

L'objectif de mon projet vise donc à quantifier, dans le cadre d'une expérience *in situ*, la réponse du meunier noir et de l'omble de fontaine, ainsi que le pouvoir de ré-envhissement du meunier noir suite à l'arrêt du retrait massif du meunier noir dans deux plans d'eau ayant fait l'objet d'un retrait massif entre 1995 et 2001. Le temps de réponse des deux espèces face à l'arrêt du retrait massif a été déterminé en effectuant une comparaison de leur abondance, biomasse, croissance, âge à maturité et fécondité, avant et après l'arrêt du retrait massif. Un troisième lac qui fait toujours l'objet d'un retrait massif n'avait pas subi de forte diminution de meunier noir lors des études de Brodeur et al. (2001) et St-Laurent (2002). Ce lac fera également l'objet d'une comparaison avec les résultats antérieurs afin de déterminer si la baisse importante du meunier observée au cours des dernières années a entraîné la réponse attendue des populations de meunier noir et d'omble de fontaine.

1.2 RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE

1.2.1 Avant-propos

Depuis 2001, deux études portant sur la biomanipulation du meunier noir dans des lacs tempérés du Québec ont été réalisées dans le cadre de projets de maîtrise à l'Université du Québec à Trois-Rivières, sous la direction du Dr Pierre Magnan. Puisque mon projet s'inscrit à la suite de ces deux projets de maîtrise et que les concepts de base de la biomanipulation n'ont pas changé depuis les quelques dernières années, la théorie de base de mon projet a déjà été couverte à deux reprises de façon exhaustive. Par conséquent, la partie traitant de la biomanipulation de cette rétrospective de la littérature comprendra un survol des concepts de base et sera plutôt axée sur une synthèse des

projets de biomanipulation effectués dans les dernières années ainsi que les réponses compensatoires observées chez les communautés de poissons étudiées.

1.2.2 Biomanipulations

1.2.2.1 Concepts de base

Historiquement, le concept de biomanipulation était défini comme étant la manipulation des composantes biotiques d'un lac et de leurs habitats dans le but d'améliorer la qualité de l'eau (Shapiro *et al.* 1975; Shapiro et Wright 1984; Carpenter *et al.* 1985). Ce concept a été appliqué dans plusieurs études démontrant l'impact des cyprinidés sur la qualité de l'eau (Hansson *et al.* 1987; Horppila et Kairesalo 1990, 1992). Il est maintenant bien connu que la réduction de l'abondance des poissons planctivores dans un plan d'eau, ainsi que l'introduction de certaines espèces piscivores, permet d'augmenter l'abondance du zooplancton, ce qui entraîne une réduction de la quantité de phytoplancton, menant à une eau plus claire. Ce type de manipulation permet aussi de réduire la quantité de sédiments remis en suspension dans l'eau par les poissons benthivores, qui augmentent la turbidité de l'eau en remuant les sédiments dans la recherche, la capture et la manipulation de leurs proies (Mehner *et al.* 2004).

Dans la littérature récente, le terme biomanipulation a surtout été utilisé pour désigner la modification des effets descendants (Angl. : top-down effects) dans un écosystème, par la manipulation de ses communautés de poisson (Angeler *et al.* 2003). Ce concept est devenu un outil de plus en plus utilisé dans la gestion des écosystèmes aquatiques (Mehner *et al.* 2002). Notamment, le retrait massif des planctivores suivi de l'introduction de poissons piscivores représente un outil potentiel pour la gestion combinée de la qualité de l'eau et des pêcheries (Lammens 1999; Mehner *et al.* 2001). Par exemple, Donald et Alger (1989) ainsi que Amundsen *et al.* (1993) ont démontré que l'exploitation intensive par la pêche permet parfois de réhabiliter une population naine en une population présentant une structure de cohortes plus normale. Aussi, le retrait massif d'une espèce de poisson indésirable qui entre en compétition avec une espèce visée par une pêcherie permet un relâchement de la compétition interspécifique,

qui favorise généralement l'espèce recherchée (Johnson 1977; Brodeur *et al.* 2001; St-Laurent 2002; Mehner *et al.* 2004).

Dans plusieurs cas, la biomanipulation d'un écosystème aquatique nécessite le retrait massif d'une espèce de poisson indésirable. Cette démarche permet généralement de réduire la compétition pour une ressource avec une ou plusieurs espèces cibles, ce qui permet à ces dernières d'augmenter en abondance et/ou en biomasse si les caractéristiques de l'habitat sont satisfaisantes et qu'un pourcentage suffisant de compétiteurs est retiré (Colby *et al.* 1987). En effet, les résultats obtenus par Brodeur *et al.* (2001) et St-Laurent (2002) sont venus appuyer les conclusions de plusieurs autres chercheurs démontrant que le succès ou l'échec d'une biomanipulation dépend surtout de l'intensité du retrait massif (Colby *et al.* 1987; Meronek *et al.* 1996; Hansson *et al.* 1998). Il est maintenant connu que pour observer des réponses compensatoires significatives, il est nécessaire de retirer au moins 80% de la biomasse initiale (Hansson *et al.* 1998; Sondergaard *et al.* 2000; Jacobsen *et al.* 2004). Par contre, certains résultats suggèrent que même dans ces conditions, il est possible que la population soumise au retrait massif se rétablisse au niveau initial quelques années après l'arrêt de la biomanipulation (Johnson 1977).

Plusieurs études ont permis d'établir des critères à respecter pour assurer le succès des opérations de biomanipulation. Selon Hansson *et al.* (1998), le retrait doit être effectué à l'intérieur d'une période de temps relativement courte (1 à 3 ans), tout en contrôlant le recrutement des jeunes de l'année. Dans le cas spécifique du meunier noir, le retrait massif devrait être effectué sur des lacs peu productifs, ayant une grande superficie et comportant une communauté piscicole simple où le meunier représente au moins 50% de la biomasse totale de poissons (Johnson 1977; Schneider et Crowe 1980; Colby *et al.* 1987; Magnan *et al.* 1998). Plus particulièrement, les lacs contenant de la perchaude (*Perca flavescens*), du doré (*Stizostedion* sp.), de la lotte (*Lota lota*), du touladi (*Salvelinus namaycush*), du brochet (*Esox* sp.), de la barbotte (*Ameiurus* sp.), de la ouitouche (*Semotilus corporalis*), du meunier rouge (*Catostomus catostomus*) ou des centrarchidés ne sont pas recommandés pour des opérations de biomanipulation puisque

ces espèces sont susceptibles d'entrer en compétition avec l'omble de fontaine une fois le meunier noir retiré (Magnan et al. 1998).

1.2.2.2 Études récentes

Dans la littérature scientifique récente, particulièrement depuis la publication des résultats du premier symposium international sur la biomanipulation en 1990, on retrouve une quantité grandissante d'études traitant de la manipulation des écosystèmes aquatiques (Mehner *et al.* 2002). Le but commun de la plupart de ces études était la restauration des plans d'eau étudiés à leur état initial, c'est-à-dire avant l'eutrophisation ou l'envahissement par les espèces introduites. L'eutrophisation des lacs étant un sujet d'actualité et un problème relativement répandu à l'échelle mondiale, la grande majorité des études récentes discutent des moyens à utiliser afin d'améliorer la qualité de l'eau. Seulement quelques études traitent des techniques à utiliser dans le but d'augmenter les rendements de la pêche sportive ou commerciale.

Le retrait massif des espèces de poissons indésirables est une des techniques utilisées pour remédier aux problèmes d'eutrophisation des lacs de même qu'aux problèmes de diminution dans les rendements de la pêche commerciale ou sportive. Le tableau 1.1 présente les études récentes portant sur le retrait massif de poissons, tirées de deux articles de synthèse sur le sujet (Meijer *et al.* 1999; Lammens 2001). Le tableau 1.2 présente des études portant spécifiquement sur le retrait massif d'espèces de poissons indésirables dans le but d'obtenir une réduction de la compétition interspécifique et des effets positifs sur la faune ichtyenne résidante, notamment une augmentation dans les rendements de pêche commerciale ou sportive. Ces études sont beaucoup moins nombreuses, du moins au Canada, que celles portant sur l'amélioration de la qualité de l'eau.

1.2.2.3 Réponses compensatoires

La diminution de la compétition intra et interspécifique, résultant des opérations de

TABLEAU 1.1

Études récentes portant sur le retrait massif de poissons, tirées de Lammens 2001 et Meijer *et al.* 1999, ainsi que l'année de publication, le pays d'origine, le plan d'eau étudié, sa superficie et la justification du projet

Étude	Année	Pays	Plan d'eau	Superficie (ha)	Justification
Lammens 1986	1986	Pays-Bas	Lacs Frasian	10000	P
Van Donk <i>et al.</i> 1989	1989	Pays-Bas	Lac Zwemlust	1.5	Q
Van Donk <i>et al.</i> 1990	1990	Pays-Bas	Lac Breukeleveen Plas	180	Q
Van der Vlugt <i>et al.</i> 1992	1992	Pays-Bas	Lac Klein Vogelenzang	11	Q
Driessen <i>et al.</i> 1993	1993	Pays-Bas	Lac Ijzeren Man	11	Q
Meijer <i>et al.</i> 1994	1994	Pays-Bas	Lac Noorddiep	4.5	Q
Claassen 1994	1994	Pays-Bas	Lac Deelen	45-65	Q
Meijer <i>et al.</i> 1995	1995	Pays-Bas	Lac Bleiswijkse Zoom	3	Q
Claassen et Maasdam, 1995	1995	Pays-Bas	Oude Venen, 40-med	10	Q
Claassen et Maasdam, 1995	1995	Pays-Bas	Oude Venen, Tusken Sleatten	11	Q
Claassen et Maasdam, 1995	1995	Pays-Bas	Oude Venen, Izakswiid	26	Q
Claassen et Clewits, 1995	1995	Pays-Bas	Lac Sondelerleien	27	Q
Van Berkum <i>et al.</i> 1995	1995	Pays-Bas	Lac Duinigermeer	30	Q
Van Scheppingen 1997	1997	Pays-Bas	Lac Boschkreek	3	Q
Barten 1997	1997	Pays-Bas	Lac Waay	4	Q
Torenbeek et De Vries, 1997	1997	Pays-Bas	Lac Zuidlaardermeer	75	Q
Scheffer-Ligtermoet 1997	1997	Pays-Bas	Lac Hollands Ankeveense Plas	92	Q
Veeningen 1997	1997	Pays-Bas	Lac Nanneviid	100	Q
Meijer et Hosper, 1997	1997	Pays-Bas	Lac Wolderwijd	2650	Q
Benndorf <i>et al.</i> 1988	1988	Allemagne	Réservoir Bautzen	533	Q
Kasprzak <i>et al.</i> 1995	1995	Allemagne	Lac Haussee	136	Q
Prejs 1997	1997	Pologne	Lac Wirbel	11	Q
Goldyn <i>et al.</i> 1997	1997	Pologne	Réservoir Maltanski	64	Q
Annadotter <i>et al.</i> 1999	1999	Suisse	Lac Finjasjøn	1000	Q
Pekkarinen 1990	1990	Finlande	Lac Tuusulanjärvi	595	Q
Horppila et Kairesalo, 1990	1990	Finlande	Bassin Enonselkä, lac Vesijärvi	2600	Q
Sammalkorpi <i>et al.</i> 1995	1995	Finlande	Baie Paimela, Lac Vesijärvi	390	Q
Lempinen 1998	1998	Finlande	Lac Enäjärvi	508	Q
Sarvala 1998	1998	Finlande	Lac Koyliönjärvi	1250	Q

Reinertsen <i>et al.</i> 1990	1990	Norvège	Lac Haugatjern	9.1	Q
Koksvik et Reinertsen, 1991	1991	Norvège	Lac Vikvatn	460	Q
Reinertsen <i>et al.</i> 1997	1997	Norvège	Lac Asklundvatn		Q
Giles 1992	1992	Royaume-Uni	Lac Great Linford	37	C
Perrow <i>et al.</i> 1997	1997	Royaume-Uni	Lac Ormsby Broad	54	Q
Shapiro et Wright, 1984	1984	Etats-Unis	Lac Round		Q
Carpenter <i>et al.</i> 1993	1993	Etats-Unis	Lac Mendota	4000	Q, P
Hanson et Butler, 1994	1994	Etats-Unis	Lac Christina	1619	Q
Beaver <i>et al.</i> 1994	1994	Etats-Unis	Lac Denham	104	Q
Noonan 1998	1998	Etats-Unis	Lac Como	29	Q

Note : Q=qualité de l'eau, P=pêcheries, C=conservation.

TABLEAU 1.2

Études portant sur le retrait massif de poissons dans le but d'obtenir une réduction de la compétition interspécifique, ainsi que des effets positifs sur la faune ichtyenne résidente. Le plan d'eau, la superficie, la profondeur moyenne, la durée du retrait, le pourcentage de la biomasse retirée, ainsi que les effets sur les espèces retirées et résidentes sont indiqués.

Étude	Plan d'eau	Super. (ha)	P moy. (m)	T (années)	% retrait	Effets (espèces retirées)				Effets (espèces résidentes)			
						N	B	F	R	N	B	F	R
Rose et Moen 1952	Lac East Okoboji	560	7.8	12	83	-	-	+	+	/			+
Johnson 1977	Lac Wilson	245	6.6	1	85	-	-	+	+	/			+
Schneider et Crowe 1980	Lac Big Bear			4	90			+	+			+	+
Kirk <i>et al.</i> 1986	Lac Chambers County Public Fishing	74.5	4.5	1	100			+	+	+	+	+	+
Hayes <i>et al.</i> 1992	Lac Douglas	38.1	4.7	1	80	-	/	-	-	+			+
Brodeur <i>et al.</i> 2001	Lac Mastigou	177	7	3	71.5	-	-	+	/	/	/	+	+
	Lac Claudette	110	4.1	3	36.3	-	/	+	/	/	/	-	+
	Lac Rimouski	114	4.4	3	18	-	/	+	+	/	/	/	+
	Lac Des Iles	347	12	3	NS	/	/	/	/	/	/	/	/
	Lac Cinq Doigts	615	8.9	3	45	-	/	/	-	/	/	/	/
	Lac Mastigou	177	7	7	65.5	-	-	+	/	/	/	+	+
St-Laurent 2002	Lac Claudette	110	4.1	7	95.9	-	/	/	/	/	/	+	+
	Lac Rimouski	114	4.4	5	46.3	/	/	+	+	/	/	/	+
	Lac Des Iles	347	12	6	63.5	/	/	/	-	/	/	/	+
	Lac Cinq Doigts	615	8.9	5	47.7	/	/	/	+	/	/	/	/
	Klemetsen <i>et al.</i> 2002	Lac Takvatn	1500	80	5	90	-	+	+	+	/		+

Note : Abréviations : Super. : superficie; P moy. : profondeur moyenne; T : durée du retrait; % retrait : % de la biomasse retirée; N : abondance; B : biomasse; F : fécondité; R : recrutement; + : augmentation, - : diminution, / : aucun changement.

retrait massif d'une espèce indésirable se traduit souvent par des réponses compensatoires au niveau de la croissance, du recrutement, de la biomasse, de l'abondance et de la structure de la population et ce, tant chez l'espèce visée par le retrait massif que chez les autres espèces de la communauté ichtyenne (St-Laurent 2002). Le tableau 1.2 fait la synthèse des différentes réponses compensatoires observées dans huit études portant sur le retrait massif d'espèces non désirables.

Diminution de la compétition intraspécifique

La croissance des poissons peut être contrôlée de façon densité-dépendante par la disponibilité des ressources alimentaires. La diminution de la densité des compétiteurs suivant un retrait massif permet aux individus d'avoir accès à une plus grande quantité de nourriture, ce qui se traduit généralement par une augmentation de l'allocation d'énergie allouée à la croissance. De plus, il est connu que la croissance individuelle des poissons varie de façon inverse à la densité de la population (Backiel et LeCren 1967). En effet, à faible densité, la réduction de l'énergie investie dans la recherche de proies alliée à l'augmentation de la disponibilité de nourriture pourrait présenter un effet synergique sur la croissance (Hanson et Leggett 1986).

Plusieurs études visant à augmenter la productivité de plans d'eau ou à stimuler la croissance de populations naines ont fait état des effets de la diminution de la compétition intraspécifique sur la croissance des poissons (Healey 1980; Jensen 1981; Donald et Alger 1989; Amundsen *et al.* 1993). Par exemple, le retrait massif a permis d'augmenter la croissance d'une population naine d'omble de fontaine (Donald et Alger 1989). Le même phénomène d'augmentation de croissance a été observé chez une population de meuniers noirs après deux ans de retrait massif dans un plan d'eau du Michigan (Hayes *et al.* 1992).

Les résultats de plusieurs études suggèrent aussi que la croissance des plus jeunes individus est en partie contrôlée par les individus plus âgés (Grice 1957; Backiel et LeCren 1967; Johnson 1976). Le retrait massif des plus grandes classes d'âge se traduit

généralement par une augmentation de la croissance des plus petites classes d'âge. Brodeur *et al.* (2001) ont observé ce phénomène chez les meuniers noirs après trois ans de retrait massif.

Comme pour la croissance, le relâchement de la compétition intraspécifique peut se traduire par une augmentation de la fécondité ou une diminution de l'âge à maturité chez les poissons (Burrough et Kennedy 1979, Buissières *et al.* 1998). La diminution de la compétition intraspécifique se traduirait par une augmentation de l'énergie allouée au recrutement chez les populations où la croissance et la survie des juvéniles est régie par les individus matures plus âgés (Grice 1957; Backiel et LeCren 1967; Amundsen *et al.* 1993). Plusieurs études ont fait état de ce phénomène suite à l'exploitation intensive d'une espèce cible (Rose et Moen 1952; Johnson 1977; Schneider et Crowe 1980; Brodeur *et al.* 2001; St-Laurent 2002; Klemetsen *et al.* 2002). Dans le tableau 1.2, on observe une augmentation du recrutement suite à la diminution de la compétition intraspécifique dans près de la moitié des plans d'eau étudiés. Dans certains cas, l'augmentation de la fécondité et la diminution de l'âge à maturité constituent des mécanismes compensatoires au niveau du recrutement qui permettent à l'espèce cible de ré-atteindre sa densité initiale après seulement quelques années. (Johnson 1977; Schneider et Crowe 1980).

Dans certains cas, la diminution de la compétition intraspécifique n'induit pas une réponse compensatoire au niveau du recrutement. Selon Scidmore et Woods (1961), lorsque le retrait massif est effectué sur les zones de fraie de manière efficace, en retirant les géniteurs et tuant les larves, aucune réponse compensatoire ne devrait être observée au niveau du recrutement chez les espèces visées par le retrait massif. D'un autre côté, plusieurs chercheurs ont observé que le temps de réponse d'une population de poisson peut être relié à l'importance de la diminution de densité (Johnson 1977; Schneider et Crowe 1980; Healey 1980). Un retrait massif intensif ou au contraire, un retrait massif résultant seulement en une faible diminution de la densité de poissons, pourrait donc expliquer la tendance à ne pas observer de réponse compensatoire au niveau du recrutement immédiatement après le retrait massif de l'espèce visée.

La diminution de la compétition intraspécifique induit généralement une augmentation de l'énergie investie dans la croissance et le recrutement par rapport à la survie. L'augmentation de la croissance provoque un déplacement des tailles vers les classes les plus élevées et le surplus d'énergie investi dans le recrutement se traduit par un déplacement de la composition en âge en faveur des juvéniles, puisque les cohortes les plus âgées sont récoltées (Donald et Alger 1989; Amundsen *et al.* 1993). La diminution de la compétition intraspécifique a donc généralement un impact sur la structure des populations de poissons visées.

La diminution de la compétition intraspécifique induit également des réponses compensatoires au niveau de l'abondance et de la biomasse de l'espèce cible. Au tableau 1.2, on remarque qu'après quelques années de retrait intensif les captures par unité d'effort (CPUE) de même que la biomasse par unité d'effort (BPUE) des espèces visées par le retrait massif ont tendance à diminuer. Toutefois, puisque les ressources rendues disponibles sont susceptibles d'être utilisées par l'espèce retirée, il est possible que les valeurs de CPUE et de BPUE reviennent au niveau initial dans un délai relativement court (Hanson et Leggett 1986; Colby *et al.* 1987). Ce phénomène peut être amplifié lorsque le retrait massif n'est pas assez intense (Johnson 1977).

Diminution de la compétition interspécifique

Plusieurs études ont démontré que la présence d'une espèce compétitrice peut affecter de manière significative la croissance d'une espèce cible de poisson (Grice 1957; Jonhson 1977; Schneider et Crowe 1980; Hanson et Leggett 1986; Brodeur *et al.* 2001). En réponse à une augmentation de la compétition interspécifique, une espèce peut être contrainte de délaisser sa diète habituelle pour d'autres ressources alimentaires moins profitables (Magnan 1988, Tremblay et Magnan 1991; Persson et Hansson 1999). Par contre, lorsque l'espèce la plus performante au niveau de la compétition est une espèce spécialiste ou que le recouvrement des niches alimentaires est faible entre les deux espèces, la pression de compétition résultante est relativement faible et n'a que peu ou pas d'effets sur la croissance (Colby *et al.* 1987).

La diminution de la compétition interspécifique résultant du retrait massif des espèces indésirables présente donc des effets compensatoires très variables en ce qui a trait à la croissance. Alors que plusieurs études démontrent l'absence de changement ou même une légère diminution au niveau de la croissance des espèces cibles suite au retrait massif d'espèces indésirables (Grice 1957; Horel et Huish 1960), d'autres comme Riel (1964), Johnson (1977), Brodeur *et al.* (2001) ont noté une augmentation du taux de croissance des espèces cibles suite aux opérations de retrait massif. La variabilité des résultats obtenus peut être expliquée par plusieurs facteurs. D'abord, la réponse compensatoire de l'espèce cible, de même que celle de l'espèce compétitrice, peut être mise en relation avec l'intensité du retrait massif (Grice 1957; Meronek *et al.* 1996). Lorsque celui-ci est de faible intensité, on observe généralement une augmentation du recrutement de l'espèce indésirable, ce qui ne permet pas à l'espèce cible de s'approprier les ressources alimentaires rendues disponibles. De plus, certaines adaptations morphologiques et physiologiques des espèces compétitrices indésirables peuvent faire en sorte qu'elles ont une capacité accrue à s'accaparer une niche laissée vacante (Colby *et al.* 1987; Tremblay et Magnan 1991; Hayes *et al.* 1992). Finalement, un certain délai peut être remarqué entre les opérations de retrait massif d'une espèce et la réponse compensatoire des espèces cibles. Ce délai correspond au temps requis par le zoobenthos pour augmenter en abondance suite au relâchement de la pression de prédation par les espèces compétitrices indésirables (Hayes *et al.* 1992).

Une diminution de la compétition interspécifique peut induire une augmentation dans le recrutement via une augmentation de la fécondité ou encore une diminution de la taille à maturité (Backiel et LeCren 1967). Dans le tableau 1.2, on remarque que pour toutes les études présentées, une augmentation du recrutement chez les espèces résidantes est notée à l'exception de trois plans d'eau où l'intensité du retrait est soit non-défini, soit relativement faible. Cette absence de changement dans le niveau de recrutement pourrait être expliquée par une réponse compensatoire très forte au niveau du recrutement chez l'espèce indésirable retirée, si elle est en mesure de s'accaparer plus rapidement la niche trophique vacante (Colby *et al.* 1987).

Les réponses compensatoires observées chez les espèces cibles suite à la diminution de la compétition interspécifique résultant du retrait massif des espèces indésirables contribuent à modifier la structure de ces populations. L'augmentation du recrutement et de la survie des juvéniles tend à faire augmenter la proportion des jeunes individus, donc des petites classes de tailles, alors que l'augmentation de la croissance permet d'augmenter la proportion des plus grandes classes de taille (Rose et Moen 1952; Hayes *et al.* 1992). St-Laurent (2002) a en effet noté une augmentation de la proportion des ombles de fontaine 1+ et 2+ dans les lacs étudiés, après cinq ou six ans de retrait massif du meunier noir. Une diminution de l'âge à maturité constitue une autre réponse compensatoire observée suite à la diminution de la compétition interspécifique (Brodeur *et al.* 2001) et pourrait être considérée comme un mécanisme compensatoire visant à augmenter la valeur adaptative (angl. : fitness) des individus (Tallman et Saurette 1996). L'augmentation de la croissance, de la survie et du recrutement permet aussi d'accroître la biomasse totale et l'abondance des espèces cibles (Rose et Moen 1952; Riel 1964; Schneider et Crowe 1980). Cependant, les réponses compensatoires des espèces indésirables ciblées par le retrait massif peuvent parfois estomper celles des espèces cibles (Colby *et al.* 1987).

1.2.3 Introduction d'espèces non-résidentes

Plusieurs activités économiques et humaines telles que l'agriculture, l'aquaculture, les loisirs et le transport contribuent grandement, de façon intentionnelle ou non, à l'introduction et à la dispersion des espèces au-delà de leurs habitats naturels (Kolar et Lodge 2001). Par conséquent, la faune et la flore des estuaires et des écosystèmes d'eau douce est en train de changer de plus en plus rapidement et ce, à l'échelle mondiale (Moyle et Light 1996; Ruiz *et al.* 1997; Gurevitch et Padilla 2004). Deux des principales préoccupations actuelles sont l'extinction des espèces indigènes et la perte de biodiversité pouvant résulter de l'invasion par des espèces non-indigènes (Gurevitch et Padilla 2004).

L'introduction d'organismes non-indigènes dans les écosystèmes aquatiques est souvent associée à l'extirpation ou l'extinction des organismes indigènes via la prédation, la transmission de maladies, la compétition, la modification d'habitats ou l'hybridation (Rahel 2002). Un exemple frappant est celui de l'élimination de plus de deux cent espèces de cichlidés suite à l'introduction de la perche du Nil (*Lates nilotica*) dans le lac Victoria, en Afrique (Moyle et Light 1996). La dispersion des espèces au-delà des limites de leur distribution naturelle entraîne une homogénéisation des espèces, c'est-à-dire une réduction des différences régionales au niveau de la faune et de la flore (Rahel 2000).

On qualifie d'effet "Frankenstein" le résultat des introductions volontaires puisque la plupart des introductions ont des effets inattendus et généralement négatifs (Moyle et Light 1996). Depuis les années 1980, on compte un nombre croissant d'invasions par les espèces non-indigènes. Selon Carlton (1996), cette augmentation du taux d'invasion serait authentique et non simplement le résultat d'un intérêt accru envers ce problème. Bien que certains chercheurs doutent de l'importance attribuée aux espèces non-indigènes dans l'extinction des espèces indigènes (Gurevitch et Padilla 2004), on ne peut nier que l'introduction de celles-ci dans les écosystèmes aquatiques pose de sérieux problèmes. À chaque année, les espèces non-indigènes causent des dommages à l'environnement et des pertes économiques dépassant 137 milliards de dollars aux États-Unis (Kolar et Lodge 2001).

1.2.3.1 Processus d'invasion

En général, le terme invasion est défini comme étant l'expansion géographique d'une espèce dans une région où elle n'était pas présente auparavant. L'invasion d'une espèce peut être le résultat de changements climatiques ou tectoniques, de même que d'une introduction par les humains (Vermeij 1996).

Étapes d'invasion

Selon Vermeij (1996), Williamson et Fitter (1996), Kolar et Lodge (2001, 2002), l'invasion d'une espèce est un processus complexe qui comprend plusieurs étapes, notamment le transport, l'introduction, l'établissement, la diffusion et l'intégration. Les deux premières étapes sont souvent difficiles à étudier puisqu'elles sont transitoires et rarement documentées (Marchetti *et al.* 2004). Il est cependant important de bien définir chacune des étapes du processus d'invasion, parce qu'en plus de varier selon les auteurs, plusieurs facteurs sont susceptibles d'influencer le succès ou l'échec de l'invasion (Kolar et Lodge 2001; Dunham *et al.* 2002, Gido *et al.* 2004).

Le transport est généralement défini comme étant le mouvement d'une espèce entre son lieu d'origine et une région située au-delà de sa distribution naturelle (Vermeij 1996). Ce mouvement peut se produire de façon naturelle ou par l'entremise des humains. L'introduction fait référence à la présence d'une espèce dans une région au-delà de sa distribution naturelle, sans que cette dernière soit contrôlée ou en captivité (Williamson et Fitter 1996b; IUCN 2002). Tout comme pour le transport, l'introduction peut se faire de façon naturelle ou par l'entremise des humains. De plus, l'introduction par les humains peut être volontaire ou accidentelle. L'établissement d'une espèce introduite est déterminé par la façon dont une population se maintient à un certain niveau. Une espèce est établie lorsqu'elle possède au moins une population qui persiste dans le milieu grâce à de la reproduction locale et du recrutement (Vermeij 1996; Williamson et Fitter 1996b; EPA 2001). Il est parfois difficile de déterminer l'établissement d'une espèce car il arrive que certaines populations persistent dans un milieu grâce à des invasions répétées, sans toutefois qu'il y ait reproduction ou recrutement (Vermeij 1996). La diffusion d'une espèce introduite représente le mouvement de cette espèce vers d'autres régions, après son arrivée et son établissement dans un endroit donné. De nombreux modèles ont été développés pour tenter de prédire la diffusion des espèces introduites (Hastings 1996). L'intégration d'une espèce se fait lorsque, après avoir forgé des liens écologiques avec les autres espèces présentes dans l'écosystème envahi, l'évolution a lieu. C'est un processus par lequel les espèces

indigènes et non-indigènes sont liées ensemble de façon écologique et évolutive (Vermeij 1996).

Mécanismes d'invasion

Plusieurs auteurs s'entendent pour dire que si les circonstances sont favorables, toute espèce peut envahir un nouveau milieu et tout milieu peut être envahi (Moyle et Light 1996). Ces énoncés ne sont cependant pas très utiles, particulièrement lorsqu'il s'agit de développer des stratégies de gestion pour empêcher ou limiter les invasions d'espèces non-indigènes (Marchetti *et al.* 2004). Il est donc important de connaître les différents facteurs pouvant influencer le succès du processus d'invasion et ce, pour chacune des étapes le composant.

À cet effet, les étapes du transport et de la dispersion peuvent être regroupées ensemble puisque les facteurs influençant ces dernières sont généralement les mêmes. Il est possible de classer en deux catégories les différents moyens utilisés par les espèces non-indigènes pour se déplacer d'un endroit à un autre. La première catégorie regroupe les vecteurs naturels de dispersion. Les courants marins, le vent et la dispersion par les animaux font partie de cette catégorie (Vermeij 1996; Center for Research on Introduced Marine Pests (CRIMP) 2000). On y retrouve aussi des moyens comme la locomotion active (la marche, la nage ou le vol) à travers des barrières disparues ou désuètes ainsi que des événements accidentels, tel que l'attachement d'un organisme à un objet qui dérive (Vermeij 1996). D'un autre côté, plusieurs activités humaines favorisent aussi la dispersion des espèces non-indigènes. Le transport de produits agricoles et de récoltes, de gibier, de terre, de laine, ainsi que de plantes et d'animaux destinés à l'alimentation sont des moyens de dispersion relativement communs. De plus, la construction de structures flottantes ou permanentes, comme des bateaux, des avions ou des plate-formes de forage en mer, peut faciliter la dispersion des espèces en leur fournissant des refuges et en favorisant leur recrutement (Vermeij 1996). Si on considère plus spécifiquement les organismes aquatiques, le transport d'eau de lest (Angl. : ballast water) d'un port à l'autre constitue un des principaux vecteurs de dispersion des espèces non-indigènes

(CRIMP 2000; Wonham *et al.* 2000). D'autres voies de transport communes sont les canaux et les voies maritimes (Lacasse et Magnan 1994; Gido et Brown 1999) de même que les coques de bateaux qui servent de substrat pour l'attachement de plusieurs organismes. Finalement, certaines espèces non-indigènes sont importées de façon volontaire dans plusieurs pays à des fins de mariculture ou d'aquaculture (CRIMP 2000).

Les introductions d'espèces non-indigènes, tout comme le transport et la dispersion, peuvent se faire de façon naturelle ou par l'entremise des humains. Les introductions découlant de l'action humaine sont souvent involontaires. Par exemple, le déchargement de l'eau de lest des bateaux commerciaux à leur arrivée dans un nouveau port est responsable d'une grande proportion des nouvelles introductions d'espèces aquatiques dans les estuaires et ce, malgré les mesures de sécurité mises en place pour éviter ce problème (Wonham *et al.* 2000). Les bateaux passant de longues périodes de temps dans des estuaires envahis par des espèces non-indigènes ayant besoin d'un substrat solide pour s'établir sont aussi susceptibles d'introduire ces dernières dans de nouveaux milieux par la suite (CRIMP 2000). D'un autre côté, certaines introductions par les humains sont volontaires. On pense, par exemple, aux espèces utilisées pour le contrôle biologique ou celles exploitées par l'agriculture et l'aquaculture (Vermeij 1996; Gido et Brown 1999; Elvira et Almodovar 2001). Il arrive aussi que des espèces non-indigènes, importées dans un nouvel environnement mais restreintes à un habitat particulier et gardées sous contrôle, par exemple dans un jardin zoologique, s'échappent de cet endroit et envahissent un nouveau milieu (Gido et Brown 1999). Bien sûr, plusieurs espèces de poissons non-indigènes sont introduites volontairement dans de nouveaux écosystèmes dans le but d'augmenter le rendement de la pêche commerciale ou sportive (Gido et Brown 1999; Elvira et Almodovar 2001; Dunham *et al.* 2002). Finalement, certaines introductions d'espèces de poissons non-indigènes sont attribuables au déversement illégal de poissons appâts et de poissons d'aquarium dans les cours d'eau (Magnan 1988; Lacasse et Magnan 1994; Gido et Brown 1999; Elvira et Almodovar 2001; Dunham *et al.* 2002).

L'établissement d'une espèce introduite dans un nouveau milieu peut être facilité par divers mécanismes. Les espèces non-indigènes qui réussissent à s'établir dans un nouvel environnement sont souvent de meilleures compétitrices que les espèces indigènes. Elles arrivent à s'accaparer les ressources alimentaires disponibles, ce qui augmente leur survie et leur recrutement ainsi que le niveau de compétition interspécifique. De la même façon, si les espèces introduites sont des prédateurs plutôt que des proies, par rapport aux espèces déjà présentes dans le milieu, elles auront alors accès à une grande quantité de nourriture ce qui risque de favoriser leur survie et leur recrutement (Vermeij 1996; Dunham *et al.* 2002). De plus, il arrive souvent que les espèces non-indigènes introduites dans un milieu n'aient pas de prédateurs naturels dans ce milieu. Certaines conditions environnementales favorisent aussi les espèces non-indigènes. Les milieux perturbés par l'homme abritent généralement plusieurs espèces non-indigènes parce que ces dernières sont souvent des espèces généralistes pouvant tolérer des variations importantes dans les facteurs biotiques et abiotiques de leur environnement, ce qui leur permet de s'adapter facilement aux changements. De plus, si le milieu envahi par les espèces non-indigènes est très productif, cela peut favoriser un taux de croissance élevé et une meilleure fécondité (Vermeij 1996).

Plusieurs espèces introduites influencent l'abondance des espèces indigènes de façon plus ou moins importante, ce qui modifie les agents de sélection pour ces espèces. De plus, certaines études démontrent que lors d'une invasion aquatique ou terrestre, les espèces non-indigènes établissent des liens très rapidement avec de nouveaux hôtes ou parasites, ce qui tend à imposer de nouveaux régimes de sélection sur ces dernières. Dans certains cas, l'hybridation entre les espèces indigènes et non-indigènes est aussi une possibilité. Tous ces processus peuvent contribuer, de façon plus ou moins importante, à l'intégration d'une espèce non-indigène (Vermeij 1996).

Au Québec, le meunier noir a été introduit dans plusieurs lacs du bouclier laurentien entre les années 1940 et 1960 (Magnan 1988; Tremblay et Magnan 1991; Lacasse et Magnan 1992). L'introduction du meunier noir a été favorisée par la présence de nouvelles voies de migration résultant de l'activité humaine (irrigation, dragage,

activités hydroélectriques, etc.) de même que par son utilisation en tant que poisson appât par les pêcheurs sportifs. Le meunier noir est un important compétiteur de l'omble de fontaine (Magnan 1988; Tremblay et Magnan 1991; Lacasse et Magnan 1992, Venne et Magnan 1995), provoquant chez cette espèce un changement de niche alimentaire. L'intégration du meunier noir dans les lacs québécois a été rapide et efficace.

1.2.3.2 *Potentiel de colonisation*

Le besoin d'améliorer notre aptitude à prédire les conséquences des invasions et à comprendre les processus d'invasion a été mis en évidence par les coûts économiques et sociaux énormes causés par certaines invasions récentes ainsi que par le désir croissant de la population de freiner la perte de biodiversité et la difficulté accrue de la gestion des écosystèmes soumis à des invasions répétées (Moyle et Light 1996). La capacité de prédire le succès ou l'échec des invasions par les espèces non-indigènes est maintenant devenue presque une nécessité. Le succès de l'invasion d'un nouveau milieu par une espèce non-indigène dépend de divers facteurs biotiques et abiotiques caractérisant le nouvel environnement, de même que de certaines caractéristiques de l'espèce non-indigène comme sa taille, sa tolérance physiologique, sa variabilité génétique et sa stratégie de reproduction. Compte tenu de ces multiples variables, il est relativement difficile de développer des modèles prédictifs pour le succès d'invasion qui conviendrait à tous les groupes taxonomiques (Wonham *et al.* 2000). D'ailleurs, plusieurs chercheurs soutiennent qu'il est tout simplement impossible de prédire le succès d'invasion des espèces non-indigènes (Enserink 1999).

Malgré le fait que nous ne sommes actuellement pas capables de prédire le résultat d'invasions individuelles, l'élaboration de modèles statistiques et probabilistes du succès permettent de prendre de meilleures décisions au niveau de la gestion et de la conservation des espèces indigènes (Williamson et Fitter 1996b; Gido *et al.* 2004). En effet, plusieurs chercheurs sont en accord avec Gilpin (1990) qui prétend que l'étude des invasions devrait être statistique, caractérisant la probabilité des conséquences pour différentes catégories d'invasion. La règle des dix (Angl. : the tens rule) découle

directement de l'application de ce concept. Pour une grande variété d'organismes, à l'exception des plantes agricoles, des oiseaux hawaïiens, des insectes de contrôle biologique et des mammifères habitant sur une île, cette règle stipule qu'un dixième des espèces importées vont être introduites dans un nouveau milieu, qu'un dixième des espèces introduites vont s'établir dans ce nouveau milieu et qu'un dixième des espèces établies vont devenir des espèces nuisibles (Williamson et Brown 1986). Plusieurs autres règles et modèles ont été élaborés afin de tenter de prédire le succès d'invasion des espèces non-indigènes. Par exemple, l'étude de Meador *et al.* (2003) a permis de discerner certaines tendances au niveau de l'invasion des espèces non-indigènes de poissons aux États-Unis. Ces modèles prennent généralement en considération une grande quantité de facteurs susceptibles d'influencer le succès ou l'échec d'une invasion. Lors d'une étude regroupant les résultats de seize études, Kolar et Lodge (2001) ont identifié un total de 68 caractéristiques pour tenter de prédire le succès d'invasions. Malgré l'abondance des caractéristiques, certaines d'entre elles sont utilisées plus fréquemment que d'autres, notamment, le niveau trophique, la taille de l'habitat d'origine, les soins parentaux, la tolérance physiologique, la distance par rapport à l'habitat d'origine, le succès d'invasion antérieur, le recrutement (Angl. : propagule pressure), le nombre d'habitats envahis et l'abondance moyenne dans les habitats envahis (Marchetti *et al.* 2004).

1.2.4 Conclusion

Depuis plusieurs années, la biomanipulation est devenu un outil grandement utilisé dans la gestion des écosystèmes aquatiques (Mehner *et al.* 2002). Notamment, le retrait massif représente un outil potentiel pour l'amélioration combinée de la qualité de l'eau et des pêcheries (Lammens 1999; Mehner *et al.* 2001). Plusieurs études ont été menées dans le but d'évaluer l'impact du retrait massif d'une espèce compétitrice sur les autres espèces composant la communauté piscicole d'un plan d'eau (Tableaux 1.1 et 1.2). Les réponses compensatoires de l'espèce retirée de même que celles des espèces cibles sont relativement bien documentées. Toutefois, il apparaît que les effets de la biomanipulation peuvent être assez variables. Le succès du retrait massif semble

dépendre de plusieurs facteurs intrinsèques et extrinsèques à l'écosystème (Meronek *et al.* 1996). Dans le cas du meunier noir, une espèce introduite dans plusieurs lacs du bouclier laurentien (Magnan 1988; Tremblay et Magnan 1991; Lacasse et Magnan 1992), les opérations de retrait massif ont permis de réduire l'abondance de cette espèce de plus de 80% (Brodeur *et al.* 2001; St-Laurent 2002).

Cependant, malgré un intérêt croissant envers cet outil de gestion des écosystèmes, très peu d'études ont évalué l'effet d'un arrêt de la biomanipulation sur les espèces envahissantes. Dans cette optique, mon projet contribuera à l'avancement des connaissances dans le domaine de l'écologie aquatique puisqu'il s'est intéressé à un suivi à long terme du retrait massif du meunier noir dans cinq lacs du bouclier laurentien et à l'arrêt de cette biomanipulation dans deux de ces lacs.

L'invasion par les espèces non-indigènes est un sujet d'actualité qui préoccupe de plus en plus de scientifiques et gestionnaires de la faune. Bien que certains chercheurs doutent de l'importance attribuée aux espèces non-indigènes dans l'extinction des espèces indigènes (Gurevitch et Padilla 2004), l'introduction de celles-ci dans les écosystèmes aquatiques pose néanmoins de sérieux problèmes. C'est par l'étude des processus et des mécanismes d'invasion, de même que par l'élaboration de modèles et de tendances permettant de prédire le succès d'invasion que nous arriverons à prendre de meilleures décisions au niveau de la gestion et de la conservation des espèces indigènes (Williamson et Fitter 1996b; Gido *et al.* 2004).

1.3 BIBLIOGRAPHIE

- Amundsen, P.-A., Klemetsen, A., Grotnes, P. E. (1993) Rehabilitation of a stunted population of arctic char by intensive fishing. *N. Am. J. Fish. Manag.* 13 : 483-491.
- Angeler, D. G., Chow-Fraser, P., Hanson, M. A., Sanchez-Carrillo, S., Zimmer, K. D. (2003) Biomanipulation : a useful tool for freshwater wetland mitigation? *Freshwater Biol.* 48 : 2203-2213.
- Backiel, T., LeCren, E. D. (1967) Some density relationships for fish population parameters. Dans S.D. Gerking (e.d.) *Ecology of freshwater fish production*. John Wiley & Sons, Toronto, pp. 279-302.
- Brodeur, P., Magnan, P., Legault, M. (2001). Response of fish communities to different levels of white sucker (*Catostomus commersoni*) biomanipulation in five temperate lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 58 : 1998-2010.
- Buissières, D., Gagnon, M. M., Dodson, J., Hodson, P. V. (1998) Does annual variation in growth and sexual maturation of white sucker (*Catostomus commersoni*) confound comparisons between pulp mill contaminated and reference rivers? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1068-1077.
- Burrough, R. J., Kennedy, C. R. (1979) The occurrence and natural alleviation of stunting in a population of roach, *Rutilus rutilus* (L.). *J. Fish Biol.* 15: 93-109.
- Carlton, J. T. 1996. Pattern, process, and prediction in marine invasion ecology. *Biological Conservation* 78 : 97-106.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., Hodgson, J. R. (1985) Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35 : 634-639.
- Chen, Y., Harvey, H. H. (1995) Growth, abundance, and food supply of white sucker. *Trans. Am. Fish. Soc.* 124 : 262-271.

Colby, P. J., Ryan, P. A., Schupp, D. H., Serns, S. L. (1987) Interactions in north-temperate lake fish communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44 : 104-128.

CRIMP – Center for Research on Introduced Marine Pests. 2000. Marine pest information sheet : Introduction mechanisms for exotic marine species. http://www.marine.csiro.au/crimp/Reports/Infosht1_Introvectors_A3S.pdf

Donald, D. B., Alger, D. J. (1989) Evaluation of exploitation as a means of improving growth in a stunted population of brook trout. *N. Am. J. Fish. Manag.* 9 : 177-183.

Dunham, J. B., Adams, S. B., Schroeter, R. E., Novinger, D. C. (2002) Alien invasions in aquatic ecosystems : Toward an understanding of brook trout invasions and potential impacts on inland cutthroat trout in western North America. *Rev. Fish Biol. Fish.* 12 : 373-391.

Elvira, B., Almodovar, A. (2001) Freshwater fish introductions in Spain : facts and figures at the beginning of the 21st century. *J. Fish Biol.* 59 : 323-331.

Enserink, M. (1999). Biological invaders sweep in. *Science* 285 : 1834-1836.

EPA – United States Environmental Protection Agency. (2001)
<http://www.epa.gov/gmpo/nonindig.html> Aquatic nuisance species, Annual report, 2001. <http://www.epa.gov/gmpo/2001annualreportfinal.pdf>

Gido, K. B., Brown, J. H. (1999) Invasions of North America drainages by alien fish species. *Freshwater Biol.* 42 : 387-399.

Gido, K. B., Schaefer, J. F., Pigg, J. (2004) Patterns of fish invasions in the Great Plains of North America. *Biological Conservation* 118 : 121-131.

Gilpin, M. (1990) Ecological prediction. *Science* 248 : 88-89.

Grice, F. (1957) Effect of removal of panfish and trashfish by fyke nets upon fish populations of some Massachusetts ponds. *Trans. Am. Fish. Soc.* 87 : 108-115.

Gurevitch, J., Padilla, D. K. (2004) Are invasive species a major cause of extinctions? TRENDS Ecol. Evol. 19: 470-474.

Hanson, J. M., Leggett, W. C. (1986) Effects of competition between two freshwater fishes on prey consumption and abundance. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43 : 1363-1372.

Hansson, L. A., Johansson, L., Persson, L. (1987) Effects of fish grazing on nutrient release and succession of primary producers. Limnology and Oceanography 32 : 723-729.

Hansson, L.-A., Annadotter, H., Bergman, E., Hamrin, S. F., Jeppesen, E., Kairesalo, T., Luokkanen, E., Nilsson, P.-A., Sondergaard, M., Strand, J. (1998) Biomanipulation as an application of food-chain theory : constraints, synthesis, and recommendations for temperate lakes. Ecosystems 1 : 558-574.

Hastings, A. (1996) Models of spatial spread : a synthesis. Biological Conservation 78 : 143-148.

Hayes, D. B., Taylor, W. W., Schneider, J. C. (1992) Response of yellow perch and the benthic invertebrate community to a reduction in the abundance of white suckers. Trans. Am. Fish. Soc. 121 : 36-53.

Healey, M. C. (1980) Growth and recruitment in experimentally exploited lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) populations. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37 : 255-267.

Horel, G., Huish, M. T. (1960) The effects of fish removal and other factors upon remaining fish populations at Lake Trafford, Florida. The Progressive Fish-Culturist 22 : 73-76.

Horppila, J., Kairesalo, T. (1990) A fading recovery : the role of roach (*Rutilus rutilus* L.) in maintaining high algal productivity and biomass in Lake Vesijärvi, southern Finland. Hydrobiologia 200/201 : 153-165.

Horppila, J., Kairesalo, T. (1992) Impacts of bleak (*Alburnus alburnus* L.) and roach (*Rutilus rutilus* L.) on water quality, sedimentation and internal nutrient loading. Hydrobiologia 234/244 : 323-331.

IUCN – The World Conservation Union. 2002. Policy recommendations papers for sixth meeting of the conference of the parties to the Convention on Biological Diversity (COP6). The Hague, Netherlands. 7-19. <http://www.iucn.org/themes/pbia/wl/docs/biodiversity/cop6/invasives.doc>

Jacobsen, L., Berg, S., Skov, C. (2004) Management of lake fish populations and lake fisheries in Denmark : history and current status. *Fish. Manag. Ecol.* 11 : 219-224.

Jensen, A. L. (1981) Population regulation in lake whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill). *J. Fish Biol.* 19 : 557-573.

Johnson, L. (1976) Ecology of arctic populations of lake trout, *Salvelinus namaycush*, lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, Arctic charr, *S. alpinus*, and associated species in unexploited lakes in the canadian Northwest Territories. *J. Fish. Res. Board Can.* 33 :2459-2488.

Johnson, F. H. (1977) Responses of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and yellow perch (*Perca flavescens*) populations to removal of white sucker (*Catostomus commersoni*) from a Minnesota lake, 1966. *J. Fish. Res. Board Can.* 34 : 1633-1642.

Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Grotnes, P. E., Knudsen, R., Kristoffersen, R., Svenning, M.-A. (2002) Takvatn through 20 years : long-term effects of an experimental mass removal of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*, from a subarctic lake. *Environ. Biol. Fish.* 64 : 39-47.

Kolar, C. S., Lodge, D. M. (2001) Progress in invasion biology : predicting invaders. *TRENDS Ecol. Evol.* 16 : 199-204.

Kolar, C. S., Lodge, D. M. (2002) Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science* 298 : 1233-1236.

Lacasse, S., Magnan, P. (1992) Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the laurentian shield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49 : 1001-1009.

Lacasse, S., Magnan, P. (1994) Distribution post-glacielle des poissons dans le bassin hydrographique du fleuve Saint-Laurent; impact des interventions humaines. Université du Québec à Trois-Rivières, pour le ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec. Rapport Technique. 69 pp.

Lammens, E. H. R. R. (1999) The central role of fish in lake restoration and management. *Hydrobiologia* 395/396 : 191-198.

Lammens, E. H. R. R. (2001) Consequences of biomanipulation for fish and fisheries. FAO Fisheries Circular No. 952. 23 p.

Magnan, P. (1988) Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species : ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45 : 999-1009.

Magnan, P., Lapointe, M., East, P. (1998) Guide de contrôle intégré du meunier noir dans les lacs à omble de fontaine. Document préparé par l'Université du Québec à Trois-Rivières pour le Ministère de l'Environnement et de la Faune et la Fondation de la Faune du Québec.

Magnan, P., Proulx, R., Plante, M. (2005) Integrating the effects of fish exploitation and interspecific competition into current life history theories : an example with lacustrine brook trout (*Salvelinus fontinalis*) populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 62 : 747-757.

Marchetti, M. P., Moyle, P. B., Levine, R. (2004) Alien fishes in California watersheds : characteristics of successful and failed invaders. *Ecological Applications* 14 : 587-596.

Meador, M. R., Brown, L. R., Short, T. (2003) Relations between introduced fish and environmental conditions at large geographic scales. *Ecological Indicators* 3 : 81-92.

Mehner, T., Kasprzak, P., Wysujack, K., Laude, U., Koschel, R. (2001) Restoration of a stratified lake (Feldberger Hausee, Germany) by a combination of nutrient load reduction and long-term biomanipulation. *Int. Rev. Hydrobiol.* 86 : 253-265.

- Mehner, T., Benndorf, J., Kasprzak, P., Koschel, R. (2002) Biomanipulation of lake ecosystems : successful applications and expanding complexity in the underlying science. *Freshwater Biol.* 47 : 2453-2465.
- Mehner, T., Arlinghaus, R., Berg, S., Dörner, H., Jacobsen, L., Kasprzak, P., Koschel, R., Schulze, T., Skov, C., Wolter, C., Wysujack, K. (2004) How to link biomanipulation and sustainable fisheries management : a step-by-step guideline for lakes of the European temperate zone. *Fish. Manag. Ecol.* 11 : 261-275.
- Meijer, M.-L., Boois, I., Scheffer, M., Portielje, R., Hosper, H. (1999) Biomanipulation in shallow lakes in The Netherlands : an evaluation of 18 case studies. *Hydrobiologia* 408/409 : 13-30.
- Meronek, T. G., Bouchard, P. M., Buckner, E. R., Burri, T. M., Demmerly, K. K., Hatleli, D. C., Klumb, R. A., Schmidt, S. H., Coble, D. W. (1996) A review of fish control projects. *N. Am. J. Fish. Manag.* 16 :63-74.
- Moyle, P. B., Light, T. (1996) Biological invasions of fresh water : empirical rules and assembly theory. *Biological Conservation* 78 : 149-161.
- Peches et Océans Canada, 2000. <http://www.dfo-mpo.gc.ca/index.htm> Service des statistiques, L'Enquête de 2000 sur la pêche récréative au Canada, http://www.dfo-mpo.gc.ca/communic/statistics/recreational/canada/2000/index_f.htm .
- Persson, A., Hansson, L. A. (1999) Diet shift in fish following competition release. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56 : 70-78.
- Rahel, F. J. (2000) Homogenization of fish faunas across the United States. *Science* 288 : 854-856.
- Rahel, F. J. (2002) Homogenization of freshwater faunas. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 33 : 291-315.
- Riel, A. D. (1964) The control of an overpopulation of yellow perch in Bow Lake, Stafford, New Hampshire. New Hampshire Fish and Game Department, Concord. 9p.

Rose, E. T., Moen, T. (1952) The increase in game-fish populations in East Okoboji Lake, Iowa, following intensive removal of rough fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 82 : 104-114.

Ruiz, G. M., Carlton, J. T., Grosholz, E. D., Hines, A. H. (1997) Global invasions of marine and estuarine habitats by non-indigenous species : mechanisms, extent, and consequences. *American Zoologist* 37 : 621-632.

Schneider, J. C., Crowe, W. R. (1980) Effect of sucker removal on fish and fishing at Big Bear Lake. Michigan Department of Natural Resources Fisheries Division, Fish. Res. Rep. No. 1887.

Scidmore, W. J., Woods, D. E. (1961) Changes in the fish populations of four southern Minnesota lakes subjected to rough fish removal. Minnesota Department of Conservation, Fish and Game Investigation report, no. 238. 19 p.

Shapiro, J. V., Lamarra, V., Lynch, M. (1975) Biomanipulation : an ecosystem approach to lake restoration. Limnology Research Center, University of Minnesota, 143 : 1-32.

Shapiro, J. V., Wright, D. I. (1984) Lake restoration by biomanipulation. *Freshwater Biol.* 14 : 371-383.

Søndergaard, M., Jeppesen, E., Jensen, J. P., Lauridsen, T. (2000) Lake restoration in Denmark. *Lakes and Reservoirs : Research and Management* 5 : 151-159.

St-Laurent, M.-H. (2002) Impacts de cinq à sept ans de biomanipulation du meunier noir (*Catostomus commersoni*) sur les communautés piscicoles de cinq lacs du Québec. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Trois-Rivières.

Tallman, R. F., Saurette, F., Thera, T. (1996) Migration and life history variations in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Ecoscience* 3: 33-41.

Tremblay, S., Magnan, P. (1991) Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48 : 857-867.

- Venne, H., Magnan, P. (1995) The impact of intra- and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *J. Fish Biol.* 46 : 669-686.
- Vermeij, G. J. (1996) An agenda for invasion biology. *Biological Conservation* 78 : 3-9.
- Williamson, M. H., Brown, K. C. (1986) The analysis and modelling of British invasions. *Phil. Trans. Royal Soc. B* 314 : 505-522.
- Williamson, M. H., Fitter, A. (1996) The characters of successful invaders. *Biological Conservation* 78 : 163-170.
- Williamson, M. H., Fitter, A. (1996b) The varying success of invaders. *Ecology* 77 : 1661-1666.
- Wonham, M. J., Carlton, J. T., Ruiz, G. M., Smith, L. D. (2000) Fish and ships : relating dispersal frequency to success in biological invasions. *Marine Biol.* 136 : 1111-1121.

CHAPITRE II

RÉSUMÉ DÉTAILLÉ EN FRANÇAIS

BIOMANIPULATION DU MEUNIER NOIR (*CATOSTOMUS COMMERSONI*) DANS TROIS LACS DU BOUCLIER CANADIEN: EFFETS DE LA COMPÉTITION INTRA- ET INTERSPÉCIFIQUE SUR LES TRAITS DU CYCLE VITAL DES POPULATIONS DE POISSONS

2.1 INTRODUCTION

Originalement développé par Shapiro et al. (1975), le concept de biomanipulation a été utilisé pour améliorer la qualité de l'eau (Jorgensen and de Bernardi 1998), pour étudier les interactions trophiques dans les lacs d'eau douce à l'aide de retraits ou d'introductions de poissons (Carpenter et al. 1985; Elser et al. 1995), de même que pour restaurer des populations naines de poissons (Langeland 1986; Donald and Alger 1989; Amundsen et al. 1993). Au cours des dernières années, ce concept est devenu un outil important pour la gestion des écosystèmes aquatiques (Mehner et al. 2002; Angeler et al. 2003; Jacobsen et al. 2004). En particulier, le retrait massif d'espèces indésirables montre un potentiel prometteur pour la gestion combinée de la qualité de l'eau et des pêcheries (Lammens 1999; Mehner et al. 2001). Plusieurs études ont évalué les impacts à court terme du retrait massif d'une espèce de poisson sur la communauté piscicole de différents lacs (Meronek et al. 1996; Brodeur et al. 2001) et les réponses compensatoires des différentes espèces impliquées sont relativement bien documentées. Par contre, malgré la puissance de cette approche pour investiguer les effets tant de la compétition intraspécifique que de la compétition interspécifique, très peu d'études ont évalué les effets à long terme des biomanipulations sur la communauté entière, de même que sur les caractéristiques démographiques des populations de poissons. De plus, très peu d'études ont investigué la réponse d'une espèce de poisson suite à l'arrêt d'une biomanipulation.

Le meunier noir (*Catostomus commersoni*) a été introduit par des pêcheurs utilisant des poissons appâts dans plusieurs lacs du bouclier laurentien entre les années 1940 et 1960 (Magnan 1988; Tremblay et Magnan 1991; Lacasse et Magnan 1992). Il est reconnu comme étant un compétiteur de la plupart des espèces à alimentation littorale (Johnson 1977; Magnan 1988; Chen et Harvey 1995) et un important compétiteur de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) dans les lacs du bouclier laurentien (Magnan 1988; Tremblay et Magnan 1991). Plusieurs études ont démontré qu'en situation de sympatrie, le meunier noir entraîne des diminutions significatives de

la biomasse, de l'abondance et des rendements à la pêche sportive de l'omble de fontaine (Magnan 1988; Venne et Magnan 1995; Magnan *et al.* 2005).

Étant donné l'impact négatif des populations de meunier noir sur les rendements à la pêche sportive de l'omble de fontaine, un programme de retrait massif du meunier noir a été mis en œuvre par le Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF) dans cinq lacs du bouclier laurentien de 1995 à 2004. Ce programme représente une bonne occasion d'évaluer les réponses de la communauté de poissons face aux variations de compétition intra- et interspécifique à long terme et trois ans après l'arrêt du retrait massif de meunier noir. Même si plusieurs études ont évalué les impacts à court terme de différentes biomanipulations, des suivis à long terme sont rarement effectués dans ce domaine de recherche (Sutherland *et al.* 2004).

L'objectif de cette étude a donc été de quantifier la réponse du meunier noir et de l'omble de fontaine après trois ans et six ans de biomanipulation, et suite à l'arrêt du retrait massif de meunier noir, dans deux plans d'eau ayant fait l'objet d'un retrait massif intensif entre 1995 et 2001. Les réponses des deux espèces suite à l'arrêt du retrait massif du meunier noir ont été déterminées en effectuant une comparaison de leur abondance, biomasse, croissance et fécondité, avant, pendant et après l'arrêt du retrait massif. Un troisième lac, qui faisait toujours l'objet d'un retrait massif intensif au moment de l'étude, n'avait pas démontré une forte diminution dans l'abondance du meunier noir lors des études de Brodeur *et al.* (2001) et de St-Laurent (2002). Ce lac a également fait l'objet d'une comparaison avec les résultats antérieurs afin de déterminer si la baisse importante du meunier observée au cours des dernières années a entraîné la réponse attendue des populations de meunier noir et d'omble de fontaine, au niveau de l'abondance, de la biomasse, de la croissance, et de la fécondité.

2.2 MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.2.1 Plans d'eau étudiés

Les trois plans d'eau à l'étude sont situés dans la province de Québec (Canada). Le lac Mastigou fait partie de la Réserve faunique Mastigouche (46°34' N, 73°34' O), le lac Claudette est situé à l'intérieur de la Zone d'Exploitation Contrôlée (ZEC) Martin-Valin (48°40' N, 70°37' O) et le lac Des Îles est situé à l'intérieur de la ZEC des Nymphes (46°28' N, 73°35' O). Ces trois plans d'eau présentent des caractéristiques oligotrophes (Brodeur et al. 2001) et possèdent des populations sympatriques d'omble de fontaine et de meunier noir, ainsi que quelques espèces de cyprinidés, à l'exception du lac Claudette (Tableau 3.1). Il est aussi important de noter que les populations d'omble de fontaine de ces lacs sont exploitées par la pêche sportive et que celle-ci est contrôlée par le gouvernement du Québec (MRNF).

2.2.2 Retrait massif du meunier noir

Le retrait massif de meuniers noirs adultes a été effectué pendant 7 à 9 années consécutives par le MRNF (auparavant Société de la Faune et des Parcs du Québec) selon une méthode de contrôle intégré proposée par Magnan et al. (1998a). Le retrait du meunier noir a débuté en 1995 et s'est terminé en 2001 pour les lacs Mastigou et Claudette, et a débuté en 1996 et se poursuivait toujours à la fin de cette étude (2004) pour le lac Des Îles. Les meuniers ont été capturés à l'aide de filets-trappes, de verveux ou de barrières, d'enclos et cages de rétention installés à l'embouchure des cours d'eau fréquentés par le meunier noir en période de reproduction, entre la fonte des glaces et l'atteinte d'une température de 10°C sur les sites de fraie (Hamel et al. 1997; Magnan et al. 1998). Tous les individus capturés appartenant à une autre espèce que l'omble de fontaine ont été retirés du plan d'eau et leur masse totale a été notée. Cette mesure a été utilisée pour calculer la proportion de la biomasse initiale retirée ($= 100 \times [1 - (\text{Biomasse retirée la dernière année} / \text{Biomasse retirée la première année})]$).

En 1995, 1996 et 1997, des meuniers noirs matures ont traversé les engins de pêche suite à des augmentations du niveau d'eau et/ou des bris d'équipement. Afin de prévenir un recrutement important, les larves de meunier noir ont été empoisonnées à l'aide de roténone liquide Nusyn-Noxfish 2.5% en amont des engins de pêche. La quantité de roténone utilisée a été calculée en fonction du courant afin d'obtenir une concentration de 100 ppm pour un temps de contact d'une minute (Magnan et al. 1998).

2.2.3 Stratégie d'échantillonnage

Afin d'évaluer l'impact du retrait massif du meunier noir sur les populations de meunier noir et d'omble de fontaine, une série de pêches expérimentales a été effectuée avant, la première année (sauf au lac Des Îles), après 3 ans et après 6 ans de retrait massif de meunier noir sur les 3 lacs à l'étude. En 2004, une série de pêches expérimentales au filet maillant a été effectuée afin d'évaluer la réponse du meunier noir et de l'omble de fontaine 3 ans après l'arrêt du retrait massif de meunier noir sur les lacs Mastigou et Claudette, et après 9 ans de retrait massif sur le lac Des Îles. Les pêches expérimentales ont été réalisées avant la période de fraie de l'omble de fontaine, environ aux mêmes dates d'année en année.

Les filets ont été disposés aléatoirement, perpendiculairement à la rive, en alternant les petites et les grandes mailles vers la rive. L'effort de pêche a varié entre 8 et 12 nuits-filet en fonction de la superficie du plan d'eau (Magnan et al. 1998). Les engins de pêche ont été opérationnels pendant 16 à 18 heures et ont toujours couvert la période d'activité maximale des poissons. Des filets maillants expérimentaux monofilaments ont été utilisés dans les lacs Mastigou et Claudette, alors que des filets maillants expérimentaux multifilaments ont été utilisés dans le lac Des Îles.

Chaque poisson capturé a été identifié, pesé et mesuré. Les individus ont ensuite été sexés et l'état de maturation des gonades a été noté. Les gonades des ombles de fontaine femelles matures ont été prélevées, pesées et préservées dans du liquide de Gilson (Snyder 1983). Les œufs ont ensuite été séparés de la membrane ovarienne,

rincés et séchés à l'air libre pendant 48h afin d'estimer la fécondité de la population. La nageoire pectorale droite ainsi que des écailles situées en haut de la ligne latérale, derrière la nageoire dorsale, ont été prélevées chez les meuniers noirs et les ombles de fontaine, respectivement, afin de déterminer l'âge des poissons capturés.

2.2.4 Analyses statistiques

Pour l'ensemble des variables décrites plus bas, nous avons effectué une comparaison lac par lac, en utilisant soit une analyse de variance (ANOVA) à mesures répétées (modèles mixtes), soit une analyse de covariance (ANCOVA) à mesures répétées (modèles mixtes), afin de déterminer si les espèces étudiées ont répondu à la biomanipulation du meunier noir. Les modèles mixtes comprenaient la période (avant; après 3 ans; après 6 ans et après 9 ans de retrait massif ou après l'arrêt du retrait massif) comme variable fixe. La longueur et l'âge des poissons ont aussi été utilisés comme variables fixes lorsque nécessaire. Des tests de *t a posteriori* ont été effectués entre les différentes années lorsque les résultats des modèles mixtes ont identifié des effets significatifs du retrait massif. Une correction de Bonferroni a été appliquée lorsque nécessaire afin de réduire le risque de commettre une erreur de type I lors des comparaisons multiples. Lorsque les conditions de normalité et/ou d'homogénéité des variances n'étaient pas respectées, une transformation $\log(x+1)$ était appliquée aux données brutes. Si cette procédure n'était pas suffisante, les analyses de variance étaient menées sur les données transformées en rangs (Quinn et Keough 2002). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel SAS version 8.2.

2.2.5 Variables étudiées

Abondance et biomasse

L'impact du retrait massif du meunier noir sur l'abondance et la biomasse des espèces étudiées a été testé à l'aide d'ANOVAs, en utilisant les captures et les biomasses par unité d'effort (CPUE et BPUE, respectivement) estimées suite aux pêches

expérimentales. Afin de tester pour une augmentation au niveau du recrutement, les mêmes analyses ont été utilisées pour comparer les CPUE et les BPUE des individus 1+ de meunier noir et d'omble de fontaine, entre les années.

Croissance

La détermination de l'âge du meunier noir a été effectuée selon la méthode des rayons de la nageoire pectorale décrite par Beamish et Harvey (1969). Pour l'omble de fontaine, des écailles ont été prélevées et montées entre une feuille d'acétate et un morceau de pellicule plastique directement sur le terrain (Power 1964). Pour les deux espèces, l'âge a été estimé lors de deux lectures indépendantes, effectuées par la même personne. Deux autres lectures ont été effectuées en cas de différence entre les deux premières lectures et l'échantillon était éliminé lorsque la divergence persistait. Un maximum de 250 et de 190 individus ont été utilisés pour la détermination de l'âge chez les populations d'omble de fontaine et de meunier noir, respectivement.

Afin d'évaluer la compensation au niveau de la croissance du meunier noir et de l'omble de fontaine, nous avons d'abord utilisé des ANOVAs (modèles mixtes) pour tester l'effet de la biomanipulation et de l'âge sur la longueur des individus. Pour les trois lacs à l'étude, nous avons comparé les pentes de la relation longueur-âge (i) entre l'année avant le début du retrait massif et après 3 ans de retrait massif, (ii) entre après 3 ans de retrait massif et après 6 ans de retrait massif et (iii) entre après 6 ans de retrait massif et après l'arrêt du retrait massif ou après 9 ans de retrait massif (selon le lac). Lorsque les pentes de la relation longueur-âge ne différaient pas entre les années, nous avons comparé les longueurs moyennes en utilisant des ANCOVAs (modèles mixtes) avec l'âge du poisson en covariable. Le lac Des Îles n'a pas été inclus dans les analyses de croissance pour l'omble de fontaine parce que la taille des échantillons était trop faible.

Age et longueur à maturité

Nous avons utilisé des ANOVAs (modèles mixtes) pour tester l'effet du retrait massif sur la longueur et l'âge moyens de tous les individus matures à l'intérieur de chaque population.

Investissement reproducteur de l'omble de fontaine

La fécondité des ombles de fontaine a été estimée à l'aide de proportions en utilisant le poids sec moyen de trois échantillons de 25 œufs ainsi que le poids total de tous les œufs (Snyder 1983). La marge d'erreur de cette méthode était de $\pm 5\%$ lorsque comparée à des décomptes complets effectués sur 10% des échantillons.

Puisque la pente des relations entre la longueur totale et les trois variables de fécondité ne variait pas dans les trois lacs à l'étude, nous avons utilisé des ANCOVAs (modèles mixtes) avec la longueur totale en covariable afin de comparer le nombre moyen d'œufs, le poids moyen d'un œuf et le poids moyen des gonades tout au long de la biomanipulation.

2.3 RÉSULTATS

Le tableau 3.2 présente un sommaire des résultats significatifs observés chez le meunier noir et l'omble de fontaine au niveau des CPUE, des BPUE, de l'âge et de la longueur à maturité ainsi que de la croissance, dans les lacs Mastigou, Claudette et Des Îles. Le tableau 3.3 indique les résultats significatifs observés au niveau de l'investissement reproducteur de l'omble de fontaine tout au long de la biomanipulation dans les trois lacs à l'étude. Les résultats des tests statistiques sont présentés en annexe.

2.3.1 Retrait massif du meunier noir

La biomasse totale de meunier noir retirée des trois lacs à l'étude a varié entre 3064 kg et 10635 kg au cours des 7 à 9 ans de biomanipulation (Figure 3.1). Dans les lacs Mastigou et Claudette, la biomasse de meunier noir retirée en 1995 était de 3000 kg et 1515 kg, respectivement. Au lac Mastigou, la biomasse retirée s'est ensuite stabilisée autour de 1300 kg par année, tandis qu'au lac Claudette, elle a graduellement diminuée pour atteindre 62 kg en 2001 (Figure 3.1). La biomasse de meunier noir retirée était de 2570 kg en 1996 au lac Des Îles, et après une diminution en 1998, suivie d'une augmentation en 1999, elle a diminuée graduellement à 210 kg en 2004 (Figure 3.1). Les rendements et pourcentages de la biomasse initiale retirée pendant la biomanipulation ont été de 27.9, 30.6 et 59.5 kg/ha et 95.9, 65.5 et 91.6 % pour les lacs Claudette, Mastigou et Des Îles respectivement.

2.3.2 Abondance et biomasse

Pendant le retrait massif

Meunier noir. Dans le lac Mastigou, des diminutions significatives ($p<0.05$) dans les CPUE et BPUE (tous âges) du meunier noir ont été observées après 3 ans de retrait massif. Une augmentation significative des BPUE (1+) a aussi été observée après 6 ans de retrait massif (Figure 3.2). Les CPUE des meuniers noirs 1+ ont aussi eu tendance à augmenter après 6 ans de retrait massif, mais pas de façon significative (Figure 3.2). Le retrait massif du meunier noir n'a eu aucun effect significatif sur les CPUE et BPUE des meuniers noirs 2+, dans le lac Mastigou.

Dans le lac Claudette, une diminution dans les CPUE (tous âges et 2+) du meunier noir a été observée après 6 ans de retrait massif (Figure 3.2). Aucun effet significatif du retrait massif n'a été observé sur les CPUE (1+) et les BPUE (tous âges et 2+) des populations de meunier noir.

Dans le lac Des Îles, une diminution graduelle des CPUE (tous âges et 2+) et des BPUE (tous âges) du meunier noir a été observée après 9 ans de retrait massif (Figure 3.2). Chez les meuniers noirs 1+, une augmentation des BPUE a été observée après 6 ans de retrait massif (Figure 3.2). Les CPUE des meuniers noirs 1+ ont aussi eu tendance à augmenter après 6 ans de retrait massif, mais pas de façon significative (Figure 3.2). Le retrait massif du meunier noir n'a eu aucun effet significatif sur les BPUE des meuniers noirs 2+ au lac Des Îles.

Omble de fontaine. Même si les ANOVAs n'ont révélé aucun effet significatif du retrait massif sur les CPUE et les BPUE de l'omble de fontaine (tous âges) au lac Mastigou, des augmentations significatives ont été observées au niveau des CPUE et des BPUE des ombles 1+ après 3 ans de retrait massif (Figure 3.3).

Dans le lac Claudette, une augmentation significative des CPUE (tous âges et 1+) et BPUE (1+) a été observée après 3 ans et 6 ans de retrait massif du meunier noir (Figure 3.3). Les CPUE et BPUE (tous âges) avaient aussi tendance à augmenter après 6 ans de retrait massif du meunier noir, mais pas de façon significative.

Dans le lac Des Îles, les CPUE et les BPUE de la population d'omble de fontaine (tous âges) ont augmenté (mais pas de façon significative pour les CPUE) puis diminué au cours de la biomanipulation. Une diminution significative des CPUE a été observée après 9 ans de retrait massif du meunier noir tandis qu'une augmentation significative des BPUE a été observée après 3 ans de retrait massif, suivie par une diminution significative après 6 ans de retrait massif (Figure 3.3). Aucun changement significatif n'a été observé au niveau des CPUE et des BPUE des ombles 1+ au lac Des Îles.

Après l'arrêt du retrait massif

Meunier noir. Dans le lac Mastigou, une augmentation des BPUE de la population de meunier noir (tous âges) a été observée 3 ans après l'arrêt du retrait massif (Figure 3.2). Les CPUE et les BPUE des individus 1+ ont aussi eu tendance à augmenter après

l'arrêt du retrait massif dans les lacs Mastigou et Claudette, mais pas de façon significative (Figure 3.2).

Omble de fontaine. L'arrêt du retrait massif de meunier noir n'a pas induit de changements significatifs au niveau des CPUE et des BPUE (tous âges) dans les populations d'omble de fontaine des lacs Mastigou et Claudette. Par contre, des diminutions significatives dans les CPUE (1+) et les BPUE (1+) ont été observées après l'arrêt du retrait massif du meunier noir dans ces deux lacs (Figure 3.3).

2.3.3 Croissance

Pendant le retrait massif

Meunier noir. Malgré le fait que la longueur moyenne des meuniers 2+ n'a pas varié de façon significative avant et après 3 ans de retrait massif dans le lac Mastigou, une diminution significative de la longueur moyenne des meuniers 1+, ainsi qu'une augmentation significative de la longueur moyenne des meuniers 3+, ont été observées après 3 ans de retrait massif du meunier noir dans ce lac (Figure 3.4). Dans les lacs Claudette et Des Îles, une diminution significative de la longueur des meuniers noirs a été observée après 3 ans de retrait massif, pour tous les âges étudiés (Figure 3.4). Après 6 ans de retrait massif, une augmentation de la longueur du meunier noir a été observée dans les trois lacs à l'étude, malgré le fait que l'interaction âge×année était significative pour le lac Mastigou (Figure 3.4). Dans le lac Des Îles, une augmentation significative de la longueur moyenne des meuniers noirs a également été observée après 9 ans de retrait massif (Figure 3.4).

Omble de fontaine. Dans le lac Mastigou, l'année et l'interaction âge×année n'ont eu aucun effet sur la longueur moyenne de l'omble de fontaine après 3 ans de retrait massif du meunier noir. Par contre, le test *a posteriori* a révélé une augmentation significative de la longueur moyenne des ombles 1+ et 2+, mais aucune différence

significative dans la longueur moyenne des ombles 3+, après 6 ans de retrait massif (Figure 3.5).

Dans le lac Claudette, une augmentation significative de la longueur des ombles de fontaine a été observée après 3 ans de retrait massif (Figure 3.5). Après 6 ans de retrait massif, le test *a posteriori* a révélé une augmentation significative de la longueur moyenne des ombles 1+ et 2+, mais aucune différence significative dans la longueur moyenne des ombles 3+ (Figure 3.5).

Après l'arrêt du retrait massif

Meunier noir. Une diminution significative dans la longueur moyenne des individus a été observée après l'arrêt du retrait massif au lac Mastigou (Figure 3.4). Par contre, aucun effet significatif de l'arrêt du retrait massif sur la longueur moyenne des meuniers noirs n'a été observé au lac Claudette.

Omble de fontaine. Dans le lac Mastigou, le test *a posteriori* a révélé une diminution significative de la longueur moyenne des ombles 1+ et 2+ après l'arrêt du retrait massif du meunier noir (Figure 3.5). Aucune différence significative n'a été observée au niveau de la longueur moyenne des individus 3+. Dans le lac Claudette, aucune différence significative n'a été observée dans la longueur moyenne des ombles 2+ après l'arrêt du retrait massif du meunier noir, mais une diminution significative de la longueur moyenne des individus 1+, de même qu'une augmentation significative de la longueur moyenne des individus 3+, ont été observées (Figure 3.5).

2.3.4 Âge et longueur à maturité

Pendant le retrait massif

Meunier noir. Au lac Mastigou, une diminution significative de l'âge à maturité a été observée chez les meuniers mâles après 6 ans de retrait massif du meunier noir, de

même que chez les femelles après 3 ans et 6 ans de retrait massif (Figure 3.6). Aucun effet significatif du retrait massif du meunier noir n'a été observé sur leur longueur à maturité.

Au lac Claudette, la longueur à maturité des meuniers mâles a augmenté de façon graduelle au cours de la biomanipulation tandis qu'une diminution significative de l'âge à maturité des mâles et des femelles a été observée après 6 ans de retrait massif (Figure 3.6). Aucun effet significatif du retrait massif du meunier noir sur la longueur à maturité des femelles n'a été observé au lac Claudette.

Au lac Des Îles, des diminutions significatives de l'âge à maturité des mâles et des femelles ont été observées après 9 ans de retrait massif (Figure 3.6). La longueur à maturité du meunier noir a diminué après 3 ans et 9 ans de retrait massif chez les femelles, tandis qu'elle a diminué de façon significative seulement après 9 ans de retrait massif chez les mâles (Figure 3.6).

Omble de fontaine. Au lac Mastigou, une diminution significative de l'âge à maturité des ombles mâles a été observée après 3 ans de retrait massif, alors qu'une diminution graduelle de l'âge à maturité a été observée chez les femelles (Figure 3.7). Aucun effet significatif n'a été observé sur leur longueur moyenne à maturité.

Au lac Claudette, une diminution significative de l'âge et de la longueur à maturité des ombles de fontaine a été observée après 6 ans de retrait massif du meunier noir, tant chez les femelles que chez les mâles (Figure 3.7).

Au lac Des Îles, une diminution significative de la longueur à maturité des ombles de fontaine femelles a été observée après 6 ans de retrait massif, suivie par une augmentation significative après 9 ans de retrait massif (Figure 3.7). Aucun effet significatif du retrait massif du meunier noir n'a été observé sur l'âge à maturité des ombles de fontaine mâles et femelles, ni sur la longueur à maturité des ombles mâles, au lac Des Îles.

Après l'arrêt du retrait massif

Meunier noir. Malgré le fait que l'arrêt du retrait massif du meunier noir n'a eu aucun effet significatif sur l'âge et la longueur à maturité du meunier noir au lac Mastigou, des diminutions significatives de l'âge à maturité des mâles et femelles, ainsi que de la longueur à maturité des mâles, ont été observées 3 ans après l'arrêt du retrait massif du meunier noir au lac Claudette (Figure 3.6).

Omble de fontaine. Au lac Mastigou, aucun effet significatif de l'arrêt du retrait massif du meunier noir n'a été observé sur l'âge et la longueur à maturité de l'omble de fontaine. Par contre, des augmentations significatives de l'âge et de la longueur à maturité ont été observées chez les ombles mâles et femelles, 3 ans après l'arrêt du retrait massif au lac Claudette (Figure 3.7).

2.3.5 Investissement reproducteur de l'omble de fontaine

Les régressions linéaires entre les variables de fécondité (nombre d'œufs, poids d'un œuf et poids des gonades) et la longueur totale des ombles de fontaines femelles ont indiqué que les interactions longueur totale×année n'étaient pas significatives dans tous les lacs à l'étude.

Pendant le retrait massif

Une augmentation significative du nombre d'œufs par omble de fontaine a été observée après 3 ans de retrait massif au lac Mastigou, et après 6 ans de retrait massif dans les lacs Claudette et Des Îles (Figure 3.8). L'augmentation de la fécondité de l'omble de fontaine a été précédée par une diminution initiale dans le nombre d'œufs après 3 ans de retrait massif du meunier noir au lac Claudette (Figure 3.8).

Après 3 ans de retrait massif, une diminution significative du poids moyen des œufs a été observée dans les lacs Mastigou, Claudette et Des Îles (Figure 3.8). Aucun

changement significatif n'a été observé pour cette variable après 6 ans de retrait massif dans les trois lacs à l'étude, ni après 9 ans de retrait massif dans le lac Des Îles.

Après 3 ans de retrait massif du meunier noir, une diminution significative du poids moyen des gonades d'omble de fontaine a été observée dans les lacs Mastigou et Claudette (Figure 3.8). Au lac Claudette, la diminution du poids des gonades a été suivie par une augmentation après 6 ans de retrait massif (Figure 3.8). Le retrait massif du meunier noir n'a eu aucun effet significatif sur le poids moyen des gonades d'omble de fontaine au lac Des Îles.

Après l'arrêt du retrait massif

Après l'arrêt du retrait massif du meunier noir, une diminution significative du nombre d'œufs produits par les ombles de fontaine a été observée dans les lacs Mastigou et Claudette (Figure 3.8).

L'arrêt du retrait massif a également été accompagné d'une augmentation significative du poids moyen des œufs d'omble de fontaine dans les lacs Mastigou et Claudette (Figure 3.8).

Finalement, après l'arrêt du retrait massif du meunier noir, aucun changement significatif n'a été observé au niveau du poids moyen des gonades d'omble de fontaine, tant au lac Mastigou qu'au lac Claudette.

2.4 DISCUSSION

Cette étude a démontré que l'intensité du retrait massif du meunier noir n'a pas été la même dans tous les lacs à l'étude. Des variations peuvent être notées tant au niveau de la durée (entre 7 et 9 ans) qu'au niveau du rendement (entre $27.9 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ et $57.5 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) et de la biomasse initiale retirée (entre 65.5% et 95.9%). Ces variations ont induit un

gradient dans l'intensité de la compétition intra- et interspécifique, et par conséquent, dans les réponses compensatoires des populations de poissons étudiées.

2.4.1 Retrait massif

Le retrait massif a été le plus intense au lac Claudette et le moins intense au lac Mastigou. Le faible nombre de tributaires ainsi que la présence d'obstacles infranchissables à l'émissaire et la position hydrographique du lac Claudette (en tête de bassin versant) expliquent probablement l'efficacité du retrait massif dans ce lac. L'intensité plus faible du retrait massif observée au lac Mastigou pourrait être attribuée au fait que ce plan d'eau est situé au milieu d'un bassin versant colonisé par le meunier noir, ce qui rend l'accès au lac par les poissons possible tant en amont qu'en aval. De plus, différentes observations suggèrent l'existence de frayères à l'intérieur du lac. Ces dernières pourraient être responsables de l'efficacité réduite du retrait massif dans ce lac (P. Magnan, observations personnelles). L'intensité intermédiaire du retrait massif au lac Des Îles pourrait être expliquée par le fait que c'est un lac ayant une superficie presque trois fois supérieure à celles des deux autres lacs étudiés, ce qui rend le retrait massif plus difficile (plus de sites de fraie).

2.4.2 Abondance et biomasse

À une exception près (BPUE; lac Claudette), les CPUE et BPUE des populations de meunier noir (tous âges) ont diminué de façon significative pendant le retrait massif du meunier noir. L'absence d'un changement significatif au niveau des BPUE du meunier noir au lac Claudette pourrait être reliée à une compensation plus élevée au niveau de leur croissance suite au retrait des individus adultes. Lors de retraits massifs, les BPUE des espèces cibles sont susceptibles d'être maintenus lorsqu'une partie de la ressource est utilisée par les individus toujours présents dans le lac (Hanson et Leggett 1986, Colby et al. 1987). À cause d'un relâchement au niveau de la compétition interspécifique, le retrait massif de poissons adultes devrait occasionner une augmentation du recrutement chez toutes les espèces présentes dans le lac (Meronek et

al. 1996). Le recrutement des meuniers 1+ a augmenté dans tous les lacs étudiés pendant le retrait massif du meunier noir, même si cette augmentation n'était pas toujours significative. Les augmentations, significatives ou non, dans les CPUE de meuniers 1+ peuvent être reliées à l'intensité du retrait massif. Après 3 ans de retrait massif, Brodeur et al. (2001) n'ont pas observé de réponse significative au niveau du recrutement du meunier noir dans les lacs Claudette, Mastigou et Des Îles après avoir retiré 77.3%, 55.9% et 70.4% (respectivement) de la biomasse initiale du meunier noir. Par contre, de 3 à 6 ans plus tard, des augmentations au niveau de l'intensité du retrait massif se sont traduites par des augmentations au niveau du recrutement du meunier noir.

Pendant le retrait massif, les CPUE et les BPUE de l'omble de fontaine (tous âges) ont eu tendance à augmenter seulement au lac Claudette. Par contre, le recrutement des ombles de fontaine 1+ a augmenté de façon significative dans les lacs Mastigou et Claudette, pendant le retrait massif du meunier noir.

Les BPUE du meunier noir (tous âges) ont augmenté de façon significative 3 ans après l'arrêt du retrait massif du meunier noir, au lac Mastigou seulement. D'un autre côté, les CPUE et BPUE des meuniers 1+ ont eu tendance à augmenter tant au lac Mastigou qu'au lac Claudette. Malgré un retrait massif intensif de meunier noir (80% des individus matures), Schneider et Crowe (1980) ont remarqué que les populations de meunier noir avaient de nouveau atteint les densités initiales 3 à 5 ans après l'arrêt du retrait massif. Johnson (1977) a également noté que les populations de meunier noir étaient en mesure d'atteindre les densités initiales 5 à 7 ans après l'arrêt du retrait massif. Ces résultats suggèrent qu'il existe possiblement un délai (>3 ans) dans la réponse des populations de meunier noir suite à l'arrêt des opérations de retrait massif.

Dans les lacs Claudette et Mastigou, aucun changement significatif n'a été observé au niveau des CPUE et BPUE (tous âges) d'omble de fontaine après l'arrêt du retrait massif du meunier noir. Par contre, des diminutions significatives dans les CPUE et les BPUE des ombles 1+ ont été observées dans ces deux lacs. Ces résultats suggèrent que l'augmentation de la compétition interspécifique avec le meunier noir suite à l'arrêt du

retrait massif a induit une réduction rapide au niveau du recrutement des omblés 1+, mais pas de la population entière. Ce dernier résultat était prévisible, du moins pour les individus 3+, étant donné qu'ils étaient déjà présents dans le système lors de l'arrêt du retrait massif du meunier noir.

2.4.3 Croissance

Pendant le retrait massif du meunier noir, des augmentations significatives de la longueur à l'âge du meunier noir et de l'omble de fontaine ont été observées dans les trois lacs à l'étude. Ces augmentations au niveau de la croissance moyenne annuelle démontrent que la diminution de la compétition intra- et interspécifique permet à une quantité supérieure d'énergie d'être investie dans la croissance des deux espèces. La croissance semble aussi être plus sensible que les CPUE et les BPUE aux relâchements de compétition. Schneider et Crowe (1980) et Hayes et al. (1992) ont observé des augmentations dans la croissance du meunier noir et de la perchaude suite à la diminution de la compétition intra- et interspécifique après le retrait massif du meunier noir. Ces résultats indiquent que la croissance du meunier noir et de l'omble de fontaine est limitée par la compétition intra- et interspécifique par le meunier noir, probablement pour les invertébrés benthiques (Magnan, 1988; Chen and Harvey, 1995; Brodeur et al. 2001).

Après l'arrêt du retrait massif, la croissance du meunier noir et de l'omble de fontaine a diminué au lac Mastigou, de même que la croissance de l'omble de fontaine (1+) au lac Claudette. Dans les deux lacs, ces changements ont été plus importants pour les individus 1+ et 2+ que pour les individus 3+ des deux espèces. Ces résultats indiquent que les jeunes individus sont plus sensibles aux changements d'abondance du meunier noir que les individus plus âgés.

2.4.4 Âge et longueur à maturité

Pendant le retrait massif du meunier noir, des diminutions significatives de l'âge à maturité ont été observées chez les deux espèces et dans tous les lacs, sauf pour l'omble de fontaine au lac Des Îles. La diminution de l'âge à maturité chez les deux espèces est en lien avec leur augmentation de croissance pendant le retrait massif du meunier noir. La maturité sexuelle est reliée à l'atteinte d'une taille particulière plus qu'à l'atteinte d'un âge spécifique (Tallman et al. 1996). Par conséquent, la diminution de l'âge moyen à maturité est reliée à des augmentations au niveau de la croissance et donc, à une diminution du temps requis pour atteindre la taille minimale pour la reproduction. Rochet (1998) a également démontré que des taux de croissance plus élevés sont associés à des âges à maturité plus bas. Au lac Des Îles, le fait qu'il n'y a pas eu de changement significatif au niveau de l'âge à maturité de l'omble de fontaine pendant le retrait massif peut être expliqué par une proportion plus grande des individus plus vieux dans nos échantillons. Puisque que la taille des échantillons était trop faible pour l'omble de fontaine dans ce lac, nous n'avons pas été en mesure de déterminer s'il existait des différences au niveau de la croissance de ces individus pendant le retrait massif du meunier noir.

Des changements significatifs au niveau de l'âge moyen à maturité ont été observés après l'arrêt du retrait massif du meunier noir au lac Claudette seulement: cette variable a diminué chez le meunier noir et a augmenté chez l'omble de fontaine. Au lac Claudette, où l'intensité du retrait massif a été le plus intense, aucun changement n'a été observé au niveau de la croissance du meunier noir après l'arrêt du retrait massif. Cela suggère l'existence d'un délai dans la réponse du meunier noir (au niveau de la croissance et de l'âge à maturité) face aux changements dans la compétition intraspécifique. L'augmentation de l'âge moyen à maturité chez l'omble de fontaine au lac Claudette pourrait aussi être expliquée par la proportion plus grande des individus plus âgés dans notre échantillon après l'arrêt du retrait massif du meunier noir, comme le suggère la diminution du recrutement de l'omble de fontaine dans ce lac après cette période.

Dans la plupart des cas, la longueur à maturité n'a pas changé au cours de la biomanipulation, supportant que la maturité sexuelle est reliée à l'atteinte d'une taille particulière plus qu'à l'atteinte d'un âge spécifique (Tallman et al. 1996). Cependant, puisque nous avons utilisé la longueur moyenne de tous les individus matures, plutôt que la longueur moyenne des individus au moment où ils atteignent la maturité, les variations observées peuvent avoir été causées par la méthode utilisée. Les variations observées pendant le retrait massif du meunier noir dans les lacs Claudette et Des Îles pourraient être attribuées à une augmentation du recrutement. Une augmentation du recrutement induit une augmentation de la proportion des individus matures de petite taille, qui à son tour engendre le calcul d'une longueur moyenne à maturité plus petite. Après l'arrêt du retrait massif du meunier noir, l'augmentation de la longueur moyenne à maturité chez l'omble de fontaine au lac Claudette pourrait être expliquée par l'augmentation de la croissance chez les individus plus âgés.

2.4.5 Investissement reproducteur de l'omble de fontaine

Pendant le retrait massif du meunier noir, l'omble de fontaine a produit un plus grand nombre d'œufs, mais de plus petite taille, comparé à la période avant le début de la biomanipulation. Le contraire s'est produit après l'arrêt du retrait massif (l'omble de fontaine a produit un plus petit nombre d'œufs mais de plus grande taille). Puisque des juvéniles plus gros proviennent d'œufs plus gros, et que les juvéniles de plus grande taille ont de meilleures chances de survie après l'éclosion que les juvéniles de plus petite taille (Hutchings 1991), ces observations suggèrent que pour l'omble de fontaine, des augmentations au niveau de la compétition interspécifique sélectionnent pour la production d'un plus petit nombre d'œufs mais de plus grande taille. Les effets de la disponibilité de la nourriture et de la taille des œufs sur la survie des ombles de fontaine juvéniles entraînent des différences au niveau de la taille optimale des œufs pour des environnements qui diffèrent au niveau de l'abondance des ressources alimentaires (Hutchings 1991). Dans une étude sur le saumon atlantique, il a été suggéré que les femelles démontrent une plasticité phénotypique en réponse aux opportunités d'alimentation probables qu'allaient rencontrer leur progéniture (Jonsson et al. 1996).

Par conséquent, dans des environnements où la nourriture est facilement accessible, la taille des œufs a tendance à être plus petite alors que le contraire se produit dans des environnements où la nourriture est moins disponible. En plus de la disponibilité de la nourriture, plusieurs études ont démontré l'influence du taux de croissance sur la fécondité des poissons. La production d'un plus grand nombre d'œufs a généralement été jugée avantageuse là où, à cause d'une abondance plus élevée de nourriture, les taux de croissance des juvéniles étaient plus élevés, tandis que des œufs plus gros étaient favorisés là où les taux de croissances étaient plus faibles (Bagenal 1969; Ware 1975; Thorpe et al. 1984; Jonsson et al. 1996; Lobon-Cervia et al. 1997). Ces résultats suggèrent que pour l'omble de fontaine, les variations au niveau de la compétition intra- et interspécifique au cours de la biomanipulation du meunier noir, de même que les changements au niveau de la disponibilité de la nourriture et des taux de croissance, étaient responsables des compromis observés entre la taille et le nombre d'œufs.

Le poids moyen des gonades a diminué dans les lacs Mastigou et Claudette après 3 ans de retrait massif du meunier noir. Hutchings (1991) a montré que de faibles abondances de nourriture représentent un facteur sélectif favorisant l'attribution d'une plus grande proportion de tissus corporels aux gonades en sélectionnant pour des œufs plus gros. Ces résultats suggèrent que les diminutions initiales au niveau du poids des gonades des ombles de fontaine pourraient être liées à l'augmentation de la disponibilité de nourriture résultant de la diminution de la compétition intra- et interspécifique après 3 ans de retrait massif du meunier noir, et donc, des diminutions au niveau de la taille des œufs de l'omble de fontaine. Après 6 ans de retrait massif, une augmentation du poids des gonades de l'omble de fontaine a été observée au lac Claudette. Tandis qu'une augmentation significative du nombre d'œufs d'omble de fontaine a été observée dans ce lac, aucun changement significatif de la taille des œufs n'a été noté. Cette augmentation au niveau du poids des gonades pourrait être liée au surplus d'énergie relié à la diminution de la compétition interspécifique par le meunier noir et l'augmentation simultanée de la disponibilité de la nourriture et de la croissance. Il a été démontré que la croissance des poissons est réduite en présence d'espèces compétitrices. Mittelbach (1988) et Osenberg et al. (1992) ont observé que la croissance des crapets-soleil

juvéniles était réduite en présence de crapets arlequins, Fox (1994) a montré que ces diminutions de croissance étaient associées à une maturité retardée et un effort reproducteur plus faible. Ces résultats suggèrent que pour l'omble de fontaine, les diminutions au niveau de la compétition interspécifique après 6 ans de retrait massif du meunier noir, de même que les augmentations de croissance qui en découlent, sont responsables de la maturité précoce et des augmentations du poids des gonades. Cependant, aucun changement significatif dans le poids des gonades n'a été observé après l'arrêt du retrait massif du meunier noir. Cela pourrait être relié au délai dans la réponse de l'omble de fontaine à l'augmentation de la compétition interspécifique. Tandis que de légères diminutions ont été observées au niveau de la croissance de l'omble de fontaine après l'arrêt du retrait massif du meunier noir, ces petits changements, combinés à l'augmentation lente de la compétition interspécifique, peuvent ne pas avoir été suffisants pour induire une réponse significative au niveau du poids des gonades d'omble de fontaine.

En conclusion, cette étude a montré que le meunier noir et l'omble de fontaine affichent des réponses compensatoires au niveau du recrutement, de la croissance, de l'âge à maturité et de l'investissement reproducteur (omble de fontaine) suivant une réduction de la compétition intra- et interspécifique. Nos résultats, obtenus à l'aide d'un gradient de retrait massif, tant au niveau du temps que de l'intensité, supportent que le succès d'une biomanipulation dépend principalement de l'intensité du retrait massif (Colby et al. 1987; Meronek et al. 1996; Brodeur et al. 2001). De plus, en produisant un gradient positif, suivi d'un gradient négatif, dans l'intensité du retrait massif du meunier noir, nous avons été en mesure de tester les effets des variations au niveau de la compétition intra- et interspécifique sur différentes caractéristiques démographiques de deux espèces.

2.5 BIBLIOGRAPHIE

Les références du résumé détaillé en français sont présentées à la fin du Chapitre 3.

CHAPITRE III

Biomanipulation of white sucker (*Catostomus commersoni*) in three Canadian Shield lakes: effect of intra- and interspecific competition on life history traits of fish populations

Isabelle Pitre^{1,3}, Martin-Hugues St-Laurent^{1,3}, Pierre Magnan¹, Philippe Brodeur² and Michel Legault²

¹Groupe de recherche sur les écosystèmes aquatiques

Département de Chimie-Biologie, Université du Québec à Trois-Rivières
C. P. 500, Trois-Rivières (Québec), Canada G9A 5H7

²Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec

Direction de la recherche sur la faune, 880 Chemin Ste-Foy, 2^e étage,
Québec (Québec), Canada G1S 4X4

³The names of the first two authors are presented in alphabetical order

Address for correspondence: Pierre.Magnan@uqtr.ca

3.1 ABSTRACT

The goal of this study was to quantify white sucker and brook trout responses to 6-9 yr of white sucker mass removal in three lakes and to the cessation of this biomanipulation in two of these lakes. There was a general decrease in the abundance and biomass of white sucker, a general increase in the abundance and biomass of brook trout, an increase in the recruitment and growth of white sucker and brook trout, and a decrease in the age at maturity of both species during mass removal. After the end of white sucker removal, the recruitment increased in white sucker and decreased in brook trout, and the growth and age at maturity of both species decreased. Brook trout females produced a larger number of eggs but of smaller size during mass removal and the reverse occurred after the cessation of white sucker mass removal. This study, based on a gradient of mass removal in time and intensity, enabled us to test the effects of intra- and interspecific competition on the life-history traits of both species.

3.2 INTRODUCTION

Originally developed by Shapiro et al. (1975), the concept of biomanipulation has been used for water quality improvement (Jorgensen and de Bernardi 1998), to study trophic interactions in freshwater lakes through fish removal or stocking (Carpenter et al. 1985; Elser et al. 1995) as well as to restore stunted fish populations (Langeland 1986; Donald and Alger 1989; Amundsen et al. 1993). In recent years, it has been used increasingly as a tool in the management of aquatic ecosystems (Mehner et al. 2002; Angeler et al. 2003; Jacobsen et al. 2004). In particular, the mass removal of undesirable species shows promising potential for the combined management of water quality and sustainable fisheries (Lammens 1999; Mehner et al. 2001). Many studies have evaluated the short-term impacts of mass removals on the fish community of different lakes (Meronek et al. 1996; Brodeur et al. 2001) and the compensatory responses of the species involved are relatively well documented. However, in spite of the power of this approach to investigate the effect of both intra- and interspecific competitions, very few studies investigated the long-term effects of biomanipulations on the whole fish community as well as on the life history traits of populations. Furthermore, few studies investigated the response of a species following the cessation of a biomanipulation.

White suckers, *Catostomus commersoni*, were introduced in many lakes of the Canadian Shield by bait fishermen, between 1940 and 1960 (Magnan 1988; Tremblay and Magnan 1991; Lacasse and Magnan 1992). Known to be a competitor of most species with littoral alimentation (Johnson 1977; Magnan 1988; Chen and Harvey 1995), the white sucker induces a shift in the diet of brook trout when living in sympatry with this species (Magnan 1988; Tremblay and Magnan 1991; Lacasse and Magnan 1992). Given the impacts of white sucker populations on brook trout sport fishing yields, a mass removal program for the white sucker was implemented on five Québec lakes between 1995 and 2004 by the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF) du Québec. This program provides a good opportunity to evaluate the fish community response to variations in intra- and inter-specific competition, during and three years after the cessation of white sucker mass removal, as well as the time required

to respond to these changes. Although the short-term impacts of biomanipulations have been evaluated in many studies, long-term surveys were rarely done (Sutherland et al. 2004).

The objective of the present study was to quantify the white sucker and brook trout responses to 6-9 years of white sucker mass removal in three lakes and to the cessation of this biomanipulation in two of these lakes. The species responses were determined by comparing their abundance, biomass, growth and fecundity, before, during and after the end of mass removals. A third lake, which was still undergoing mass removals at the time of the study, had not shown strong decreases in white sucker abundances. This lake was also the object of a comparison with previous results in order to determine if the important decrease in white sucker abundance observed in recent years has lead to the expected responses in the white sucker and brook trout populations.

3.3 MATERIALS AND METHODS

3.3.1 Study lakes

The biomanipulation experiment took place in 3 lakes located in the province of Québec (Canada). Lakes Mastigou, Claudette and Des Îles are located in Réserve Mastigouche (46°34'N, 73°34'W), ZEC (Zone d'exploitation contrôlée) Martin-Valin (48°40'N, 70°37'W) and ZEC des Nymphe (46°28'N, 73°35'W) respectively. The three lakes are typical oligotrophic temperate lakes (Brodeur et al. 2001) and contain sympatric brook trout and white sucker populations. Lakes Mastigou and Des Îles also contained other cyprinid species, but their relative biomass accounted for less than 10% of total fish biomass before mass removal (Table 1). Brook trout populations of all lakes are subject to sport fishing and exploitation is carefully controlled by the Québec government.

3.3.2 White sucker mass removal

Mass removal of adult white suckers was done for 7 to 9 consecutive years by the Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF; formerly Société de la Faune et des Parcs du Québec) according to an integrated control method proposed by Magnan et al. (1998). White sucker removal started in 1995 and ended in 2001 for lakes Mastigou and Claudette, and started in 1996 and was still continuing at the end of the study (2004) for Lake Des Îles. Following ice melt and before the water temperature on the spawning grounds reached 10°C, trap nets (mesh size 0.36 cm², 1.44 cm², or 6.25 cm²), fyke nets (mesh size 1.56 cm²), or fishing gear made with fences and retention cages (mesh size 1.25 cm², 2.50 cm², or 3.13 cm²) were set near the mouth of streams where white sucker migrate to spawn (Hamel et al. 1997; Magnan et al. 1998). Fishing gear were set between April 28 and May 30 and remained operational until June 13 to July 24, depending on lakes and years. All species other than brook trout were removed during mass removal and their total weight was noted. This measure was used to calculate the percent of initial biomass removed = $100 \times [1 - (\text{Biomass removed in the last year} / \text{Biomass removed the first year})]$.

In 1995, 1996 and 1997, mature white sucker passed through fishing gear because of water level increases, gear breakage, or both. To prevent any significant recruitment from these individuals, white sucker larvae were controlled up to fishing gear in streams of lakes Mastigou (1995 and 1996), Claudette (1995, 1996 and 1997) and Des Îles (1996) by the MRNF, with 2.5% Nusyn-Noxfish liquid rotenone. The amount of rotenone used depended on stream flow and was calculated to obtain a concentration of 100 ppm for a 1 minute contact period (Magnan et al. 1998).

3.3.3 Fish sampling

To evaluate the effects of white sucker removal on brook trout and white sucker populations, experimental gillnet fishing was done before, the year of (except for Lake Des Îles), 3 years after and 6 years after white sucker mass removal. In 2004, a series of

experimental gillnet fishing was done to evaluate the response of fish species 3 years after the end of white sucker mass removal in lakes Mastigou and Claudette, and after 9 years of mass removal in Lake Des Îles. Gillnetting was done before the brook trout spawning season (between July and September depending on the lake), and in a given lake, it was carried out during the same periods throughout the experiment.

The nets were set randomly, perpendicular to the shore, with small and large meshes towards the shore in an alternating pattern among gillnets. The number of nets used (between 8 and 12) varied among lakes, depending on surface area (Magnan et al. 1998). Fishing took place for 16-18 hours and always covered the period between 18h00 and 9h00. For lakes Mastigou and Claudette, sampling was carried out with experimental monofilament gillnets (1.8 m deep \times 67.5 m long with stretched mesh of 20, 24, 33, 36, 50, 60, 76, 90, and 100 mm and filament diameters of 0.13, 0.15, 0.17, 0.17, 0.17, 0.17, 0.20, 0.20, and 0.25 mm, respectively). In Lake Des Îles, we used experimental multifilament gillnets (1.8 m deep \times 38 m long, with stretched mesh of 25, 32, 38, 51, 64, and 76 mm and filament diameter of 0.19, 1.19, 0.26, 0.26, 0.42, and 0.42 mm, respectively) for all sampling periods.

Each fish captured was identified, weighed (± 0.1 g), and measured (± 1 mm total length (TL). Sexual maturity of brook trout was noted and gonads of mature females were preserved in Gilson's fluid (Snyder 1983) for further fecundity estimations. We removed the right pectoral fin of white sucker and scales (from the left side of fish, between the dorsal fin and the lateral line) of brook trout for age determinations.

3.3.4 General statistical approach

For all response variables described below, we did a lake-by-lake comparison using either mixed-model analysis of variance (ANOVA) with repeated measures or mixed-model analysis of covariance (ANCOVA) with repeated measures, to determine if fish species responded to white sucker biomanipulations (as a treatment). The mixed-models included the time period (before, after 3 years of white sucker mass removal,

after 6 years of white sucker mass removal and after the cessation of white sucker mass removal [lakes Mastigou and Claudette] or after 9 years of white sucker mass removal [Lake Des Îles]) as a fixed effect. Fish length and age were also used as fixed effects when necessary (fecundity and growth comparisons). *A posteriori* t tests were done between years when the results of the mixed-models identified significant effects of the mass removal. A Bonferroni correction was applied to control for multiple comparisons. When assumptions of normality and (or) homogeneity of variances were not met, the data were log transformed. If this procedure was not successful, ANOVAs were conducted on rank-transformed data (Quinn and Keough 2002). All statistical analyses were performed using SAS version 8.2 software.

3.3.5 Fish abundance and biomass

To evaluate the impact of white sucker mass removal on species abundance, catch and biomass per unit of effort (CPUE and BPUE, respectively) were estimated from gillnetting. We tested for the effect of white sucker biomanipulation on CPUE and BPUE of white sucker and brook trout populations with a mixed-model ANOVA. To test for recruitment increase, the same analyses were used to compare the mean relative abundance (CPUE and BPUE) of 1+ white sucker and brook trout among years for which age data were available. Given the spawning season of each species and the time of mass removal, they were the first cohorts susceptible to show compensatory responses in recruitment after white sucker mass removal and 3 years after the cessation of white sucker mass removal.

3.3.6 Growth

White sucker age determination was done as described by Beamish and Harvey (1969). Transverse sections of the first three pectoral fin rays were cut using a Jem Saw 45TM (model #20-037, Raytech Industries, Middlefield, CT 06457), then fixed to a microscope slide with Cytoseal 60TM (Stevens Scientific, Kalamazoo, Mich.). For brook trout, scales were mounted between acetate sheets and plastic film directly in the field

(Power 1964). For both species, age was estimated by two independent readings, done by one reader. When the first two readings differed, two other readings were completed; the sample was discarded if there was still no agreement. A maximum of 250 and 190 individuals were used for age determination for each white sucker and brook trout population, respectively. All specimens from the least abundant size classes (i.e., smaller and larger fish) were used. The sub-sample was completed with a fixed percentage of fish randomly selected from the other size classes (at 10 mm intervals).

To evaluate growth compensation in white sucker and brook trout, we first tested for the effect of the biomanipulation and age on the length of individuals with mixed-model ANOVAs. For the three studied lakes, we tested for differences in the slopes of the length-at-age relationships (i) between the year before white sucker mass removal and after 3 years of white sucker mass removal, (ii) between after 3 years of white sucker mass removal and after 6 years of white sucker mass removal and (iii) between after 6 years of white sucker mass removal and after the cessation of white sucker mass removal (lakes Mastigou and Claudette) or after 9 years of white sucker mass removal (Lake Des Îles). When the slopes of the length-at-age relationships did not differ between years, we tested for differences in mean length using a mixed-model ANCOVA with fish age as a covariate. Lake Des Îles was not included in the analysis of growth for brook trout because sample sizes were too small.

3.3.7 Age and length at maturity

To evaluate the impact of white sucker biomanipulation on length and age at maturity of whites sucker and brook trout, we tested for the effect of biomanipulation on the mean length and age of all mature individuals in each population with a mixed-model ANOVA.

3.3.8 Brook trout reproductive investment

The fecundity of female brook trout was estimated by proportion using the mean dry weight of three samples of 25 eggs and the total egg mass (Snyder 1983). Brook trout gonads were preserved in Gilson's fluid; the eggs were then separated from ovarian connective tissue, air dried for 48h, and weighted (± 0.01 mg). The accuracy of this method was $\pm 5\%$ when compared with total counts made on 10% of the samples.

To evaluate the compensation in reproductive investment of brook trout during the experiment, we first tested for differences in the slope of the relationship between (i) fish length and the number of eggs, (ii) fish length and the mean weight of one egg and (iii) fish length and gonad weight, throughout the white sucker biomanipulation. As the slope of the relationships between fish length and all three fecundity variables did not differ in lakes Claudette, Mastigou and Des Îles ($p>0.05$), we tested for differences in mean number of eggs, mean egg weight and mean gonad weight using mixed-model ANCOVAs with brook trout length as a covariate.

3.4 RESULTS

Table 2 gives a summary of CPUE, BPUE, age and length at maturity and growth results found in lakes Mastigou, Claudette and Des Îles for both white sucker and brook trout, during and after the cessation of white sucker mass removal. Table 3 gives a summary of results found in the three studied lakes for brook trout reproductive investment variables. The results of the mixed-models can be found in Annex I.

3.4.1 White sucker removal

The total biomass of white sucker removed from the three studied lakes ranged from 3064 kg to 10635 kg during the seven to nine years of biomanipulation (Fig. 1). In Lake Mastigou, the biomass of white sucker removed was almost 3000 kg the first year, and then dropped and stabilized around 1300 kg the following years while in Lake

Claudette, the biomass of white sucker removed was 1515 kg in 1995, and then decreased gradually over time until 62 kg in 2001 (Fig. 1). The biomass of white sucker removed was 2570 kg in Lake Des Îles in 1996, decreased to 740 kg in 1998, increased to 1820 kg in 1999 and then decreased gradually to 210 kg in 2004 (Fig. 1). Yields and percent of the initial biomass removed were 27.9, 30.6 and 59.5 kg/ha and 95.9, 65.5 and 91.6 % for lakes Claudette, Mastigou and Des Iles respectively.

3.4.2 Fish abundance and biomass

During white sucker mass removal

White sucker. In Lake Mastigou, there were significant decreases in the mean CPUE and BPUE (all ages) after 3 years of mass removal and a significant increase in the mean BPUE (1+) of white sucker after 6 years of mass removal (Whole population: $t=5.87$ and 5.99 , respectively, $p<0.0001$; 1+ white sucker: $t= -3.31$, $p<0.01$; Fig. 2). Although not significant, the CPUE of 1+ white sucker tended to increase after 6 years of mass removal (Fig. 2). The mass removal of white sucker had no significant effect on the mean CPUE and BPUE of 2+ white sucker, in Lake Mastigou ($p>0.05$).

In Lake Claudette, a decrease in the mean CPUE (all ages and 2+) of white sucker was observed after 6 years of mass removal ($t=3.39$ and 3.51 , respectively, $p<0.01$; Fig. 2). No significant effects of mass removal was observed on the mean CPUE of 1+ and mean BPUE (all ages and 2+) of white sucker population ($p>0.05$; Fig. 2).

In Lake Des Îles, a gradual decrease was observed in mean CPUE (all ages and 2+), and BPUE (all ages) of the white sucker population after 9 years of mass removal ($t=3.36$, $p<0.01$; Fig. 2). A significant increase in the mean BPUE of 1+ white sucker was observed after 6 years of mass removal ($t =-5.50$, $p<0.0001$; Fig. 2). Although not significant, the CPUE of 1+ white sucker also tended to increase after 6 years of mass removal (Fig. 2). White sucker mass removal had no significant effect on the mean BPUE of 2+ white sucker in Lake Des Îles ($p>0.05$; Fig. 2).

Brook trout. In lake Mastigou, significant increases in the CPUE and BPUE of 1+ brook trout were observed after 3 years of whites sucker mass removal ($t=-3.88$ and -3.41 , respectively, $p=0.01$; Fig. 3).

Although not significant, the mean CPUE and BPUE (all ages) tended to increase after 6 years of white sucker mass removal in Lake Claudette ($p>0.05$; Fig. 3). A significant increase in mean CPUE and BPUE of 1+ individuals occurred after 3 years and 6 years of mass removal (After 3 years: $t=-3.22$ and -3.20 , respectively, $p<0.01$; After 6 years: $t=-5.75$ and -7.10 , respectively $p<0.0001$; Fig. 3).

In Lake Des Îles, both the CPUE and BPUE (all ages) of the brook trout population increased (although not significantly for the mean CPUE) and then decreased during the mass removal. A significant decrease in the mean CPUE was observed after 9 years of white sucker mass removal ($t=3.09$, $p=0.0046$; Fig. 3) while a significant increase in mean BPUE was observed after 3 years of removal, followed by a significant decrease after 6 years of removal ($t=-3.03$ and 3.18 , respectively, $p<0.01$; Fig. 3). No significant change occurred in the mean CPUE and BPUE of 1+ brook trout in Lake Des Îles ($p>0.05$; Fig. 3).

After the cessation of white sucker mass removal

White sucker. In Lake Mastigou, a significant increase in mean BPUE of the whole population was observed three years after the cessation of white sucker mass removal ($t=-3.85$, $p<0.001$; Fig. 2). Although not significant, the mean CPUE and BPUE of 1+ individuals also tended to increase in lakes Mastigou and Claudette after the cessation of white sucker mass removal ($p>0.05$; Fig. 3).

Brook trout. Significant decreases in the CPUE and BPUE of 1+ individuals were observed after the cessation of white sucker mass removal in Lake Mastigou and Lake Claudette (CPUE: $t=2.74$ and 3.63 , $p<0.05$ and $p<0.01$; BPUE: $t=2.98$ and 4.51 , $p<0.01$ and $p<0.001$; for lakes Mastigou and Claudette respectively; Fig. 3).

3.4.3 Growth

During white sucker mass removal

White sucker. Although the mean length of 2+ white suckers did not differ significantly before and after 3 years of white sucker mass removal in Lake Mastigou ($p>0.05$; Fig. 4), there was a significant decrease in the mean length of 1+ individuals, as well as a significant increase in the mean length of 3+ individuals, after 3 years of white sucker mass removal ($t=5.93$ and -4.94 , respectively, $p<0.0001$; Fig. 4). In lakes Claudette and Des Îles, there was a significant decrease in the length of white sucker after 3 years of white sucker mass removal, regardless of the age ($F=101.97$ and 71.09 , respectively, $p<0.0001$; Fig. 4). After 6 years of white sucker mass removal, an increase in the mean length of white sucker was observed in all three lakes, even though there was a significant $age \times year$ interaction in Lake Mastigou ($age \times year$ interaction: $F=185.40$, $p<0.0001$; $t=-34.00$, -37.24 and -17.40 , for 1+, 2+ and 3+ individuals in Lake Mastigou, $F=1899.57$ and 229.73 for lakes Claudette and Des Îles respectively, $p<0.0001$; Fig. 4). In Lake Des Îles, there was also a significant increase in mean length of white sucker after 9 years of white sucker mass removal ($F=165.53$, $p<0.0001$; Fig. 4).

Brook trout. In Lake Mastigou, there was no significant effect of year or significant $year \times age$ interaction on the mean length of brook trout after three years of white sucker mass removal ($p>0.05$). However, the *a posteriori* test reveals a significant increase in the mean length of 1+ and 2+ brook trout ($t=-10.04$ and -9.80 , respectively, $p<0.0001$; Fig. 5) and no significant difference in the mean length of 3+ brook trout ($p>0.05$; Fig. 5) after 6 years of white sucker mass removal.

In Lake Claudette, a significant increase in brook trout length was observed after 3 years of white sucker mass removal (Fig. 5). After 6 years of white sucker mass removal, the *a posteriori* test shows a significant increase in the mean length of 1+ and

2+ ($t=-11.20$ and -5.06 , respectively, $p<0.0001$; Fig. 5) but no significant difference in the mean length of 3+ individuals ($p>0.05$; Fig. 5) of brook trout.

After the cessation of white sucker mass removal

White sucker. In Lake Mastigou, the *a posteriori* test shows a significant decrease in the mean length of individuals ($t=3.97$, $p<0.0001$; Fig. 4) after the end of white sucker mass removal. There was no significant effect of the cessation of mass removal on the mean length of white sucker in Lake Claudette.

Brook trout. In Lake Mastigou, the *a posteriori* test revealed a significant decrease in the mean length of 1+ and 2+ brook trout after the cessation of white sucker mass removal ($t=6.73$ and 7.19 , respectively, $p<0.0001$; Fig. 5). No significant difference in length was found in 3+ brook trout ($p>0.05$; Fig. 5). In Lake Claudette, no significant difference in 2+ brook trout length was found after the end of white sucker mass removal ($p>0.05$; Fig. 5), but a significant decrease in length of 1+ individuals, as well as a significant increase in length of 3+ individuals, were observed ($t=7.31$ and -4.18 , respectively, $p<0.0001$; Fig. 5).

3.4.4 Age and length at maturity

During white sucker mass removal

White sucker. After 6 years of white sucker mass removal, a significant decrease was observed in the age at maturity of male white sucker in Lake Mastigou ($t=7.76$, $p<0.0001$; Fig. 6), and the same was observed after 3 years and 6 years of mass removal for females ($t=3.06$ and 5.74 , $p<0.01$ and $p<0.0001$, respectively; Fig. 6). No significant effect of mass removal was observed on the length at maturity of white sucker ($p>0.05$; Fig. 6).

While a significant decrease in the age at maturity of males and females was observed after 6 years of white sucker mass removal in Lake Claudette ($t=5.93$ and 5.47 , respectively, $p<0.0001$), the length at maturity of male white sucker increased gradually during mass removal (Fig. 6). There was no significant effect of white sucker mass removal on the length at maturity of female white sucker in Lake Claudette ($p>0.05$; Fig. 6).

In Lake Des Îles, significant decreases in the age at maturity of males and females were observed after 9 years of mass removal ($t=7.37$ and 7.04 , respectively, $p<0.0001$; Fig 9). While white sucker length at maturity decreased after 3 years and 9 years of mass removal for the females, it only decreased significantly after 9 years of mass removal for the males ($t=3.29$, 2.01 and 2.85 , $p<0.01$, $p<0.05$ and $p<0.01$, respectively; Fig. 6).

Brook trout. In Lake Mastigou, a significant decrease in the age at maturity of male brook trout was observed after 3 years of white sucker mass removal ($t=6.14$, $p<0.01$), while a gradual decrease in the age at maturity of female was observed (Fig. 7). No significant effect was observed on the mean length at maturity of both males and females ($p>0.05$; Fig. 7).

In Lake Claudette, a significant decrease of the age and length at maturity of both male and female brook trout was observed after 6 years of white sucker mass removal (Age: $t=11.28$ and 12.84 , $p<0.0001$; Length: $t=4.57$ and 2.88 , $p<0.0001$ and $p<0.01$, respectively; Fig. 7).

In Lake Des Îles, a significant decrease in the length at maturity of female brook trout occurred after 6 years of white sucker mass removal, followed by a significant increase after 9 years of mass removal. ($t=7.72$ and -3.98 , $p<0.0001$ and $p<0.001$, after 3 years and 6 years respectively; Fig. 7). There was no significant effect of white sucker mass removal on the mean age at maturity of both male and female, and mean length at maturity of male brook trout ($p>0.05$; Fig. 7).

After the cessation of white sucker mass removal

White sucker. While there was no significant effect of the cessation of white sucker mass removal on the age and length at maturity of white sucker in Lake Mastigou ($p>0.05$; Fig. 6), significant decreases in the age at maturity of male and female white sucker ($t=6.87$ and 3.40 , $p<0.0001$ and $p<0.001$, respectively; Fig. 6), as well as in the length at maturity of male white sucker ($t=4.48$, $p<0.0001$; Fig. 6b), were found three years after the cessation of white sucker mass removal in Lake Claudette. No significant effect of the end of white sucker mass removal was found on the mean length at maturity of female white sucker, in Lake Claudette ($p>0.05$; Fig. 6).

Brook trout. In Lake Mastigou, there was no significant effect of the cessation of white sucker mass removal on the mean age and length at maturity of brook trout ($p>0.05$; Fig. 7). However, in Lake Claudette, significant increases in the age and length at maturity occurred three years after the cessation of white sucker mass removal, for both male and female brook trout (Age: $t=-8.18$ and -8.44 , $p<0.0001$; Length: $t=-5.70$ and -4.06 , $p<0.0001$, for males and females respectively; Fig. 7).

3.4.5 Brook trout reproductive investment

Linear regressions between the fecundity variables (number of eggs, weight of one egg and gonad weight) and total length of female brook trout indicated that the total length \times year interactions were not significant in all the studied lakes.

During white sucker mass removal

A significant increase in the number of eggs of brook trout was found after 3 years of white sucker mass removal in Lake Mastigou ($t=-6.12$, $p<0.0001$; Fig. 8) but only after 6 years of mass removal in lakes Claudette and Des Îles ($t=-7.52$ and -3.42 , $p<0.0001$ and $p<0.01$, respectively; Fig. 8). The increase in brook trout fecundity in Lake Claudette was preceded by an initial decrease in the total number of eggs after 3

years of white sucker mass removal ($t=3.23, p<0.01$; Fig. 8). No significant difference was observed in the total number of brook trout eggs after 6 years of mass removal in Lake Mastigou ($p>0.05$; Fig. 8).

A significant decrease in the mean weight of eggs was found after 3 years of white sucker mass removal in the three studied lakes ($t=8.46, 3.86$ and $2.98, p<0.0001, <0.001$ and <0.01 , for lakes Mastigou, Claudette and Des Îles, respectively; Fig. 8). No significant changes in the mean weight of brook trout eggs were observed after 6 years of mass removal in all the studied lakes, and after 9 years of mass removal in Lake Des Îles ($p>0.05$; Fig. 8).

A significant decrease in the mean weight of brook trout gonads was observed after 3 years of white sucker mass removal in lakes Mastigou and Claudette ($t=7.82$ and 5.22 , respectively, $p<0.0001$; Fig. 8). The decrease in the mean weight of brook trout gonads in Lake Claudette was followed by an increase after 6 years of white sucker mass removal ($t=-5.21, p<0.0001$; Fig. 8). No significant change in the mean weight of brook trout gonads was observed after 6 years of mass removal in Lake Mastigou ($p>0.05$; Fig. 8). White sucker mass removal had no significant effect on the mean weight of brook trout gonads in Lake Des Îles ($p>0.05$; Fig. 8).

After the cessation of white sucker mass removal

Three years after the cessation of white sucker mass removal, a significant decrease in the number of eggs produced by brook trout females occurred in lakes Mastigou and Claudette ($t=2.40$ and $7.01, p<0.05$ and $p<0.0001$, respectively; Fig. 8).

A significant increase in the mean weight of brook trout eggs was found in both Lake Mastigou and Lake Claudette, 3 years after the cessation of white sucker mass removal ($t=-2.72$ and -2.71 , respectively, $p<0.01$; Fig. 8).

After the end of white sucker mass removal, there was no significant change in the mean weight of brook trout gonads, in both Lake Mastigou and Lake Claudette ($p>0.05$; Fig. 8).

3.5 DISCUSSION

This study showed that the extent of white sucker mass removal was not the same in all the studied lakes. It varied in duration (between 7 and 9 years) as well as in intensity (fish yields between $27.9 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$ and $57.5 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}$; proportion of initial biomass removed between 65.5% and 95.9%). These variations have induced a gradient in the intensity of inter- and intra-specific competition and consequently in the compensatory responses of the fish populations that were studied.

3.5.1 White sucker removal

The mass removal was most intense in Lake Claudette and the least intense in Lake Mastigou. The small number of tributaries, the presence of impassable obstacles at the emissary and the hydrographic position of Lake Claudette (at the top of the watershed) could explain the efficiency of white sucker mass removal in this lake. The lower mass removal intensity observed in Lake Mastigou might be attributed to the fact that it is situated in the middle of a watershed colonised by the white sucker, the access to the lake by fish being possible upstream and downstream. Also, different observations suggest that spawning grounds occurred in the lake and could be responsible for the lower mass removal efficiency (P. Magnan, personal observations). The intermediate intensity of mass removal observed in Lake Des Îles could be explained by the fact that it is almost three times larger than lakes Mastigou and Claudette, making mass removal more difficult (more spawning grounds).

3.5.2 Fish abundance and biomass

With one exception (BPUE; Lake Claudette), the CPUE and BPUE of white sucker populations (all ages) decreased significantly during white sucker mass removal. The lack of significant change in BPUE of white sucker in Lake Claudette might be due to their higher growth compensation following adults' removal. The BPUEs of the species targeted by the removals are susceptible to be maintained when part of the resource is used by the remaining individuals (Hanson and Leggett 1986, Colby et al. 1987). The mass removal of adult fish should result in an increase in recruitment of all species because of a competitive release (Meronek et al. 1996). The recruitment of 1+ white sucker also increased in lakes Claudette, Mastigou and Des Îles, although not always significantly. The significant increase or upward tendencies in CPUE of 1+ white sucker are related to the intensity of mass removal. After 3 years of mass removal, Brodeur et al. (2001) did not observe any response in white sucker recruitment in lakes Claudette, Mastigou and Des Îles after the removal of 77.3%, 55.9% and 70.4% (respectively) of the initial white sucker biomass. However, 3 to 6 years later, increases in mass removal intensity translated into increases in white sucker recruitment.

During white sucker mass removal, CPUE and BPUE of brook trout (all ages) tended to increase only in Lake Claudette. In contrast, the recruitment of 1+ brook trout significantly increased in lakes Mastigou and Claudette, during the period of white sucker mass removal.

The BPUE of white sucker (all ages) increased significantly three years after the cessation of mass removal only in Lake Mastigou. In contrast, CPUE and BPUE of 1+ white sucker tended to increase in both Lake Mastigou and Lake Claudette. In spite of intense white sucker removal (80% of mature individuals), Schneider and Crowe (1980) reported that white sucker populations were back to their initial densities 3 to 5 years after the end of mass removal. Johnson (1977) also noted that white sucker populations were able to reach their initial densities 5 to 7 years after the end of mass removal. These

results suggest that there might be a delay (>3 years) in the response of white sucker populations following the end of mass removal.

In lakes Claudette and Mastigou, there were no significant changes in brook trout CPUE and BPUE (all ages) after the cessation of white sucker mass removal. However, significant decreases in both CPUE and BPUE of 1+ brook trout were observed in both lakes. These results suggest that the increase in interspecific competition with white sucker following the end of mass removal induced a rapid reduction in the recruitment of 1+ brook trout but not at the population level. This latter result was predictable, at least for the 3+ individuals, because they were already in the system when the white sucker mass removal stopped.

3.5.3 Growth

During white sucker mass removal, there were significant increases in the mean length-at-age of both white sucker and brook trout, in all the studied lakes. This increase in annual growth shows that the decrease in intra- and inter-specific competition allows for an increased amount of energy to be invested in the growth of both species. Growth also appears to be more sensitive than CPUE and BPUE to releases of competition. Schneider and Crowe (1980) and Hayes et al. (1992) observed increases in the growth of white sucker and yellow perch due to the decrease in intra- and inter-specific competition following the mass removal of white sucker. These results support that white sucker and brook trout growth is constrained by both intra- and interspecific competition by white sucker, probably for benthic invertebrates (Magnan, 1988; Chen and Harvey, 1995; Brodeur et al. 2001).

There was a decrease in the growth of both white sucker and brook trout in Lake Mastigou and of brook trout in Lake Claudette (1+) after the cessation of white sucker mass removal. In both lakes, these changes were more important for 1+ and 2+ than for 3+ white sucker and brook trout. These results indicate that young individuals are more sensitive than older ones to changes in white sucker abundance.

3.5.4 Age and length at maturity

During white sucker mass removal, significant decreases in the age at maturity of both species were observed in all lakes except for brook trout in Lake Des Îles. The decrease in the mean age at maturity of both white sucker and brook trout is consistent with their increase in growth, during white sucker mass removal. Sexual maturity is more related to the attainment of a given size rather than a given age (Tallman et al. 1996). Consequently, the decrease in the mean age at maturity is related to growth increases, and thus to a decreased time required to reach the minimum size for reproduction. Rochet (1998) also found that higher growth rates are associated with decreased age at maturity. In Lake Des Îles, the fact that there was no significant change in the mean age at maturity of brook trout during white sucker mass removal could be explained by the larger proportion of older individuals in our samples. Because the sample sizes were too small for brook trout in this lake, we could not determine if there were differences in the growth of individuals during mass removal.

Significant changes in the mean age at maturity were observed after the cessation of white sucker mass removal only in Lake Claudette: mean age at maturity decreased in white sucker and increased in brook trout. In Lake Claudette, where white sucker mass removal was the most intense, there was no change in the growth of white sucker after the end of white sucker mass removal. This suggests that there is a time lag in the response of white sucker (in growth and mean age at maturity) to the changes in intra-specific competition. The increase in the mean age at maturity of brook trout in Lake Claudette could also be explained by the larger proportion of older individuals in our sample after the end of mass removal, as suggested by the decrease in brook trout recruitment in this lake after that period.

In most cases, the mean length at maturity did not change throughout the biomanipulation supporting that sexual maturity is more related to the attainment of a given size rather than a given age (Tallman et al. 1996). However, as we used the mean length of all mature individuals, instead of the mean length of individuals when they first

reached maturity, the method used could have caused the observed variations. Those observed during white sucker mass removal in lakes Claudette and Des Îles could be attributed to an increase in recruitment. An increase in recruitment induces an increase in the proportion of smaller mature individuals, which is responsible for a lower mean length at maturity. After the end of white sucker mass removal, the increase in the mean length at maturity of brook trout in Lake Claudette could be explained by the increase in growth of older individuals.

3.5.5 Brook trout reproductive investment

During white sucker mass removal, brook trout females produced a larger number of eggs but of smaller size compared to the period before the biomanipulation and the reverse occurred after the cessation of white sucker mass removal (brook trout females produced a smaller number of eggs but of larger size). Because larger juveniles hatch from larger eggs, and larger juveniles have a better chance of survival in early life than do smaller juveniles (Hutchings 1991) these observations suggest that for brook trout, there is a selection for the production of smaller numbers of eggs but of larger size with increases in inter-specific competition. The effects of food availability and egg size on juvenile brook trout survival results in different optimal egg sizes for environments that differ in food abundance (Hutchings 1991). In a study on Atlantic salmon, it was suggested that females exhibited phenotypic plasticity in response to the likely feeding opportunities to be encountered by their offspring (Jonsson et al. 1996). Consequently, in environments where food is readily available, egg size tends to be smaller while the reverse occurs in environments where food is less abundant. In addition to food supply, many studies have reported an influence of growth rate on the fecundity of fish. The production of more offspring was generally found to be advantageous where, due to higher food availability, juvenile growth rates were higher, whereas larger offspring were found to be favoured where growth rates were lower (Bagenal 1969; Ware 1975; Thorpe et al. 1984; Jonsson et al. 1996; Lobon-Cervia et al. 1997). These results suggest that for brook trout, the changes in intra- and interspecific competition through the white

sucker biomanipulation, as well as the subsequent changes in food availability and growth rates, were responsible for the observed trade-offs between egg size and number.

The mean weight of gonads decreased in lakes Mastigou and Claudette after 3 years of white sucker mass removal. Hutchings (1991) showed that low food abundance provides a selective factor favouring increased allocation of body tissue to gonads by selecting for larger offspring. These results suggest that the initial decreases in brook trout gonad weight may be linked to the increased food availability resulting from the decrease in intra- and interspecific competition after 3 years of white sucker mass removal and the subsequent decreases in brook trout egg size. After 6 years of white sucker mass removal, an increase in the weight of brook gonads was observed in Lake Claudette. While a significant increase in the number of brook trout eggs was observed in this lake, there was no significant change in the size of the eggs. This increase in overall gonad weight could be linked to the surplus energy related to the decrease of interspecific competition by white sucker and the concurrent increased food availability and growth. It has been shown that the growth of fish is reduced in the presence of competing species. Mittelbach (1988) and Osenberg et al. (1992) observed that the growth of juvenile pumpkinseed was reduced in the presence of bluegills and Fox (1994) showed that these decreases in growth were associated with delayed maturity and lower reproductive effort. These results suggest that for brook trout, the decreases in interspecific competition after 6 years of white sucker mass removal, and the subsequent increases in growth, are responsible for the early maturity and increases in gonad weight. However, no significant changes in gonad weight were observed following the cessation of white sucker mass removal. This could be related to the time lag in the brook trout response to the increase in interspecific competition. While slight decreases in the growth of brook trout were observed after the end of white sucker mass removal, these small changes, combined to the slow increasing interspecific competition, might not have been large enough to induce a significant change in brook trout gonad weight after the cessation of white sucker mass removal.

In conclusion, the present study showed that white sucker and brook trout exhibit compensatory responses in recruitment, growth, age at maturity and reproductive investment (brook trout) following a reduction in intra- and inter-specific competition. Our results, obtained on a gradient of mass removal in time and intensity, support that the success of a biomanipulation depends primarily on the intensity of the mass removals (Colby et al. 1987; Meronek et al. 1996; Brodeur et al. 2001). Furthermore, by producing a positive gradient followed by a negative gradient in the intensity of white sucker mass removal, we were able to test the effects of variations in intra- and interspecific competition in some life history traits of two species.

3.6 ACKNOWLEDGMENTS

We thank H. Bertrand, J. Breton, P. East, C. Fournier, M. Gagnon, G. Lapierre, M. Léveillé, Y. Paradis, D. Schelling and I. St-Onge of the LRCA, C. Duval and A.-M. Pratte of ZEC des Nymphes, and M. Beaudoin, G. Biron, M. Cloutier, P. Côté, M. Fillion, C. Garceau, S. Gravel, R. Isabel, J.-M. Lafrance, J. Lafrance, M.-J. Laperrière, R. Laporte, É. Pilon, C. Simard and J. Tanguay of the MRNF (formerly Société de la Faune et des Parcs du Québec) for their field and laboratory assistance. We are also grateful to Andrea Bertolo for his statistical advice, and to P. Brodeur, M. Lapointe, T. Protois and R. Proulx for their assistance and advice throughout this project. M.-H. St-Laurent was supported by graduate fellowships from the Fond pour la formation de chercheurs et l'aide à la recherche (FCAR) and the Fondation du centre d'étude universitaire de Trois-Rivières (CEU). I. Pitre was supported by a graduate fellowship from the Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT). This project was supported by funds from the (MNRF), the Fondation de la faune du Québec (FFQ), the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada and the Canada Research Chair Program to P. Magnan.

3.7 REFERENCES

- Amundsen, P.-A., Klemetsen, A., and Grotnes, P. E. 1993. Rehabilitation of a stunted population of arctic char by intensive fishing. *N. Am. J. Fish. Manag.* **13** : 483-491.
- Angeler, D. G., Chow-Fraser, P., Hanson, M. A., Sanchez-Carrillo, S., and Zimmer, K. D. 2003. Biomanipulation: a useful tool for freshwater wetland mitigation? *Freshwater Biol.* **48** : 2203-2213.
- Bagenal, T. B. 1969. Relationship between egg size and fry survival in brown trout *Salmo trutta* L. *J. Fish. Biol.* **1**: 349-353.
- Beamish, R. J., and Harvey, H. H. 1969. Age determination in the white sucker. *J. Fish. Res. Board Can.* **26** : 633-638.
- Brodeur, P., Magnan, P., and Legault, M. 2001. Response of fish communities to different levels of white sucker (*Catostomus commersoni*) biomanipulation in five temperate lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58** : 1998-2010.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., and Hodgson, J. R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* **35** (10) : 634-639.
- Chen, Y., and Harvey, H. H. 1995. Growth, abundance, and food supply of white sucker. *Trans. Am. Fish. Soc.* **124** : 262-271.
- Colby, P. J., Ryan, P. A., Schupp, D. H., and Serns, S. L. 1987. Interactions in north-temperate lake fish communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44** : 104-128.
- Donald, D. B., and Alger, D. J. 1989. Evaluation of exploitation as a means of improving growth in a stunted population of brook trout. *N. Am. J. Fish. Manag.* **9** : 177-183.
- Elser, J. J., Luecke, C., Brett, M. T., and Goldman, C. R. 1995. Effects of food web compensation after manipulation of rainbow trout in an oligotrophic lake. *Ecology* **76**: 52-69.

- Fox, M. G. 1994. Growth, density, and interspecific influences on pumpkinseed sunfish life histories. *Ecology* **75**: 1157-1171.
- Hamel, P., Magnan, P., Lapointe, M., and East, P. 1997. Timing of spawning and assessment of a degree-day model to predict the in situ embryonic developmental rate of white sucker, *Catostomus commersoni*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54** : 2040-2048.
- Hanson, J. M., and Leggett, W. C. 1986. Effects of competition between two freshwater fishes on prey consumption and abundance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43** : 1363-1372.
- Hayes, D. B., Taylor, W. W., and Schneider, J. C. 1992. Response of yellow perch and the benthic invertebrate community to a reduction in the abundance of white suckers. *Trans. Am. Fish. Soc.* **121** : 36-53.
- Hutchings, J. A. 1991. Fitness consequences of variation in egg size and food abundance in brook trout *Salvelinus fontinalis*. *Evolution* **45**: 1162-1168.
- Jacobsen, L., Berg, S., and Skov, C. 2004. Management of lake fish populations and lake fisheries in Denmark : history and current status. *Fish. Manag. Ecol.* **11** : 219-224.
- Johnson, F. H. 1977. Responses of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and yellow perch (*Perca flavescens*) populations to removal of white sucker (*Catostomus commersoni*) from a Minnesota lake, 1966. *J. Fish. Res. Board Can.* **34** : 1633-1642.
- Jonsson, N., Jonsson, B., and Flemming, I. A. 1996. Does early growth cause a phenotypically plastic response in egg production of Atlantic Salmon? *Funct. Ecol.* **10**: 89-96.
- Jorgensen, S. E., and De Bernardi, R. 1998. The use of structural dynamic models to explain successes and failures of biomanipulation. *Hydrobiologia* **379**: 147-158.
- Lacasse, S., and Magnan, P. 1992. Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentian shield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **49** : 1001-1009.

- Lammens, E. H. R. R. 1999. The central role of fish in lake restoration and management. *Hydrobiologia* **395/396** : 191-198.
- Langeland, A. 1986. Heavy exploitation of a dense resident population of arctic char in a mountain lake in the central Norway. *N. Am. J. Fish. Manag.* **6**: 519-525.
- Lobon-Cervia, J., Utrilla, C. G., Rincon, P. A., and Amezcuia, F. 1997. Environmentally induced spatio-temporal variations in the fecundity of brown trout *Salmo trutta* L. : trade-offs between egg size and number. *Freshwater Biol.* **38**: 277-288.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species : ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45** : 999-1009.
- Magnan, P., Lapointe, M., and East, P. 1998. Guide de contrôle intégré du meunier noir dans les lacs à omble de fontaine. Document préparé par l'Université du Québec à Trois-Rivières pour le Ministère de l'Environnement et de la Faune et la Fondation de la Faune du Québec.
- Magnan, P., Proulx, R., and Plante, M. 2005. Integrating the effects of fish exploitation and interspecific competition into current life history theories : an example with lacustrine brook trout (*Salvelinus fontinalis*) populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **62** : 747-757.
- Mehner, T., Kasprzak, P., Wysujack, K., Laude, U., and Koschel, R. 2001. Restoration of a stratified lake (Feldberger Hausee, Germany) by a combination of nutrient load reduction and long-term biomanipulation. *Int. Rev. Hydrobiol.* **86** : 253-265.
- Mehner, T., Benndorf, J., Kasprzak, P., and Koschel, R. 2002. Biomanipulation of lake ecosystems : successful applications and expanding complexity in the underlying science. *Freshwater Biol.* **47** : 2453-2465.
- Meronek, T. G., Bouchard, P. M., Buckner, E. R., Burri, T. M., Demmerly, K. K., Hatleli, D. C., Klumb, R. A., Schmidt, S. H., and Coble, D. W. 1996. A review of fish control projects. *N. Am. J. Fish. Manag.* **16** :63-74.
- Mittelbach, G. G. 1988. Competition among refuging sunfishes and effects of fish density on littoral zone invertebrates. *Ecology* **69**: 614-623.

- Osenberg, C. W., Mittelbach, G. G., and Wainwright, P. C. 1992. Two-stage life histories in fish: the interaction between juvenile competition and adult performance. *Ecology* **73**: 255-267.
- Power, G. 1964. A technique for preparing scale smears. *Trans. Am. Fish. Soc.* **93** : 201-202.
- Quinn, G., and Keough, M. 2002. Experimental design and data analysis for biologists.
- Rochet, M. J. 1998. Short-term effects of fishing on life history traits of fishes. *ICES J. Mar. Sci.* **55**: 371-391.
- Schneider, J. C., and Crowe, W. R. 1980. Effect of sucker removal on fish and fishing at Big Bear Lake. Michigan Department of Natural Resources Fisheries Division, Fish. Res. Rep. No. 1887.
- Shapiro, J. V., Lamarra, V., and Lynch, M. 1975. Biomanipulation : an ecosystem approach to lake restoration. Limnology Research Center, University of Minnesota, **143** : 1-32.
- Snyder, D. 1983. Fish eggs and larvae. *In* Fisheries techniques. Edited by L.A. Nielsen and D.L. Johnson. Am. Fish. Soc., Bethesda, Md. pp. 165-197.
- Sutherland, W.J., Pullin, A.S., Dolman, P.M., and Knight, T.M. 2004. The need for evidence-based conservation. *TRENDS Ecol. Evol.* **19**: 305-308.
- Tallman, R. F., Saurette, F., and Thera, T. 1996. Migration and life history variations in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Ecoscience* **3**: 33-41.
- Thorpe, J., Miles, M. S., and Keay, D. S. 1984. Development rate, fecundity and egg size in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture* **43**: 289-305
- Tremblay, S., and Magnan, P. 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48** : 857-867.

Ware, D. M. 1975. Relation between egg size, growth and natural mortality of larval fish. *J. Fish. Res. Board Can.* **32**: 2503-2512.

3.8 TABLES

Table 1. General characteristics of the study lakes containing sympatric brook trout and white sucker populations.

Lake	Surface	Mean	Conductivity	Secchi	Other fish species			
	area (ha)	depth (m)	(μ S/cm)	depth (m)	MM	PE	SA	NC
Claudette	110	4.1	15	4.0				
Mastigou	177	7.0	24	3.1	X	X	X	
Des Îles	347	12.0	19	7.0	X			X

Note: Fish species abbreviations: MM, pearl dace (*Margariscus margarita*); PE, northern redbelly dace (*Phoxinus eos*); SA, creek chub (*Semotilus atromaculatus*); NC, golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*).

Table 2. Summary of results (CPUE, BPUE, age and length at maturity and growth)

found in lakes Mastigou, Claudette and Des Îles, during and after the cessation of white sucker mass removal. The signs + and – indicate a significant increase and decrease respectively, while no sign indicates non significant variations

Response variable	During mass removal			After mass removal	
	Mastigou	Claudette	Des Îles	Mastigou	Claudette
<i>White sucker</i>					
CPUE	-	-	-	-	-
BPUE	-	-	-	-	+
CPUE 1+	-	-	-	-	-
BPUE 1+	+	-	-	+	-
CPUE 2+	-	-	-	-	-
BPUE 2+	-	-	-	-	-
Age at maturity ♂	-	-	-	-	-
Age at maturity ♀	-	-	-	-	-
Length at maturity ♂	-	+	-	-	-
Length at maturity ♀	-	-	-	-	-
Growth	+	+	+	-	-
<i>Brook trout</i>					
CPUE	-	+	-	-	-
BPUE	-	-	-	-	-
CPUE 1+	+	+	-	-	-
BPUE 1+	+	+	-	-	-
Age at maturity ♂	-	-	-	-	+
Age at maturity ♀	-	-	-	-	+
Length at maturity ♂	-	-	-	-	+
Length at maturity ♀	-	-	-	-	+
Growth	+	+	NC	-	-

Abbreviation : NC, not compared

Table 3. Summary of results found in lakes Mastigou, Claudette and Des Îles during and after the cessation of white sucker mass removal, for the brook trout reproductive investment variables. The signs + and – indicate a significant increase and decrease respectively, while no sign indicates non significant variations

Response variable	During mass removal			After mass removal	
	Mastigou	Claudette	Des Îles	Mastigou	Claudette
Fecundity	+	+	+	-	-
Egg weight	-	-	-	+	+
Gonad weight	-	-	-		

3.9 FIGURE CAPTIONS

Figure 1. Total biomass of white sucker removed (kg) during white sucker mass removal in the three study lakes.

Figure 2. Mean catch and biomass per unit of effort (CPUE and BPUE \pm standard deviation) of white sucker populations (all age classes), 1+ and 2+ white sucker. Black bars, before or first year of white sucker mass removal; striped bars, 3 years of white sucker mass removal; grey bars, 6 years of white sucker mass removal; white bars, 3 years after the end of white sucker mass removal (lakes Mastigou and Claudette) or 9 years (lake Des Îles) of white sucker mass removal.

Figure 3. Mean catch and biomass per unit of effort (CPUE and BPUE \pm standard deviation) of brook trout populations (all age classes) and 1+ brook trout. Black bars, before or first year of white sucker mass removal; striped bars, 3 years of white sucker mass removal; grey bars, 6 years of white sucker mass removal; white bars, 3 years after the end of white sucker mass removal (lakes Mastigou and Claudette) or 9 years (lake Des Îles) of white sucker mass removal.

Figure 4. Mean length (\pm 1 standard deviation) of 1+, 2+ and 3+ white sucker. Upper panel: Lake Mastigou; middle panel: Lake Claudette; lower panel: Lake Des

Îles. Mean values with asterisks (*) are significantly different; NS: not significantly different. Curves were fitted for each group using a logarithmic or linear function to show growth trends.

Figure 5. Mean length (± 1 standard deviation) of 1+, 2+ and 3+ brook trout. Upper panel: Lake Mastigou; lower panel: Lake Claudette. Mean values with asterisks (*) are significantly different; NS: not significantly different. Curves were fitted for each group using a linear, logarithmic or exponential function to show growth trends.

Figure 6. Mean age and length at maturity (\pm standard deviation) of white sucker males and females. Black bars, first year of white sucker mass removal; striped bars, 3 years of white sucker mass removal; grey bars, 6 years of white sucker mass removal; white bars, 3 years after the end of white sucker mass removal (lakes Mastigou and Claudette) or 9 years (lake Des Îles) of white sucker mass removal.

Figure 7. Mean age and length at maturity (\pm standard deviation) of brook trout males and females. Black bars, before or first year of white sucker mass removal; striped bars, 3 years of white sucker mass removal; grey bars, 6 years of white sucker mass removal; white bars, 3 years after the end of white sucker mass removal (lakes Mastigou and Claudette) or 9 years (lake Des Îles) of white sucker mass removal.

Figure 8. Mean adjusted fecundity, egg weight and gonad weight of brook trout females in lakes Mastigou, Claudette and Des Îles, during and after the cessation of white sucker mass removal.

3.10 FIGURES

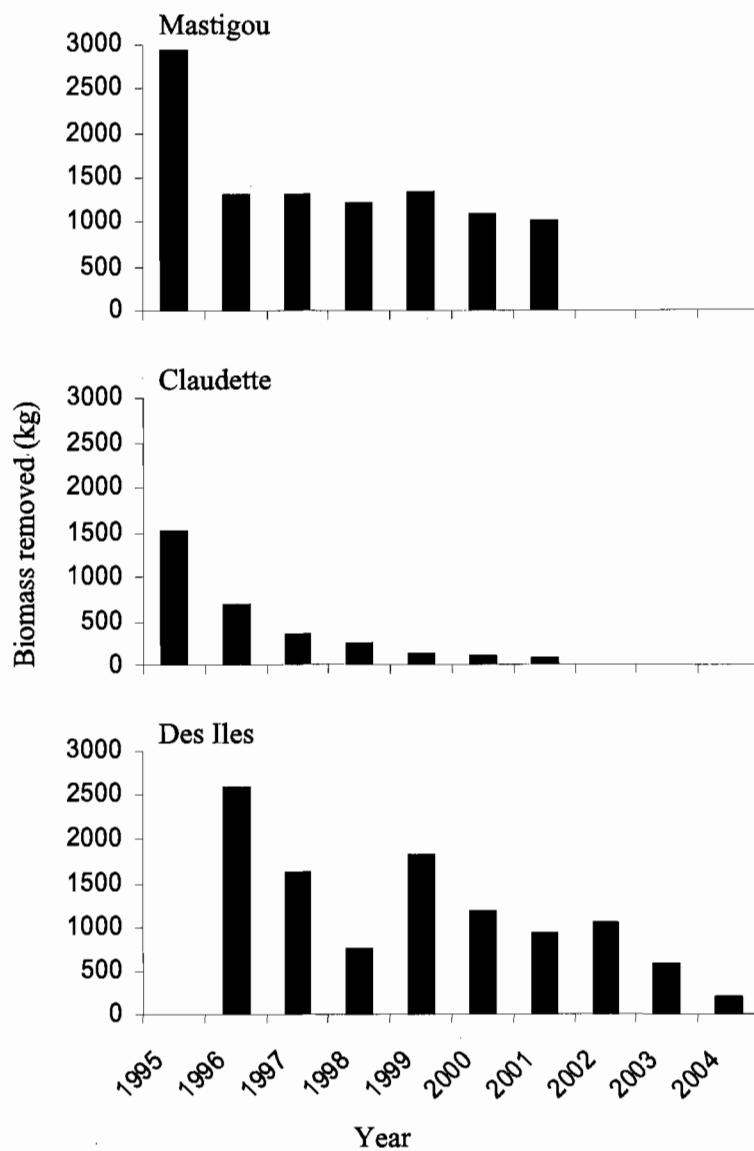


Figure 1

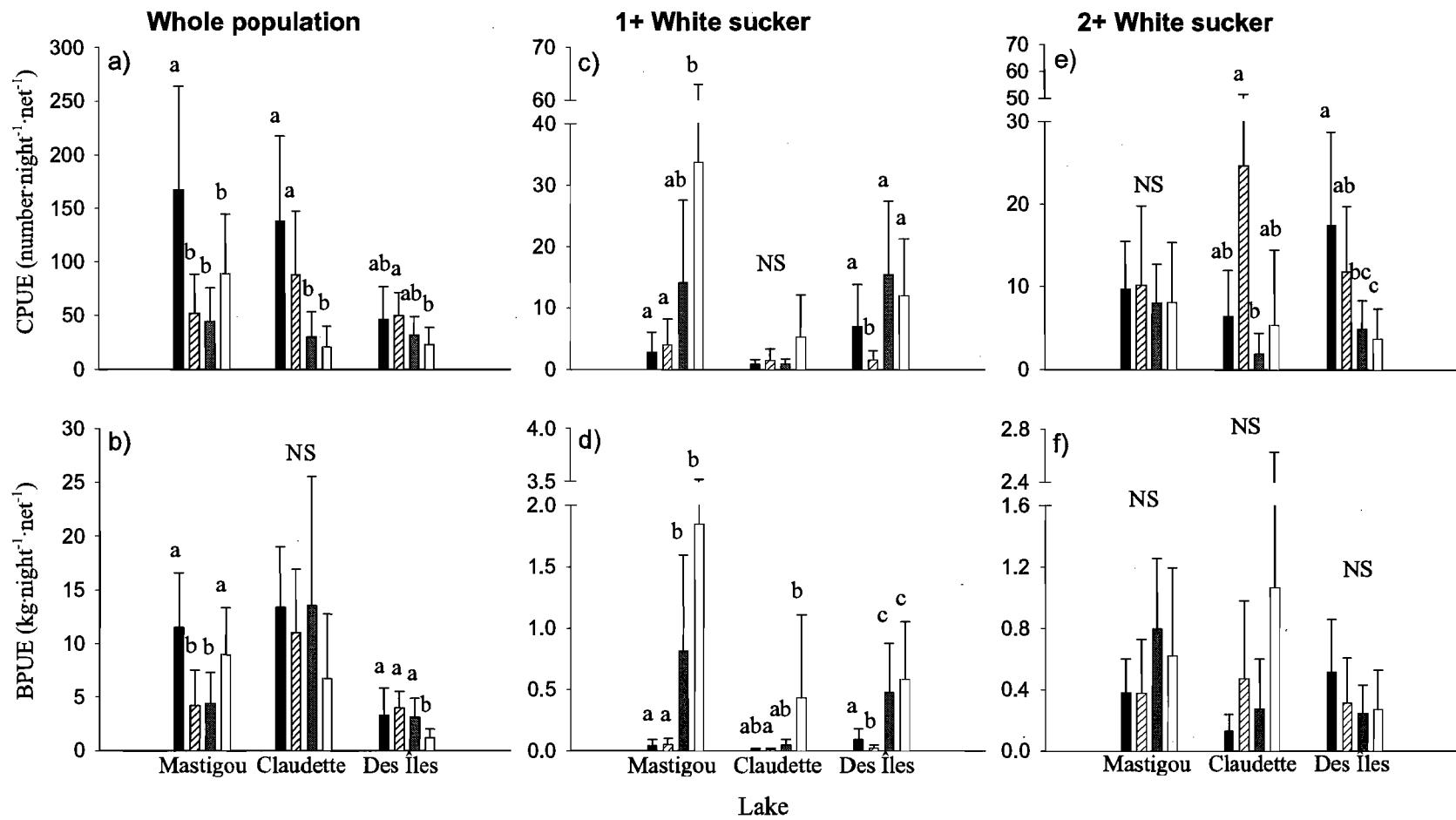


Figure 2

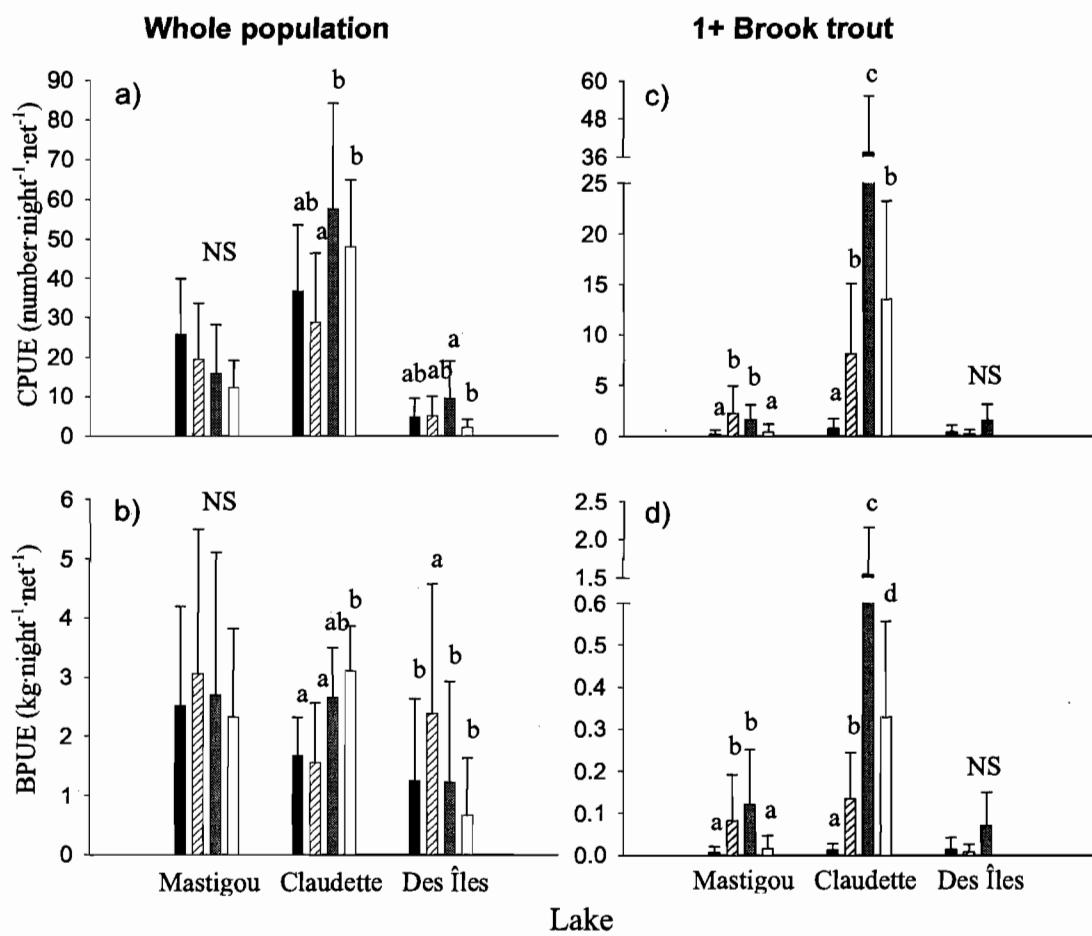


Figure 3

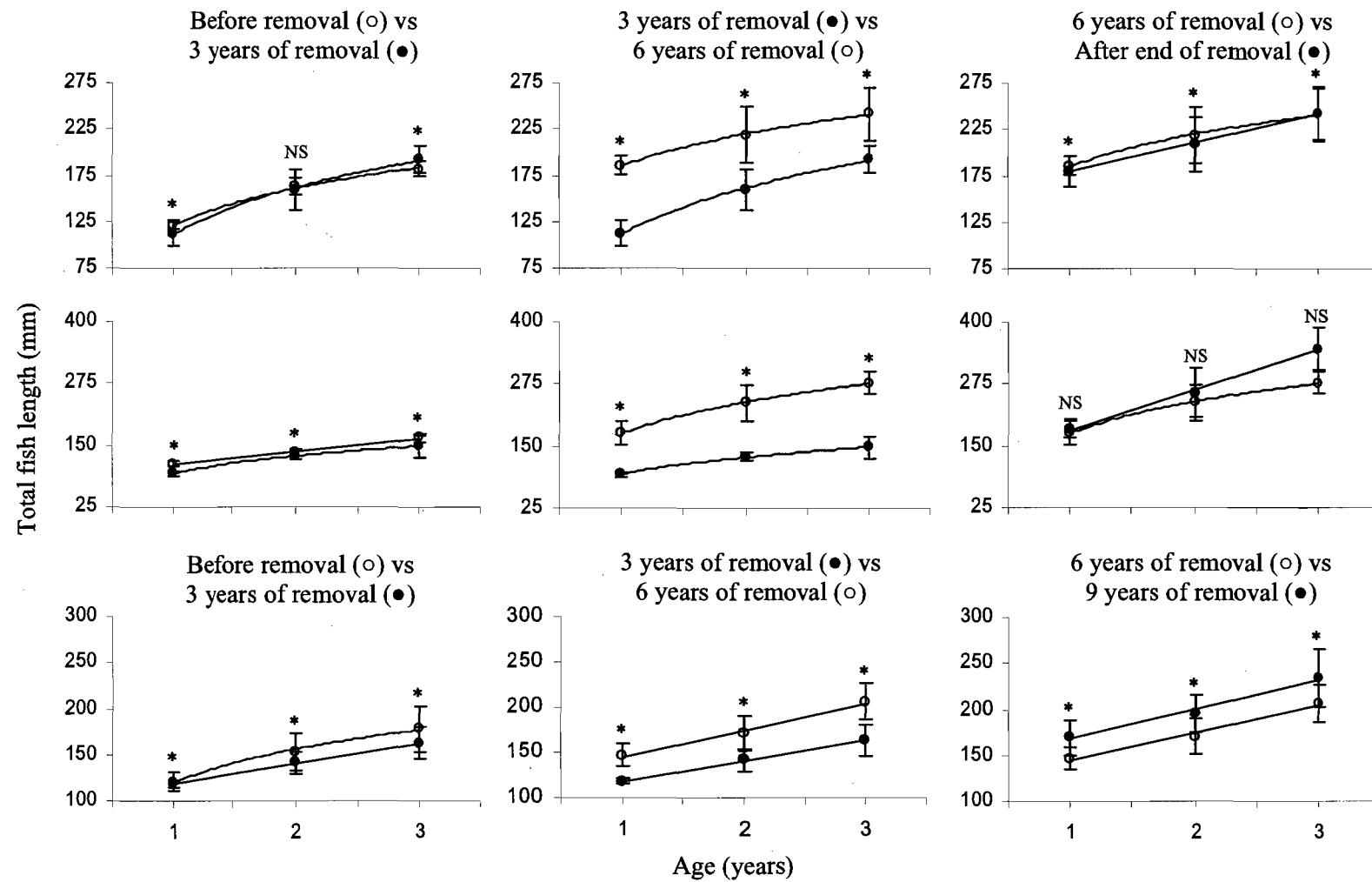


Figure 4

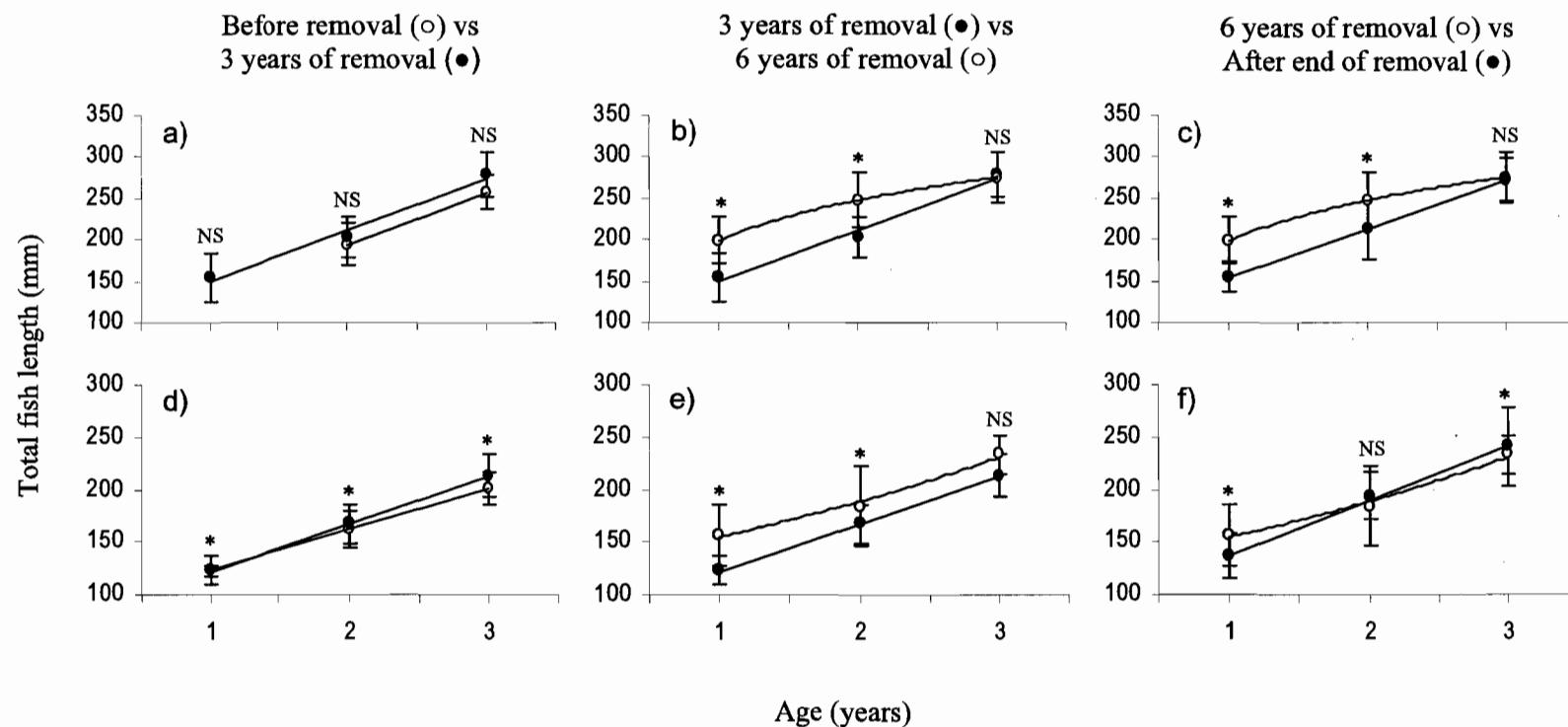


Figure 5

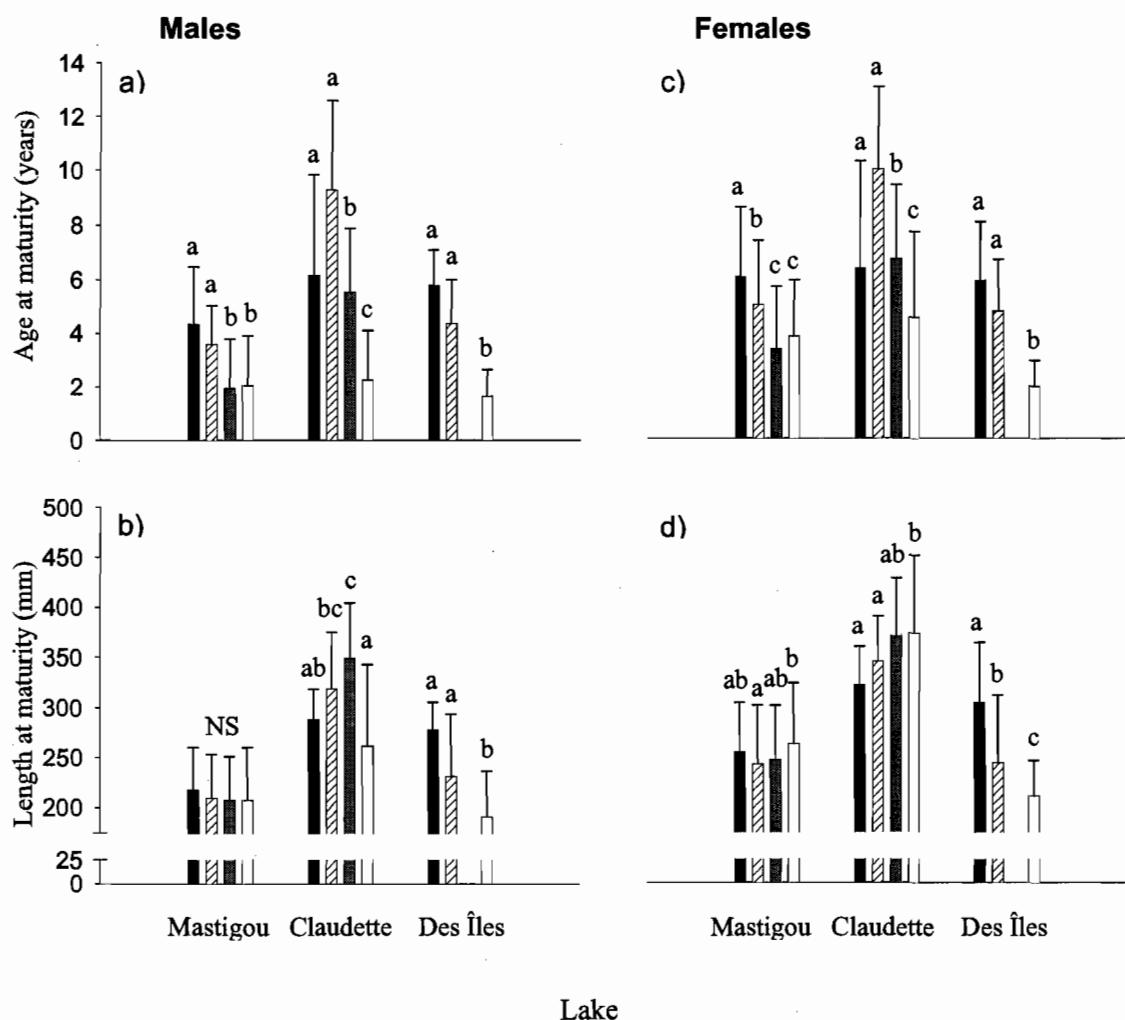


Figure 6

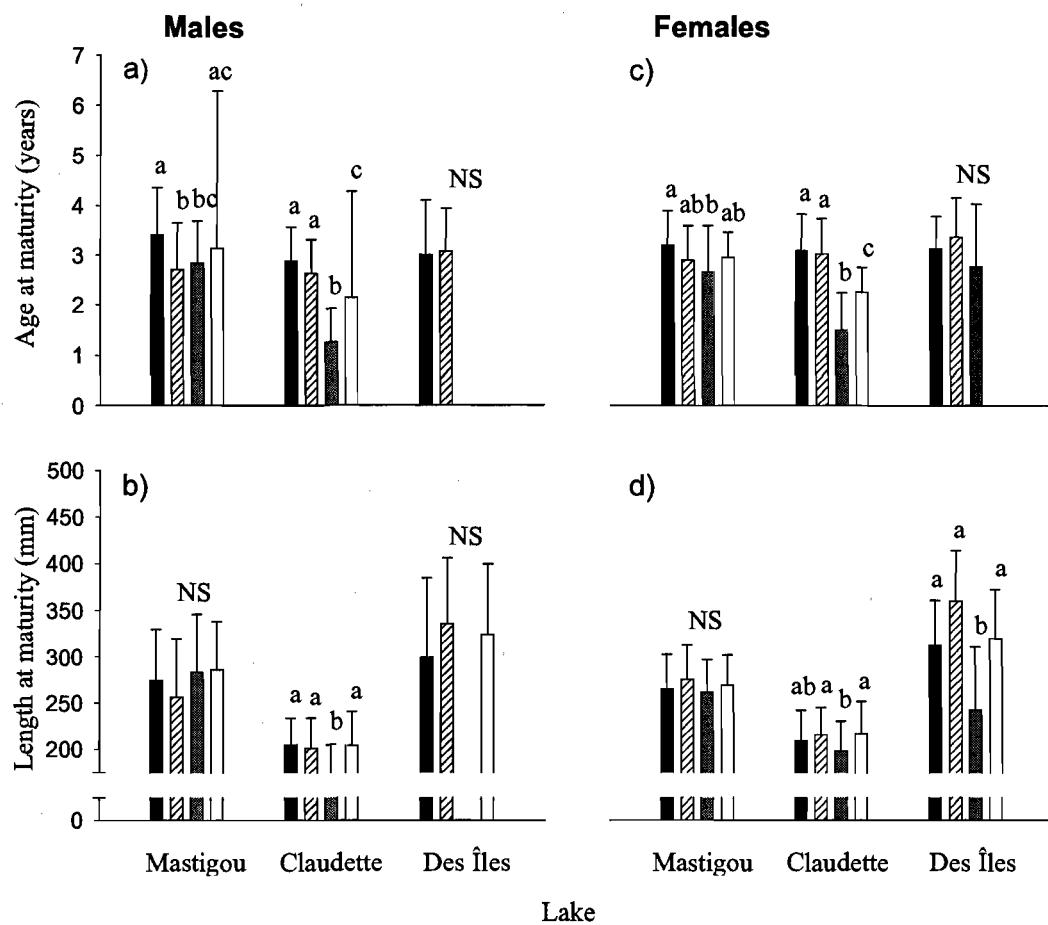


Figure 7

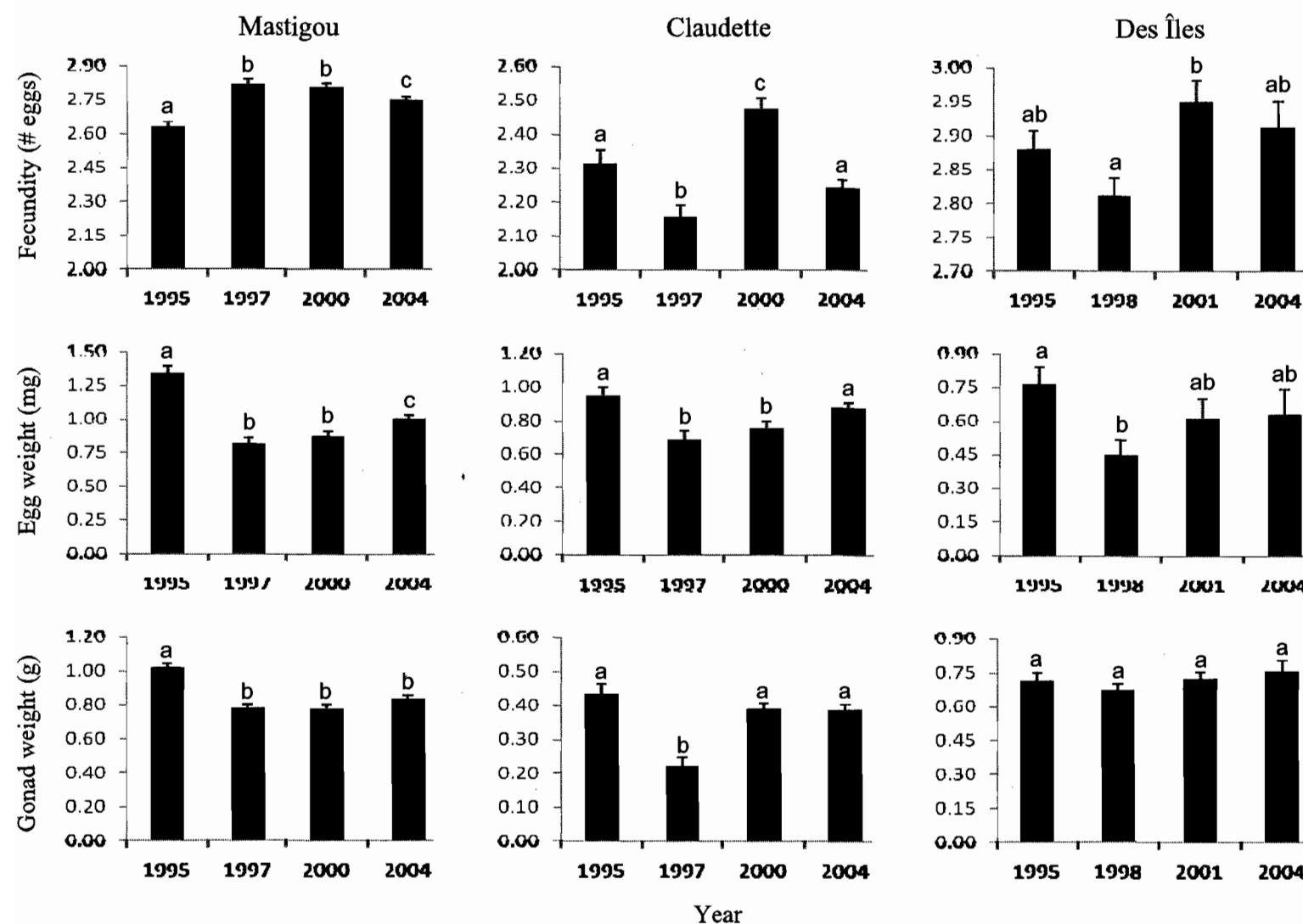


Figure 8

ANNEXE I

Résultats des modèles mixtes

TABLEAU 1

Résultats des ANOVAs (modèles mixtes), au niveau des CPUE, des BPUE, de l'âge et de la longueur à maturité, pour le meunier noir et l'omble de fontaine, dans les trois lacs à l'étude.

Variable	Mastigou	Claudette	Des îles
Meunier noir			
Omble de fontaine			
CPUE	13.97 (<0.0001)	9.66 (<0.001)	3.45 (<0.05)
BPUE	15.38 (<0.0001)	2.03 (>0.05)	6.36 (<0.01)
CPUE 1+	6.35 (<0.01)	1.95 (>0.05)	8.55 (<0.001)
BPUE 1+	11.04 (<0.0001)	4.43 (<0.05)	18.44 (<0.0001)
CPUE 2+	0.13 (>0.05)	4.12 (<0.05)	5.23 (<0.01)
BPUE 2+	2.12 (>0.05)	2.29 (>0.05)	1.57 (>0.05)
Âge à maturité ♂	48.38 (<0.0001)	80.43 (<0.0001)	34.08 (<0.0001)
Âge à maturité ♀	27.97 (<0.0001)	35.34 (<0.0001)	31.43 (<0.0001)
Longueur à maturité ♂	0.52 (>0.05)	7.72 (<0.0001)	6.27 (<0.01)
Longueur à maturité ♀	4.32 (<0.0)	5.28 (<0.01)	9.35 (<0.001)

TABLEAU 2
Résultats des ANOVAs (modèles mixtes) pour la variable croissance, pour le meunier noir et l'omble de fontaine, dans les trois lacs à l'étude.

Période	Facteurs	Mastigou	Claudette	Des Îles
Meunier noir				
Avant le retrait vs 3 ans de retrait	Année	35.22 (<0.0001)	101.97 (<0.0001)	71.09 (<0.0001)
	Âge	1850.46 (<0.0001)	527.45 (<0.0001)	701.94 (<0.0001)
	Année x âge	46.98 (<0.0001)		
3 ans de retrait vs 6 ans de retrait	Année	1155.93 (<0.0001)	1899.57 (<0.0001)	229.73 (<0.0001)
	Âge	1434.43 (<0.0001)	352.36 (<0.0001)	304.17 (<0.0001)
	Année x âge	185.40 (<0.0001)		
6 ans de retrait vs Après l'arrêt du retrait *	Année	15.77 (<0.0001)	0.30 (>0.05)	165.53 (<0.0001)
	Âge	1009.47 (<0.0001)	292.64 (<0.0001)	320.06 (<0.0001)
	Année x âge		5.80 (<0.05)	
Omble de fontaine				
Avant le retrait vs 3 ans de retrait	Année	2.98 (>0.05)	7.76 (<0.01)	NC
	Âge	106.07 (<0.0001)	1100.35 (<0.0001)	
3 ans de retrait vs 6 ans de retrait	Année	100.78 (<0.0001)	125.41 (<0.0001)	NC
	Âge	470.18 (<0.0001)	478.05 (<0.0001)	
	Année x âge	51.31 (<0.0001)	32.98 (<0.0001)	
6 ans de retrait vs Après l'arrêt du retrait *	Année	45.26 (<0.0001)	53.47 (<0.0001)	NC
	Âge	304.98 (<0.0001)	578.20 (<0.0001)	
	Année x âge	28.59 (<0.0001)	45.80 (<0.0001)	

Abréviation : NC, non comparé. Symbole: *, 6 ans de retrait vs 9 ans de retrait au lac Des Îles.

TABLEAU 3

Résultats des ANCOVAs (modèles mixtes) pour les variables de l'investissement reproducteur de l'omble de fontaine, dans les trois lacs à l'étude.

Variable	Facteurs	Mastigou	Claudette	Des îles
Fécondité	Année	16.35 (<0.0001)	22.66 (<0.0001)	4.04 (<0.05)
	Longueur totale	251.16 (<0.0001)	236.25 (<0.0001)	312.68 (<0.0001)
Poids des oeufs	Année	29.04 (<0.0001)	8.05 (<0.0001)	3.02 (<0.05)
	Longueur totale	14.65 (<0.001)	3.21 (>0.05)	0.30 (>0.05)
Poids des gonades	Année	30.29 (<0.0001)	12.69 (<0.0001)	1.12 (>0.05)
	Longueur totale	263.11 (<0.0001)	171.95 (<0.0001)	216.51 (<0.0001)