

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
PHILIPPE BRODEUR

IMPACT DE LA BIOMANIPULATION DU MEUNIER NOIR
(*CATOSTOMUS COMMERSONI*) SUR LES COMMUNAUTÉS
DE POISSONS DE CINQ LACS TEMPÉRÉS

DÉCEMBRE 2000

06621

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

Conformément à l'article D45 du règlement des études de cycles supérieurs, il est maintenant possible de présenter les résultats obtenus dans le cadre du programme de 2^e cycle en Sciences de l'environnement sous forme d'articles scientifiques plutôt que sous forme de mémoire traditionnel.

Il a été convenu avec mon directeur de recherche, le professeur Pierre Magnan, qu'un article issu de mon projet serait soumis à un périodique scientifique, le Journal canadien des sciences halieutiques et aquatiques. Le présent mémoire contient donc un article (chapitre 1) rédigé en anglais auquel est associé un résumé français présenté à l'annexe A. Une série de recommandations relatives à l'utilisation du retrait massif comme méthode de contrôle des populations de meuniers noirs ont également été présentées et on retrouve à l'annexe B les distributions des fréquences de taille des espèces échantillonnées. Il a été convenu avec mon directeur de présenter à l'annexe C un article pour lequel je suis deuxième auteur et qui constitue une continuité de mes travaux de recherche. Cet article est issu des travaux de Thibaut Protois, stagiaire au Laboratoire de Recherche sur les Communautés Aquatiques sous la direction de Pierre Magnan. Ce mémoire comprend aussi la problématique du projet de recherche ainsi qu'une rétrospective de la littérature mise à jour ayant été présentées dans le cadre du séminaire I (ECL-6005).

REMERCIEMENTS

Je tiens à souligner l'implication indispensable de plusieurs intervenants qui ont contribué à la réalisation de ce projet de recherche. Premièrement, j'aimerais remercier très sincèrement mon directeur de recherche, le professeur Pierre Magnan, qui a multiplié les messages d'encouragement et de confiance tout au long de ma maîtrise. M. Magnan a toujours été disponible et extrêmement compréhensif. Son encadrement, ses judicieux conseils, ses critiques constructives et sa rigueur scientifique sont en partie responsables de la réussite du présent projet.

Il aurait été impossible d'accomplir cette tâche sans le travail soutenu et conscientieux de tous ceux qui ont participé aux travaux de terrain et de laboratoire. Mes remerciements vont à Dominic Bélanger, Yannick Bergeron, Dominic Boula, Steve Garceau, François Guillemette, Yves Paradis, Thibaut Protois, Raphaël Proulx et à tous les employés de la Société de la Faune et des Parcs du Québec (FAPAQ) qui ont pris part aux campagnes d'échantillonnage. Mes remerciements vont également à Pierre East et Michèle Lapointe pour leurs conseils et leur soutien. L'expertise de Jean-François Duchesne pour la détermination de l'âge des meuniers noirs, les conseils statistiques de Marco Rodriguez ainsi que les recommandations de Michel Legault lors de la rédaction de l'article scientifique ont aussi été indispensables. Soulignons que sans l'implication de la FAPAQ et de la Fondation de la faune du Québec (FFQ) aux niveaux technique et financier, ce projet de recherche n'aurait jamais vu le jour.

Je tiens à remercier les organismes subventionnaires qui m'ont soutenu financièrement tout au long de ma maîtrise: Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), le programme Intervention spéciale de l'Université du Québec à Trois-Rivières, la Fondation universitaire du centre du Québec et le Groupe de Recherche Interuniversitaire en Limnologie et en Environnement Aquatique (GRIL).

Finalement, je remercie tous les membres du Laboratoire de Recherche sur les Communautés Aquatiques de l'UQTR pour leurs conseils et leur soutien tant au niveau personnel que professionnel. Merci à tous!

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	ii
REMERCIEMENTS	iii
TABLE DES MATIÈRES	v
LISTE DES TABLEAUX	viii
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES ANNEXES	xii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Problématique	1
Rétrospective de la littérature.....	3
Réponse des populations de poissons suite à un relâchement de la compétition intraspécifique	3
Croissance.....	3
Recrutement.....	5
Structure des populations.....	8
Réponse des populations de poissons suite à un relâchement de la compétition interspécifique	9
Croissance.....	9
Recrutement.....	11
Structure des populations.....	12
Conclusion	13

CHAPITRE 1

Response of fish communities to different levels of white sucker (<i>Catostomus commersoni</i>) biomanipulation in five temperate lakes	14
Abstract	15
Résumé	16
Introduction	17
Materials and Methods	18
Study lakes	18
White sucker mass removal	20
Fish species response to white sucker mass removal	21
Fish sampling	21
Statistical approach	22
Fish abundance	22
Age and growth	23
Reproductive traits	24
Results	25
White sucker removal	25
Fish species response to white sucker removal	27
Fish abundance	27
Age and growth	33
Reproductive traits	40
Discussion	49
White sucker removal	49
Fish species response to white sucker removal	49
Fish abundance	49
Age and growth	50
Reproductive traits	52
Acknowledgments	54

References.....	55
CONCLUSION ET RECOMMANDATION	59
RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	61
ANNEXE A: Résumé français du chapitre 1	69
ANNEXE B: Distribution des fréquences de taille des populations de poissons échantillonnées.....	88
ANNEXE C: Compensation de la fécondité du meunier noir (<i>Catostomus commersoni</i>) après cinq ans de retrait massif dans trois lacs tempérés.....	95

LISTE DES TABLEAUX

CHAPITRE 1

Table 1. General characteristics of the study lakes containing sympatric brook trout and white sucker populations. Fish species abbreviations: MM, pearl dace (<i>Margariscus margarita</i>); CP, lake chub (<i>Couesius plumbeus</i>); PE, northern redbelly dace (<i>Phoxinus eos</i>); SA, creek chub (<i>Semotilus atromaculatus</i>); GA, threespine stickleback (<i>Gasterosteus aculeatus</i>); NC, golden shiner (<i>Notemigonus crysoleucas</i>); Others: common shiner (<i>Luxilus cornutus</i>), fallfish (<i>Semotilus corporalis</i>), longnose dace (<i>Rhinichthys cataractae</i>), longnose sucker (<i>Catostomus catostomus</i>).....	19
Table 2. Biomass ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) of white sucker removed during the three years of biomanipulation in the five study lakes (1995 to 1997 in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski; 1996 to 1998 in lakes des Iles and Cinq Doigts)	26

LISTE DES FIGURES

CHAPITRE 1

Figure 1. Mean catch and biomass per unit of effort (CPUE and BPUE \pm 1 SD) of white sucker populations (all age classes; a and b) and 2+ white sucker (c and d). Black bars: before or in the year of white sucker mass removal; Open bars: after three years of white sucker mass removal. CPUE and BPUE with an asterisk are significantly different as determined by a t-test (white sucker population: $p < 0.001$; 2+ white sucker: $p < 0.05$).....28

Figure 2. Mean catch and biomass per unit of effort (CPUE and BPUE \pm 1 SD) of brook trout populations (all age classes; a and b) and 1+ brook trout (c and d). Black bars: before or in the year of white sucker mass removal; Open bars: after three years of white sucker mass removal. CPUE and BPUE with an asterisk are significantly different as determined by a t-test ($p < 0.05$)31

Figure 3. Age frequency distribution of white sucker populations. Black bars: before or in the year of white sucker mass removal; $n = 453, 564, 269, 463$ and 364 , in lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles and Cinq Doigts, respectively; Open bars: after three years of white sucker mass removal; $n = 559, 697, 383, 484$ and 204 in lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles and Cinq Doigts respectively. Age frequency distributions with an asterisk are significantly different as determined by a Kolmogorov-Smirnov test ($p < 0.05$).
.....34

Figure 4. Age frequency distributions of brook trout population. Black bars: before or in the year of white sucker mass removal; $n = 199, 96, 36, 44$ and 23 in lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles and Cinq Doigts respectively; Open bars: after three years of white sucker mass removal; $n = 231, 228, 83, 46$ and 30 in lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles and Cinq Doigts respectively. Age frequency distributions with an asterisk are significantly different as determined by a Kolmogorov-Smirnov test ($p < 0.05$).36

Figure 5. Slope (± 1 SE) and R^2 of the length-at-age relationship of white sucker (a) and mean adjusted length (± 1 SD) of brook trout (b) populations. Black bars: before or in the year of white sucker mass removal; Open bars: after three years of white sucker mass removal. Brook trout data were adjusted for grand mean ages of 2.8, 2.5, 2.0, 3.1 and 2.7 years in lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles, and Cinq Doigts respectively. Slope and mean adjusted length with an asterisk are significantly different ($p < 0.05$).....38

Figure 6. Mean adjusted fecundity (± 1 SD) for white sucker (a) and brook trout (b) populations. Black bars: before white sucker mass removal; Open bars: after three years of white sucker mass removal. Data were adjusted for grand mean lengths of 250.5 mm, 279.9 mm, and 368.4 mm for white sucker and 275.3 mm, 213.6 mm, and 255.8 mm for brook trout in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski respectively. Fecundity with an asterisk are significantly different as determined by an ANCOVA ($p < 0.005$).41

Figure 7. Mean length and age at maturity (± 1 SD) of white sucker males (a and b) and females (c and d). Black bars: before white sucker mass removal; Open bars: after three years of white sucker mass removal. Mean length and age with an asterisk are significantly different as determined by a t-test.43

Figure 8. Mean length and age at maturity (± 1 SD) of brook trout males (a and b) and females (c and d). Black bars: before white sucker mass removal; Open bars: after three years of white sucker mass removal. Mean length and age with an asterisk are significantly different as determined by a t-test. ¹: The sample size of males in Lake Rimouski was too low to allow comparisons.....47

ANNEXE B

Figure 1. Distribution des fréquences de taille des meuniers noirs capturés avant (ligne du haut), en début (ligne du centre) et après (ligne du bas) trois années de retrait massif du meunier noir dans les cinq lacs à l'étude 89

Figure 2. Distribution des fréquences de taille des ombles de fontaine capturés avant (ligne du haut), en début (ligne du centre) et après (ligne du bas) trois années de retrait massif du meunier noir dans les cinq lacs à l'étude 91

Figure 3. Distribution des fréquences de taille des autres espèces capturées avant ou en début (ligne du haut) et après (ligne du bas) trois années de retrait massif du meunier noir dans quatre des cinq lacs à l'étude 93

ANNEXE C

Figure 1. Évolution de la fécondité du meunier noir aux lacs Mastigou, Claudette et Rimouski avant (1995), et après trois (1997), quatre (1998) et cinq ans (1999) de retrait massif. Les données ont été ajustées à l'aide d'une ANCOVA pour des longueurs moyennes respectives de 273.9 mm, 299.1 mm et 372.2 mm respectivement. Les valeurs de fécondité accompagnées de lettres différentes sont significativement différentes ($p < 0.05$)..... 100

LISTE DES ANNEXES

ANNEXE A

Résumé français du chapitre 1	69
-------------------------------------	----

ANNEXE B

Distribution des fréquences de taille des populations de poissons échantillonnées.....	88
--	----

ANNEXE C

Compensation de la fécondité du meunier noir (<i>Catostomus commersoni</i>) après cinq ans de retrait massif dans trois lacs tempérés.....	95
--	----

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique

Le concept de biomanipulation a été décrit par Shapiro et al. (1982) comme étant l'utilisation des interactions existant entre les composantes d'un écosystème en vue d'une réduction de la biomasse d'algues dans les lacs. Ce concept a donc été développé dans un contexte d'amélioration et de contrôle de la qualité de l'eau. Puisque les perturbations écosystémiques induites par une biomanipulation sont révélatrices d'une panoplie de mécanismes écologiques impliqués en nature, l'utilité du concept de biomanipulation a rapidement dépassé son cadre primaire d'outils de gestion de l'eau. Des biomanipulations ont notamment été employées dans le but d'augmenter la croissance des individus au sein de populations naines (Langeland 1986; Donald et Alger 1989; Amundsen et al. 1993) et en vue d'étudier les interactions trophiques lacustres par l'entremise du retrait ou de l'introduction de poissons (Carpenter et al. 1985; Findlay et al. 1994; Elser et al. 1995). Des opérations de retrait massif ont également été menées afin de mieux comprendre les interactions intra- ou interspécifiques ainsi que la réponse des traits du cycle vital des poissons à des variations de leur amplitude (Johnson 1977; Hayes et al. 1992; Langeland et L'Abée-Lund 1996; Persson et Hansson 1999). Cependant, peu d'auteurs se sont penchés sur la réponse de toute la communauté ichtyenne suite à une biomanipulation menée sur plusieurs réplicats-lacs.

Le meunier noir (*Catostomus commersoni*) et le mulet à cornes (*Semotilus atromaculatus*) sont souvent retrouvés dans les lacs à omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) du Québec. Leur présence est attribuable à l'introduction de poissons appâts par les pêcheurs sportifs, à l'ouverture de nouvelles voies de migration par des interventions humaines (Lacasse et Magnan 1994) ou au recouplement naturel de leur aire de distribution (Scott et Crossman 1974). Plusieurs études ont démontré qu'en sympatrie avec ces espèces, l'omble de fontaine change sa niche alimentaire du zoobenthos au zooplancton (Magnan et FitzGerald 1982;

Magnan 1988; Tremblay et Magnan 1991; Lacasse et Magnan 1992). Ce changement de niche a été corrélé à des diminutions significatives de l'abondance et de la biomasse relative des ombles de fontaine ainsi qu'au déclin des rendements annuels moyens en ombles par la pêche sportive (Magnan 1988; Lachance et Magnan 1990 a, b; Venne et Magnan 1995).

Étant donné l'impact négatif des espèces introduites sur l'exploitation de l'omble de fontaine par la pêche sportive, la Société de la Faune et des Parcs du Québec (FAPAQ, anciennement Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec) ainsi que la Fondation de la faune du Québec (FFQ) ont accordé un contrat au Laboratoire de Recherche sur les Communautés Aquatiques de l'Université du Québec à Trois-Rivières (LRCA) dans le but de développer une méthode de contrôle du meunier noir. Conformément au guide technique de contrôle (Magnan et al. 1998) produit suite à ce mandat, la FAPAQ et la FFQ se sont engagées en 1995 dans un programme expérimental de retrait massif du meunier noir sur cinq lacs situés au Québec. Ce programme constituait une opportunité unique d'évaluer la réponse des communautés de poissons suite à une réduction de la compétition intra- et interspécifique ainsi que le temps requis pour répondre à ces changements.

Le premier objectif de cette étude était d'évaluer la réponse du meunier noir (abondance relative, distribution en taille et en âge, croissance, fécondité, taille et âge à maturité sexuelle) suite au retrait massif de ce dernier. Le deuxième objectif était d'établir la réaction des autres espèces de poissons (abondance relative et distribution en taille pour toutes les espèces; distribution en âge, croissance, fécondité, longueur et âge à maturité pour l'omble de fontaine) suite au retrait du meunier noir. La structure des populations de poissons a été comparée avant, en début (première année de retrait) ainsi qu'après trois années de retrait massif du meunier noir à l'intérieur de cinq lacs expérimentaux.

Les travaux de Thibaut Protois, stagiaire au Laboratoire de Recherche sur les Communautés Aquatiques, ont également permis de suivre pendant cinq ans l'évolution de la fécondité du meunier noir suite au retrait massif de ce dernier. Un article issu de ces travaux sera présenté à l'annexe C.

Rétrospective de la littérature

Réponse des populations de poissons suite à un relâchement de la compétition intraspécifique

D'après la rétrospective de la littérature réalisée par Backiel et LeCren (1967), la densité agirait sur les populations de poissons par le biais de deux mécanismes majeurs. Le premier affecte les jeunes stades de développement en augmentant la mortalité sous forte densité, influençant ainsi le recrutement. Le second agit négativement sur la croissance des individus et prend de l'importance à mesure que les poissons vieillissent. Ces conclusions ont été confirmées par les travaux de Burrough et Kennedy (1979), Healey (1980), Amundsen et al. (1993) ainsi que Langeland et L'Abée-Lund (1996).

Croissance

La relation inverse existant entre la densité d'une population et la croissance individuelle est connue depuis longtemps et serait fonction de la disponibilité de la nourriture (Backiel et LeCren 1967). Au niveau des systèmes littoraux, l'augmentation de la disponibilité des ressources alimentaires engendrée par une réduction de la densité de benthonophages ne serait pas nécessairement due à une augmentation de l'abondance absolue d'invertébrés benthiques dans le milieu. En effet, les études qui ont considéré l'impact de la prédation par les poissons sur la densité, la biomasse et/ou la composition spécifique des communautés benthiques d'eau douce ont mené à des conclusions contradictoires. Certaines études ont révélé l'existence d'effets significatifs (Hanson et Leggett 1982; Feltmate et Williams 1989; Power 1990 ; Diehl 1992 ; Hanson et Butler 1994; Mallory et al. 1994; Dahl 1998; Wong et al. 1998) alors que d'autres n'ont pu démontrer l'existence de liens entre la prédation par des benthonophages et les paramètres quantitatifs et qualitatifs des communautés de macroinvertébrés benthiques (Thorp et Bergey 1981 a, b; Allan 1982; Magnan et Fitzgerald 1982; Boisclair et Leggett 1985; Culp 1986; Hanson et Leggett 1986; Tremblay et Magnan 1991; Brönmark 1994). De façon plus certaine, la disponibilité accrue de nourriture faisant suite à une diminution de la densité de consommateurs découlait de la simple diminution

du nombre de prédateurs pour une même quantité de proies (Healey 1980 ; Amundsen et al. 1993; Hayes et al. 1996).

Au cours d'expériences soumettant des perchaudes (*Perca flavescens*) et des crapets-soleils (*Lepomis gibbosus*) à différents régimes de densité (à l'intérieur d'enclos), Hanson et Leggett (1985, 1986) ont observé des différences de croissance qui se sont avérée fonction de la densité de poissons. Sous faible densité, une hausse de la quantité de nourriture ingérée *per capita* a entraîné une augmentation de croissance. Hanson et Leggett (1985, 1986) invoquent également la possibilité qu'une augmentation de la disponibilité de nourriture puisse diminuer les coûts énergétiques reliés à l'alimentation, favorisant ainsi la croissance. Diehl (1992) a aussi noté une amélioration de croissance chez des perchaudes soumises à des densités plus faibles que celles retrouvées naturellement. Il ne s'est toutefois pas attardé à la quantité de nourriture ingérée ou aux coûts énergétiques reliés à l'alimentation. Au cours d'une étude semblable, Cobb et Watzin (1998) ont observé que la croissance de la perchaude était inversement reliée à la densité. Afin d'expliquer leurs résultats, ces auteurs ont une fois de plus invoqué l'hypothèse d'une limitation alimentaire induite par une diminution de la disponibilité des proies sous forte densité.

Plusieurs études traitant de l'effet de l'exploitation d'une population de poissons sur la croissance des individus ont aussi permis de confirmer l'existance d'une relation inverse entre la densité et la croissance. Healey (1980) a observé chez le grand corégone une augmentation de croissance (*Coregonus clupeaformis*) proportionnelle au taux d'exploitation de la population. Cet auteur mentionne toutefois que les fluctuations naturelles du taux de croissance peuvent fausser les données obtenues lors de telles études. Des augmentations de croissance liées à l'exploitation du grand corégone ont également été notées par Jensen (1981). Suite à une pêche intensive, Rutledge et Barron (1972), Langeland (1986) ainsi que Donald et Alger (1989) ont aussi observé des améliorations de la croissance chez la marigane blanche (*Pomoxis annularis*), l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) et l'omble de fontaine respectivement. Amundsen et al. (1993) sont les seuls à s'être penchés sur la quantité de nourriture ingérée par les poissons et celle-ci s'est avérée

plus importante suite à l'exploitation d'une population d'omble chevalier. Burrough et Kennedy (1979) ajoutent que dans le cas du gardon (*Rutilus rutilus*), une augmentation de densité entraîne non seulement une diminution de croissance mais aussi une chute de la longueur maximale.

Dans le cas du meunier noir, Johnson (1977) ainsi que Schneider et Crowe (1980) ont noté une augmentation significative du taux de croissance des individus de trois ans après le retrait respectif de 85 et 90% de la population d'adultes. Johnson (1977) a effectué une année de retrait massif des géniteurs sur les zones de fraie alors que Schneider et Crowe (1980) ont mené une première campagne de retrait d'une durée d'un an et une seconde d'une durée de trois ans. Aucun changement de l'abondance d'organismes benthiques n'a été observé suite au retrait massif effectué par Johnson (1977). Hayes et al. (1992) ont quant à eux observé une augmentation de l'abondance de certains invertébrés benthiques suite à une année de retrait massif entraînant une diminution de 80% des prises par unité d'effort (PUE) chez le meunier noir. Ces derniers n'ont cependant pas étudié la croissance du meunier.

Aucune donnée relative à l'alimentation du meunier noir suite à une diminution de sa propre densité n'est présentement disponible. Les résultats obtenus en laboratoire par Hart et Werner (1987) suggèrent cependant que la disponibilité des proies planctoniques peut affecter la croissance et la survie des larves de meunier noir. La disponibilité de la nourriture semble donc jouer un rôle important chez cette espèce, même dans les premiers stades de développement.

Recrutement

L'augmentation du niveau d'exploitation d'une population de poissons est souvent accompagnée d'un meilleur recrutement (Healey 1978, 1980; Donald et Alger 1989; Amundsen et al. 1993). Deux facteurs peuvent en être responsables.

Premièrement, la croissance accrue faisant suite à une mortalité soudaine ou à une augmentation de la disponibilité de nourriture n'aurait pas seulement des répercussions au niveau somatique mais également au niveau de l'investissement reproducteur (Burrough et Kennedy 1979; Jensen 1981; Bussières et al. 1998). En effet, une diminution de la densité peut entraîner une augmentation de la fécondité. Selon Nikolsky (1962), les poissons possèdent des adaptations leur permettant de s'ajuster à des modifications de la disponibilité en nourriture. Ces réponses se manifestent fréquemment par le biais de la production des gonades de telle sorte qu'il existe une corrélation positive entre le nombre d'œufs produits et la quantité de nourriture disponible. Une diminution de la densité d'une population aurait donc comme conséquence d'augmenter la quantité de nourriture disponible pour les survivants, provoquant ainsi une augmentation de fécondité (Burrough et Kennedy 1979). Suite à l'exploitation contrôlée du grand corégone et du touladi (*Salvelinus namaycush*), Healey (1978; 1980) a observé une augmentation du nombre moyen d'oeufs produits par chaque femelle comparativement à des populations témoins. La réponse semblait toutefois différer en fonction de l'espèce, le touladi ayant répondu davantage à l'exploitation que le grand corégone. Burrough et Kennedy (1979) ont aussi noté une augmentation de la fécondité suite à une diminution de densité, mais cette fois chez le gardon. Dans cette étude, l'amélioration de la fécondité n'a pas clairement été associée aux modalités ainsi qu'à l'intensité de l'exploitation et les mécanismes pouvant causer de tels changements sont demeurés inconnus. Selon Michaletz (1998), la fécondité de l'aloise à gésier (*Dorosoma cepedianum*) est inversement reliée à l'abondance d'adultes.

Deuxièmement, pour plusieurs espèces de poissons la croissance et la survie des jeunes individus seraient contrôlées par la population de poissons plus âgés (Johnson 1976; Healey 1980; Amundsen et al. 1993). Une diminution de la densité peut alors favoriser le recrutement en diminuant le niveau de compétition intraspécifique pour la ressource alimentaire ou l'espace (Backiel et LeCren 1967). Une courte période de jeûne provoquée par la compétition intraspécifique peut entraîner la mortalité des jeunes stades de développement, qui possèdent un métabolisme élevé (Grant et Noakes 1987). Selon Healey (1980), le recrutement du grand corégone serait cependant indépendant de la croissance lors

des premières années suivant une mortalité soudaine. Par contre, après l'apparition d'une ou deux fortes classes d'âge, la compétition induite par les individus déjà établis inhiberait le recrutement et seulement les individus à croissance rapide, issus de ces nouvelles cohortes, seraient susceptibles de survivre (recrutement dépendant de la croissance). Suite à une diminution de densité, l'amélioration de la survie des jeunes permet de combler l'espace libre et les cohortes subséquentes sont seulement vouées à compenser pour la mortalité naturelle (Hayes et al. 1996). Dans certains systèmes, la compétition exercée par les individus déjà établis au sein d'une population peut s'exprimer par un confinement des jeunes poissons à des habitats marginaux moins propices à une bonne survie. Une diminution de densité aurait donc pour effet de réduire la compétition et d'améliorer le taux de survie des nouvelles cohortes (Healey 1978, 1980 ; Amundsen et al. 1993)

Suite à un retrait massif, ces deux explications peuvent jouer un rôle important sur le recrutement uniquement si les facteurs dépendants (i.e. nombre et qualité des sites de fraie disponibles) et indépendants (i.e. conditions climatiques, caractéristiques chimiques et physiques du milieu) de la densité sont favorables au succès de reproduction (Hayes et al. 1996). De plus, si le retrait est effectué au niveau des zones de fraie et que le contrôle des reproducteurs est efficace, une augmentation du recrutement ne pourra être observée chez l'espèce retirée (Scidmore et Woods 1961).

Dans le cas des études de Schneider et Crowe (1980) ainsi que de Johnson (1977) portant sur le retrait du meunier noir, l'amélioration du recrutement a permis à cette espèce de revenir à sa densité initiale après 3 - 7 ans suivant l'arrêt du traitement. Hayes et al. (1992) n'ont toutefois pas observé de recrutement accru suite au retrait massif du meunier noir probablement en raison de la faible durée du suivi d'après traitement (deux ans). Les mécanismes responsables d'une telle réponse sont cependant demeurés inconnus. Selon les résultats obtenus par Healey (1980), le temps de réponse d'une population suite à une diminution de densité peut dépendre de l'intensité de l'exploitation.

Suite à une diminution de densité, les populations de poissons ont donc tendance à compenser par le biais de l'augmentation de la croissance individuelle et du recrutement. Ainsi, la biomasse totale pouvant être soutenue par la ressource alimentaire demeure relativement constante (Healey 1980; Hanson et Leggett 1985, 1986; Langeland 1986; Donald et Alger 1989; Langeland et L'Abée-Lund 1996).

Structure des populations

La pêche intensive a généralement eu un impact sur l'abondance relative de l'espèce retirée. Plusieurs auteurs ont observé une diminution des PUE un an ou deux après le début des travaux de retrait massif (Priegel 1971; Johnson 1977; Healey 1980; Schneider et Crowe 1980; Langeland 1986; Hayes et al. 1992; Amundsen et al. 1993). En ce qui a trait à la structure en âge, on note régulièrement une diminution des classes d'âge les plus affectées par la pêche alors que les jeunes cohortes voient leur abondance augmenter (Priegel 1971; Healey 1980; Langeland 1986; Donald et Alger 1989; Amundsen et al. 1993; Horppila et Peltonen 1994). Finalement, Hanson et al. (1983), Langeland (1986), Donald et Alger (1989) ainsi qu'Amundsen et al. (1993) ont remarqué une augmentation de la longueur maximale, un déplacement des modes vers de plus grandes tailles et/ou une augmentation de l'abondance des petits individus. Selon ces auteurs, l'augmentation de l'abondance des jeunes cohortes serait attribuable à un meilleur recrutement alors que l'apparition d'individus de grande taille s'expliquerait par l'augmentation de la longueur pour un âge donné (estimation de la croissance).

D'après une synthèse de 76 études portant sur la réduction de la densité de populations de poissons, le succès ou l'échec d'une opération de retrait massif dépendrait de l'intensité du retrait (Rutledge et Barron, 1972). Ce principe a été confirmé par Stephen (1986) qui a étudié une communauté de poissons affectée par une pêche intensive. Aucune étude n'a cependant considéré la réponse d'une population de meuniers noirs suite à une diminution de sa propre densité et ce, au point de vue de l'investissement reproducteur, de la croissance et de la structure de la population. Les travaux de recherche réalisés jusqu'à présent ont plutôt été orientés vers la réponse des espèces compagnes.

Réponse des populations de poissons suite à un relâchement de la compétition interspécifique

Les études portant sur ce sujet ont majoritairement été menées dans le cadre de programmes de contrôle d'espèces nuisibles. Suite à une rétrospective de la littérature portant sur de tels programmes, Meronek et al. (1996) ont estimé que le taux de succès des méthodes de retrait physique varie entre 33 et 57% et que l'élimination complète de l'espèce nuisible est plus profitable qu'une réduction partielle de densité. Parce que l'éradication totale d'une espèce est très coûteuse et rarement atteinte en pratique, Magnan et al. (1994) sont d'avis contraire et suggèrent plutôt une approche basée sur la lutte intégrée pour le contrôle des espèces introduites, incluant entre autres un retrait massif.

La technique de retrait massif est basée sur le principe voulant que les espèces retirées entrent en compétition avec le reste de la communauté pour l'espace et la nourriture, et que toute diminution de leur abondance est susceptible d'entraîner des effets bénéfiques sur les autres espèces (Rose et Moen 1952; Jeppson et Platts 1959; Warnick 1977; Kinman 1983; Colby et al. 1987; Magnan et al. 1994; Meronek et al. 1996). Les conséquences du retrait d'une espèce compétitrice sur les espèces compagnes devraient se refléter par (i) une amélioration de leur taux de croissance en raison d'une diminution de compétition avec l'espèce retirée et (ii) une augmentation de leur abondance due à l'amélioration du recrutement.

Croissance

Lors d'études effectuées en enclos, Hanson et Leggett (1985, 1986) ont observé que la présence du crapet-soleil peut affecter négativement la croissance de la perchaude en forçant cette dernière à s'alimenter d'organismes énergétiquement moins profitables (nécessitant des coûts énergétiques supérieurs). En réponse à la pression de compétition, la perchaude passe en fait d'une alimentation zoobenthique à une alimentation composée majoritairement de microcrustacés planctoniques. Brönmark (1994) n'a toutefois pas

observé de modification de la croissance et de la niche alimentaire des perchaudes suite à l'introduction de tenches (*Tinca tinca*) à l'intérieur d'enclos.

Grice (1957), Scidmore et Woods (1961) ainsi que Riel (1964) ont été les premiers à s'intéresser aux modifications de la croissance engendrées par le relâchement de la compétition interspécifique lors de biomanipulations *in situ*. Les résultats obtenus par ces auteurs se sont avérés variables. Grice (1957) n'a pour sa part obtenu aucune augmentation significative de la croissance des espèces compagnes (achigan à grande bouche (*Micropodus salmoides*) et achigan à petite bouche (*Micropodus dolomieu*)). Selon cet auteur, la niche laissée libre suite au retrait est occupée par l'abondante progéniture des espèces retirées, ce qui inhiberait la réponse des espèces compagnes. Cette hypothèse a été reprise par MacCrimmon (1972), Cumming (1975) ainsi que Swain (1979) afin d'expliquer l'insuccès des programmes de contrôle de la carpe. Scidmore et Woods (1961) ont également été incapable de démontrer une relation claire entre les tentatives de réduction de la densité d'espèces indésirables et l'amélioration de la croissance du crapet arlequin (*Lepomis macrochirus*), de la marigane noire (*Pomoxis nigromaculatus*) et de la marigane blanche (*Pomoxis annularis*). Zuerlein (1981) est arrivé à la même conclusion dans le cas du contrôle du bar-perche (*Morone americana*). Riel (1964) a cependant observé une amélioration du taux de croissance chez l'achigan à petite bouche après le retrait partiel d'une population de perchaudes. À l'époque, les mécanismes pouvant être à l'origine de ce changement étaient demeurés inexpliqués.

Stephen (1986) a cependant associé l'augmentation de la croissance observée chez la marigane blanche et le bar blanc (*Morone chrysops*) à une disponibilité accrue de nourriture suite au retrait de compétiteurs. Selon lui, le relâchement de la compétition serait à l'origine de l'augmentation de la disponibilité des ressources alimentaires.

Trois études ont porté sur l'impact du retrait massif de meuniers noirs sur les populations de perchaude; deux espèces qui compétitionnent pour une ressource alimentaire commune. Au Michigan, Scheider et Crowe (1980) ont observé une augmentation de croissance chez les

perchaudes d'âge 2+ suite à une seule année de retrait massif. La condition des poissons est toutefois demeurée stable. Selon ces auteurs, l'augmentation de la disponibilité en nourriture serait à l'origine de cette modification. Suite au retrait de meuniers noirs mené dans un lac du Minnesota, Johnson (1977) a observé une amélioration de la croissance et de la condition des perchaudes engendrée par une disponibilité accrue de la nourriture. À plus long terme, une diminution de croissance a toutefois été notée en raison de l'accroissement de l'abondance des perchaudes. Une augmentation substantielle de la croissance chez la perchaude a aussi été observée par Hayes et al. (1992) au Michigan. Le changement de niche alimentaire du zooplancton au zoobenthos combiné à l'augmentation du taux d'alimentation auraient permis cette légère amélioration de la croissance. L'absence de réponse significative serait toutefois due à une augmentation de l'allocation d'énergie vers la reproduction.

Selon Carpenter (1988) ainsi que Hayes et al. (1992), un certain délai entre le retrait d'une espèce et la réponse de la communauté peut survenir. Ce délai peut correspondre au temps requis par les organismes benthiques pour répondre à une diminution du taux de prédation (i.e. un à deux ans selon Hayes et al. (1992)).

Recrutement

Certains auteurs ont remarqué une augmentation de l'abondance de jeunes individus chez les espèces compagnes suite au retrait d'espèces compétitrices (Rose et Moen 1952; Kirk et al. 1986; Stephen 1986). Selon Scidmore et Woods (1961), il n'y aurait pas de relation entre l'intensité de l'exploitation et la réponse des espèces compagnes au niveau du recrutement. Par ailleurs, aucune amélioration du recrutement chez les espèces compagnes n'a été observée dans le cas du contrôle du bar-perche (Zuerlein 1981). Aucune hypothèse n'a toutefois été émise afin d'expliquer ces résultats.

Les études effectuées par Schneider et Crowe (1980) sur le retrait massif du meunier noir ont révélé que la perchaude répond à une diminution de la compétition interspécifique par l'amélioration du recrutement plutôt que par l'augmentation de la croissance. Selon ces

auteurs, l'amélioration du succès de la reproduction et/ou l'augmentation de la survie seraient à l'origine de cette réponse. Les mécanismes impliqués n'ont toutefois pas été documentés. Selon Johnson (1977), le changement de diète alimentaire du zooplancton au zoobenthos chez les perchaudes plus âgées aurait laissé libre la niche zooplanctonique utilisée par les jeunes perchaudes. Cette diminution de compétition intraspécifique aurait stimulé la croissance et le recrutement chez cette espèce. Finalement, aucun accroissement du recrutement chez la perchaude n'a été enregistré par Hayes et al. (1992) suite au retrait de meuniers noirs.

De nombreux facteurs rendent difficile l'interprétation des résultats d'un retrait massif. Des effets significatifs de la biomanipulation du meunier noir ont toutefois été observés lorsqu'au moins 80% des adultes étaient retirés, que le recrutement demeurait faible chez l'espèce retirée et que la biomanipulation était menée sur des lacs peu productifs où le meunier représentait au moins 50% de la biomasse de poissons (Johnson 1977; Schneider et Crowe 1980; Colby et al. 1987).

Structure des populations

Les auteurs qui ont décelé des modifications de la structure des populations d'espèces compagnes suite au retrait d'une espèce compétitrice ont observé une augmentation de la proportion des jeunes individus et/ou un étalement de la structure en taille (Rose et Moen 1952; Horel et Huish 1960; Stephen 1986; Hayes et al. 1992). Selon Stephen (1986), l'amélioration du recrutement, de la survie et de la croissance seraient à l'origine de ces modifications. Dans certains cas, un accroissement de la biomasse et/ou de la densité des espèces compagnes engendré par l'amélioration de la croissance et du recrutement ont également été observés (Ricker et Gottschalk 1940; Rose et Moen 1952; Jeppson et Platts 1959; Riel 1964; Scidmore et Woods 1961; Priegel 1971; Johnson 1977; Schneider et Crowe 1980; Kirk et al. 1986; Stephen 1986). Par contre, Scidmore et Woods (1961), Kinman (1983), Colby et al. (1987) ainsi que Hayes et al. (1992) ont été incapables de relier l'exploitation de catostomidés à une quelconque augmentation d'abondance d'espèces compagnes. Selon Grice (1957), Zuerlein (1981) ainsi que Colby et al. (1987),

l'opportunisme des espèces retirées se traduisant par une amélioration de leur recrutement peut freiner, en s'appropriant la ressource alimentaire, la réponse des espèces compagnes. L'importance de la compétition dans le contrôle de l'abondance chez une espèce compagne ainsi que le temps de génération de cette dernière sont également susceptibles d'influencer sa réponse (Colby et al. 1987).

Finalement, selon Meronek et al. (1996), le retrait massif d'une espèce peut avoir des répercussions sur les autres populations dans les cas où des liens interspécifiques importants existent et où la communauté est simple (i.e. peu d'espèces sont impliquées). Johnson (1977) ainsi que Schneider et Crowe (1980) mentionnent également que les bénéfices retirés par les espèces compagnes, suite au retrait d'une espèce compétitrice, peuvent être très dilués si la diversité spécifique est grande. La production laissée libre par le retrait d'une espèce indésirable pourrait être assimilée par d'autres espèces se nourrissant au même niveau trophique, sans qu'il n'y ait d'effets mesurables du côté des populations à favoriser (Grinstead 1975; Johnson 1977).

Conclusion

L'impact du retrait d'une population sur l'espèce retirée ainsi que les espèces compagnes est assez bien documenté. Par contre, les études traitant de ce sujet ont souvent été menées dans le seul but d'évaluer l'efficacité du contrôle d'une espèce nuisible sur une espèce à favoriser. De plus, ces dernières ont majoritairement été menées sur un ou deux lacs et n'ont considéré qu'une quantité restreinte de variables (Meronek et al. 1996). Enfin, il est fréquent que les données recueillies lors de telles études ne se prêtent pas aux analyses statistiques et ne permettent pas d'évaluer adéquatement les effets de la biomanipulation (Coshun 1986). Les résultats des opérations de retrait sont donc très variables et les mécanismes écologiques régissant la réponse de communautés de poissons sont souvent demeurés sans réponse. Des études tenant compte de l'ensemble des espèces présentes et de plusieurs variables de la dynamique des populations sont nécessaires afin de mieux connaître les implications d'un retrait massif.

CHAPITRE 1

Response of fish communities to different levels of white sucker (*Catostomus commersoni*) biomanipulation in five temperate lakes

by

Philippe Brodeur¹, Pierre Magnan¹ and Michel Legault²

¹ Département de chimie-biologie

Université du Québec à Trois-Rivières

C.P. 500, Trois Rivières (Québec)

G9A 5H7, Canada

² Service de la recherche sur la faune

Société de la faune et parcs du Québec

675, boul. René-Lévesque est

Québec (Québec)

G1R 5V7, Canada

Abstract

The goal of this study was to evaluate the response of white sucker (*Catostomus commersoni*), brook trout (*Salvelinus fontinalis*), and other fish species to the mass removal of white sucker in five Québec (Canada) lakes. White sucker removal ranged between 14.2 and 31.3 kg•ha⁻¹ three years after mass removal. In four of the study lakes, the proportion of 2+ to 4+ white sucker increased following mass removal. Mean catch and biomass per unit of effort of 1+ brook trout increased significantly in the lakes where white sucker removal was highest. All white sucker populations experienced growth increases after mass removal while improved brook trout growth was observed in lakes where the most intensive mass removal occurred. These growth increases led to higher mean length at maturity in white sucker females and decreases in mean age at maturity in white sucker males and brook trout males and females. Mean adjusted fecundity significantly increased in white sucker and brook trout in lakes where mass removal was most intense. The present study suggests that white sucker and brook trout exhibit compensatory responses following a reduction of intra- or interspecific competition and that these responses are related to the intensity of mass removal.

Résumé

Le but de cette étude était d'évaluer la réponse du meunier noir (*Catostomus commersoni*), de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) et des autres espèces présentes face au retrait massif du meunier noir dans cinq lacs du Québec (Canada). Le retrait massif du meunier noir a varié entre 14.2 et 31.3 kg·ha⁻¹ après trois ans de retrait massif. La proportion des meuniers de deux à quatre ans (2+ à 4+) a augmenté suite au retrait massif dans quatre des cinq lacs à l'étude. Les prises et biomasses par unité d'effort des ombles de fontaine de un an (1+) ont augmenté significativement dans les lacs où le retrait massif du meunier noir a été le plus important. Toutes les populations de meunier noir ont affiché une augmentation de croissance suite au retrait massif alors que des augmentations de croissance ont été observées chez l'omble de fontaine seulement, dans les lacs où le retrait massif a été le plus intense. Ces augmentations de croissance ont entraîné une augmentation de la longueur à maturité du meunier noir ainsi que des diminutions de l'âge à maturité des mâles du meunier noir et des mâles et femelles de l'omble de fontaine. La fécondité moyenne ajustée des meuniers et des ombles a augmenté dans les lacs où le retrait massif a été le plus important. Cette étude suggère que le meunier noir et l'omble de fontaine affichent des réponses compensatoires suite à des réductions de compétition intra- et interspécifique et que ces réponses sont fonction de l'intensité du retrait massif.

Introduction

Because perturbed systems give insight about the regulating mechanisms involved in nature, the biomanipulation concept, originally developed by Shapiro et al. (1982), has been used in a series of field experiments since its conception. Biomanipulation has been used for water quality improvement and management (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), and to better understand intra- or interspecific interactions and life history responses in fishes to variations in the level of these interactions (Johnson 1977; Hayes et al. 1992; Persson and Hansson 1999). Fish removals have also been used in management programmes to restore stunted fish populations (Langeland 1986; Donald and Alger 1989; Amundsen et al. 1993). However, few studies have investigated the response of the whole fish community on a replicated number of lakes.

White sucker (*Catostomus commersoni*), creek chub (*Semotilus atromaculatus*), and some other fish species are present in many brook trout (*Salvelinus fontinalis*) lakes of the province of Québec (Canada). These fish were either introduced by bait fisherman, colonised the shield following the creation of new migratory path after human activity (Lacasse and Magnan 1994), or naturally overlap in their distributions (Scott and Crossman 1974). Previous studies indicated that brook trout shift their feeding habits from zoobenthos to zooplankton when living in sympatry with these species (Magnan 1988; Tremblay and Magnan 1991, Lacasse and Magnan 1992). These niche shifts were correlated with significant decreases in mean annual brook trout yield (sport fishing) and relative abundance and biomass (Magnan 1988; Lachance and Magnan 1990). Given the impact of introduced species on the brook trout fishery, the Société de la faune et des parcs du Québec (FAPAQ; formerly Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec) initiated an experimental program in 1995 to control white sucker in five Québec brook trout lakes where they had been introduced. This program provides a good opportunity to evaluate the

fish community response to a reduction in intra- and interspecific competition as well as the time required to respond to these changes.

The first objective of the present study was then to estimate the white sucker life history response (relative abundance, age distribution, growth, fecundity, length and age at sexual maturity) after its selective removal. The second objective was to evaluate the response of other fish species (relative abundance for all species; age distribution, growth, fecundity, length and age at sexual maturity in brook trout) following white sucker removal. Fish population structures were compared before, the year of, and three years after white sucker mass removal in five experimental lakes.

Materials and Methods

Study lakes

The five experimental lakes are located in the province of Québec (Canada): lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles, and Cinq Doigts, situated respectively in Réserve Mastigouche ($46^{\circ}34'N$, $73^{\circ}34'W$), ZEC (Zone d'exploitation contrôlée) Martin-Valin ($48^{\circ}40'N$, $70^{\circ}37'W$), Réserve Rimouski ($48^{\circ}01'N$, $68^{\circ}12'W$), ZEC des Nymphes ($46^{\circ}28'N$, $73^{\circ}35'W$), and Réserve Rouge-Matawin ($46^{\circ}36'N$, $74^{\circ}31'W$). These are typical oligotrophic temperate lakes with respect to surface area, mean depth, conductivity, Secchi disk transparency, and thermal stratification (Table 1).

The five study lakes contained sympatric brook trout and white sucker populations. All lakes except Lake Claudette also contained other cyprinid species, but their relative biomass accounted for less than 10% of total fish biomass before mass removal (Table 1). Lake Cinq Doigts also contained longnose sucker (*Catostomus catostomus*) and six cyprinid species that accounted for 45% of total fish biomass (Table 1). Northern redbelly dace (*Phoxinus eos*), threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*), longnose dace (*Rhinichthys cataractae*), and pearl dace (*Margariscus margarita*), present only in lakes Rimouski and

Table 1. General characteristics of the study lakes containing sympatric brook trout and white sucker populations. Fish species abbreviations: MM, pearl dace (*Margariscus margarita*); CP, lake chub (*Couesius plumbeus*); PE, northern redbelly dace (*Phoxinus eos*); SA, creek chub (*Semotilus atromaculatus*); GA, threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*); NC, golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*); Others: common shiner (*Luxilus cornutus*), fallfish (*Semotilus corporalis*), longnose dace (*Rhinichthys cataractae*), longnose sucker (*Catostomus catostomus*).

Lake	Surface	Mean	Conductivity	Secchi	Other fish species						
	area	depth		depth	MM	CP	PE	SA	GA	NC	Others
	(ha)	(m)	($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	(m)							
Mastigou	177	7.0	24	3.1	X		X				
Claudette	110	4.1	15	4.0							
Rimouski	114	4.4	82	2.0	X	X	X	X	X		
Des Iles	347	12	19	7.0	X						X
Cinq Doigts	615	8.9	24	3.0	X	X		X			X

des Iles, were not included in these estimates because they were not caught before mass removal in gillnet samples. The presence of northern redbelly dace did not significantly affect the mean yield of brook trout in other lakes of the same system (P. Magnan, unpubl. data) and a funnel trap sampling in Lake Rimouski revealed that threespine stickleback and pearl dace were captured in low abundances. Our results of mass removal also indicated that the abundance of longnose dace is low in Lake Cinq Doigts. All species that accounted for at least 1% of the total biomass captured during gillnet sampling were considered in the present study. Brook trout populations of all lakes are subject to sport fishing and exploitation is carefully controlled by the Québec government.

White sucker mass removal

Mass removal of adult white suckers was done for three consecutive years by the FAPAQ according to an integrated control method proposed by Magnan et al. (1998). White sucker removal started in 1995 for lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski and in 1996 for lakes des Iles and Cinq Doigts. Following ice melt and before the maximum 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. 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.

On some occasions, mature white sucker passed through fishing gear due to 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), des Iles (1996) and Cinq Doigts (1996, 1997, and 1998) by the FAPAQ 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 one minute contact period (Magnan et al. 1998).

Fish species response to white sucker mass removal

Fish sampling

To evaluate the response of fish species following the reduction of white sucker abundance, experimental gillnet fishing was done before (five lakes), the year of (three lakes), and after three years (five lakes) of mass removal (Mastigou: 1991, 1995, 1997; Claudette: 1991, 1995, 1997; Rimouski: 1994, 1995, 1997; Cinq Doigts: 1995, 1998; des Iles: 1995, 1998). 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 before, the year of (if applicable), and after mass removal. The nets were set randomly, perpendicular to the shore, with small and large meshes alternating from the shore among gillnets (except in Lake Rimouski where small meshes were always set towards the shore). The number of nets used (between 8 and 12) varied among lakes, depending on surface area. Fishing took place for 16 - 24 hours and always covered the period between 18:00 to 09:00. For lakes Mastigou and Claudette, sampling before and after mass removal 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 respectively 0.13, 0.15, 0.17, 0.17, 0.17, 0.17, 0.20, 0.20, and 0.25 mm). In lakes Rimouski, Cinq Doigts, and des Iles, 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 respectively 0.19, 0.19, 0.26, 0.26, 0.42, and 0.42 mm) for all sampling periods. These nets were also used for the year of mass removal sampling in lakes Mastigou and Claudette. 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 (except for the before mass removal sampling in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski). We removed the right pectoral fin of white sucker and scales (from the left side of fish between the dorsal fin and lateral line) of brook trout for age determinations (except for the before mass removal sampling in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski).

To evaluate the impact of white sucker mass removal on its reproductive traits (fecundity, length and age at maturity), we used random samples of 150 individuals distributed in all size classes from those collected during mass removal. Sampling was done during the peak of the spawning migration (late May or early June) of the first (1995) and third (1997) year of mass removal in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski. The individuals were processed as above.

Statistical approach

For all response variables described below, we used a mixed model ANOVA (i.e. general linear model with both fixed and random effects) to test if fish species responded to the white sucker removal (as a treatment). The mixed models included the time period (i.e. before or after) as fixed effect and lake as a random effect. Fish length and age were also used as random effects when necessary (fecundity and growth comparisons). It was not possible to include the year as a fixed effect because it would have been confounded with treatment period. We also did a lake-by-lake comparison for each response variable before and after mass removal to understand details particular to each lake and interpret the results of mixed model ANOVA (detailed below). As running tests independently on each lake results in a loss of statistical power (thereby weakening the overall conclusions) the lake-by-lake comparisons were used for reference only.

Fish abundance

To evaluate the impact of white sucker removal on species abundance, catch and biomass per unit of effort (CPUE and BPUE) were estimated from gillnetting. We first tested for the effect of mass removal and lake on CPUE and BPUE of white sucker and brook trout with a mixed model ANOVA. A t-test was also used to compare the mean CPUE and BPUE of each species before and after mass removal on each lake (except for lake chub and creek chub in Lake Rimouski, where we compared the year of and three years after mass removal). To test for recruitment increase, the same analyses were used to compare the mean relative abundance (CPUE and BPUE) of 2+ white sucker and 1+ brook trout among years for which age data were available. These were the youngest age classes captured with

our gillnets. CPUE and BPUE of pearl dace (Lake Mastigou), lake chub (Lake Rimouski), golden shiner (Lake Des Iles), longnose sucker, common shiner and fallfish (Lake Cinq Doigts) were compared only with t-tests because they occurred in only one lake or their abundance was too low. Normality was tested prior to analysis with a Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors) test and the homogeneity of variances with an F-max test (Sokal and Rohlf 1981). When the assumptions of normality and/or homogeneity of variances were not met, the data were log ($x+1$) transformed. The data were not always normally distributed and/or the variances homogeneous; in these cases, we assumed that departures from these assumptions had no marked effect on the t-test significance levels (Sokal and Rolf 1981).

Age and growth

White sucker age determination was done as described by Beamish (1973). A Jemsaw #20-037 was used to cut transverse sections of the first three pectoral fin rays which were then fixed to a microscope slide with Cytoseal™ 60 glue. Two independent readings were done by a single reader. When the first two readings differed, a third reading was done. For brook trout, scales were mounted between acetate sheets directly in the field (Power 1964). Age was estimated by two readers. When the first two readings differed, two other readings were completed; the sample was discarded if there was still no agreement. For each white sucker and brook trout population, a maximum of 130 individuals were used for age determination. All specimens from the least abundant size classes (i.e., smaller and larger fish) were used; the sub-sample was completed with a fixed number of fish, randomly selected from the other size classes (at 10 mm intervals). Age structures of these populations were determined by assigning to each length class the number of non-aged individuals in the same proportion as the aged ones. We compared age structures of white sucker and brook trout populations before (or the year of) and after mass removal using a Kolmogorov-Smirnov test.

To evaluate growth compensation in white sucker and brook trout, we first tested for the effect of mass removal, lake and age on length of individuals with a mixed model ANOVA. We also tested for differences in slope of the length at age relationships (i) between the year

of and three years after mass removal in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski, and (ii) between one year before and three years after mass removal in lakes des Iles and Cinq Doigts. The relationships between log (length) and log (age + 1) were fitted to a General Linear Model (GLM) before testing for differences in slope. The slopes of the length–age relationship did not differ for any of brook trout populations ($p > 0.05$). Therefore, we tested for difference in mean adjusted length with an analysis of covariance (ANCOVA) (Packard and Broadman 1987). Brook trout data were adjusted for grand mean ages of 2.8, 2.5, 2.0, 3.1, and 2.7 years in lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles, and Cinq Doigts respectively with an ANCOVA. The same length ranges were used for growth comparison in lake Mastigou and Claudette because of differences in the types of gillnet used.

Reproductive traits

The fecundity of female white sucker and brook trout was estimated by proportion using the mean weight of three samples of 25 eggs and the total egg mass (Snyder 1983). Eggs were separated from ovarian connective tissue, air dried for 48 h, and weighed (± 0.01 mg). The accuracy of this method was $\pm 5\%$ when compared to total counts made on 10% of the samples. Brook trout fecundity was not estimated in Lake Cinq Doigts because of the low sample size.

To evaluate the fecundity compensation in white sucker and brook trout, we first tested for the effect of mass removal, lake and length of females on fecundity with a mixed model ANOVA. We also tested for differences in the slopes of the length–fecundity relationships the year of mass removal and three years after mass removal using the GLM procedure. As the slope of the relationships between log (fecundity) and length did not differ between years for brook trout and white sucker in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski ($p > 0.05$), we tested for differences in adjusted mean fecundity using an ANCOVA (Packard and Broadman 1987). Data were adjusted for grand mean lengths of 250.5 mm, 279.9 mm, and 368.4 mm for white sucker and 275.3 mm, 213.6 mm, and 255.8 mm for brook trout in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski, respectively.

To evaluate the impact of white sucker removal on length and age at maturity of white sucker and brook trout we estimated the average size and age of mature individuals. We first tested for the effect of mass removal and lake on length of mature individuals with a mixed model ANOVA. We also used a t-test to compare the mean length and age at maturity of white sucker and brook trout between the year of mass removal and three years after mass removal in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski. These comparisons were made between one year before and three years after mass removal only for brook trout in Lake des Iles. The sample size for brook trout males in Lake Rimouski and for brook trout males and females in Lake Cinq Doigts were too low to allow comparisons. To compute mean length and age at maturity, we attributed the sex ratio of mature individuals to the immature ones. The age of each white sucker captured during spring sampling was estimated from the $\log(\text{length}) - \log(\text{age}+1)$ relationship obtained from gillnet sampling. When assumptions of normality and/or homogeneity of variances were not met, the data were $\log(x+1)$ transformed. All statistical analyses were performed with SYSTAT version 7.0 software.

Results

White sucker removal

The total biomass of white sucker removed from the five studied lakes during three years of biomanipulation ranged from 2552 to 9225 kg (Table 2). Lake Mastigou experienced the highest white sucker removal per hectare while the two larger lakes (des Iles and Cinq Doigts) had the lowest (Table 2). The biomass of white sucker removed decreased after three years of biomanipulation in all lakes.

Table 2. Biomass ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) of white sucker removed during the three years of biomanipulation in the five study lakes (1995 to 1997 in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski; 1996 to 1998 in lakes des Iles and Cinq Doigts).

Lake	Surface area (ha)	Year 1	Year 2	Year 3	Total
		Biomass ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$)			
Mastigou	177	16.6	7.3	7.3	31.3
Claudette	110	13.8	6.3	3.1	23.2
Rimouski	114	18.3	4.4	3.0	25.7
Des Iles	347	7.4	4.6	2.1	14.2
Cinq Doigts	615	5.6	6.0	3.4	15.0

Fish species response to white sucker removal

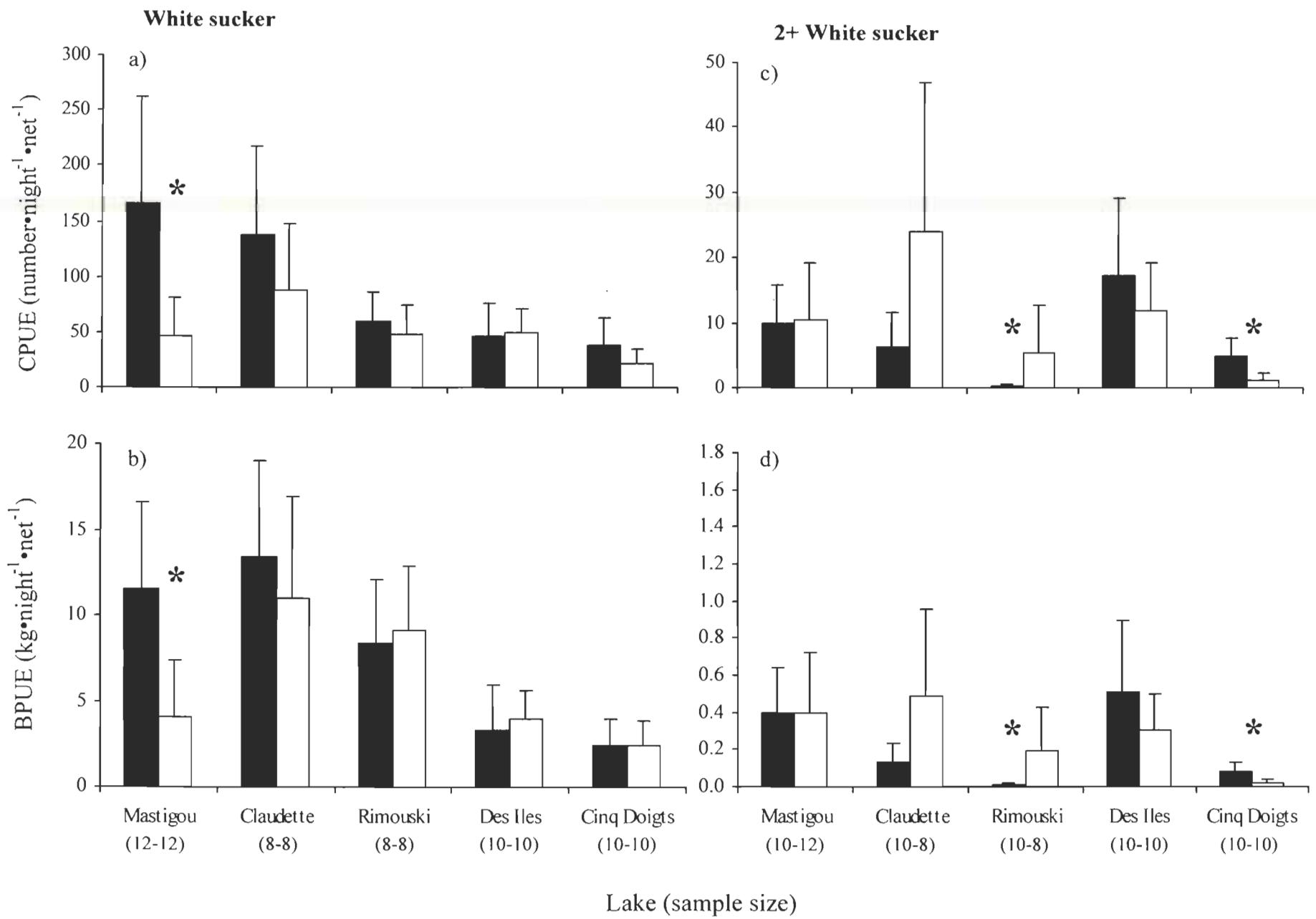
Fish abundance

The two-way ANOVA revealed significant effects of both mass removal and lake, as well as their interactions on CPUE of white sucker (mass removal: $F = 14.04, p < 0.001$; lake: $F = 10.82, p < 0.001$; mass removal x lake: $F = 5.28, p < 0.005$; $n = 96$ gillnets). In contrast, only lake and mass removal x lake effects were significant on BPUE of white sucker (mass removal: $F = 2.03, p > 0.05$; lake: $F = 18.58, p < 0.001$; mass removal x lake: $F = 4.16, p < 0.001$; $n = 96$ gillnets). The mean CPUE and BPUE of white sucker decreased significantly three years after mass removal in Lake Mastigou ($t = 4.17$ and 4.25 respectively; $p < 0.001$; Figure 1a, b); CPUE decreased by 71.5% and BPUE by 64.3%. Although not significant, CPUE of white sucker also tended to decrease three years after mass removal in lakes Claudette (36.3%), Rimouski (18%), and Cinq Doigts (45%) ($t = 1.42, 0.81$ and 1.53 respectively; $p > 0.05$; Figure 1a). There was no significant difference in mean white sucker CPUE in Lake des Iles and BPUE in lakes Claudette, Rimouski, des Iles and Cinq Doigts three years after mass removal ($t = 0.28, 0.82, 0.35, 0.74$ and 0.06 respectively; $p > 0.05$; Figure 1a, b).

The two-way ANOVA showed that lake and mass removal x lake effects were significant on CPUE and BPUE of 2+ white sucker (CPUE: mass removal: $F = 2.60, p > 0.05$; lake: $F = 8.19, p < 0.001$; mass removal x lake: $F = 4.77, p < 0.01$; BPUE: mass removal: $F = 1.29, p > 0.05$; lake: $F = 9.37, p < 0.001$; mass removal x lake: $F = 3.71, p < 0.01$; $n = 98$ gillnets). Mean CPUE and BPUE of 2+ white sucker increased significantly three years after mass removal in Lake Rimouski ($t = 2.95$ and 3.10 respectively; $p < 0.05$; Figure 1c, d). The opposite response was observed in Lake Cinq Doigts, where mean CPUE of 2+ white sucker decreased significantly three years after mass removal although mean BPUE did not change significantly ($t = 3.19$ and 2.09 respectively; $p < 0.01$ and > 0.05 respectively; Figure 1c, d). There was no difference in mean CPUE and BPUE of 2+ white sucker three years after mass removal in lakes Mastigou, Claudette and des Iles (CPUE: $t = 0.21, 1.14$ and 1.20 respectively; BPUE: $t = 0.03, 0.35$ and 0.90 respectively; $p > 0.05$; Figure 1c, d).

Figure 1

Mean catch and biomass per unit of effort (CPUE and BPUE \pm 1 SD) of white sucker populations (all age classes; a and b) and 2+ white sucker (c and d). Black bars: before or in the year of white sucker mass removal; Open bars: after three years of white sucker mass removal. CPUE and BPUE with an asterisk are significantly different as determined by a t-test (white sucker population: $p < 0.001$; 2+ white sucker: $p < 0.05$).

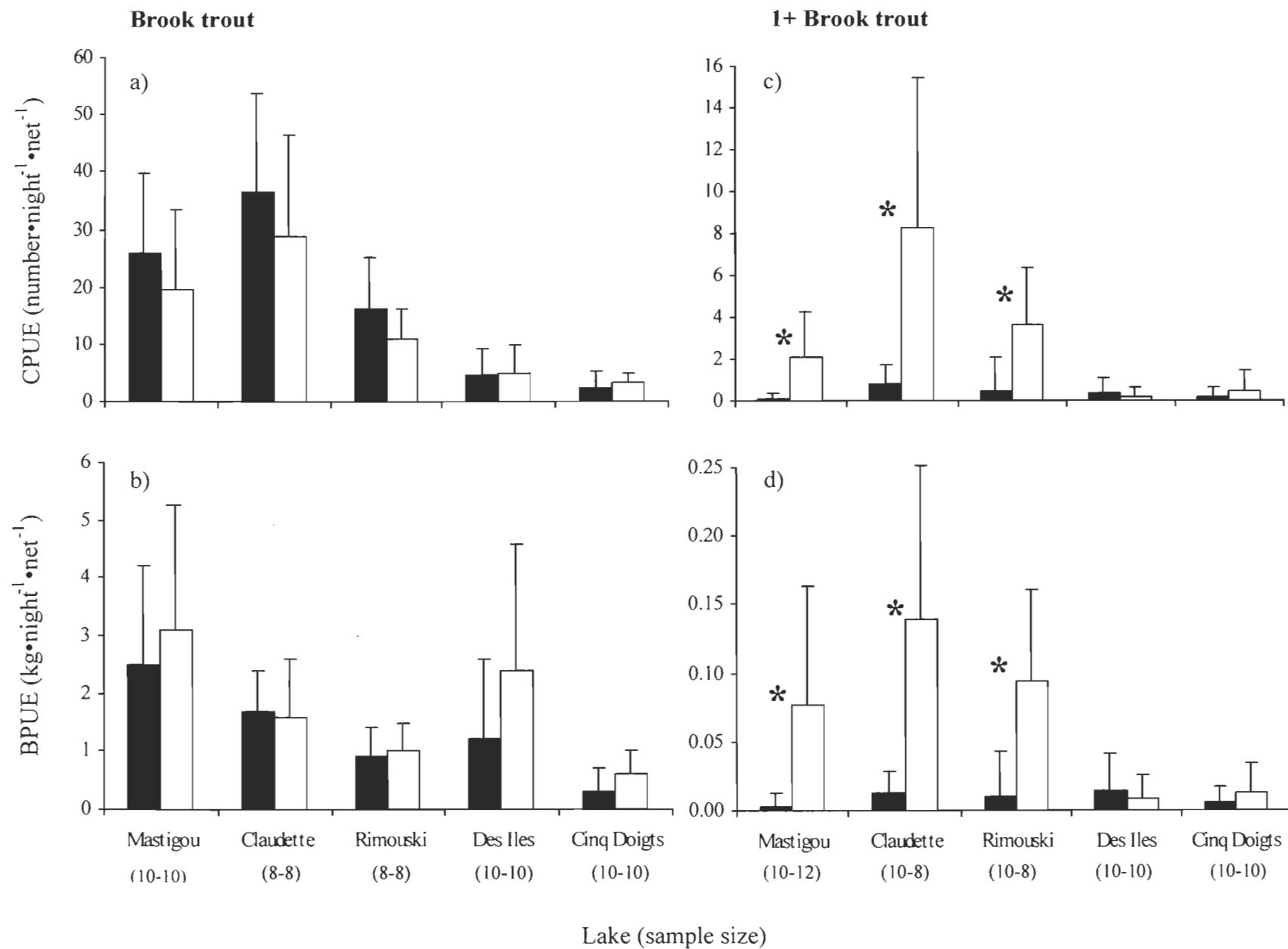


The two-way ANOVA revealed that only lake effect was significant on CPUE and BPUE of brook trout (CPUE: mass removal: $F = 2.67, p > 0.05$; lake: $F = 25.00, p < 0.001$: mass removal x lake: $F = 0.67, p > 0.05$; BPUE: mass removal: $F = 1.66, p > 0.05$; lake: $F = 8.64, p < 0.001$: mass removal x lake: $F = 0.55, p > 0.05$; n = 96 gillnets). Mean CPUE and BPUE of brook trout were not significantly affected by mass removal of white suckers in lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles and Cinq Doigts (CPUE: t = 1.07, 0.91, 1.54, 0.19 and 0.84 respectively; BPUE: t = 0.64, 0.25, 0.24, 1.38 and 1.64 respectively; $p > 0.05$; Figure 2a, b). However, the two-way ANOVA revealed significant effects of both mass removal and lake, as well as their interactions on CPUE and BPUE of 1+ brook trout (CPUE: mass removal: $F = 26.57, p < 0.001$; lake: $F = 9.71, p < 0.001$: mass removal x lake: $F = 7.39, p < 0.001$; BPUE: mass removal: $F = 29.87, p < 0.001$; lake: $F = 5.72, p < 0.001$: mass removal x lake: $F = 5.50, p < 0.01$; n = 98 gillnets). The mean CPUE and BPUE of 1+ brook trout were significantly higher after mass removal in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski (CPUE: t = 3.99, 2.77 and 3.69 respectively; BPUE: t = 3.93, 2.16 and 3.69 respectively; $p < 0.05$; Figure 2c, d). There was no significant difference in mean CPUE and BPUE of 1+ brook trout between one year before and after mass removal in lakes Des Iles and Cinq Doigts (CPUE: t = 0.77 and 0.77 respectively; BPUE: t = 0.59 and 0.67 respectively; $p > 0.05$; Figure 2c, d).

There was no significant difference between mean CPUE and BPUE of pearl dace, lake chub, golden shiner, common shiner, fallfish and longnose sucker before (or the year of) and after mass removal; CPUE and BPUE ($\pm SD$ with n of gillnets in parentheses); pearl dace: 3.33 ± 5.85 and 0.05 ± 0.10 (24), lake chub: 18.33 ± 22.26 and 0.34 ± 0.40 (18), golden shiner: 5.80 ± 7.14 and 0.09 ± 0.10 (20), longnose sucker: 5.90 ± 8.93 and 0.28 ± 0.37 (20), common shiner: 4.6 ± 5.6 and 0.12 ± 0.16 (20), fallfish: 64.60 ± 45.37 and 1.95 ± 1.32 (20) $\text{number} \cdot \text{night}^{-1} \cdot \text{net}^{-1}$ and $\text{kg} \cdot \text{night}^{-1} \cdot \text{net}^{-1}$ respectively ($p > 0.05$).

Figure 2

Mean catch and biomass per unit of effort (CPUE and BPUE \pm 1 SD) of brook trout populations (all age classes; a and b) and 1+ brook trout (c and d). Black bars: before or in the year of white sucker mass removal; Open bars: after three years of white sucker mass removal. CPUE and BPUE with an asterisk are significantly different as determined by a t-test ($p < 0.05$).



Age and growth

White sucker age structure remained unchanged three years after mass removal in Lake Mastigou ($K-S = 0.08$; $p > 0.05$; Figure 3a) while significant changes occurred in lakes Claudette, Rimouski, des Iles, and Cinq Doigts ($K-S = 0.22, 0.24, 0.25$ and 0.16 respectively; $p < 0.01$; Figure 3b, c, d, e). The most striking change was an increase in the proportion of 2+ to 4+ individuals following mass removal (Figure 3).

Brook trout age structure showed a significant shift towards younger cohorts after white sucker mass removal in lakes Mastigou and Claudette ($K-S = 0.27$ and 0.28 respectively; $p < 0.001$; Figure 4a, b). Although not significant, the same trend was observed in Lake Rimouski ($K-S = 0.22$; $p > 0.05$; Figure 4c). The opposite response was observed in lake des Iles, where brook trout age structure shifted to older individuals after white sucker mass removal ($K-S = 0.39$; $p < 0.01$; Figure 4d). No significant change was observed for Lake Cinq Doigts following mass removal ($K-S = 0.25$; $p > 0.05$; Figure 4e).

The three-way ANOVA revealed significant effects of mass removal, lake and age, as well as their interactions on white sucker length (mass removal: $F = 43.09$, $p < 0.001$; lake: $F = 106.12$, $p < 0.001$; age: $F = 3790.16$, $p < 0.001$, mass removal \times lake: $F = 21.56$, $p < 0.001$; mass removal \times age: $F = 13.23$, $p < 0.001$, $n = 1140$ fish). The slope of the length-at-age relationship of white sucker was significantly higher three years after white sucker removal in lakes Mastigou, Claudette, des Iles, and Cinq Doigts while it was significantly lower in Lake Rimouski ($F = 4.75, 26.26, 8.45, 8.45$ and 15.64 respectively; $p < 0.05$; Figure 5a). Although not testable due to the significant difference in slope, the intercept showed a mean increase of 12.7% following mass removal (1.73 ± 0.03 in 1995 versus 1.95 ± 0.02 in 1997), suggesting a growth increase in young individuals. The three-way ANOVA also showed significant effects of mass removal, lake and age, as well as their interactions on brook trout length (mass removal: $F = 20.97$, $p < 0.001$; lake: $F = 411.94$, $p < 0.001$; age: $F = 2546.10$, $p < 0.001$, mass removal \times lake: $F = 3.83$, $p < 0.01$; mass

Figure 3

Age frequency distribution of white sucker populations. Black bars: before or in the year of white sucker mass removal; n = 453, 564, 269, 463 and 364, in lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles and Cinq Doigts, respectively; Open bars: after three years of white sucker mass removal; n = 559, 697, 383, 484 and 204 in lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles and Cinq Doigts respectively. Age frequency distributions with an asterisk are significantly different as determined by a Kolmogorov-Smirnov test ($p < 0.05$).

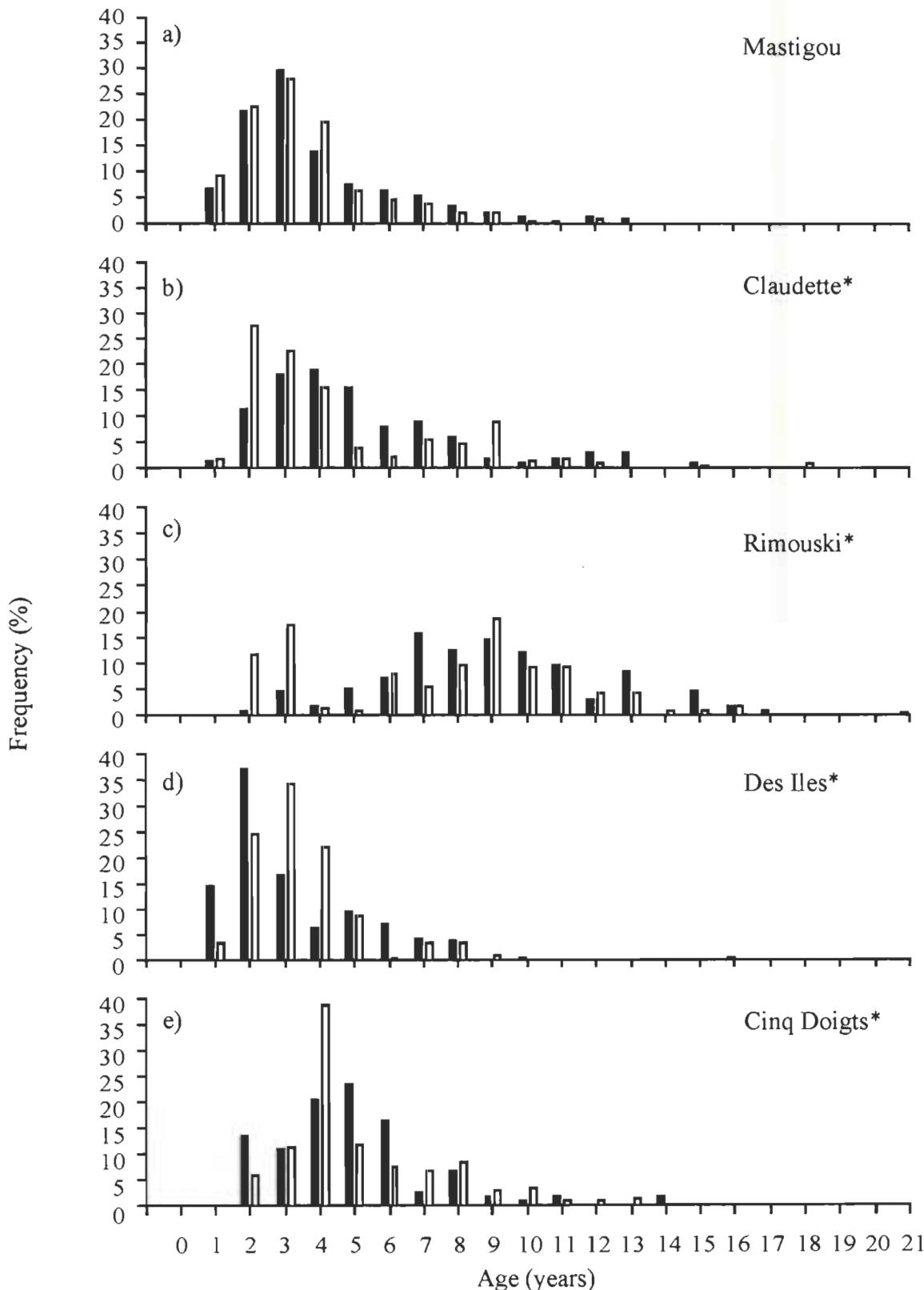


Figure 4

Age frequency distributions of brook trout population. Black bars: before or in the year of white sucker mass removal; n = 199, 96, 36, 44 and 23 in lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles and Cinq Doigts respectively; Open bars: after three years of white sucker mass removal; n = 231, 228, 83, 46 and 30 in lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles and Cinq Doigts respectively. Age frequency distributions with an asterisk are significantly different as determined by a Kolmogorov-Smirnov test ($p < 0.05$).

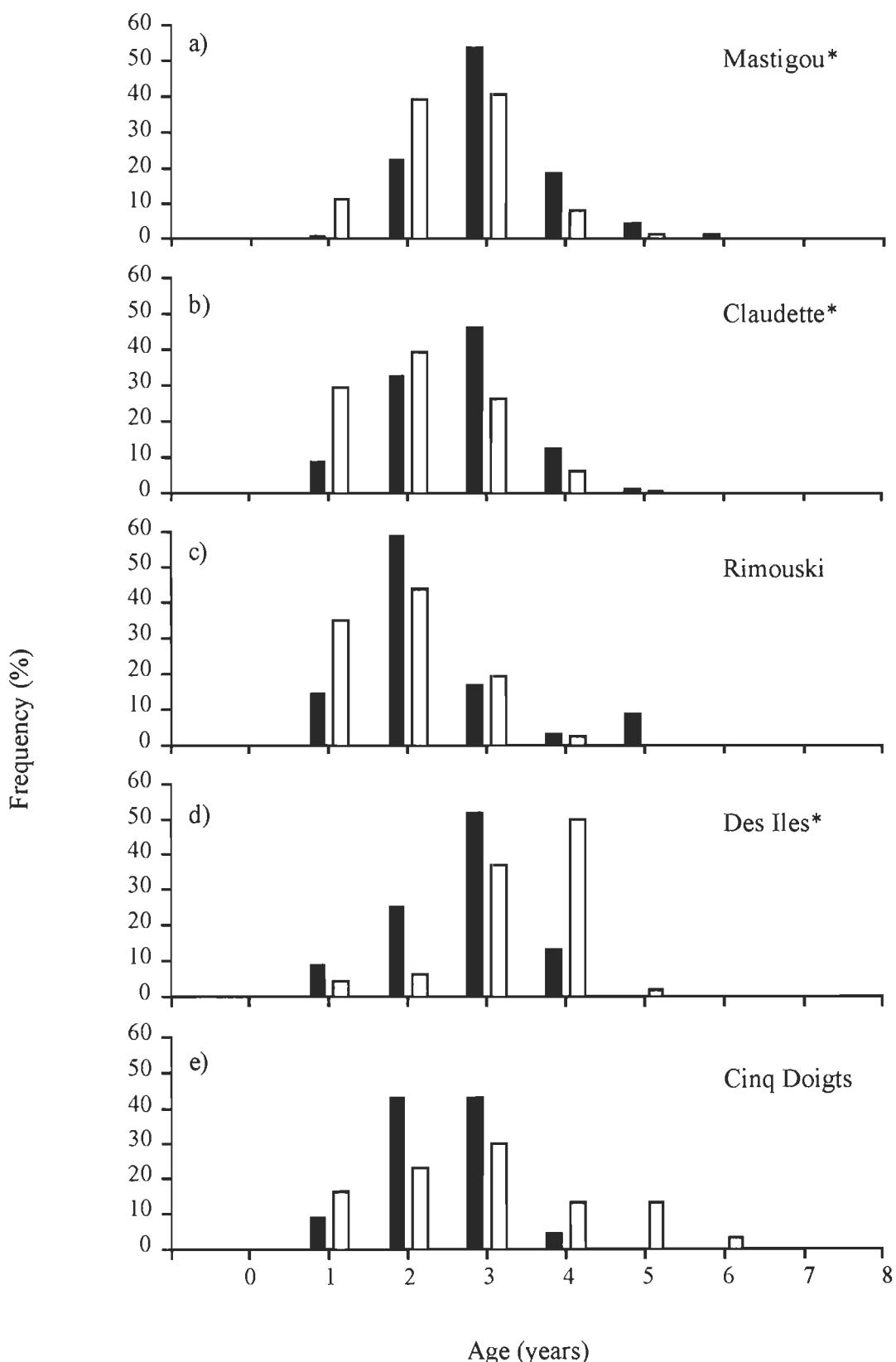
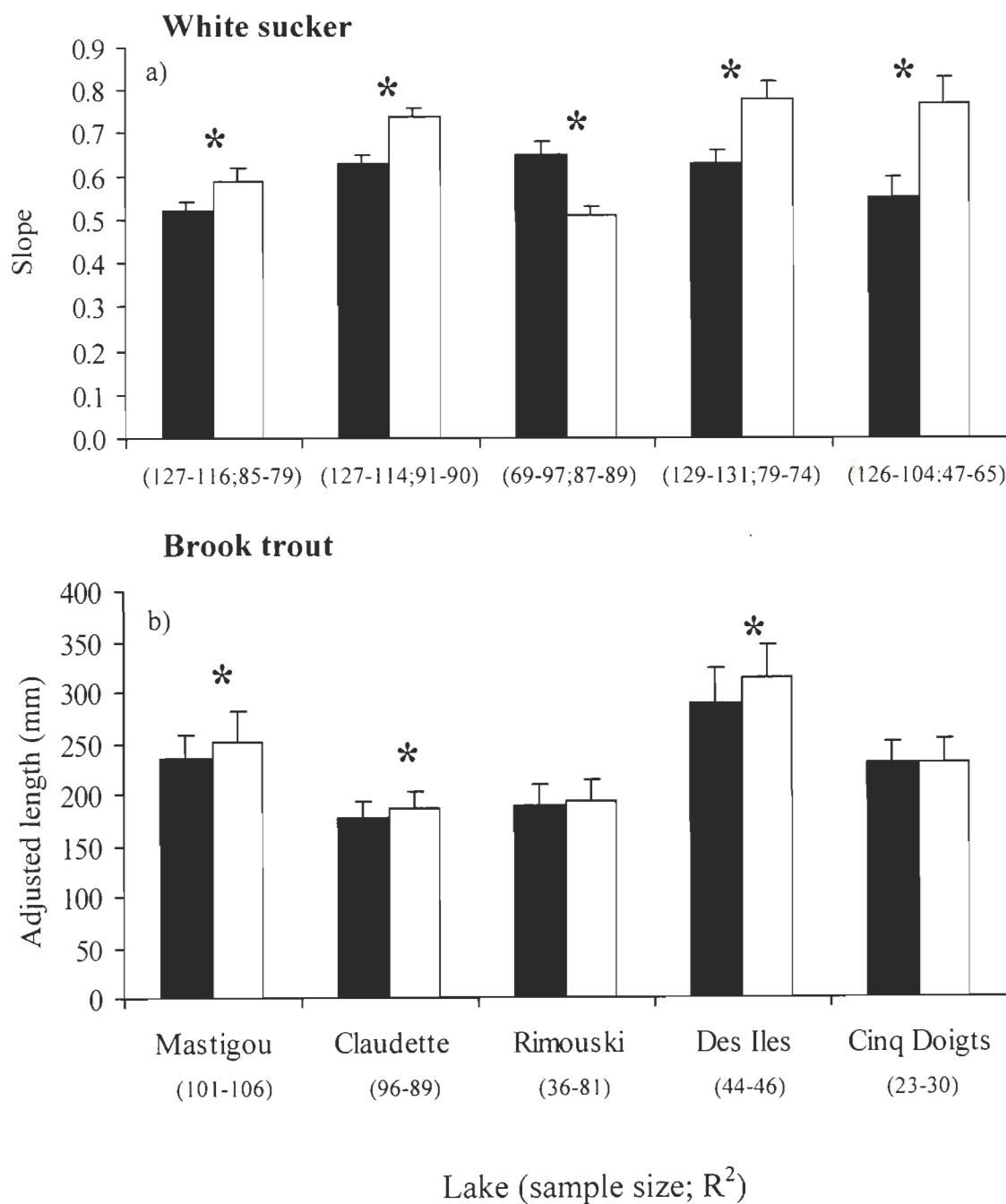


Figure 5

Slope (± 1 SE) and R^2 of the length-at-age relationship of white sucker (a) and mean adjusted length (± 1 SD) of brook trout (b) populations. Black bars: before or in the year of white sucker mass removal; Open bars: after three years of white sucker mass removal. Brook trout data were adjusted for grand mean ages of 2.8, 2.5, 2.0, 3.1 and 2.7 years in lakes Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles, and Cinq Doigts respectively. Slope and mean adjusted length with an asterisk are significantly different ($p < 0.05$).



removal x age: $F = 4.50, p < 0.05, n = 652$ fish). The mean adjusted length of brook trout increased significantly three years after white sucker mass removal in lakes Mastigou, Claudette, and des Iles ($F = 17.99, 8.24$ and 10.56 respectively; $p < 0.005$; Figure 5b). Mean adjusted length of brook trout did not vary after mass removal in lakes Rimouski and Cinq Doigts ($F = 0.43$ and 0.01 respectively; $p > 0.05$; Figure 5b).

Reproductive traits

The three-way ANOVA revealed significant effects of mass removal, lake and length, as well as interaction between mass removal and lake on white sucker fecundity (mass removal: $F = 31.74, p < 0.001$; lake: $F = 4.70, p < 0.05$; length: $F = 114.20, p < 0.001$, mass removal x lake: $F = 3.85, p < 0.05$; mass removal x length: $F = 0.04, p > 0.05, n = 110$ females). White sucker females of lakes Mastigou and Claudette experienced a significant increase in mean adjusted fecundity three years after white sucker mass removal ($F = 12.34$ and 17.10 respectively; $p < 0.005$; Figure 6a). Although not significant, the same trend was observed in Lake Rimouski ($F = 3.13, p > 0.05$; Figure 6a). The two-way ANOVA showed that only the effect of lake was significant on both mean length and age at maturity of white sucker males (length at maturity: mass removal: $F = 2.57, p > 0.05$; lake: $F = 44.59, p < 0.001$; mass removal x lake: $F = 0.81, p > 0.05$; age at maturity: mass removal: $F = 0.24, p > 0.05$; lake: $F = 96.34, p < 0.001$; mass removal x lake: $F = 1.89, p > 0.05$; $n = 138$ individuals). For white sucker females, the two-way ANOVA revealed significant effects of mass removal and lake on mean length at maturity, and significant effect of lake only on mean age at maturity (length at maturity: mass removal: $F = 16.26, p < 0.001$; lake: $F = 108.54, p < 0.001$; mass removal x lake: $F = 0.88, p > 0.05$; age at maturity: mass removal: $F = 0.08, p > 0.05$; lake: $F = 312.91, p < 0.001$; mass removal x lake: $F = 2.53, p > 0.05$; $n = 232$ individuals). Mean length at maturity of white sucker females showed a significant increase after mass removal in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski ($t = 2.67, 2.08$ and 2.39 respectively; $p < 0.05$; Figure 7c) while males experienced no significant change ($t = 0.11, 1.09$ and 1.48 respectively; $p > 0.05$; Figure 7a). Males of Lake

Figure 6

Mean adjusted fecundity (± 1 SD) for white sucker (a) and brook trout (b) populations. Black bars: before white sucker mass removal; Open bars: after three years of white sucker mass removal. Data were adjusted for grand mean lengths of 250.5 mm, 279.9 mm, and 368.4 mm for white sucker and 275.3 mm, 213.6 mm, and 255.8 mm for brook trout in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski respectively. Fecundity with an asterisk are significantly different as determined by an ANCOVA ($p < 0.005$).

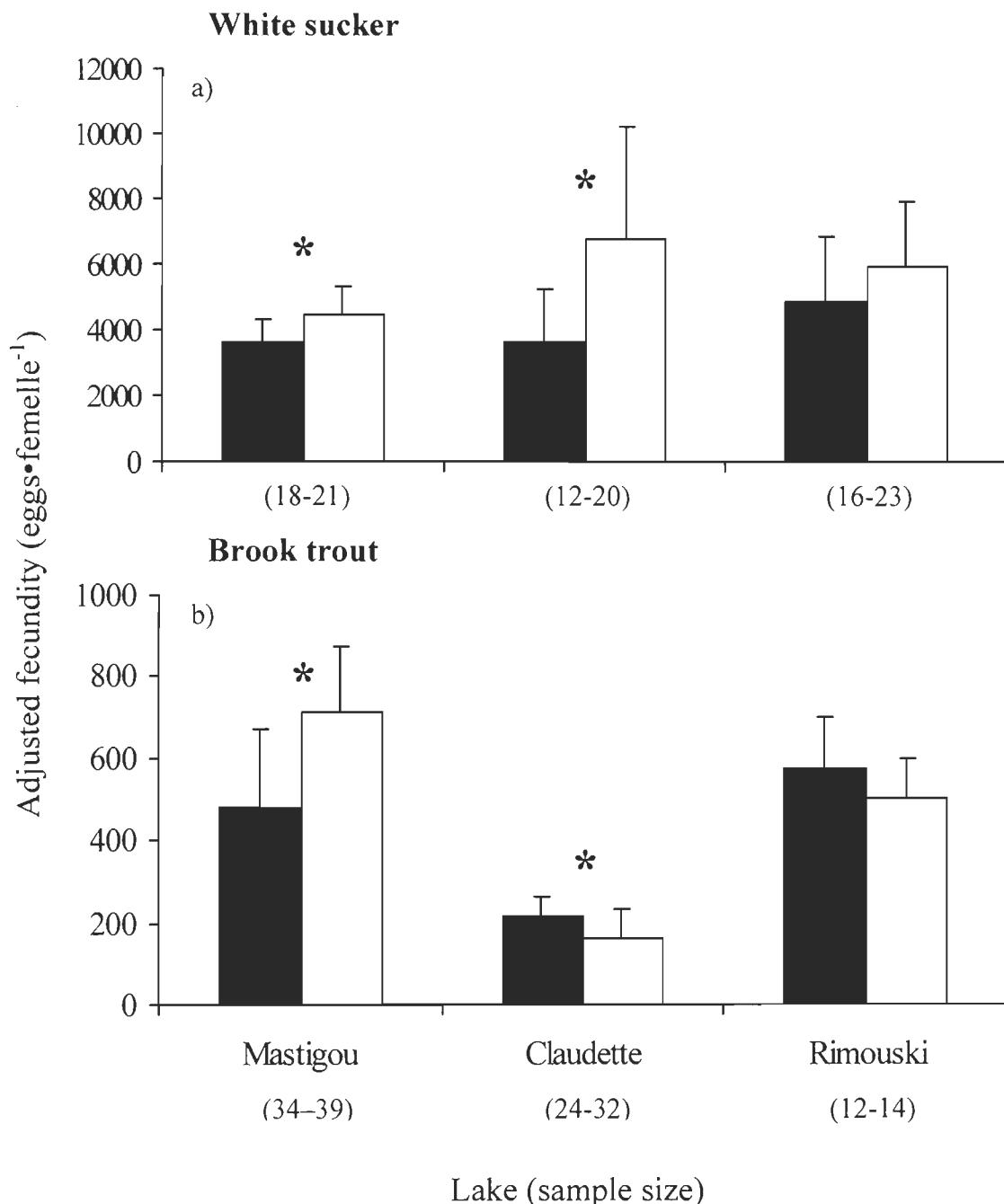
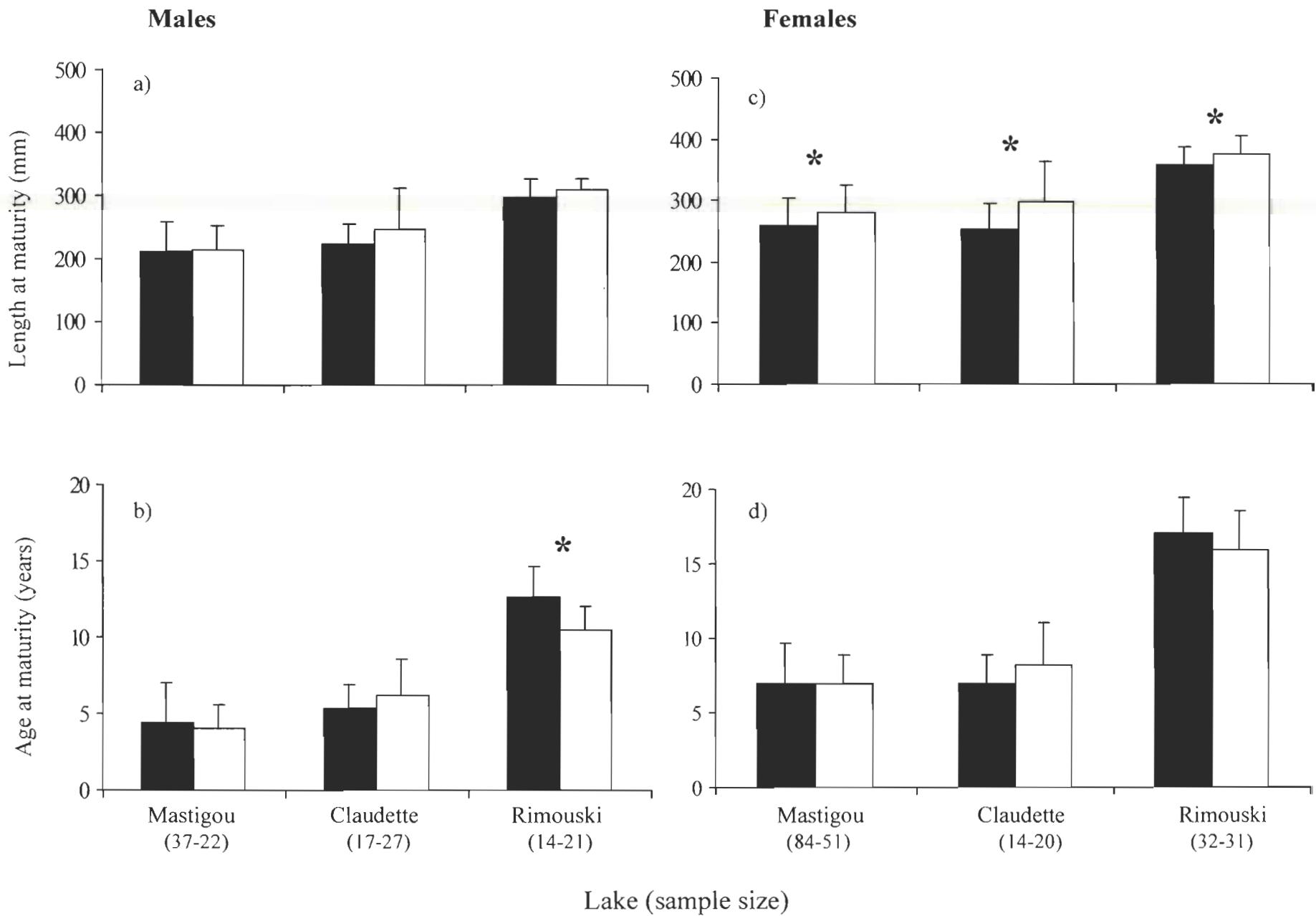


Figure 7

Mean length and age at maturity (± 1 SD) of white sucker males (a and b) and females (c and d). Black bars: before white sucker mass removal; Open bars: after three years of white sucker mass removal. Mean length and age with an asterisk are significantly different as determined by a t-test.



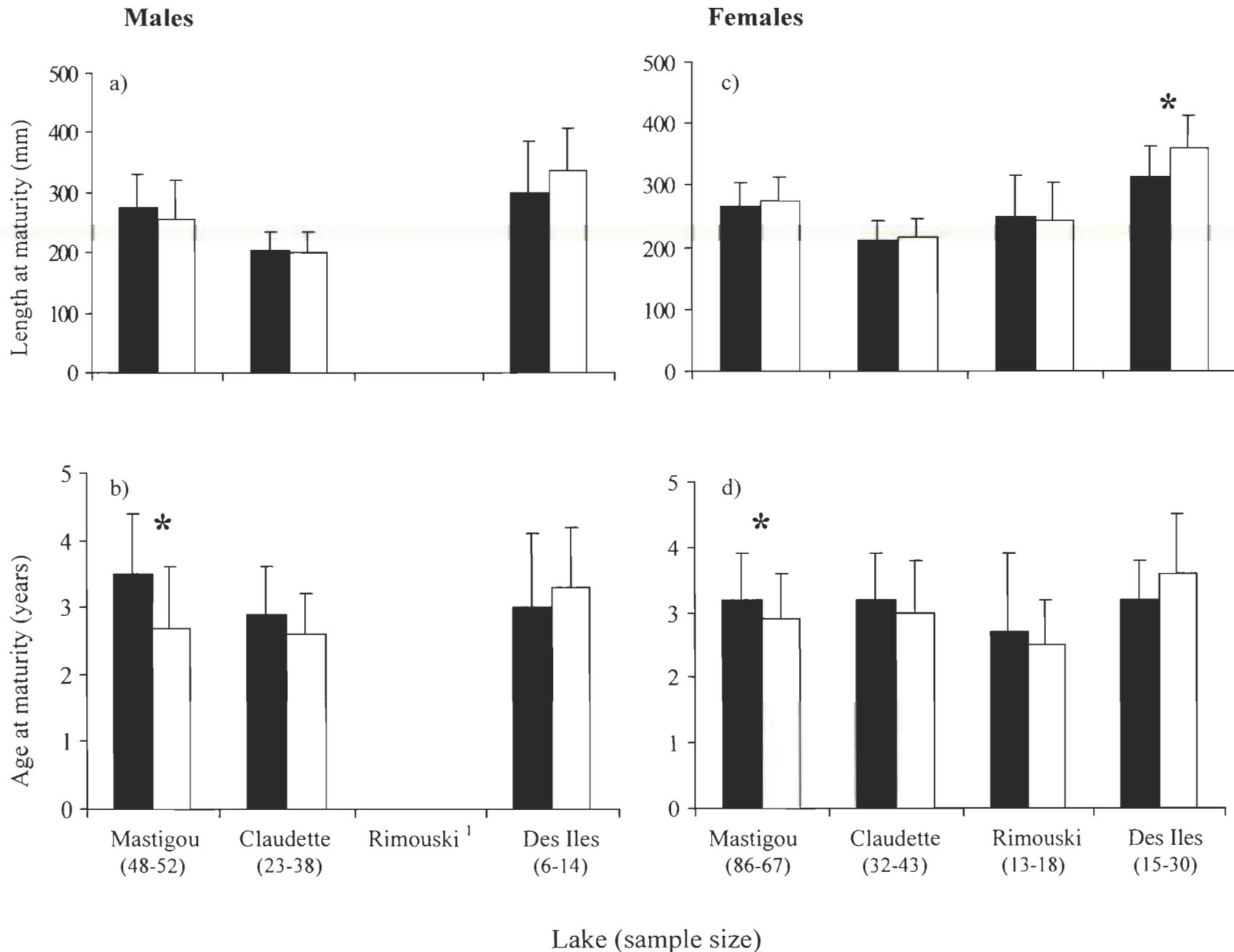
Rimouski experienced a significant decrease in their mean age at maturity ($t = 3.48$; $p < 0.005$; Figure 7b) while no difference was observed in lakes Mastigou and Claudette ($t = 0.21$ and 1.05 respectively; $p > 0.05$; Figure 7b). Mean age at maturity of white sucker females showed no significant difference three years after mass removal in lakes Mastigou, Claudette, and Rimouski ($t = 0.69$, 1.55 and 1.66 respectively; $p > 0.05$; Figure 7d).

The three-way ANOVA revealed significant effects of lake and length, as well as interaction between mass removal and lake on brook trout fecundity (mass removal: $F = 0.13$, $p > 0.05$; lake: $F = 208.49$, $p < 0.001$, length: $F = 199.29$, $p < 0.001$, mass removal \times lake: $F = 13.83$, $p < 0.001$; mass removal \times length: $F = 0.32$, $p > 0.05$, $n = 194$ females). Brook trout females showed a significant increase in mean adjusted fecundity three years after mass removal only in Lake Mastigou ($F = 25.94$; $p < 0.001$; Figure 6b). The opposite response was observed in Lake Claudette ($F = 9.82$; $p < 0.005$; Figure 6b) while there was no significant difference in Lake Rimouski ($F = 2.42$; $p > 0.05$; Figure 6b). We also observed a significant decrease in the slope of the relationship between length and fecundity in Lake des Iles (0.005 ± 0.001 in 1995 and 0.003 ± 0.001 in 1998; $F = 5.00$, $p < 0.05$). Although not testable due to the significant difference in slope, the intercept showed an 80% increase following mass removal in Lake des Iles (1.23 ± 0.32 in 1995 versus 2.29 ± 0.25 in 1998), suggesting an increase in fecundity of small individuals. The two-way ANOVA showed that only the effect of lake was significant on mean length at maturity of brook trout males while lake and the interaction between mass removal and lake had significant effects on their mean age at maturity (length at maturity: mass removal: $F = 0.24$, $p > 0.05$; lake: $F = 39.45$, $p < 0.001$; mass removal \times lake: $F = 1.83$, $p > 0.05$; age at maturity: mass removal: $F = 2.25$, $p > 0.05$; lake: $F = 3.23$, $p < 0.05$; mass removal \times lake: $F = 3.19$, $p < 0.05$; $n = 179$ individuals). For brook trout females, the two-way ANOVA showed significant effects of mass removal and lake, as well as their interaction on mean length at maturity, and a significant effect of lake on their mean age at maturity (length at maturity: mass removal: $F = 6.12$, $p < 0.05$; lake: $F = 78.90$, $p < 0.001$; mass removal \times lake: $F = 2.93$, $p < 0.05$; age at maturity: mass removal: $F = 0.53$, $p > 0.05$; lake: $F = 6.30$, $p < 0.001$; mass removal \times lake: $F = 1.92$, $p > 0.05$; $n = 298$ individuals). Mean

length at maturity of brook trout females showed a significant increase three years after white sucker mass removal in Lake des Iles ($t = 1.77$; $p < 0.05$; Figure 8c). There was no significant difference in brook trout length at maturity three years after mass removal for males in lakes Mastigou, Claudette and des Iles, and for females in lakes Mastigou, Claudette and Rimouski (males: $t = 1.44$, 0.42 and 0.99 respectively; females: 1.69, 0.88 and 0.25 respectively; $p > 0.05$; Figure 8a, c). Mean age at maturity decreased significantly in Lake Mastigou for both males and females ($t = 4.07$ and 2.32 respectively; $p < 0.05$; Figure 8b, d) while no difference were observed in lakes Claudette and des Iles for males, and in lakes Claudette, Rimouski and des Iles for females (males: $t = 1.62$ and 0.61 respectively; females: $t = 0.72$, 0.62 and 1.77 respectively; $p > 0.05$; Figure 8b, d).

Figure 8

Mean length and age at maturity (± 1 SD) of brook trout males (a and b) and females (c and d). Black bars: before white sucker mass removal; Open bars: after three years of white sucker mass removal. Mean length and age with an asterisk are significantly different as determined by a t-test.¹: The sample size of males in Lake Rimouski was too low to allow comparisons.



Discussion

White sucker removal

CPUE and BPUE of white sucker indicate that mass removal was most efficient in lakes Mastigou and Claudette (with decreases in CPUE of 72% and 36% and BPUE of 64% and 18% respectively) and negligible in the other three lakes (decrease in CPUE between 0% and 45% but no change in BPUE). Johnson (1977) and Hayes et al. (1992), who removed respectively $34 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ and $45 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ of white sucker in the first year of a biomanipulation, decreased the initial estimated adult standing crop by 85% (after one year of mass removal) and the initial CPUE by 80% (after two years of mass removal) in lakes of 245 ha and 38.1 ha respectively. The higher white sucker age at maturity in Lake Rimouski (11 - 17 years) probably decreased the efficiency of mass removal because a lower proportion of the population migrate to spawning grounds in this case. The significant interactions between mass removal and lake in the two-way ANOVA tests for effects on CPUE and BPUE of white sucker indicate that the effect of mass removal was not the same in all lakes.

Fish species response to white sucker removal

Fish abundance

Mass removal of adult fish should result in an increase in recruitment of all species because of a competitive release (Magnan et al. 1990; Meronek et al. 1996). The lack of a significant increase in mean total brook trout CPUE and BPUE after mass removal is probably the result of our short term monitoring after biomanipulation (three years). Venne and Magnan (1995) observed that CPUE of young-of-the-year (YOY) was 93% lower in five lakes containing white sucker than in five allopatric populations, suggesting the presence of a competitive bottleneck for YOY trout occurring somewhere before the end of May. Because mass removal was always completed after this period in our experimental lakes, survival could only be improved the second year of biomanipulation in response to the decrease in white sucker abundance during the first year of mass removal. The increase in 1+ brook trout abundance (CPUE and BPUE) three years after mass removal in lakes

Mastigou, Claudette, and Rimouski supports this interpretation. Bias due to differences in gillnets used in 1995 and 1997 in lakes Mastigou and Claudette could not explain the significant increase of 1+ brook trout because the nets were similarly selective for these individuals, with panels of 13 m and 15 m respectively for 2.5 - 3.2 mm stretched meshes. Furthermore, the significant increase in CPUE of 1+ brook trout observed in Lake Rimouski was obtained with identical gillnets. Mass removal was probably too low in lakes des Iles and Cinq Doigts to result in an increase in 1+ brook trout. The significant interactions between mass removal and lake in the two-way ANOVA tests for effects on CPUE and BPUE of 1+ brook trout indicate that the effect of mass removal was not the same in all lakes. Johnson (1977) and Schneider and Crowe (1980) also observed an increased recruitment of yellow perch (*Perca flavescens*) after white sucker mass removal. In a similar biomanipulation, Hayes et al. (1992) did not observe any increase in YOY yellow perch abundance.

Age and growth

The increased proportion of 2+ to 4+ white suckers in lakes Claudette, Rimouski, des Iles, and Cinq Doigts three years after mass removal may result from a difference in vulnerability to mass removal between immature and mature individuals. Mean age at maturity is usually more than 4 years in white sucker (Duchesne and Magnan 1997; this study). In addition, the significant increase in 2+ white sucker abundance (CPUE and BPUE) three years after mass removal in Lake Rimouski suggests a compensatory response in white sucker recruitment three years following mass removal. This improved recruitment may have contributed to the absence of a significant decrease in mean total CPUE and BPUE after mass removal in lake Rimouski. The significant shift in brook trout age structure towards younger fish in lakes Mastigou and Claudette as well as the trend observed in Lake Rimouski are also consistent with a compensatory recruitment response in these lakes. Our results support the conclusions that decreases in intraspecific competition for food and/or space should result in better recruitment (Langeland 1986; Amundsen et al. 1993).

The increase in the slope of the length-at-age relationship of white sucker in four of the five lakes indicates that the growth response to mass removal was more important in older than in younger individuals. The age-length relationship (not presented here; see Brodeur 2000) showed increases in length for both young and old individuals. The significant increase in slope coupled with the increase in intercept thus suggests more important growth compensation in small individuals. Johnson (1977) and Schneider and Crowe (1980) also observed a similar positive growth response in older white sucker (3+) following similar biomanipulations. It is possible that growth is already maximal in white sucker < 3+ before biomanipulation, explaining the more important response of older fish. Changes observed in white sucker length frequency distribution (not presented here; see Brodeur 2000) support the compensatory growth response of individuals and are typical of fish populations experiencing strong exploitation (Hanson et al. 1983; Langeland 1986; Amundsen et al. 1993).

Chen and Harvey (1995) suggested that white sucker growth may be constrained by population density and food supply. However, the growth response in white sucker was not clearly related to removal intensity since all white sucker populations experienced comparable growth increases. Interannual variations in environmental factors such as temperature could have had an impact on this positive response. The significant effect of lake in the three-way ANOVA tests for effects on white sucker growth, which could be confounded with year, was not the same in all populations. It is also possible that there is a threshold beyond which additional reductions in abundance could cause minimal increases in white sucker growth. Donald and Alger (1989) obtained such a growth response in an exploited brook trout population even though the total density of the population did not change significantly.

Compared to white sucker, the compensatory response in brook trout growth seemed to be related to removal intensity. The significant interactions between mass removal and lake in the three-way ANOVA tests for effects on brook trout length indicate that the effect of mass removal was not the same in all lakes. Furthermore, the lake-by-lake comparisons showed

significant increases in the two lakes that experienced the highest white sucker removal (lakes Mastigou and Claudette). The brook trout growth increase observed in the present study probably resulted from an increase in food availability after mass removal, particularly of benthic invertebrates, which are important food items for white sucker in sympatric lakes (Magnan 1988; Tremblay and Magnan 1991, Lacasse and Magnan 1992). A positive growth response was also observed in brook trout of Lake des Iles, which experienced a low mass removal. However, this lake is the only one where the brook trout population exhibited a significant increase in the proportion of older individual after mass removal. Hayes et al. (1992), Johnson (1977), and Schneider and Crowe (1980) observed such a compensatory response in yellow perch after significant white sucker mass removal. The length frequency distributions of brook trout (not shown here; see Brodeur 2000) also support the compensatory growth response of individuals.

Reproductive traits

White sucker in lakes Mastigou and Claudette exhibited increases in fecundity following mass removal that was independent of the growth increase in adults. This is consistent with a greater energy investment in egg production after a reduction of intraspecific competition: better conditions for growth produced a higher fecundity in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and lake trout (*Salvelinus namaycush*) (Healey 1978) as well as in roach (*Rutilus rutilus*; Burrough and Kennedy 1979) after an intensive exploitation.

Brook trout exhibited increased fecundity in lakes Mastigou and des Iles but not in Lake Claudette, where mass removal was significant. The significant increase in growth rate in Lake des Iles may also have contributed to increased fecundity through a surplus in energy. Significant decreases of brook trout fecundity in Lake Claudette remains unexplained since growth also increased in this population. However, the increase in adjusted mean length of brook trout from Lake Claudette (4.2%) was lower than those from lakes Mastigou (7.6%) and des Iles (8.3%).

The larger size at maturity in white sucker females following mass removal may seem contradictory. However, because of their increased growth rate, individuals were larger at the time of reproduction. The decrease in mean age at maturity in white sucker males of Lake Rimouski after mass removal is consistent with their growth increase and would be the result of a decreased time required to reach the minimum size for reproduction. Sexual maturity is in fact more related to the attainment of a given size rather than the age (Tallman et al. 1996). Other authors also found that high growth rate is associated with decreased age at maturity (Roff 1984; Duponchelle and Panfili 1998; Rochet 1998). The decrease in age at maturity of male and female brook trout in Lake Mastigou is consistent with their growth increase. Increases in mean length at maturity observed in Lake des Iles could be explained by the larger proportion of older individuals in our sample after mass removal.

In conclusion, the present study indicates that white sucker and brook trout exhibit compensatory responses in recruitment (increase of 1+ brook trout), growth, fecundity, and length (white sucker) and age at maturity following a reduction of intra- and interspecific competition. Our results, obtained on a gradient of mass removal intensity, support the conclusion that the success or failure of biomanipulation depends essentially on the intensity of mass removal (Colby et al. 1987; Meronek et al. 1996; Hansson et al. 1998). Our results also show that white sucker may exhibit different responses in life history parameters through the impact of growth. Our results also suggest that white sucker is more opportunist than brook trout following a competitive release with regard to growth, reproductive investment, and time required to improve recruitment. These factors will have to be considered in future use of white sucker mass removal to improve the brook trout sport fishery.

Acknowledgments

We thank D. Bélanger, Y. Bergeron, D. Boula, S. Garceau, F. Guillemette, Y. Lemay, Y. Paradis, R. Proulx, and people from the Société de la faune et des parcs du Québec (FAPAQ) for their field and laboratory assistance. We are also grateful to P. East and M. Lapointe for their assistance at many stages of the research, Dr. M. Rodriguez for his statistical advice, and J.-F. Duchesne for his help with white sucker age determinations. This project was primarily supported by the FAPAQ and the Fondation de la faune du Québec while secondary support came from a grant of the National Sciences and Engineering Research Council of Canada to P. Magnan. P. Brodeur was supported by a postgraduate fellowships from NSRC, the Fondation universitaire du Centre du Québec, the Fondation Centre des Études Universitaires, and the Group for Interuniversity Research in Limnology.

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. Manage.* **13**: 483-491.
- Beamish, R.J. 1973. Determination of age and growth of the white sucker (*Catostomus commersoni*) exhibiting a wide range in size at maturity. *J. Fish. Res. Board Can.* **30**: 607-616.
- Brodeur, P. 2000. Impact de la biomanipulation du meunier noir (*Catostomus commersoni*) sur les communautés de poissons de cinq lacs tempérés. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Trois-Rivières, Trois-Rivières.
- Burrough, R.J., and 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.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., and Hodson, J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* **35**: 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. Manage.* **9**: 177-183.
- Duchesne, J.-F., and Magnan, P. 1997. The use of climate classification parameters to investigate geographical variations in the life history traits of ectotherms, with special reference to the white sucker (*Catostomus commersoni*). *Écoscience* **4**: 140-150.
- Duponchelle, F. and Panfili, J. 1998. Variation in age and size at maturity of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d'Ivoire. *Environ. Biol. Fishes* **52**: 453-465.

- 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.
- Hanson, D.A., Belonger, B.J., and Schoenike, D.L. 1983. Evaluation of a mechanical population reduction of black crappie and black bullheads in a small Wisconsin lake. *N. Am. J. Fish. Manage.* **3:** 41-47.
- Hansson, L.-A., Annadotter, H., Bergman, E., Hamrin, S.F., Jeppesen, E., Kairesalo, T., Luokkanen, E., Nilsson, P.-A., Sondergaard, M., and Stand, J. 1998. Biomanipulation as an application of food-chain theory: constraints, synthesis, and recommendation for temperate lakes. *Ecosystems* **1:** 558-574.
- Hayes, D.B., Taylor, W.W., and Schneider, J.C. 1992. Response of yellow perch and benthic invertebrate community to a reduction in the abundance of white sucker. *Trans. Am. Fish. Soc.* **121:** 36-53.
- Healey, M.C. 1978. Fecundity changes in exploited populations of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and lake trout (*Salvelinus namaycush*). *J. Fish. Res. Board Can.* **35:** 945-950.
- Johnson, F.H. 1977. Response 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.
- 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.
- Lacasse, S., and 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, Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Gouvernement du Québec, Québec. 69 p.

- Lachance, S., and Magnan, P. 1990. Comparative ecology and behaviour of domestic, hybrid, and wild strains of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, after stocking. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **47**: 2285-2292.
- Langeland, A. 1986. Heavy exploitation of a dense resident population of arctic char in a mountain lake in central Norway. N. Am. J. Fish. Manage. **6**: 519-525.
- 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., East, P., and Lapointe, M. 1990. Modes de contrôle des poissons indésirables; revue et analyse critique de la littérature. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Québec. 197 p.
- 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. 97 p.
- 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. Manage. **16**: 63-74.
- Packard, G.C., and Broadman, T.J. 1987. The misuse of ratios to scale physiological data that vary allometrically with body size. In New directions in ecological physiology. Edited by M.E. Feder, A.F. Bennett, W.W. Burggren, and R.B. Huey. Cambridge University Press, Cambridge.
- Persson, A., and Hansson, L.-A. 1999. Diet shift in fish following competitive release. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **56**: 70-78.
- Power, G. 1964. A technique for preparing scale smears. Trans. Am. Fish. Soc. **93**: 201-202.
- Roff, D.A. 1984. The evolution of life history parameters in teleosts. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **41**: 989-1000.
- Rochet, M.-J. 1998. Short-term effects of fishing on life history traits of fishes. ICES J. Marine Sci. **55**: 371-391.

- Schneider, J.C., and Crowe, W.R. 1980. Effect of removal on fish and fishing at Big Bear Lake. Michigan Department of Natural Resources Fisheries Division, Fish. Res. rep. no. 1887. 19 p.
- Scott, W.B., and Crossman, E.J. 1974. Freshwater fishes of Canada. Bull. Fish. Res. Board Can. 184. 1026 p.
- Shapiro, J., Forsberg, B., Lamarra, V., Lindmark, G., Lynch, M., Smeltzer, E., and Zoto, G. 1982. Experiments and experiences in biomanipulation : Studies of ways to reduce algal abundance and eliminate blue-greens. EPA-600/3-82-096. Corvallis Environmental Research Laboratory. Environmental Protection Agency, Corvallis, Oregon, USA.
- Snyder, D. E. 1983. Fish eggs and larvae, p. 165-197. In Fisheries techniques. Edited by L.A. Nielsen, and D.L. Johnson. Am. Fish. Soc., Bethesda, MD.
- Sokal, R. R., and Rohlf, F. J. 1981. Biometry. 2nd ed. W. H. Freeman and Co., San Francisco. 859 p.
- Tallman, R.F., Saurette, F., and Thera, T. 1996. Migration and life history variation in arctic charr, *Salvelinus alpinus*. Écoscience **3**: 33-41.
- 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.
- Venne, H., and 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.

CONCLUSION ET RECOMMANDATION

La présente étude confirme que la biomanipulation constitue à la fois un outil de gestion important et une approche expérimentale utile à la compréhension des mécanismes écologiques retrouvés en nature. Les résultats obtenus ont effectivement permis d'élucider les mécanismes impliqués dans la réponse à court terme des populations de poissons suite à une modification de la compétition intra- et interspécifique par le meunier noir. En effet, notre étude indique que le meunier noir et l'omble de fontaine affichent des réponses compensatoires au niveau recrutement, croissance, fécondité, longueur et âge à maturité suite à la réduction de la compétition. Les résultats obtenus montrent également que le succès ou l'échec d'une biomanipulation dépend principalement de l'intensité du retrait massif. L'existence d'une relation entre l'intensité du retrait et l'efficacité d'une biomanipulation avait été mise en évidence par certains auteurs mais cette dernière n'avait jamais été démontrée sur autant de réplicats et par l'étude d'autant de variables de la dynamique des populations de poissons.

Au delà de ses implications au niveau conceptuel, la présente étude constitue la première évaluation de l'efficacité du retrait massif comme méthode de contrôle des populations de meuniers noirs au Québec. Malgré que le nombre de plans d'eau étudiés soit encore limité et que le présent suivi n'ait été réalisé qu'à court terme, les résultats obtenus permettent d'émettre certaines recommandations relatives à l'application de la technique de retrait massif. Il est recommandé de:

- Viser une réduction importante de la biomasse du meunier noir lors de la première année d'intervention afin de permettre une hausse du recrutement chez l'omble de fontaine dès le deuxième printemps. Pour arriver à cette fin, l'utilisation d'engins de retrait massif installés en lac au cours du premier été d'intervention serait envisageable;

- Viser une réduction de la biomasse du meunier noir de l'ordre de 65% ou plus. Pour un lac de 177 ha, un rendement de $31.3 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ de meunier noir a permis d'obtenir un tel résultat après trois années de retrait massif;
- Effectuer le retrait massif sur une période minimale de 5 ans pour espérer capturer un maximum de meuniers noirs. Les meuniers noirs juvéniles sont effectivement peu affectés par le retrait massif et l'application de la méthode sur une période qui excède l'âge à maturité devrait permettre d'atteindre un rendement maximal;
- Éviter l'application de la méthode dans les lacs où la richesse spécifique est élevée et/ou que la biomasse des espèces autres que l'omble de fontaine et le meunier noir excède 10%. Le retrait massif a été peu efficace au lac Cinq Doigts où les autres espèces représentaient 45% de la biomasse totale de poissons;
- Préconiser la technique de retrait massif dans des plans d'eau de superficie inférieure à 200 ha puisque le retrait s'est avéré plus efficace dans ce type de plan d'eau;

Le programme de suivi des cinq communautés étudiées se poursuivra grâce à un nouveau projet de maîtrise. Ce projet permettra de comprendre les mécanismes de réponse des populations de poissons à moyen terme, soit après cinq ans de retrait massif du meunier noir. Il sera alors possible d'estimer la rentabilité d'une opération de retrait massif du meunier noir en terme de coût/bénéfices. Grâce aux résultats obtenus par mes successeurs, des précisions seront apportées aux recommandations émises ci-haut.

RÉFÉRENCES DE L'INTRODUCTION GÉNÉRALE

- Allan, J.D. 1982. The effects of reduction in trout density on the invertebrate community of a montain stream. *Ecology* 63: 1444-1455.
- Amundsen, P.-A., Klemetsen, A., et Grotnes, P.E. 1993. Rehabilitation of a stunted population of artic char by intensive fishing. *North American Journal of Fisheries Management* 13: 483-491.
- Backiel, T., et Lecren, E.D. 1967. Some density relationships for fish population parameters. *Dans* S.D. Gerking (ed.). *Ecology of freshwater fish production*. John Wiley & Sons, Toronto. pp. 279-302.
- Boisclair, D., et Leggett, W.C. 1985. Rates of food exploitation by littoral fishes in a mesotrophic north-temperate lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 556-566.
- Brönmark, C. 1994. Effects of tench and perch on interactions in a freshwater, benthic food chain. *Ecology* 75: 1818-1828.
- Burrough, R.J., et Kennedy, C.R. 1979. The occurrence and natural alleviation of stunting in a population of roach, *Rutilus rutilus* (L.). *Journal of Fish Biology* 15: 93-109.
- Bussières, D., Gagnon, M.M., Dodson, J., et 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 ? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 1068-1077.
- Carpenter, S.R., et Kitchell, J.F. 1988. Consumer control of lake productivity. *BioScience* 38: 764-769.
- Carpenter, S.R., Kitchell, J.F., et Hodson, J.R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* 35: 634-639.
- Cobb, S.E., et Watzin, M.C. 1998. Trophic interactions between yellow perch (*Perca flavescens*) and their benthic prey in a littoral zone community. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 28-36.

- Colby, P.J., Ryan, P.A., Schupp, D.H., et Serns, S.L. 1987. Interactions in north-temperate lake fish communities. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 44: 104-128.
- Coshun, M. 1986. Assessment of the effects if freshwater drum removal on the fish community dynamics of Lake Winnebago. Wisconsin Department of Natural Ressources, Madison. 16 p.
- Culp, J.M. 1986. Experimental evidence that stream macroinvertebrate community structure is unaffected by different densities of coho salmon fry. Journal of the North American Benthos Society. 5: 140-149.
- Cumming, K.B. 1975. History of fish toxicants in the United States. Dans P.H. Eschmeyer (ed.). Rehabilitation of fish populations with toxicants: A symposium. North Central Division, American Fisheries Society, Speciel publication no. 4. pp 5-21.
- Dahl, J. 1998. Effects of a benthivorous and a drift-feeding fish on a benthic stream assemblage. Oecologia 116: 426-432.
- Diehl, S. 1992. Fish predation and benthic community structure: the rôle of omnivory and habitat complexity. Ecology 73: 1646-1661.
- Donald, D.B., et Alger, D.J. 1989. Evaluation of exploitation as a means of improving growth in a stunted population of brook trout. North American Journal of Fisheries Management 9: 177-183.
- Elser, J.J., Luecke, C., Brett, M.T., et Goldman, C.R. 1995. Effects of food web compensation after manipulation of rainbow trout in an oligotrophic lake. Ecology 76: 52-69.
- Feltmate, B.W., et Williams, D.D. 1989. Influence of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on density and feeding behavior of a perlid stonefly. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 46: 1575-1580.
- Findlay, D.L., Kasian, S.E.M., Hendzel, L.L., Regehr, G.W., Schindler, E.U., et Shearer, J.A. 1994. Biomanipulation of lake 221 in the Experimental Lakes Area (ELA): effects on phytoplankton and nutrients. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 51: 2794-2807.

- Grant, J.W.A., et Noakes, D.L.G. 1987. Escape behaviour and use of cover by young-of-the-year brook trout, *Salvelinus fontinalis*. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 44: 1390-1396.
- Grice, F. 1957. Effect of removal of panfish and trashfish by fyke nets upon fish populations of some Massachusetts ponds. Transactions of the American Fisheries Society 87: 108-115.
- Grinstead, B.G. 1975. Response of bass to removal of competing species by commercial fishing. *Dans* R.H. Stroud, et H. Clepper (eds.). Black bass biology and management. Washington, D.C. pp. 475-479.
- Hanson, M.A., et Butler, M.G. 1994. Responses to food web manipulation in a shallow waterfowl lake. Hydrobiologia 279/280: 457-466.
- Hanson, J.M., et Leggett, W.C. 1982. Empirical predation of fish biomass and yield. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 39: 257-263.
- Hanson, J.M., et Leggett, W.C. 1985. Experimental and field evidence for inter- and intraspecific competition in two freshwater fishes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 42: 280-286.
- Hanson, J.M., et Leggett, W.C. 1986. Effect of competition between two freshwater fishes on prey consumption and abundance. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 43: 1363-1372.
- Hanson , D.A., Belonger, B.J., and Schoenike, D.L. 1983. Evaluation of a mecanical population reduction of black crappie and black bullheads in a small Wisconsin lake. North American Journal of Fisheries Management 3: 41-47.
- Hart, T.F. Jr., et Werner, R.G. 1987. Effects of prey density on growth and survival of white sucker, *Catostomus commersoni*, and pumpkinseed, *Lepomis gibbosus*, larvae. Environmental Biology of Fishes 18: 41-50.
- Hayes, D.B., Paola Ferreri, C., et Taylor, W.W. 1996. Linking fish habitat to their population dynamics. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53 (Suppl. 1): 383-390.

- Hayes, D.B., Taylor, W.W., et Schneider, J.C. 1992. Response of yellow perch and benthic invertebrate community to a reduction in the abundance of white sucker. *Transactions of the American Fisheries Society* 121: 36-53.
- Healey, M.C. 1978. Fecundity changes in exploited populations of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 35: 945-950.
- Healey, M.C. 1980. Growth and recruitment in experimentally exploited lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 255-267.
- Horel, G., et 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., et Peltonen, H. 1994. The fate of roach *Rutilus rutilus* stock under an extremely strong fishing pressure and its predicted development after the cessation of mass removal. *Journal of fish biology* 45: 777-786.
- Jensen, A.L. 1981. Population regulation in lake whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill). *Journal of fish biology* 19: 557-573.
- Jeppson, P.W., et Platts, W.S. 1959. Ecology and control of the Columbia squawfish in northern Idaho lakes. *Transactions of the American Fisheries Society* 88: 197-202.
- Johnson, L. 1976. Ecology of artic populations of lake trout, *Salvelinus namaycush*, lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*, Artic charr, *S. alpinus*, and associated species in unexploited lakes in the canadian Northwest Territories. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 33: 2459-2488.
- Johnson, F.H. 1977. Response of walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*) and yellow perch (*Perca flavescens*) populations to removal of white sucker (*Catostomus commersoni*) from a Minnesota Lake, 1966. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34: 1633-1642.
- Kinman, B.J. 1983. Rough fish removal and its impact on the fish population in Rough River Lake. Kentucky Department of Fish and Wildlife Resources, Special Fisheries Report, no. 6. 26 p.

- Kirk, J.P., Davies, W.D., et Park, K. 1986. Response of some members of the fish community to gizzard shad removal from Chambers County Public Fishing Lake, Alabama. North American Journal of Fisheries Management 6: 252-255.
- Lacasse, S., et Magnan, P. 1992. Biotic and abiotic determinations of diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the laurentian shield. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 49: 1001-1009.
- Lacasse , S., et Magnan, P. 1994. Distribution post-glacière 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 p.
- Lachance, S., et Magnan, P. 1990a. Comparative ecology and behavior of domestic, hybrid, and wild stains of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, after stocking. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 47: 2285-2292.
- Lachance, S., et Magnan, P. 1990b. Performance of domestic, hybrid and wild stains of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, after stocking: the impact of intra- and interspecific competition. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 47: 2278-2284.
- Langeland, A. 1986. Heavy exploitation of a dense resident population of artic char in a mountain lake in central Norway. North American Journal of Fisheries Management 6: 519-525.
- Langeland, A., et L'Abée-Lund, J.H. 1996. Habitat use, size and age structure in sympatric brown trout (*Salmo trutta*) and Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) stocks: resistance of population to change following harvest. Ecology of Freshwater Fish. 5: 49-58.
- MacCrimmon, H.R. 1972. La carpe au Canada. Bulletin de l'Office des Pêcheries du Canada. no. 165F.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 45: 999-1009.
- Magnan, P., et Fitzgerald, G.J. 1982. Resource partitioning between brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell) and creek chub (*Semotilus atromaculatus* Mitchell) in selected oligotrophic lakes of southern Québec. Canadian Journal of Zoology 60: 1612-1617.

- Magnan, P., East, P., et Lapointe, M. 1994. Modes de contrôle des poissons indésirables; revue et analyse critique de la littérature. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Québec. 197 p.
- 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. 97 p.
- Mallory, M.L., Blancher, P.J., Weatherhead, P.J., et McNicol, D.K. 1994. Presence or absence of fish as a cue to macroinvertebrate abundance in boreal wetlands. *Hydrobiologia* 279/280: 345-351.
- Meronek, T.G., Bouchard, P.M., Buckner, E.R., Burri, T.M., Demmerly, K.K., Hatleli, D.C., Klumb, R.A., Schmidt, S.H., et Coble, D.W. 1996. A review of fish control projects. *North American Journal of Fisheries Management* 16: 63-74.
- Michaletz, P.H. 1998. Population characteristics of gizzard shad in Missouri reservoirs and their relation to reservoir productivity, mean depth, and sport fish growth. *North American Journal of Fisheries Management* 18: 114-123.
- Nikolsky, G.V. 1962. On some adaptations to the regulation of population density in fish species with different types of stock structure. *Dans* E.D. LeCren et M.W. Holdgate (eds.). *The exploitation of natural animal populations*. Backwell Scientific Publications, Oxford.
- Persson, A., and Hansson, L.-A. 1999. Diet shift in fish following competitive release. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 70-78.
- Power, M.E. 1990. Effects of fish in river food webs. *Science* 250: 811-814
- Priegel, G.R. 1971. Evaluation of intensive freshwater drum removal in Lake Winnebago, Wisconsin, 1955-1966. Wisconsin Department of Natural Resources, Division of Conservation, Technical bulletin no. 47. 29 p.
- Ricker, W.E., et Gottschalk, J. 1940. An experiment in removing coarse fish from a lake. *Transactions of The American Fisheries Society* 70: 382-390.
- 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. 9 p.

- Rose, E.T., et Moen, T. 1952. The increase in game-fish populations in East Okoboji Lake, Iowa, following intensive removal of rough fish. *Transactions of The American Fisheries Society* 82: 104-114.
- Rulgedge, W.P., et Barron, J.C. 1972. The effects of the removal of stunted white crappie on the remaining crappie population of Meridian State Park Lake, Bosque, Texas. Texas Parks and Wildlife Department, Technical Bulletin no. 12. 41p.
- Schneider, J.C., et Crowe, W.R. 1980. Effect of removal on fish and fishing at Big Bear Lake. Michigan Department of Natural Ressources Fisheries Division, Fisheries Research report no. 1887. 19 p.
- Scidmore, W.J. et 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.
- Scott, W.B., et Crossman, E.J. 1974. Poissons d'eau douce du Canada. Bulletins Canadiens des Sciences Halieutiques et Aquatiques, no. 184. 1026 p.
- Shapiro, J., Forsberg, B., Lamarra, V., Lindmark, G., Lynch, M., Smeltzer, E., et Zoto, G. 1982. Experiments and experiences in biomanipulation: Studies of ways to reduce algal abundance and eliminate bluegreens. U.S. Environmental Protection Agency. Limnological Research Center Interim Report no. 19.
- Stephen, J.L. 1986. Effects of commercial harvest on the fish community of Lovewell reservoir, Kansas. In G.E. Hall, et M.J. Van Den Avyle (eds.). Reservoir fisheries management: strategies for the 80's. Reservoir Committee, Southern Division, American Fisheries Society, Bethesda. pp. 211-217.
- Swain, D.P. 1979. Biology of the carp (*Cyprinus carpio* L.) in North America and its distribution in Manitoba, North Dakota and neighboring U.S. waters. Manitoba Department of Mines, Natural Resources and Environment, Rep. no. 79-73. 36 p.
- Thorp, J.H., et Bergey, E.A. 1981a. Field experiments on responses of a freshwater, benthic macroinvertebrate community to vertebrate predators. *Ecology* 62: 365-375.
- Thorp, J.H., et Bergey, E.A. 1981b. Field experiments on interactions between vertebrate predators and larval midges (Diptera: Chironomidae) in a shallow zone of a reservoir. *Oecologia* 50: 285-290.

- Tremblay, S., et Magnan, P. 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 48: 857-867.
- Venne, H., et Magnan, P. 1995. The impact of intra- and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. Journal of Fish Biology 46: 669-686.
- Warnick, D.C. 1977. Commercial fishing or rough fish control in South Dakota, some views and apparent values. South Dakota Department of Game, Fish and Parks, Bulletin no. 7. 22 p.
- Wong, A.H.K., Williams, D.D., McQueen, D.J., Demers, E., et Ramcharan, C.W. 1998. Macroinvertebrate abundance in two lakes with contrasting fish communities. Archiv fuer hydrobiologie 141: 283-302.
- Zuerlein, G. 1981. The white perch, *Morone americana* (Gmelin) in Nebraska. Nebraska Game and Parks Commission. Nebraska Technical Series no. 8. 108 p.

ANNEXE A

RÉSUMÉ FRANÇAIS DU CHAPITRE 1

CHAPITRE 1

Response of fish communities to different levels of white sucker
(*Catostomus commersoni*) biomanipulation in five temperate lakes

Introduction

Puisque les écosystèmes perturbés sont révélateurs des mécanismes écologiques impliqués en nature, le concept de biomanipulation, initialement développé par Shapiro et al. (1982), a été utilisé à de multiples fins depuis sa conception. Des biomanipulations ont été employées dans le but d'améliorer et de contrôler la qualité de l'eau (Jorgensen et de Bernardi 1998), pour améliorer la croissance des individus au sein de populations naines (Langeland 1986; Donald et Alger 1989; Amundsen et al. 1993) et en vue d'étudier les interactions trophiques lacustres par l'entremise du retrait ou de l'introduction de poissons (Carpenter et al. 1985; Elser et al. 1995). Des opérations de retrait massif ont également été menées afin de mieux comprendre les interactions intra- ou interspécifiques ainsi que la réponse des traits du cycle vital des poissons à des variations de leur amplitude (Johnson 1977; Hayes et al. 1992; Persson et Hansson 1999). Cependant, peu d'auteurs se sont penchés sur la réponse de toute une communauté ichtyenne suite à une biomanipulation menée sur plusieurs réplicats.

Le meunier noir (*Catostomus commersoni*) et le mullet à cornes (*Semotilus atromaculatus*) sont souvent retrouvés à l'intérieur des lacs à omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) du Québec. Leur présence est attribuable à l'introduction de poissons appâts par les pêcheurs sportifs, à l'ouverture de nouvelles voies de migration par des interventions humaines (Lacasse et Magnan 1994) ou au recouplement naturel de leur aire de distribution (Scott et Crossman 1974). La présence du meunier noir a été corrélée à des diminutions significatives de l'abondance et de la biomasse relative des ombles de fontaine ainsi qu'au déclin des rendements annuels moyens en ombles par la pêche sportive (Magnan 1988; Lachance et Magnan 1990). Étant donné l'impact négatif des espèces introduites sur l'exploitation de l'omble de fontaine par la pêche sportive, la Société de la Faune et des Parcs du Québec (FAPAQ) et la Fondation de la faune du Québec (FFQ) se sont engagées en 1995 dans un programme expérimental de contrôle du meunier noir sur cinq lacs situés au Québec. Ce programme constituait une bonne opportunité d'évaluer la réponse des communautés de poissons suite à une réduction de la compétition intra- et interspécifique.

Le premier objectif de cette étude a été d'évaluer la réponse du meunier noir (abondance relative, distribution en taille et en âge, croissance, fécondité, taille et âge à maturité sexuelle) suite au retrait massif de ce dernier. Le deuxième objectif a été d'établir la réaction des autres espèces de poissons (abondance relative et distribution en taille pour toutes les espèces; distribution en âge, croissance, fécondité, longueur et âge à maturité pour l'omble de fontaine) suite au retrait du meunier noir. La structure des populations de poissons a été comparée avant, en début (première année de retrait) ainsi qu'après trois années de retrait massif du meunier noir à l'intérieur de cinq lacs expérimentaux.

Matériel et Méthodes

Lacs à l'étude

Les cinq lacs à l'étude sont localisés dans la province de Québec (Canada): les lacs Mastigou, Claudette, Rimouski, des Iles et Cinq Doigts sont situés respectivement dans la Réserve Mastigouche ($46^{\circ}34'N$, $73^{\circ}34'W$), la zone d'exploitation contrôlée (ZEC) Martin-Valin ($48^{\circ}40'N$, $70^{\circ}37'W$), la Réserve Rimouski ($48^{\circ}01'N$, $68^{\circ}12'W$), la ZEC des Nymphe ($46^{\circ}28'N$, $73^{\circ}35'W$) et la Réserve Rouge-Matawin ($46^{\circ}36'N$, $74^{\circ}31'W$). Ces plans d'eau sont typiques des lacs oligotrophes tempérés en ce qui a trait à la superficie, la profondeur moyenne, la conductivité, la transparence et la stratification thermique (Tableau 1, chapitre 1).

Les cinq lacs expérimentaux contenaient des populations sympatriques d'ombles de fontaine et de meuniers noirs. Mis à part le lac Claudette, certains cyprinidés étaient présents dans chaque plan d'eau (Tableau 1; chapitre 1). Les espèces autres que le meunier noir et l'omble de fontaine représentaient moins de 10% de la biomasse totale de poissons récoltés lors des pêches expérimentales, à l'exception du lac Cinq Doigts où cette valeur s'élevait à 45%. Toutes les espèces dont la biomasse relative était supérieure à 1% ont été considérées dans la présente étude.

Retrait massif du meunier noir

Le retrait massif des meuniers noirs adultes a été réalisé par la FAPAQ durant trois années consécutives, conformément à la méthode de contrôle intégré proposée par Magnan et al. (1998). Le retrait massif a débuté en 1995 aux lacs Mastigou, Claudette et Rimouski et en 1996 aux lacs des Iles et Cinq Doigts. Suite à la fonte des glaces et avant que la température maximale de l'eau des frayères n'atteigne 10 °C, des filets-trappes, des verveux ou des engins composés d'une barrière et d'une cage de rétention ont été installés près de l'embouchure des cours d'eau où le meunier noir se reproduit. Les engins de capture sont demeurés opérationnels durant toute la période de reproduction du meunier noir. Toutes les espèces autres que l'omble de fontaine ont été retirées et leur poids total a été noté.

Dans certains cas, des meuniers noirs matures ont échappé aux engins de capture. Pour éviter un important recrutement occasionné par ces derniers, le contrôle des larves de meunier noir a été mené par la FAPAQ dans les tributaires et/ou émissaires des lacs Mastigou (1995 et 1996), Claudette (1995, 1996 et 1998), des Iles (1996) et Cinq Doigts (1996, 1997 et 1998) à l'aide de roténone liquide NUSYN-NOXFISH à 2.5% (Magnan et al. 1998).

Réponse des populations de poissons suite au retrait massif du meunier noir

Échantillonnage des poissons

Des pêches expérimentales au filet maillant ont été effectuées avant (5 lacs), en début (3 lacs) et après trois années (5 lacs) de retrait massif (Mastigou: 1991, 1995, 1997; Claudette: 1991, 1995, 1997; Rimouski: 1994, 1995, 1997; Cinq Doigts: 1995, 1998, et des Iles: 1995, 1998). L'échantillonnage s'est déroulé avant la période de reproduction de l'omble de fontaine (entre les mois de juillet et de septembre dépendamment des lacs) et pour un lac donné, a été effectué durant les mêmes périodes avant, en début et après trois années de retrait massif. Les filets ont été disposés aléatoirement et de façon perpendiculaire à la rive en alternant les petites et les grandes mailles vers la berge (au lac Rimouski les petites mailles ont toujours été disposées vers la rive). Le nombre de filets utilisés (entre 8 et 12) dépendait de la superficie de chaque plan d'eau. La durée de pêche a

varié entre 16 et 24 heures et a toujours inclu la période 18:00 à 09:00. Pour les lacs Mastigou et Claudette, les échantillonnages d'avant et d'après retrait ont été effectués à l'aide de filets maillants monofilaments (1.8 m de hauteur \times 67.5 m de longueur; grandeur des mailles étirées: 20, 24, 33, 36, 50, 60, 76, 90 et 100 mm; diamètre respectif des filaments: 0.13, 0.15, 0.17, 0.17, 0.17, 0.17, 0.20, 0.20 et 0.25 mm). Aux lacs Rimouski, Cinq Doigts et des Iles, des filets maillants multifilaments (1.8 m de hauteur \times 38 m de longueur; grandeur des mailles étirées : 25, 32, 38, 51, 64 et 76 mm; diamètre respectif des filaments: 0.19, 1.19, 0.26, 0.26, 0.42 et 0.42 mm) ont été utilisés pour l'ensemble des périodes d'échantillonnage. Ces derniers ont également été employés pour l'échantillonnage de début de retrait aux lacs Mastigou et Claudette. Chaque individu capturé a été identifié, pesé (± 0.1 g) et mesuré (± 1 mm LT). L'état de maturité sexuelle de l'omble de fontaine a été noté et les gonades des femelles matures ont été conservées dans le liquide de Gilson (Snyder 1983) pour estimation ultérieure de la fécondité (à l'exception de l'échantillonnage d'avant retrait massif aux lacs Mastigou, Claudette et Rimouski). En vue de la détermination de l'âge, la nageoire pectorale droite et des écailles (situées sur le flanc gauche, entre la nageoire dorsale et la ligne latérale) ont été prélevées chez le meunier noir et l'omble de fontaine respectivement (à l'exception de l'échantillonnage d'avant retrait aux lacs Mastigou, Claudette et Rimouski).

En vue d'évaluer l'impact du retrait massif sur les paramètres relatifs à la reproduction du meunier noir (fécondité, longueur et âge à maturité), des échantillons aléatoires de 150 individus distribués dans l'ensemble des classes de taille ont été utilisés. Ces poissons ont été recueillis à l'intérieur des engins de retrait massif. L'échantillonnage s'est déroulé durant le pic de montaison des géniteurs vers les frayères (fin mai ou début juin) lors de la première (1995) et de la troisième (1997) année de retrait massif aux lacs Mastigou, Claudette et Rimouski. Les mesures et prélèvements mentionnés ci-haut ont été réalisés pour chaque individu.

Approche statistique

Pour toutes les variables mentionnées dans les prochaines sections, des ANOVA à plusieurs facteurs (i.e. modèle linéaire; angl.; GLM) ont été employées pour déterminer si les populations de poissons avaient répondu au retrait massif du meunier noir (en tant que traitement). La période (i.e avant ou après) a été utilisée comme un effet fixe et le lac comme un effet aléatoire. La longueur individuelle et l'âge ont été ajoutés à l'analyse comme effets aléatoires pour les comparaisons de fécondité et de croissance respectivement. Des comparaisons lac-par-lac (décrites plus bas) ont également été réalisées avant et après retrait massif pour chaque variable à l'étude afin de comprendre les particularités associées à chaque plan d'eau et interpréter les résultats des ANOVA à plusieurs facteurs.

Abondance

Afin d'évaluer l'impact du retrait massif sur l'abondance de chaque espèce, les prises et biomasses par unité d'effort (PUE et BUE) ont été estimées à partir des échantillons recueillis au filet maillant. Des tests de t ont été utilisés afin de comparer les PUE et BUE moyens de chaque espèce avant et après trois années de retrait massif. La même analyse a été utilisée pour comparer l'abondance relative moyenne (PUE et BUE) des ombles de fontaine et meuniers noirs d'âge respectif 1+ et 2+ entre les années pour lesquelles les données d'âge étaient disponibles. La normalité et l'homogénéité des variances ont été testées à priori à l'aide d'un test de Kolmogorov-Smirnov (Lilliefors) et d'un test de F-max respectivement (Sokal et Rohlf 1981). Les données ne se conformant pas aux conditions de normalité et/ou d'homogénéité des variances ont été transformées à l'aide de la fonction log ($x + 1$). Suite à cette transformation, certaines données n'étaient toujours pas normales et les variances étaient parfois hétérogènes. Nous avons alors assumé que la non-conformité aux conditions d'application n'avait pas d'effet marqué sur la valeur de p obtenue par le test de t (Sokal et Rolf 1981).

Âge et croissance

La détermination de l'âge des meuniers noirs a été effectuée selon la méthode décrite par Beamish (1973). Une scie Jemsaw # 20-037 a été utilisée afin d'effectuer des coupes transversales des trois premiers rayons de la nageoire pectorale qui ont par la suite été fixées sur une lame de microscope à l'aide de colle Cytoseal™ 60. Deux lectures indépendantes ont été réalisées par un seul lecteur. Lorsque les deux premières lectures étaient discordantes, une troisième lecture était effectuée. Pour l'omble de fontaine, les écailles ont été montées entre lames d'acétate (Power 1964) et l'âge a été déterminé par deux lecteurs. Lorsque les deux âges étaient différents, deux autres lectures étaient effectuées et si le désaccord persistait, la donnée était rejetée. Pour chaque population de meuniers noirs et d'ombles de fontaine, un maximum de 130 individus ont été utilisés pour la détermination de l'âge. Tous les spécimens des classes de taille peu abondantes (i.e. petits et grands individus) ont été utilisés; le sous-échantillon étant complété à l'aide d'un nombre donné d'individus, choisis aléatoirement à l'intérieur des autres classes de taille (intervalle de 10 mm). La structure en âge de ces populations a été déterminée en attribuant, pour chaque classe de taille et dans la même proportion, l'âge des individus âgés aux individus non-âgés. Les structures en âge du meunier noir et de l'omble de fontaine avant (ou en début de retrait) et après trois années de retrait massif ont été comparées à l'aide d'un test de Kolmogorov-Smirnov.

Afin d'évaluer la réponse compensatoire de croissance du meunier noir et de l'omble de fontaine, nous avons déterminé si la longueur individuelle était influencée par les effets retrait massif, lac et âge à l'aide d'une ANOVA à plusieurs facteurs. Les pentes des relations longueur à l'âge ont également été comparées (i) en début et après trois années de retrait massif pour les lacs Mastigou, Claudette et Rimouski; et (ii) avant et après trois années de retrait massif pour les lacs des Iles et Cinq Doigts. La procédure GLM (modèle linéaire) a servi à la comparaison des pentes des relations $\log(\text{longueur}) - \log(\text{âge} + 1)$. Puisque les pentes étaient homogènes pour l'ensemble des populations d'ombles de fontaine ($p > 0.05$), les longueurs moyennes ajustées ont été comparées à l'aide d'une analyse de covariance (ANCOVA; Packard et Broadman 1987).

Paramètres relatifs à la reproduction

La fécondité des meuniers noirs et des ombles de fontaine femelles a été estimée par proportionnalité entre le poids moyen de trois sous-échantillons de 25 œufs et le poids total des œufs (Snyder 1983). Les œufs ont été séparés du tissu conjonctif ovarien, séchés à l'air libre durant 48 h et pesés (± 0.01 mg). La précision de cette méthode a été de $\pm 5\%$ lorsque comparée au décompte total des œufs mené sur 10% des échantillons. La fécondité de l'omble de fontaine n'a pu être estimée au lac Cinq Doigts en raison du faible effectif.

Afin d'évaluer la réponse compensatoire de fécondité du meunier noir et de l'omble de fontaine, nous avons déterminé si la fécondité était influencée par les effets retrait massif, lac et longueur à l'aide d'une ANOVA à plusieurs facteurs. Les pentes des relations log (fécondité) – longueur ont également été comparées en début et après trois années de retrait massif à l'aide de la procédure GLM (modèle linéaire). Puisque les pentes étaient homogènes pour l'omble de fontaine et le meunier noir aux lacs Mastigou, Claudette et Rimouski ($p > 0.05$), les fécondités moyennes ajustées ont été comparées à l'aide d'une ANCOVA (Packard et Broadman 1987).

Pour évaluer l'impact du retrait massif du meunier noir sur la longueur et l'âge à maturité du meunier noir et de l'omble de fontaine, la longueur et l'âge moyens des individus matures ont été estimés. Nous avons ensuite déterminé si la longueur et l'âge moyens à maturité étaient influencés par les effets retrait massif et lac à l'aide d'une ANOVA à plusieurs facteurs. Des tests de *t* ont également été utilisés afin de comparer la longueur et l'âge moyens à maturité des meuniers noirs et ombles de fontaine en début et après trois années de retrait massif. Pour les ombles de fontaine du lac des Iles, ces comparaisons ont été effectuées avant et après retrait massif. Afin d'estimer la longueur et l'âge moyens à maturité, nous avons attribué le rapport des sexes des individus matures aux individus immatures. L'âge de chaque meunier noir échantillonné lors du retrait massif a été estimé à partir de la relation $\log(\text{longueur}) - \log(\text{âge} + 1)$ obtenu à l'aide des données recueillies au filet maillant. Lorsque les conditions de normalité et/ou d'homogénéité des variances

n'étaient pas respectées, les données étaient transformées à l'aide de la fonction log ($x + 1$). Toutes les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide de la version 7.0 du logiciel SYSTAT pour Windows.

Résultats

Retrait massif du meunier noir

La biomasse totale de meuniers noirs retirés durant trois années de biomanipulation a varié de 2552 à 9225 kg (Tableau 2; chapitre 1). Le lac Mastigou a démontré le meilleur rendement à l'hectare alors que les deux plus grands lacs (des Iles et Cinq Doigts) ont connu les plus faibles (Tableau 2; chapitre 1).

Réponse des populations de poissons suite au retrait massif du meunier noir

Abondance

L'ANOVA à deux facteurs a révélé que les facteurs retrait massif et lac ainsi que leur interaction ont eu un effet significatif sur les PUE moyennes du meunier noir (retrait massif: $F = 14.04, p < 0.001$; lac: $F = 10.82, p < 0.001$; retrait massif x lac: $F = 5.28, p < 0.005$; $n = 96$ filets). Au contraire, seul le facteur lac et l'interaction retrait massif x lac avaient un effet sur les BUE du meunier noir (retrait massif: $F = 2.03, p > 0.05$; lac: $F = 18.58, p < 0.001$; retrait massif x lac: $F = 4.16, p < 0.001$; $n = 96$ filets). Au lac Mastigou, les PUE et BUE du meunier noir ont diminué de façon significative après trois années de retrait massif ($t = 4.17$ et 4.25 respectivement; $p < 0.001$; Figure 1a, b; chapitre 1). Ces diminutions s'élèvent à 71.5% et 64.3% pour les PUE et BUE respectivement. Les PUE du meunier noir ont démontré une tendance à la baisse après trois années de biomanipulation aux lacs Claudette (36.3%), Rimouski (18%) et Cinq Doigts (45%) ($t = 1.42, 0.81$ et 1.53 respectivement; $p > 0.05$; Figure 1a; chapitre 1).

L'ANOVA à deux facteurs a montré que le facteur lac et l'interaction retrait massif x lac ont eu un effet significatif sur les PUE et BUE des meuniers noirs d'âge 2+ (PUE: retrait massif: $F = 2.60, p > 0.05$; lac: $F = 8.19, p < 0.001$; retrait massif x lac: $F = 4.77, p < 0.01$;

PUE: retrait massif: $F = 1.29, p > 0.05$; lac: $F = 9.37, p < 0.001$: retrait massif x lac: $F = 3.71, p < 0.01$; $n = 98$ filets). Les PUE et BUE des meuniers noirs d'âge 2+ ont augmenté de façon significative après trois années de retrait massif au lac Rimouski ($t = 2.95$ et 3.10 respectivement; $p < 0.05$; Figure 1c, d; chapitre 1). Une réponse contraire a été observée au lac Cinq Doigts; les PUE des meuniers noirs d'âge 2+ ont diminué significativement après trois années de retrait massif malgré qu'aucune différence des BUE n'ait été observée ($t = 3.19$ et 2.09 respectivement; $p < 0.01$ et $p > 0.05$ respectivement; Figure 1c, d; chapitre 1).

D'après l'ANOVA à deux facteurs, seul le facteur lac a eu un effet sur les PUE et BUE de l'omble de fontaine (PUE: retrait massif: $F = 2.67, p > 0.05$; lac: $F = 25.00, p < 0.001$: retrait massif x lac: $F = 0.67, p > 0.05$; BUE: retrait massif: $F = 1.66, p > 0.05$; lac: $F = 8.64, p < 0.001$: retrait massif x lac: $F = 0.55, p > 0.05$; $n = 96$ filets). Pour tous les lacs, les PUE et BUE de l'omble de fontaine n'ont pas connu de variation significative après trois années de retrait massif (CPUE: $t = 1.07, 0.91, 1.54, 0.19$ et 0.84 respectivement; BPUE: $t = 0.64, 0.25, 0.24, 1.38$ et 1.64 respectivement; $p > 0.05$; Figure 2a, b; chapitre 1). Cependant, l'ANOVA à deux facteur a révélé des effets significatifs des facteurs retrait massif et lac ainsi que leur interaction sur les PUE et BUE des ombles de fontaine d'âge 1+ (PUE: retrait massif: $F = 26.57, p < 0.001$; lac: $F = 9.71, p < 0.001$: retrait massif x lac: $F = 7.39, p < 0.001$; BUE: retrait massif: $F = 29.87, p < 0.001$; lac: $F = 5.72, p < 0.001$: retrait massif x lac: $F = 5.50, p < 0.01$; $n = 98$ filets). Les PUE et BUE des ombles de fontaine d'âge 1+ étaient significativement plus élevées après trois années de biomanipulation aux lacs Mastigou, Claudette et Rimouski (CPUE: $t = 3.99, 2.77$ et 3.69 respectivement; BPUE: $t = 3.93, 2.16$ et 3.69 respectivement; $p < 0.05$; Figure 2c, d; chapitre 1).

Il n'y avait pas de différence significative des PUE et BUE avant (ou en début) et après retrait massif chez le mulet perlé, le méné de lac, le méné jaune, le méné à nageoires rouges et le meunier rouge; PUE et BUE (\pm É-T et nb de filets entre parenthèse); mulet perlé: 3.33 ± 5.85 et 0.05 ± 0.10 (24), méné de lac: 18.33 ± 22.26 et 0.34 ± 0.40 (18), méné jaune:

5.80 ± 7.14 et 0.09 ± 0.10 (20), meunier rouge: 5.90 ± 8.93 et 0.28 ± 0.37 (20), méné à nageoires rouges: 4.6 ± 5.6 et 0.12 ± 0.16 (20), ouitouche: 64.60 ± 45.37 et 1.95 ± 1.32 (20) nombre•nuit⁻¹•filet⁻¹ et kg•nuit⁻¹•filet⁻¹ respectivement ($p > 0.05$).

Âge et croissance

La distribution des fréquences d'âge du meunier noir n'a connu aucune modification significative après trois années de retrait massif au lac Mastigou ($K-S = 0.08$; $p > 0.05$; Figure 3a; chapitre 1). Des changements significatifs ont cependant été observés aux lacs Claudette, Rimouski, des Iles et Cinq Doigts ($K-S = 0.22$, 0.24, 0.25 et 0.16 respectivement; $p < 0.01$; Figure 3b, c, d, e; chapitre 1). Les modifications les plus marquées correspondent à une augmentation de la proportion des individus d'âge 2+ - 4+ après trois années de retrait massif (Figure 3; chapitre 1).

La distribution des fréquences d'âge de l'omble de fontaine a démontré un déplacement significatif vers des cohortes plus jeunes après trois années de retrait massif aux lacs Mastigou et Claudette ($K-S = 0.27$ et 0.28 respectivement; $p < 0.001$; Figure 4a, b; chapitre 1). La même tendance a été observée au lac Rimouski malgré qu'aucune différence significative n'ait été observée ($K-S = 0.22$; $p > 0.05$; Figure 4c; chapitre 1). Au lac des Iles, une réponse contraire a été obtenue après trois années de retrait massif alors que la structure en âge de l'omble de fontaine s'est déplacée vers des individus plus âgés ($K-S = 0.39$; $p < 0.01$; Figure 4d; chapitre 1).

L'ANOVA à trois facteurs a révélé que les facteurs retrait massif, lac et âge ainsi que leurs interactions ont eu un effet significatif sur la longueur des meuniers noirs (retrait massif: $F = 43.09$, $p < 0.001$; lac: $F = 106.12$, $p < 0.001$; âge: $F = 3790.16$, $p < 0.001$, retrait massif x lac: $F = 21.56$, $p < 0.001$; retrait massif x âge: $F = 13.23$, $p < 0.001$, $n = 1140$ poissons). La pente de la relation longueur - âge chez le meunier noir était significativement plus élevée après trois années de retrait massif aux lacs Mastigou, Claudette, des Iles et Cinq Doigts, alors qu'elle était significativement plus faible au lac Rimouski ($F = 4.75$, 26.26, 8.45, 8.45 et 15.64 respectivement; $p < 0.05$; Figure 5a; chapitre 1). L'ordonné à

l'origine a pour sa part affichée une augmentation de 12.7% suite au retrait massif du meunier noir au lac Rimouski (1.73 ± 0.03 en 1995 versus 1.95 ± 0.02 en 1997), malgré qu'il ait été impossible d'appliquer une comparaison statistique en raison de la différence de pente. Cette augmentation suggère une amélioration de croissance chez les jeunes meuniers noirs.

L'ANOVA à trois facteurs a également démontré que les facteurs retrait massif, lac et âge ainsi que leurs interactions ont eu un effet significatif sur la longueur des ombles de fontaine (retrait massif: $F = 20.97, p < 0.001$; lac: $F = 411.94, p < 0.001$; âge: $F = 2546.10, p < 0.001$, retrait massif x lac: $F = 3.83, p < 0.01$; retrait massif x âge: $F = 4.50, p < 0.05$, $n = 652$ poissons). La longueur moyenne ajustée chez l'omble de fontaine a augmenté de façon significative après trois années de retrait massif aux lacs Mastigou, Claudette et des Iles ($F = 17.99, 8.24$ et 10.56 respectivement; $p < 0.005$; Figure 5b; chapitre 1).

Paramètres relatifs à la reproduction

D'après l'ANOVA à trois facteurs, les facteurs retrait massif, lac et longueur ainsi que l'interaction entre retrait massif et lac ont eu un effet significatif sur la fécondité des meuniers noirs (retrait massif: $F = 31.74, p < 0.001$; lac: $F = 4.70, p < 0.05$; longueur: $F = 114.20, p < 0.001$, retrait massif x lac: $F = 3.85, p < 0.05$; retrait massif x longueur: $F = 0.04, p > 0.05$, $n = 110$ femelles). Les meuniers noirs femelles des lacs Mastigou et Claudette ont affiché une augmentation significative de fécondité après trois années de retrait massif ($F = 12.34$ et 17.10 respectivement; $p < 0.005$; Figure 6a; chapitre 1). La même tendance a été observée au lac Rimouski malgré l'absence de différence significative ($F = 3.13; p > 0.05$; Figure 6a; chapitre 1).

L'ANOVA à deux facteurs a révélé que seul le facteur lac a eu un effet sur la longueur et l'âge moyen à maturité des meuniers noirs mâles (longueur à maturité: retrait massif: $F = 2.57, p > 0.05$; lac: $F = 44.59, p < 0.001$; retrait massif x lac: $F = 0.81, p > 0.05$; âge à maturité: retrait massif: $F = 0.24, p > 0.05$; lac: $F = 96.34, p < 0.001$; retrait massif x lac: $F = 1.89, p > 0.05$; $n = 138$ individus). Chez les meuniers noirs femelles, l'ANOVA à deux

facteurs a démontré que les facteurs retrait massif et lac ont eu un effet significatif sur la longueur moyenne à maturité alors que seul le facteur lac ont eu un effet significatif sur l'âge moyen à maturité (longueur à maturité: retrait massif: $F = 16.26, p < 0.001$; lac: $F = 108.54, p < 0.001$; retrait massif x lac: $F = 0.88, p > 0.05$; âge à maturité: retrait massif: $F = 0.08, p > 0.05$; lac: $F = 312.91, p < 0.001$; retrait massif x lac: $F = 2.53, p > 0.05$; $n = 232$ individus). Aux lacs Mastigou, Claudette et Rimouski, la longueur moyenne à maturité des meuniers noirs femelles a affiché une augmentation significative après trois années de retrait massif ($t = 2.67, 2.08$ et 2.39 respectivement; $p < 0.05$; Figure 7c; chapitre 1). Les meuniers noirs mâles du lac Rimouski ont été les seuls à subir une diminution significative d'âge moyen à maturité ($t = 3.48; p < 0.005$; Figure 7b; chapitre 1).

L'ANOVA à trois facteurs a révélé que les facteurs lac et longueur ainsi que l'interaction entre retrait massif et lac a eu un effet significatif sur la fécondité de l'omble de fontaine (retrait massif: $F = 0.13, p > 0.05$; lac: $F = 208.49, p < 0.001$, longueur: $F = 199.29, p < 0.001$, retrait massif x lac: $F = 13.83, p < 0.001$; retrait massif x longueur: $F = 0.32, p > 0.05$, $n = 194$ femelles). Les ombles de fontaine femelles ont affiché une augmentation significative de fécondité après trois années de retrait massif seulement au lac Mastigou ($F = 25.94; p < 0.001$; Figure 6b; chapitre 1). La réponse contraire a été observée au lac Claudette ($F = 9.82; p < 0.005$; Figure 6b; chapitre 1) alors qu'il n'y a eu aucune différence significative au lac Rimouski ($F = 2.42; p > 0.05$; Figure 6b; chapitre 1). Au lac des Iles, la pente de la relation fécondité – longueur a connu une diminution significative (0.005 ± 0.001 en 1995 et 0.003 ± 0.001 en 1998; $F = 5.00, p < 0.05$). Malgré qu'il ait été impossible de le tester statistiquement en raison d'une différence significative de pente, l'ordonné à l'origine a montré une augmentation de 80% suite au retrait massif au lac des Iles (1.23 ± 0.32 en 1995 versus 2.29 ± 0.25 en 1998), suggérant une augmentation de fécondité chez les individus de petite taille.

L'ANOVA à deux facteurs a montré que seul le facteur lac a eu un effet sur la longueur moyenne à maturité des ombles de fontaine mâles alors que le facteur lac et l'interaction entre retrait massif et lac ont eu un effet significatif sur l'âge moyen à maturité (longueur à

maturité: retrait massif: $F = 0.24, p > 0.05$; lac: $F = 39.45, p < 0.001$: retrait massif x lac: $F = 1.83, p > 0.05$; âge à maturité: retrait massif: $F = 2.25, p > 0.05$; lac: $F = 3.23, p < 0.05$: retrait massif x lac: $F = 3.19, p < 0.05$; $n = 179$ individus). Chez les ombles de fontaine femelles, l'ANOVA à deux facteurs a révélé que les facteurs retrait massif et lac ainsi que leur interaction ont eu un effet significatif sur la longueur moyenne à maturité alors que seul le facteur lac a eu un effet significatif sur l'âge moyen à maturité (longueur à maturité: retrait massif: $F = 6.12, p < 0.05$; lac: $F = 78.90, p < 0.001$: retrait massif x lac: $F = 2.93, p < 0.05$; âge à maturité: retrait massif: $F = 0.53, p > 0.05$; lac: $F = 6.30, p < 0.001$: retrait massif x lac: $F = 1.92, p > 0.05$; $n = 298$ individus). La longueur moyenne à maturité des ombles de fontaine femelles a montré une augmentation significative après trois années de retrait massif au lac des Iles ($t = 1.77, p < 0.05$; Figure 8c; chapitre 1). L'âge moyen à maturité des ombles de fontaine mâles et femelles a diminué de façon significative au lac Mastigou ($t = 4.07$ et 2.32 respectivement; $p < 0.05$; Figure 8b, d; chapitre 1).

Discussion

Retrait massif du meunier noir

Les PUE et BUE du meunier noir indiquent que le retrait massif a été efficace aux lacs Mastigou et Claudette (diminution des PUE de 72% et 36% et des BUE de 64% et 18% respectivement) et négligeable dans les trois autres plans d'eau (diminution des PUE entre 0% et 45% mais aucune diminution des BUE). Johnson (1977) ainsi que Hayes et al. (1992), qui ont retiré respectivement 34 et $45 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ de meuniers noirs dans des lacs de 245 et 38 ha lors d'une première année de biomanipulation, ont enregistré des diminutions respectives de 85% de l'abondance d'adultes (après une année de retrait massif) et de 80% des PUE (après deux années de retrait massif). L'âge à maturité plus élevé au lac Rimouski (11 - 17 ans) a possiblement contribué à l'efficacité plus faible du retrait massif dans ce plan d'eau puisque dans un tel cas, une plus faible proportion de la population migre vers les sites de reproduction. L'interaction significative entre les facteurs retrait massif et lac obtenue avec les ANOVA à deux facteurs appliquées sur les PUE et BUE du meunier noir indique que l'effet du retrait n'a pas été le même sur tous les lacs.

Réponse des populations de poissons suite au retrait massif du meunier noir

Abondance

En raison du relâchement de la compétition, le retrait de poissons adultes est susceptible d'entraîner une amélioration du recrutement chez toutes les espèces qui composent une communauté (Magnan et al. 1990; Meronek et al. 1996). L'absence d'augmentation significative des PUE et BUE chez l'omble de fontaine après trois années de retrait massif est probablement le résultat du suivi à court terme (après seulement trois années de biomanipulation). Venne et Magnan (1995) ont observé que les PUE des ombles de fontaine d'âge 0+ étaient 93% plus faibles dans cinq lacs contenant du meunier noir que dans cinq populations allopatриques, suggérant une mortalité massive se produisant avant la fin du mois de mai. Puisque le retrait massif a toujours été complété après cette période critique, la survie des jeunes ombles de fontaine n'a pu s'améliorer qu'à partir de la deuxième année de biomanipulation et ce, en réponse à la diminution d'abondance du meunier noir survenue lors de la première année de retrait. L'augmentation de l'abondance des ombles de fontaine d'âge 1+ après trois années de retrait massif aux lacs Mastigou, Claudette et Rimouski supporte cette interprétation. La différence de filets maillants utilisés en 1995 et 1997 aux lacs Mastigou et Claudette ne peut expliquer l'augmentation significative de l'abondance des ombles de fontaine d'âge 1+ puisque ces engins possèdent une sélectivité similaire pour ces individus (panneaux de 13 m et 15 m respectivement pour des mailles de 2.5 mm - 3.2 mm). Par ailleurs, l'augmentation significative des PUE chez les ombles de fontaine d'âge 1+ au lac Rimouski a été obtenue à l'aide de filets maillants identiques. Il est fort probable que le retrait massif ait été insuffisant aux lacs des Iles et Cinq Doigts pour entraîner une augmentation du recrutement chez l'omble de fontaine. L'interaction significative entre les facteurs retrait massif et lac obtenue avec les ANOVA à deux facteurs effectuées sur les PUE et BUE des ombles de fontaine d'âge 1+ indique que l'effet du retrait n'a pas été le même sur tous les lacs. Johnson (1977) ainsi que Schneider et Crowe (1980) ont pour leur part observé une augmentation du recrutement chez la perchaude suite au retrait massif du meunier noir. Lors d'une biomanipulation similaire,

Hayes et al. (1980) ont cependant obtenu aucune augmentation de l'abondance des jeunes perchaudes d'âge 0+.

Âge et croissance

L'augmentation de la proportion des meuniers noirs d'âge 2+ à 4+ aux lacs Claudette, Rimouski, des Iles et Cinq Doigts après trois années de biomanipulation peut résulter d'une différence de vulnérabilité au retrait massif entre les meuniers noirs matures et immatures. Effectivement, l'âge moyen à maturité est généralement supérieur à 4 ans chez le meunier noir (Duchesne et Magnan 1997; cette étude). De plus, l'augmentation significative de l'abondance des meuniers noirs d'âge 2+ suggère une amélioration du recrutement chez le meunier noir après trois années de retrait massif. Chez l'omble de fontaine, le déplacement significatif de la structure en âge vers de plus jeunes cohortes aux lacs Mastigou et Claudette ainsi que la tendance observée au lac Rimouski suggèrent une amélioration du recrutement pour ces trois populations. Ces réponses supportent les travaux de Langeland (1986) et Amundsen et al. (1993) qui ont montré qu'une diminution de la compétition intraspécifique pour la nourriture et/ou l'espace devrait entraîner une amélioration du recrutement.

Suite au retrait massif, l'augmentation de la pente de la relation longueur - âge chez les meuniers noirs de quatre des cinq lacs à l'étude indique que l'amélioration de la croissance a été plus importante chez les vieux individus. Suite à une biomanipulation similaire, Johnson (1977) ainsi que Schneider et Crow (1980) ont eux aussi observé une augmentation de la croissance des vieux meuniers noirs (âge supérieur à 3+). Il est possible que la croissance des meuniers noirs d'âge inférieur à 3+ était déjà maximale avant le retrait massif, ce qui expliquerait la plus importante réponse chez les poissons âgés.

Chen et Harvey (1995) suggèrent que la croissance du meunier noir est dépendante de la densité de la population et des ressources alimentaires. Dans la présente étude, la réponse du meunier noir n'était cependant pas clairement liée à l'intensité du retrait massif puisque toutes les populations ont démontré une augmentation similaire de croissance. Les

variations interannuelles des facteurs environnementaux telle la température peuvent avoir influencé cette augmentation. L'effet significatif du facteur lac sur la croissance des meuniers noirs obtenu à l'aide de l'ANOVA à trois facteurs indique que l'effet du retrait n'était pas le même pour tous les lacs. Il est également probable qu'il existe un seuil au dessus duquel une réduction additionnelle d'abondance n'entraîne qu'une augmentation négligeable de croissance chez l'espèce retirée. Dolald et Alger (1989) ont effectivement obtenu une amélioration de la croissance chez une population exploitée d'omble de fontaine malgré qu'aucune variation significative de la densité totale de la population n'ait été observée.

Contrairement au meunier noir, la réponse de l'omble de fontaine semblait liée à l'intensité du retrait massif. L'interaction significative entre les facteurs retrait massif et lac obtenue avec l'ANOVA à trois facteurs appliquée sur la longueur des omble de fontaine indique que l'effet du retrait n'était pas le même sur tous les lacs. Il est fort probable que l'augmentation de croissance observée chez l'omble de fontaine découle d'une augmentation de la disponibilité des ressources alimentaires après retrait massif, particulièrement des invertébrés benthiques qui sont habituellement consommés par le meunier noir (Magnan 1988; Tremblay et Magnan 1991). Une réponse positive a également été observée au lac des Iles qui a subit un retrait négligeable. Il s'agit cependant du seul plan d'eau à avoir montré une augmentation significative de la proportion de vieux individus suite à trois années de retrait massif. Hayes et al. (1992), Johnson (1977) ainsi que Schneider et Crowe (1980) ont observé une amélioration de la croissance chez la perchaude après un retrait significatif du meunier noir.

Paramètres relatifs à la reproduction

Le meunier noir des lacs Mastigou et Claudette a montré une augmentation de la fécondité après trois années de retrait massif. Ce résultat suggère une augmentation de la quantité d'énergie consacrée à la production des œufs après une réduction de la compétition intraspécifique. Suite à une exploitation intensive, de meilleures conditions de croissance ont engendré une augmentation de la quantité d'œufs produits par le corégone (*Coregonus*

clupeaformis), le touladi (*Salvelinus namaycush*) (Healey 1978) et le gardon (*Rutilus rutilus*; Burrough et Kennedy 1979).

L'omble de fontaine a montré une augmentation de fécondité aux lacs Mastigou et des Iles alors qu'au lac Claudette, où le retrait a été significatif, une diminution a été observée. L'augmentation significative obtenue au lac des Iles est représentative de meilleures conditions biotiques et/ou abiotiques de croissance ayant pu contribuer à l'augmentation de la fécondité par l'intermédiaire d'un surplus d'énergie alloué à la reproduction. Au lac Claudette, la diminution de fécondité demeure inexpliquée puisque cette population a connu une augmentation significative de croissance. Par contre, l'augmentation de la taille moyenne ajustée chez l'omble de fontaine s'est avérée moins importante au lac Claudette (4.2%) qu'aux lacs Mastigou (7.6%) et des Iles (8.3%).

L'augmentation de la taille moyenne à maturité chez les meuniers noirs femelles suite au retrait massif peut s'expliquer par l'atteinte d'une plus grande taille au moment de la reproduction, en raison d'une meilleure croissance. La diminution de l'âge à maturité observée chez les meuniers noirs mâles du lac Rimouski est pour sa part représentative de l'augmentation particulière de croissance obtenue chez cette population et est le résultat d'une diminution du temps requis par les poissons pour atteindre la taille minimale nécessaire à la maturité. La maturité sexuelle est en effet davantage reliée à l'atteinte d'une taille plutôt que d'un âge donné (Tallman et al. 1996). Certains auteurs ont montré qu'une plus grande croissance est associée à une diminution de l'âge à maturité (Roff 1984; Duponchelle et Panfili 1998; Rochet 1998). La diminution d'âge à maturité chez les ombles de fontaine mâles et femelles au lac Mastigou résulte probablement de l'amélioration de leur croissance. Pour sa part, l'augmentation de l'âge moyen à maturité observée au lac des Iles peut s'expliquer par la plus grande proportion de vieux individus après trois années de retrait massif.

En conclusion, la présente étude indique que le meunier noir et l'omble de fontaine affichent des réponses compensatoires au niveau recrutement (augmentation de l'abondance

des ombles de fontaine d'âge 1+), croissance, fécondité, longueur (meunier noir) et âge à maturité suite à la réduction de compétition intra- et interspécifique. Nos résultats, obtenus sur un gradient d'intensité de retrait massif, supportent l'hypothèse voulant que le succès ou l'échec d'une biomanipulation dépend principalement de l'intensité du retrait massif (Colby et al. 1987; Meronek et al. 1996; Hansson et al. 1998). Finalement, nos résultats suggèrent que le meunier noir est plus opportuniste que l'omble de fontaine quant à la croissance, l'investissement reproducteur et le temps requis à l'amélioration du recrutement suite à un relâchement de la compétition. Ces informations devront être prises en compte lors de l'utilisation future du retrait massif de meuniers noirs comme méthode d'amélioration des rendements en ombles de fontaine par la pêche sportive.

ANNEXE B

**Distribution des fréquences de taille des populations
de poissons échantillonnées.**

Figure 1

Distribution des fréquences de taille des meuniers noirs capturés avant (ligne du haut), en début (ligne du centre) et après (ligne du bas) trois années de retrait massif du meunier noir dans les cinq lacs à l'étude.

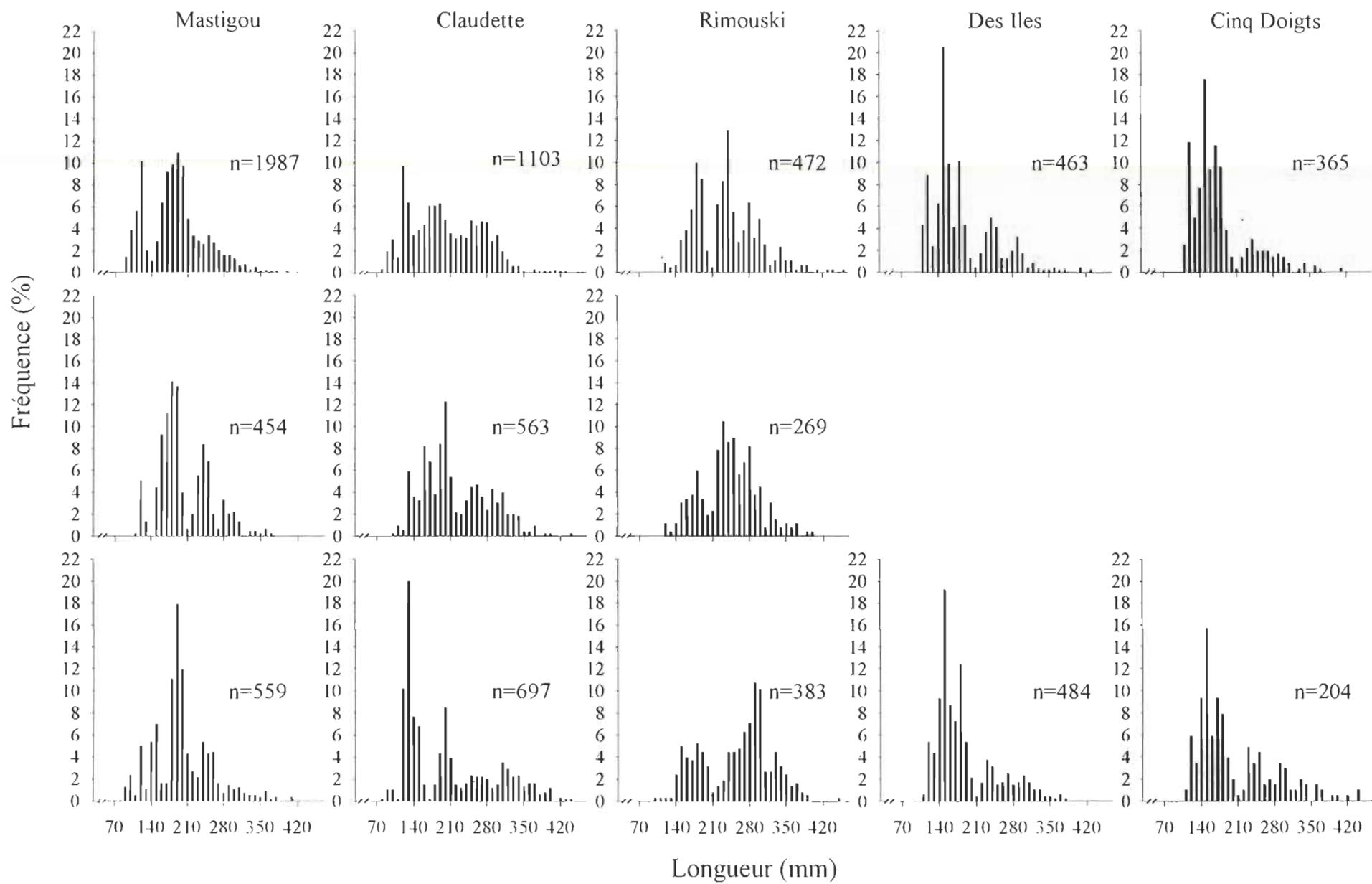


Figure 2

Distribution des fréquences de taille des omble de fontaine capturés avant (ligne du haut), en début (ligne du centre) et après (ligne du bas) trois années de retrait massif du meunier noir dans les cinq lacs à l'étude.

Fréquence (%)

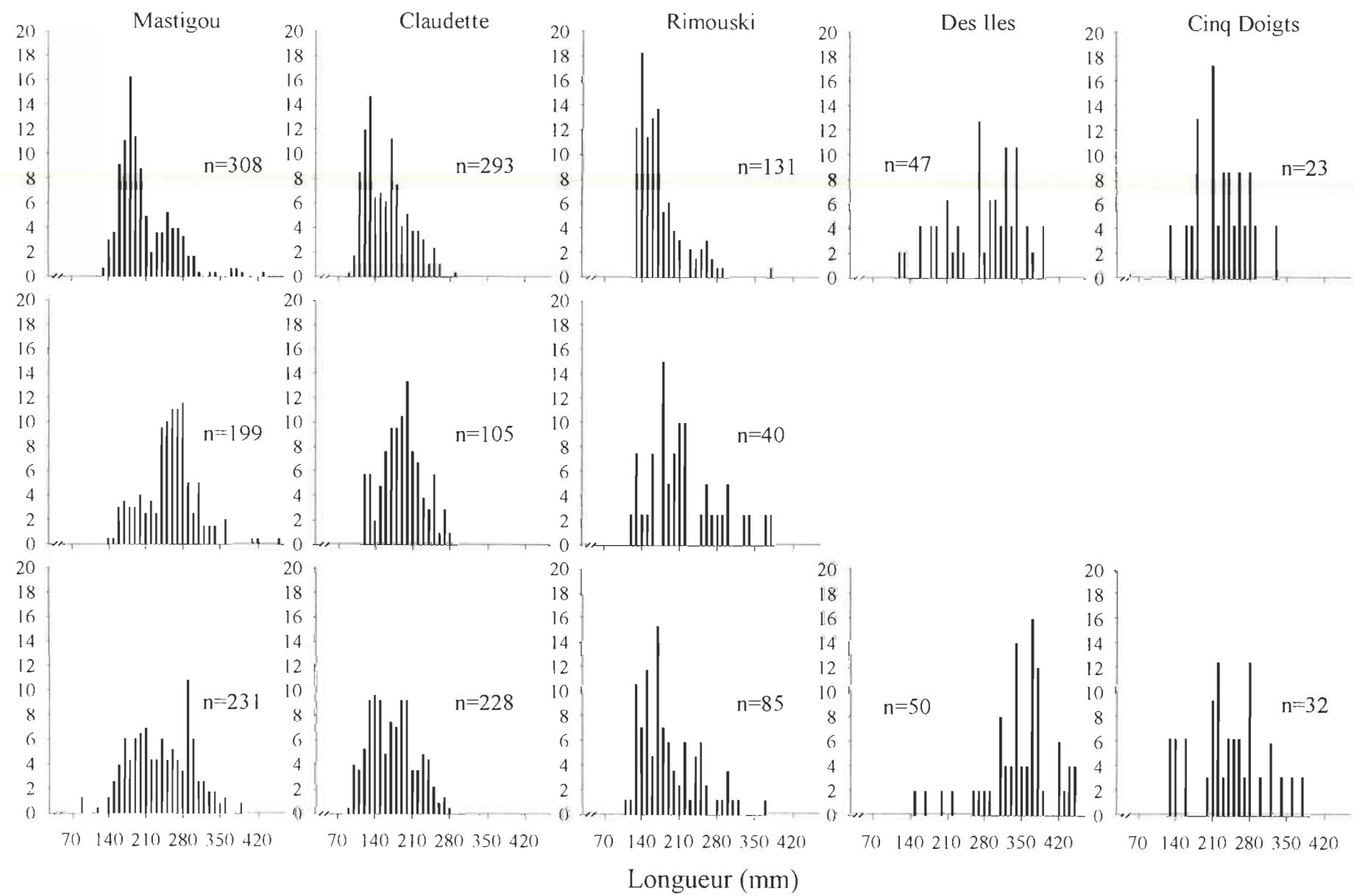
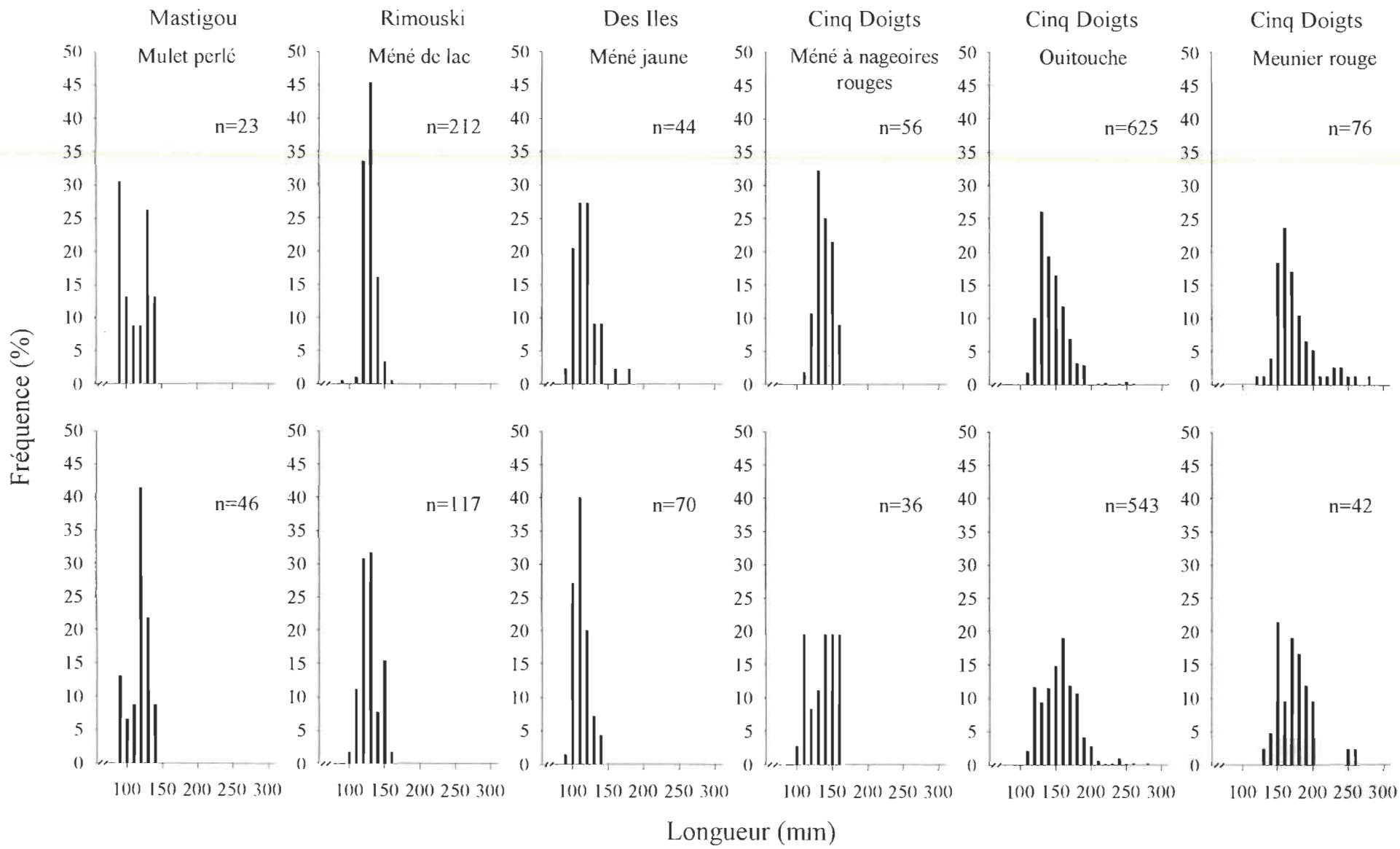


Figure 3

Distribution des fréquences de taille des autres espèces capturées avant ou en début (ligne du haut) et après (ligne du bas) trois années de retrait massif du meunier noir dans quatre des cinq lacs à l'étude.



ANNEXE C

Compensation de la fécondité du meunier noir (*Catostomus commersoni*) après cinq ans de retrait massif dans trois lacs tempérés

par

Thibaut Protois, Philippe Brodeur et Pierre Magnan

Département de chimie-biologie

Université du Québec à Trois-Rivières

C.P. 500, Trois Rivières (Québec)

G9A 5H7, Canada

Introduction

Le concept de biomanipulation a souvent été appliqué au contrôle physique de populations de poissons nuisibles (Magnan et al. 1994; Meronek et al. 1996). Les études traitant de ce sujet ont fréquemment été menés dans le seul but d'évaluer l'efficacité du contrôle sur une espèce à favoriser (Colby et al. 1987; Magnan et al. 1994; Meronek et al. 1996). L'optimisation du succès d'opérations de contrôle et de la persistance de leurs effets bénéfiques résident toutefois dans la compréhension des mécanismes écologiques impliqués dans la réponse de l'ensemble de la communauté et dans la connaissance des facteurs susceptibles d'influencer cette réponse. Dans ce contexte, le suivi de toutes les espèces, y compris l'espèce contrôlée, revêt une importance primordiale. Certaines recherches ont évalué l'impact de l'exploitation sur l'effort reproducteur (Healey 1978; Burrough et Kennedy 1979; Jensen 1981; Rochet 1998), mais peu d'études ont porté sur le temps et la capacité de réponse des populations de poissons suite à une variation de leur densité.

Le meunier noir (*Catostomus commersoni*) est souvent retrouvé dans des lacs à omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) du Québec. Sa présence est attribuable à l'introduction de poissons appâts par les pêcheurs sportifs, à l'ouverture de nouvelles voies de migration par des interventions humaines (Lacasse et Magnan 1994) ou au recouplement naturel de leur aire de distribution (Scott et Crossman 1974). La présence du meunier noir a été corrélé à des diminutions significatives de l'abondance et de la biomasse relative des ombles de fontaine ainsi qu'au déclin des rendements annuels moyens en ombles par la pêche sportive (Magnan 1988; Lachance et Magnan 1990 a, b; Venne et Magnan 1995). C'est pourquoi en 1995, la Société de la Faune et des Parcs du Québec (FAPAQ) s'est engagé dans un programme expérimental de retrait massif du meunier noir dans cinq lacs du Québec afin de déterminer l'efficacité de cette méthode comme moyen d'améliorer le rendement de la pêche sportive. Ce programme constituait une opportunité unique pour évaluer la compensation de fécondité du meunier noir suite à une diminution de compétition intraspécifique.

L'objectif de cette étude a été de suivre pendant cinq ans l'évolution de la fécondité du meunier noir suite au retrait massif de ce dernier. Pour ce faire, nous avons comparé les données de fécondité avant (première année de retrait massif) ainsi qu'après trois, quatre et cinq années de biomanipulation à l'intérieur de trois lacs expérimentaux.

Matériel et Méthodes

Sites de l'étude

Les trois lacs expérimentaux sont situés dans la province de Québec (Canada): les lacs Mastigou, Claudette et Rimouski sont situés respectivement dans la Réserve Mastigouche ($46^{\circ}34'N$, $73^{\circ}34'W$), la zone d'exploitation contrôlée (ZEC) Martin-Valin ($48^{\circ}40'N$, $70^{\circ}37'W$) et la Réserve Rimouski ($48^{\circ}01'N$, $68^{\circ}12'W$). Ces plans d'eau sont de type oligotrophe tempéré en ce qui a trait à la surface (177, 110 et 114 ha), la profondeur moyenne (7.0, 4.1 et 4.4 m), la conductivité (24 , 15 et $82 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), la transparence (indice de Secchi: 3.1, 4.0 et 2.0 m) et la stratification thermique.

Les trois plans d'eau possèdent des populations sympatriques d'ombles de fontaine et de meuniers noirs. On retrouve également aux lacs Mastigou et Rimouski des populations de mullets perlés (*Margariscus margarita*) et de ventres rouges du nord (*Phoxinus eos*). Le mulet à cornes (*Semotilus atromaculatus*), le méné de lac (*Couesius plumbeus*) et l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*) sont aussi représentés au lac Rimouski. Ces espèces constituaient respectivement 0.2 et 7.9% de la biomasse totale de poissons aux lacs Mastigou et Rimouski avant le retrait massif. Les populations d'ombles de fontaine des trois lacs à l'étude sont exploitées par la pêche sportive qui est rigoureusement contrôlée par le gouvernement du Québec.

Retrait massif du meunier noir

La FAPAQ a procédé au retrait sélectif des géniteurs de meuniers noirs de 1995 à 1999, conformément au guide de contrôle proposé par Magnan et al. (1998). Suite à la fonte des

glaces et avant que la température maximale de l'eau des frayères n'atteigne 10 °C, des filets-trappes (mailles carrées de 0.6, 1.2 ou 2.5 cm), des verveux (mailles carrées de 1.25 cm) ou des engins de capture composés d'une barrière et d'une cage de rétention (mailles carrées de 1.25, 2.5 cm ou mailles de 2.5 × 1.25 cm) ont été installés près de l'embouchure des cours d'eau où le meunier migre en vue de se reproduire. Les engins de capture sont demeurés en opération durant toute la période de reproduction du meunier noir, soit du début mai à fin juin. Toutes les espèces autres que l'omble de fontaine ont été retirées et leur poids total a été noté.

Dans certains cas, des meuniers noirs ont échappé aux engins de capture en raison de la crue printanière et/ou du bris des engins. Pour éviter un important recrutement occasionné par ces derniers, le contrôle des larves benthiques de meunier noir a été effectué par la FAPAQ aux lacs Mastigou (1995 et 1996) et Claudette (1995 à 1999) à l'aide de roténone liquide NUSYN-NOXFISH à 2.5%. La quantité de roténone utilisée dépendait du débit de chaque cours d'eau et a été calculée de façon à obtenir une concentration de 100 ppm pour un temps de contact d'une minute (Magnan et al. 1998).

Échantillonnage des meuniers noirs et estimation de la fécondité

Afin d'effectuer le suivi de la fécondité du meunier noir après trois, quatre et cinq années de retrait massif, nous avons recueilli, à l'intérieur des engins de capture de chaque lac à l'étude, un échantillon aléatoire de 150 individus répartis dans toutes les classes de taille. Ces échantillons ont été récoltés durant le pic de montaison du meunier noir vers les frayères (fin mai ou début juin) lors de la première (1995), de la troisième (1997), de la quatrième (1998) et de la cinquième (1999) année de retrait massif. Chaque individu a été mesuré ($\pm 1\text{ mm}$), l'état de maturité sexuelle a été noté et les gonades des femelles matures ont été préservées dans le liquide de Gilson (Snyder 1983) pour évaluation ultérieure de la fécondité.

L'estimation du nombre d'oeufs total par femelle a été effectuée par gravimétrie (Snyder 1983). Après avoir séparé les oeufs du tissu conjonctif ovarien, ceux-ci ont été séchés à l'air

libre durant 48 h. Le nombre total d'œufs a alors été évalué par proportionnalité entre la masse moyenne de trois sous-échantillons de 25 œufs (± 0.01 mg) et la masse totale des œufs. La précision de cette méthode a été de $\pm 3\%$ lorsque comparée au décompte total des œufs mené sur 10% des échantillons.

Analyses statistiques

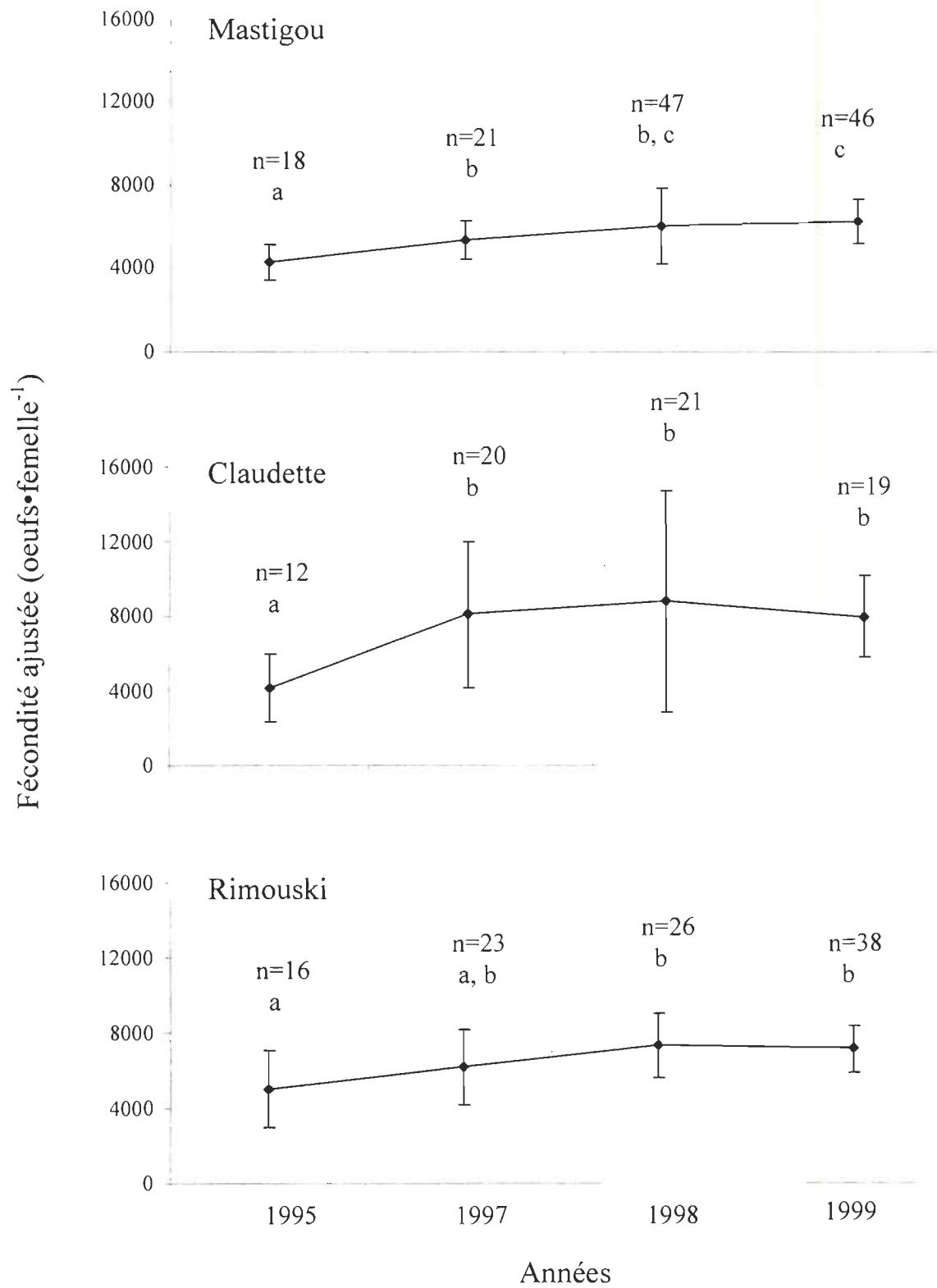
Les régressions linéaires entre le log de la fécondité et la longueur individuelle étaient significatives pour toutes les années aux lacs Mastigou et Claudette ($p < 0.05$) et la procédure GLM (modèle linéaire; angl; general linear model) a révélé que les pentes des équations étaient homogènes ($p > 0.05$). Une analyse de covariance (ANCOVA) a donc été utilisée afin de supprimer l'effet de la longueur des individus pour ensuite comparer les fécondités moyennes ajustées entre les années (Packard et Broadman 1987). Un test de comparaisons multiples de Tukey a ensuite été appliqué sur les données ajustées afin d'identifier les années qui différaient. Au lac Rimouski, la fécondité n'était pas significativement liée à la longueur en 1998 ($p > 0.05$). Les données de 1995, 1997 et 1999 ont donc été ajustées pour une longueur moyenne et la comparaison a été effectuée en utilisant les données brutes non ajustées de 1998. Les données ont été ajustées pour des longueurs moyennes respectives de 273.9 mm, 299.1 mm et 372.2 mm aux lacs Mastigou, Claudette et Rimouski. Les analyses statistiques ont été exécutées à l'aide de la version 7.0 du logiciel SYSTAT pour Windows.

Résultats

La fécondité du meunier noir a augmenté significativement après trois années de biomanipulation aux lacs Mastigou et Claudette (figure 1). Après quatre et cinq années de retrait massif, aucune augmentation de la fécondité du meunier noir n'a été enregistrée au lac Claudette. Cependant, le meunier noir a démontré une augmentation significative de fécondité entre 1997 et 1999 au lac Mastigou. Il n'y avait pas de différence significative de fécondité entre 1997 et 1998 aux lacs Mastigou et Claudette. En ce qui concerne

Figure 1

Évolution de la fécondité du meunier noir aux lacs Mastigou, Claudette et Rimouski avant (1995), et après trois (1997), quatre (1998) et cinq ans (1999) de retrait massif. Les données ont été ajustées à l'aide d'une ANCOVA pour des longueurs moyennes respectives de 273.9 mm, 299.1 mm et 372.2 mm respectivement. Les valeurs de fécondité accompagnées de lettres différentes sont significativement différentes ($p < 0.05$).



le lac Rimouski, l'augmentation de fécondité s'est effectuée de façon plus progressive. C'est seulement après quatre années d'opération qu'une augmentation significative de la fécondité a été enregistrée. Comme pour les deux autres lacs, il n'y avait pas de différence entre les valeurs de fécondité de 1998 et celles de 1999 (figure 1).

Discussion

L'augmentation significative de la fécondité du meunier noir après trois années de retrait massif aux lacs Mastigou et Claudette suggère un phénomène compensatoire de la part des géniteurs suite à une diminution de leur densité. Brodeur et al. (chapitre 1) ont effectivement enregistré une diminution significative de 72 et 64% des prises (PUE) et de la biomasse (BUE) par unité d'effort du meunier noir respectivement après trois années de biomanipulation au lac Mastigou. Ces auteurs ont aussi remarqué une tendance à la baisse de 36 et 18% des PUE et BUE respectivement au lac Claudette. Ces diminutions de densité se sont traduites par une augmentation de la croissance qui a eu des répercussions sur l'investissement reproducteur. Ces variations de croissance auraient eu pour conséquence de favoriser le gain d'énergie alloué à la reproduction (Brodeur et al.; chapitre 1).

L'absence d'augmentation significative de la fécondité après trois années de retrait massif au lac Rimouski peut s'expliquer par une réponse particulière du meunier noir au niveau croissance. En effet, l'augmentation de croissance observée au lac Rimouski était plus importante chez les jeunes individus, probablement immatures, que chez les meuniers noirs plus âgés (Brodeur et al.; chapitre 1). C'est possiblement la raison pour laquelle aucune augmentation significative de la fécondité n'a été observée, celle-ci étant liée à la variation de croissance chez les adultes. Le lac Rimouski est également le seul des trois plans d'eau à avoir connu une tendance à la hausse des BUE du meunier noir (Brodeur et al.; chapitre 1). L'absence de réponse significative après trois années de biomanipulation pourrait donc être liée à la faible intensité du retrait massif dans ce plan d'eau. En effet, Rutledge et Barron (1972), Stephen (1986), Colby et al. (1987), Meronek et al. (1996) ainsi que Brodeur et al. (chapitre 1) ont suggéré que l'efficacité des opérations de retrait massif dépend

principalement de l'intensité de ces dernières. Healey (1980) mentionne également que le degré et la persistance de la réponse compensatoire du grand corégone (*Coregonus clupeaformis*) est proportionnelle à l'intensité de l'exploitation.

Les résultats montrent une stabilisation de la fécondité du meunier noir après trois et quatre années de biomanipulation aux lacs Claudette et Rimouski respectivement. Ceci suggère qu'il existe une capacité maximale de réponse possiblement liée à la physiologie de l'espèce. Il est également probable que la ressource alimentaire laissée libre suite au retrait ait été complètement utilisée après une certaine période, stabilisant ainsi la quantité de ressource alimentaire *per capita* et par conséquent le gain d'énergie alloué à la reproduction. Suite à une diminution de densité, les populations de poissons ont tendance à compenser la diminution de compétition par une augmentation de la croissance et du recrutement de telle sorte que la ressource alimentaire demeure complètement utilisée (Healey 1980; Hanson et Legget 1985, 1986; Langeland 1986; Donald et Alger 1989). La biomasse totale pouvant être soutenue par l'écosystème tend donc à demeurer constante. Brodeur et al. (chapitre 1) ont effectivement observé une augmentation du recrutement chez le meunier noir après trois années de biomanipulation seulement au lac Rimouski.

Cette étude a permis de mieux comprendre les mécanismes impliqués dans la compensation de fécondité du meunier noir suite au retrait massif, mais aussi d'estimer la limite maximale de cette réponse et le temps requis pour l'atteindre. L'intensité de la perturbation et la vitesse de recolonisation du milieu semblent pouvoir affecter la réponse de l'espèce subissant une biomanipulation. Ces facteurs peuvent donc influencer le temps requis par l'espèce retirée pour revenir à sa densité initiale, influençant ainsi la persistance des effets bénéfiques d'une opération de retrait massif.

Références

- Burrough, R.J., et Kennedy, C.R. 1979. The occurrence and natural alleviation of stunting in a population of roach, *Rutilus rutilus* (L.). Journal of Fish Biology **15**: 93-109.
- Colby, P.J., Ryan, P.A., Schupp, D.H., et Serns, S.L. 1987. Interactions in north-temperate lake fish communities. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **44**: 104-128.
- Donald, D.B., et Alger, D.J. 1989. Evaluation of exploitation as a means of improving growth in a stunted population of brook trout. North American Journal of Fisheries Management **9**: 177-183.
- Healey, M.C. 1978. Fecundity changes in exploited populations of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) and lake trout (*Salvelinus namaycush*). Journal of the Fisheries Research Board of Canada **35**: 945-950.
- Healey, M.C. 1980. Growth and recruitment in experimentally exploited lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) populations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **37**: 255-267.
- Hanson, J.M., et Leggett, W.C. 1985. Experimental and field evidence for inter- and intraspecific competition in two freshwater fishes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **42**: 280-286.
- Hanson, J.M., et Leggett, W.C. 1986. Effect of competition between two freshwater fishes on prey consumption and abundance. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **43**: 1363-1372.
- Jensen, A.L. 1981. Population regulation in lake whitefish, *Coregonus clupeaformis* (Mitchill). J.Fish. Biol. **19**: 557-573.
- Lacasse, S., and 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, Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Gouvernement du Québec, Québec. 69 p.

- Lachance, S., et Magnan, P. 1990a. Comparative ecology and behavior of domestic, hybrid, and wild stains of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, after stocking. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **47**: 2285-2292.
- Lachance, S., et Magnan, P. 1990b. Performance of domestic, hybrid and wild stains of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, after stocking: the impact of intra- and interspecific competition. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **47**: 2278-2284.
- Langeland, A. 1986. Heavy exploitation of a dense resident population of artic char in a mountain lake in central Norway. N. Am. J. Fish. Manage. **6**: 519-525.
- 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., East, P., et Lapointe, M. 1994. Modes de contrôle des poissons indésirables; revue et analyse critique de la littérature. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Québec. 197 p.
- 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. 97 p.
- Meronek, T.G., Bouchard, P.M., Buckner, E.R., Burri, T.M., Demmerly, K.K., Hatleli, D.C., Klumb, R.A., Schmidt, S.H., et Coble, D.W. 1996. A review of fish control projects. North American Journal of Fisheries Management **16**: 63-74
- Packard, G.C., et Broardman, T.J. 1987. The misuse of ratios to scale physiological data that vary allometrically with body size. Dans M.E. Feder, A.F. Bennett, W.W. Burggren, et R.B. Huey (eds.). New directions in ecological physiology. Cambridge University Press, Cambridge. pp. 216-239.
- Rochet, M.-J. 1998. Short-term effects of fishing on life history traits of fishes. ICES Journal of Marine Sciences **55**: 371-391.
- Rutledge, W.P., et Barron, J.C. 1972. The effects of the removal of stunted white crappie on the remaining crappie population of Meridian State Park Lake, Bosque, Texas. Texas Parks and Wildlife Department, Technical Bulletin no. 12. 41p.

- Scott, W.B., et Crossman, E.J. 1974. Poissons d'eau douce du Canada. Bulletins Canadiens des Sciences Halieutiques et Aquatiques, no. 184. 1026 p.
- Snyder, D. 1983. Fish eggs and larvae. *Dans* L.A. Nielsen, et D.L. Johnson (eds.). Fisheries techniques. American Fisheries Society, Bethesda. 468 p
- Stephen, J.L. 1986. Effects of commercial harvest on the fish community of lovewell reservoir, Kansas. *Dans* G.E. Hall, et M.J. Van Den Avyle (eds.). Reservoir fisheries management: strategies for the 80's. Reservoir Committee, Southern Division, American Fisheries Society, Bethesda. pp. 211-217.
- Venne, H., et Magnan, P. 1995. The impact of intra- and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *Journal of Fish Biology* **46**: 669-686.