

UNIVERSITE DU QUEBEC

MEMOIRE PRESENTE A
L'UNIVERSITE DU QUEBEC A TROIS-RIVIERES

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

PAR
PIERRE EAST

PISCIVORITE DE L'OMBLE DE FONTAINE, Salvelinus fontinalis,
SUR DEUX ESPECES DE CYPRINIDAE, LE MULET A CORNES,
Semotilus atromaculatus, ET LE VENTRE ROUGE DU NORD,
Phoxinus eos.

MAI 1989

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.

RESUME

L'objectif de la présente étude était d'évaluer la piscivorité de l'omble de fontaine, Salvelinus fontinalis face à deux espèces de cyprinidés soit le mulot à cornes, Semotilus atromaculatus, et le ventre rouge du nord Phoxinus eos. Ces deux espèces, non recrutées par la pêche sportive, sont souvent retrouvées en association avec l'omble de fontaine dans les lacs du Québec. Pour ce faire, nous avons étudié l'alimentation de l'omble de fontaine dans 13 lacs où l'on retrouvait de l'omble de fontaine et du ventre rouge du nord, dans 5 lacs contenant de l'omble de fontaine et du mulot à cornes et dans 6 lacs où l'omble de fontaine vivait en association avec le ventre rouge du nord et le mulot à cornes. Nous avons également étudié le comportement piscivore de l'omble de fontaine en laboratoire, en fonction de la taille des prédateurs, de la taille des proies, du type de proies et de la présence ou l'absence d'un refuge pour les proies.

Nous avons observé que l'omble de fontaine consommait principalement du zoobenthos et du zooplancton et devait atteindre une taille d'au moins 200 mm (LT) pour effectuer une prédation sur les poissons-proies étudiés. La prédation de l'omble de fontaine sur les poissons-proies était faible puisque moins de 10% des contenus stomacaux, en poids,

étaient composés de poissons. L'omble de fontaine effectuait surtout une prédation sur le ventre rouge du nord, dans les lacs où on le retrouvait en sympatrie avec du mulot à cornes. En laboratoire, deux classes de tailles d'ombles de fontaine (150 - 250 mm et 250 - 380 mm LT) ont démontré une préférence marquée pour les proies de 40 à 60 mm de longueur. De plus, lorsque mis en présence des deux espèces-proies, l'omble de fontaine sélectionnait surtout le ventre rouge du nord. Le succès de prédation (en nombre de proies capturées/attaque initiée) était supérieur chez les ombles de fontaine > 250 mm, comparativement à ceux du groupe < 250 mm. La présence de refuge (tiges de Cassandra calyculata) avait pour effet de diminuer grandement le succès de prédation de l'omble de fontaine. Nos résultats suggèrent que l'omble de fontaine est un piscivore peu efficace dans les lacs étudiés (i.e. de 3 à 83 ha, exploités par la pêche sportive). L'analyse de contenus stomacaux ainsi que les expériences en laboratoire indiquent que ce comportement serait plus efficace chez les ombles de fontaine > 250 mm, mais très peu d'individus atteignent cette taille dans les populations exploitées par la pêche sportive. De plus, nos résultats indiquent que l'utilisation des zones à Cassandra par les espèces-proies en nature s'avère une stratégie anti-prédateurs qui est efficace.

REMERCIEMENTS

Premièrement, j'aimerais remercier mon directeur, le Docteur Pierre Magnan, pour son aide, ses conseils judicieux et pour l'excellente formation professionnelle que j'ai reçue de lui.

Deuxièmement, je voudrais remercier le Ministère du Loisir de la Chasse et de la Pêche qui a subventionné ce projet, MM. Côme Garceau et Jacques Archambault pour leur support logistique, les employés de la réserve faunique de Mastigouche, l'Université du Québec à Trois-Rivières, le Fonds F.C.A.R. pour la bourse de deuxième cycle reçue en 1987, M. Marc Blanchette pour son aide sur le terrain et enfin, M. Marcel Proulx pour son aide inestimable sur le terrain et en laboratoire.

En dernier lieu, j'aimerais remercier Madame Stephanie Lachance pour son aide sur le terrain et au laboratoire, ainsi que pour son soutien et ses encouragements plus que bénéfiques.

TABLE DES MATIERES

RESUME.....	ii
REMERCIEMENTS.....	iv
TABLE DES MATIERES.....	v
LISTE DES TABLEAUX.....	vii
LISTE DES FIGURES.....	xi
1) INTRODUCTION.....	1
1.1) Problématique et objectif général.....	1
1.2) Revue de la littérature.....	3
2) MATERIEL ET METHODES.....	10
2.1) Expériences en nature.....	10
Lacs étudiés.....	10
Echantillonnage.....	11
2.2) Expériences en laboratoire.....	14
Specimens expérimentaux.....	15
Appareil expérimental.....	16
Protocole général.....	18
Vérification des hypothèses.....	19
Analyses statistiques.....	21
3) RESULTATS ET DISCUSSION.....	23
3.1) Expériences en nature.....	23
Alimentation: description générale.....	23
Variations inter-associations.....	34
Variations ontogéniques.....	39
Variations inter-lacs.....	43

3.2)	Expériences en laboratoire.....	44
	Effet de la taille des proies disponibles..	44
	Effet du type de proies disponibles.....	47
	Effet de la présence d'un refuge sur le succès de prédation de l'omble de fontaine..	50
4)	DISCUSSION GENERALE.....	53
5)	REFERENCES.....	58

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAUX	Page
1. Caractéristiques générales des lacs étudiés.....	12
2. Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine inférieurs à 200 mm (LT), juin 1986.....	24
3. Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine inférieurs à 200 mm (LT), juillet 1986.....	25
4. Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine inférieurs à 200 mm (LT), juin 1987.....	26
5. Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine de 200 à 250 mm (LT), juin 1986.....	28

6. Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (\pm 1 E.T.) des ombles de fontaine de 200 à 250 mm (LT), juillet 1986.....	29
7. Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (\pm 1 E.T.) des ombles de fontaine de 200 à 250 mm (LT), juin 1987.....	30
8. Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (\pm 1 E.T.) des ombles de fontaine de 250 à 300 mm (LT), juin 1986.....	31
9. Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (\pm 1 E.T.) des ombles de fontaine de 250 à 300 mm (LT), juillet 1986.....	32
10. Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (\pm 1 E.T.) des ombles de fontaine de 250 à 300 mm (LT), juin 1987.....	33

11. Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine supérieurs à 300 mm (LT), juin 1986.....	35
12. Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine supérieurs à 300 mm (LT), juillet 1986.....	36
13. Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine supérieurs à 300 mm (LT), juin 1987.....	37
14. Prédation de l'omble de fontaine sur le mulot à cornes. Nombre d'attaques, nombre de captures, succès de prédation et temps de manipulation moyens ± 1 E.T.....	45
15. Comportement de l'omble de fontaine dans les expériences effectuées sur la prédation. Pourcentage moyen de temps passé à chacun des comportements ± 1 E.T.....	48

16. Prédation de l'omble de fontaine sur le mulot à cornes et le ventre rouge du nord. Nombre d'attaques, nombre de captures, succès de prédation et temps de manipulation moyens ± 1 E.T..... 49
17. Effet de la présence de refuge (tiges de Cassandra calyculata) sur le succès de prédation de l'omble de fontaine. Nombre d'attaques, nombre de captures, succès de prédation et temps de manipulation moyens ± 1 E.T..... 51

LISTE DES FIGURES

FIGURE	Page
1. Représentation schématique de l'appareil expérimental.....	17
2. Fréquence d'apparition des poissons-proies dans les contenus stomacaux des ombles de fontaines en fonction de la taille, dans les trois associations de poissons étudiées en 1986 et 1987. N_1 indique la fréquence d'apparition des poissons-proies dans les contenus stomacaux, N_2 , le nombre de contenus stomacaux analysés et N_3 , le nombre de lacs étudiés.....	41
3. Distribution des fréquences de tailles des ombles de fontaine capturés par la pêche sportive pour l'ensemble des lacs étudiés.....	42

1. INTRODUCTION

1.1 Problématique et objectif général

La prédation est reconnue depuis longtemps comme étant un facteur essentiel au maintien de la stabilité et de la diversité des écosystèmes autant aquatiques que terrestres (Stein 1979). La pêche sportive peut débalancer l'équilibre naturel de la faune ichthyenne puisqu'elle est très sélective (Larkin 1979). En effet, l'homme préfère certaines espèces, soit pour leur goût soit pour leur aspect sportif, et sélectionne généralement les plus gros individus (Larkin 1979).

On retrouve dans plusieurs lacs de la Mauricie des populations exploitées d'ombles de fontaine, Salvelinus fontinalis, caractérisées par des individus jeunes et de petite taille et vivant en association avec une, deux ou plusieurs espèces d'eau fraîche inexploitées. Ces espèces sont principalement le mulot à cornes, Semotilus atromaculatus, le ventre rouge du nord, Phoxinus eos, et le meunier noir, Catostomus commersoni (Magnan 1988). Ces espèces ont été pour la plupart introduites par les pêcheurs qui utilisaient des poissons-appâts. Plusieurs anciens gardiens de club de pêche rapportent même que l'une de ces espèces, le ventre rouge du nord, a délibérément été

introduite dans plusieurs bassins hydrographiques autour des années 1950 comme poisson-fourrage pour l'omble de fontaine. Des études récentes tendent à démontrer que l'omble de fontaine effectue une faible prédation sur ces espèces lorsque ces dernières sont disponibles (Magnan et FitzGerald 1982, Tremblay et Magnan 1988, Magnan 1988). Cette faible prédation pourrait cependant s'expliquer par la taille relativement faible des ombles de fontaine, caractéristique des populations exploitées. Il est possible qu'à partir d'une certaine taille (seuil critique) l'omble de fontaine puisse effectuer une prédation efficace sur ces espèces introduites. Dans l'affirmative, une diminution de la pression d'exploitation pourrait favoriser l'atteinte de tailles plus grandes chez l'omble de fontaine et ainsi transformer la relation de compétition, déjà existante avec les espèces introduites (Magnan 1988), en une relation de prédation. Ceci aurait présument comme effet de diminuer la densité des espèces dites indésirables, d'un point de vue gestion de la pêche sportive, et ainsi d'augmenter la taille moyenne des ombles de fontaine dans ces lacs. En effet, plusieurs études effectuées sur d'autres salmonidés ont démontré que les individus piscivores ont une croissance supérieure aux individus non piscivores (Garman et Nielsen 1982, Campbell 1979, Martin 1966, Johannes et Larkin 1961).

Le but de la présente étude a donc été de déterminer dans quelle mesure l'omble de fontaine peut effectuer une prédation efficace sur deux espèces introduites non recrutées par la pêche sportive, le mullet à cornes et le ventre rouge du nord. Ces deux espèces sont celles qui sont le plus souvent retrouvées avec l'omble de fontaine dans les lacs du Plateau Laurentien.

1.2 Revue de la littérature

Relation prédateur-proies. De façon générale, les poissons des zones tempérées sont carnivores et la quantité de nourriture disponible est le principal facteur qui influence la production piscicole (Jenkins 1979). Le régime alimentaire d'une espèce de poissons semble géré par plusieurs facteurs. D'abord, l'alimentation d'une espèce semble varier en fonction du type et de la densité de proies disponibles. Il y a de plus en plus d'évidences qu'à l'intérieur d'un spectre de proies disponibles, les poissons sélectionnent leurs proies de façon optimale, c'est-à-dire en minimisant le rapport coûts/bénéfices (Dill 1987, Werner 1974). Les coûts représentent l'énergie investie dans l'obtention et l'assimilation d'une proie (i.e. poursuite, manipulation, digestion, assimilation) alors que les bénéfices représentent l'énergie contenue dans cette proie.

Il existe aussi à l'intérieur d'une même espèce des différences individuelles quant à l'alimentation (Larkin 1979, Ringler 1982, 1985, Allan 1981). En effet, on peut rencontrer au sein d'une même population des individus spécialisés à s'alimenter sur un type de proies en particulier, tandis que d'autres individus de la même espèce auront une préférence tout autre (Murdoch 1969). Ce comportement peut être dû en partie à l'effet de l'expérience. Ware (1971) a démontré que la composition de la diète d'un poisson peut être due en grande partie à son expérience (i.e. fonction de ce qu'il a consommé précédemment).

De plus, il survient généralement des changements d'alimentation au cours du développement ontogénique d'une espèce de poissons (Werner 1986). De tels changements d'alimentation peuvent être dûs à la capacité que développe un prédateur, en grandissant, d'effectuer une prédation sur d'autres types de proies. Des proies qui étaient jusqu'à présent inexploitablees soit à cause de leur distribution spatiale différente, de leur facilité à fuir ou de leur taille relativement trop grande, deviennent accessibles (Garman et Nielsen 1982, Werner 1986).

Enfin, une espèce qui est mieux adaptée à se nourrir sur un type de proie pourra forcer une autre espèce à changer son alimentation. Par exemple, la présence du mulot à cornes et (ou) du meunier noir entraîne un déplacement de niche

alimentaire de l'omble de fontaine, du zoobenthos au zooplancton (Magnan et FitzGerald 1982, 1984a, Tremblay et Magnan 1988, Magnan 1988).

La plupart des études qui ont porté sur les relations prédateurs-proies chez les poissons ont été axées sur des espèces piscivores ou planctivores strictes (Hackney 1979, Jenkins 1979, Zaret 1979, Jude and Tesar 1985). Les salmonidés sont des poissons carnivores généralistes se nourrissant d'une grande variété de proies (Scott et Crossman 1974). La prédation de l'omble de fontaine sur d'autres espèces de poissons semble être un phénomène courant (Scott et Crossman 1974, Andrews 1973, Fraser 1981). Pourtant, les cyprinidés et les catostomidés qui ont été introduits par les pêcheurs sportifs dans les lacs oligotrophes du plateau Laurentien comptent pour très peu dans l'alimentation de cette espèce (Magnan et FitzGerald 1982, Magnan 1988, Tremblay et Magnan 1988, Lapointe et Magnan en préparation). La taille moyenne des ombles de fontaine considérés dans ces études était cependant trop faible pour que l'on puisse conclure sur la piscivorité de cette espèce. Lorsque d'autres espèces de salmonidés incluent des poissons dans leur régime alimentaire, ils augmentent significativement leur taux de croissance (Johannes et Larkin 1961, Martin 1966, Campbell 1979, Garman et Nielsen 1982). Selon Campbell (1979), l'avantage d'avoir une diète piscivore est grand lorsque l'on la compare à une

diète constituée d'invertébrés benthiques. Un seul poisson-proie représente l'équivalent énergétique de plusieurs organismes benthiques et ceci sans tenir compte de l'énergie investie dans la recherche de chacune de ces proies. De plus, la proportion de matière non-assimilable retrouvée chez les poissons-proies semble être plus faible que chez les insectes aquatiques, ces derniers étant souvent recouverts d'une cuticule difficilement assimilable (Varley 1967).

Il semble donc que des facteurs, autres que la simple présence de poissons-fourrages, contrôlent la piscivorité chez les salmonidés. Par exemple, la densité de poissons-fourrages requise pour induire une prédation soutenue chez la truite brune (Salmo trutta) semble être élevée (Lien 1981). On définit ici poisson-fourrage comme étant une espèce de poissons, la plupart du temps de petite taille qui, à cause de sa forte densité et (ou) biomasse, peut être soumise à une prédation de la part des prédateurs (Jude et Tesar 1985).

Approches utilisées. Plusieurs approches ont été proposées pour étudier les relations prédateurs-proies. Il y a premièrement l'observation directe sur le terrain (Zaret 1979). Cette approche n'est cependant réalisable que dans certains cas bien particuliers comme par exemple lorsque la profondeur de l'eau est faible et (ou) les espèces peu

craintives. De plus, lorsque cette approche est possible, il est difficile d'assumer que l'effet du ou des observateurs est négligeable. Cette approche serait donc très peu applicable dans le cas de la présente étude. D'abord, un tel projet serait très complexe d'un point de vue logistique (plongée sous-marine, prise de données) et une des espèces visées, l'omble de fontaine, s'avère extrêmement difficile à observer in situ.

Une seconde approche consiste en l'introduction ou la suppression du prédateur ou de sa proie. Partant de cette technique, tous les changements observés dans la structure des populations sont interprétés comme étant dûs à l'introduction ou la suppression du prédateur ou de sa proie (Zaret 1979). Plusieurs essais d'introduction de prédateurs ont été faits pour étudier les relations entre prédateurs et proies mais une telle approche a été accompagnée d'un succès plutôt mitigé (Jenkins 1979). La principale difficulté de cette approche réside dans l'incapacité de pouvoir tenir compte de tous les facteurs biotiques et abiotiques qui peuvent varier dans le temps et l'espace (Jenkins 1979).

Une troisième approche consiste en l'étude des habitudes alimentaires des prédateurs en nature. Cette méthode peut devenir très adéquate dans la mesure où l'on peut intégrer, non seulement ce que le prédateur mange, mais quand il le mange et où il le mange (Larkin 1979). Cette approche contient évidemment des imprécisions

inhérentes au travail sur le terrain et ce, dû à la complexité des facteurs tant biotiques qu'abiotiques qui peuvent influencer le prédateur ou sa proie (Popova et Severtzov 1978). Par exemple, une température de l'eau inférieure à 10°C implique un arrêt complet des activités de prédation chez l'achigan à grande bouche, Micropterus salmoides (Hamilton et Powles 1983). On peut atténuer cet effet en récoltant le plus grand nombre d'échantillons possible et ce, à plusieurs périodes de la saison.

Il existe une quatrième approche qui consiste en l'étude des habitudes alimentaires des prédateurs en laboratoire. Avec cette méthode, on peut contrôler la plupart des variables qui, en nature, pourraient induire du bruit dans les résultats. La principale critique de cette approche vient du fait que les données sont recueillies dans des conditions artificielles. De plus, travailler dans un système clos, relativement petit par rapport au milieu naturel, est susceptible d'augmenter les interactions entre prédateurs et proies (Zaret 1979). Néanmoins, cette approche permet d'obtenir des données importantes telles que le taux d'évacuation gastrique (Elliot 1972), le taux de conversion alimentaire (Davison et Goldspink 1977) et la vulnérabilité des proies (Hecks et Thoman 1981, Cerri 1983). Ces dernières données sont essentielles dans l'évaluation de l'impact d'un prédateur sur une population de proies (Popova et Severtzov 1978).

L'approche préconisée dans le cadre de la présente étude réunit les deux dernières approches, soit l'étude des habitudes alimentaires de prédateurs en nature et l'étude de leur comportement en laboratoire. Ainsi, nous visions à faire la juste part entre l'artifice créé par les conditions de laboratoire et les aléas inhérents à l'expérimentation de terrain. Avec une telle démarche, les expériences de laboratoire permettent souvent d'expliquer les résultats obtenus sur le terrain (Magnan 1984).

2.- MATERIEL ET METHODES

Le protocole présenté ci-dessous est subdivisé en deux parties. La section 2.1 traite de la première question "Y-a-t'il prédation de l'omble de fontaine sur le mullet à cornes et le ventre rouge du nord ?". Cette question a été étudiée en milieu naturel dans des lacs des réserves fauniques de St-Maurice et Mastigouche. La section 2.2 traite de la deuxième question "Dans quelles conditions l'omble de fontaine peut effectuer une prédation efficace sur ces espèces introduites?", et cette question a été étudiée en laboratoire.

2.1 Expériences en nature

Lacs étudiés. Pour les besoins de ce projet les lacs devaient contenir des populations d'ombles de fontaine atteignant des tailles relativement élevées, c'est-à-dire susceptibles d'effectuer une prédation sur les espèces d'eau fraîche. Une première étape a donc consisté à déterminer le poids moyen des ombles de fontaine dans les lacs contenant (1) du mullet à cornes, (2) du ventre rouge du nord et (3) les deux espèces ensemble. Cette partie du travail a été effectuée à l'aide des statistiques de pêche du Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec (M.L.C.P.). Une série de lacs a par la suite été sélectionnée pour

chaque type d'association (tableau 1). Les lacs choisis devaient être caractéristiques de petits lacs oligotrophes des zones tempérées en terme de surface (3 - 83 ha), de profondeur moyenne (2,4 - 12,6 m), de transparence (disque de Secchi: 1,8 - 5,5 m), et de stratification thermique estivale. En été, la concentration de O_2 , la conductivité et la transparence d'autres lacs situés dans la même région variaient respectivement de 9.2 à 12.8 ppm, 8.7 à 19.4 μS et de 1.8 à 6.7 m (Magnan 1988, 1982). Comme ces lacs sont à proximité l'un de l'autre, ils sont exposés à des conditions climatiques similaires. Enfin, chacun des lacs supportait une exploitation de l'omble de fontaine par la pêche sportive, rigoureusement contrôlée par le gouvernement du Québec (Magnan 1988).

Echantillonnage. Chacun des lacs choisis a été échantillonné deux fois à l'été 1986, soit en juin, où le succès de pêche sportive est à son plus haut niveau (statistiques de pêche du M.L.C.P.), et en juillet où la ressource benthique et zooplanctonique sont présumément à leur plus bas niveau (Werner 1986, Mittlebach 1981, Walters et al. 1987, Proulx et al., en préparation), et où les populations de poissons-proies sont généralement à leur plus haut niveau (Speirs 1974). Suite aux résultats du premier été, un troisième échantillonnage a été effectué en juin 1987 sur certains lacs des associations omble de fontaine-

Tableau 1 : Caractéristiques générales des lacs étudiés.

Lacs	Superficie (ha)	Nu. d'ombles de fontaine capturés ⁽¹⁾	Longueur totale moyenne (mm)
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>			
Au tremble	28.0	30	262.5 ± 16.9
Au sables	47.0	83	299.1 ± 58.8
Belette	16.5	90	283.2 ± 31.5
Bleu	52.0	30	261.0 ± 28.5
Cerné	10.0	30	245.1 ± 22.9
De la ferme	83.0	30	234.7 ± 19.9
De la poche	9.0	91	284.1 ± 21.5
Des joncs	13.0	60	300.9 ± 44.0
Du vautour	8.0	30	286.1 ± 37.5
Epervier	8.0	27	292.2 ± 27.6
Léonard	13.0	110	290.1 ± 41.5
Roméo	10.0	30	301.2 ± 20.1
Verso	9.5	23	292.3 ± 43.9
<u>Salvelinus - Semotilus</u>			
Gaspard	10.5	60	226.2 ± 32.5
Longue-vue	27.5	60	223.1 ± 24.6
Marmotte	11.7	60	249.7 ± 33.6
Marshall	37.2	60	225.6 ± 36.4
Moineaux	28.3	60	279.4 ± 30.6
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>			
Argent	28.0	21	183.4 ± 63.3
Bourassa	75.0	30	290.3 ± 22.5
Cutaway	36.0	90	259.5 ± 35.1
Du camp	8.0	90	270.4 ± 39.4
French	3.0	90	253.7 ± 33.2
Vison	70.0	90	271.0 ± 26.7

(1) Pour l'ensemble de l'étude (i.e. juin et juillet 1986 et juillet 1987). Pour dates spécifiques, voir section Résultats.

ventre rouge du nord (Salvelinus-Phoxinus) et omble de fontaine- ventre rouge du nord - mullet à cornes (Salvelinus-Phoxinus-Semotilus). L'association omble de fontaine-mulet à cornes (Salvelinus-Semotilus) n'a pas été échantillonnée en 1987 (voir section résultats et discussion).

Lors de leur enregistrement aux barrières, les pêcheurs se voyaient remettre une glacière dans laquelle ils devaient mettre les ombles de fontaine capturés sans les éviscérer. Au retour des pêcheurs, la longueur de chacun des spécimens était notée, puis les contenus stomacaux étaient prélevés et conservés dans de la formaldéhyde 10 %. La part relative des poissons-proies dans l'alimentation des ombles de fontaine a été déterminée à l'aide d'une analyse gravimétrique des contenus stomacaux (Hyslop 1980). Les différentes composantes de la diète étaient divisées en grandes catégories (zooplancton, zoobenthos, insectes terrestres, Hirudinae, poissons et autres) et étaient pesées à ± 0.001 g (poids frais). Le poids total d'une catégorie était exprimé en pourcentage du poids de l'ensemble des catégories retrouvées dans l'estomac d'un poisson. Les résultats étaient ensuite exprimés en pourcentage moyen du poids des proies (Hyslop 1980, Walsh et FitzGerald 1984). Si le rapport poids du contenu de l'estomac / poids du poisson était inférieur à 1 %, l'estomac était considéré comme vide et donc inutilisable pour l'analyse. De plus, s'il y avait présence de poissons dans l'estomac, l'espèce

et le nombre étaient notés. L'analyse des contenus stomacaux a donc permis de déterminer quelle était l'espèce proie la plus souvent consommée par les ombles de fontaine de différentes classes de tailles.

2.2 Expériences en laboratoire

Dans cette partie de l'étude, il s'agissait de déterminer dans quelles conditions l'omble de fontaine pouvait effectuer une prédation efficace sur le mulot à cornes et (ou) le ventre rouge du nord. De façon plus spécifique nous avons vérifié les hypothèses de travail suivantes:

- H₁: L'efficacité de prédation augmente en fonction de la taille chez l'omble de fontaine.
- H₂: L'omble de fontaine effectue une sélection quant à la taille de poissons-proies disponibles.
- H₃: L'omble de fontaine effectue une sélection quant à l'espèce de poissons-proies disponibles.
- H₄: La présence de refuge diminue le succès de prédation de l'omble de fontaine.

Ces hypothèses ont été générées dans le but d'expliquer le comportement piscivore de l'omble de fontaine observé sur le terrain. Ainsi, la première hypothèse devait nous

permettre d'examiner si la taille plus petite des individus dans les populations exploitées est le principal facteur responsable de la faible utilisation des poissons fourrages. Les hypothèses 2 et 3 devaient quant à elles nous permettre de déterminer si une espèce et (ou) une classe de tailles de poissons fourrages, parmi celles étudiées, étaient plus susceptibles à la prédation par l'omble de fontaine. Finalement, la quatrième hypothèse devait permettre de vérifier si l'utilisation du couvert par les poissons proies (c.f. Naud et Magnan 1988) était un moyen efficace de contrer la prédation par l'omble de fontaine.

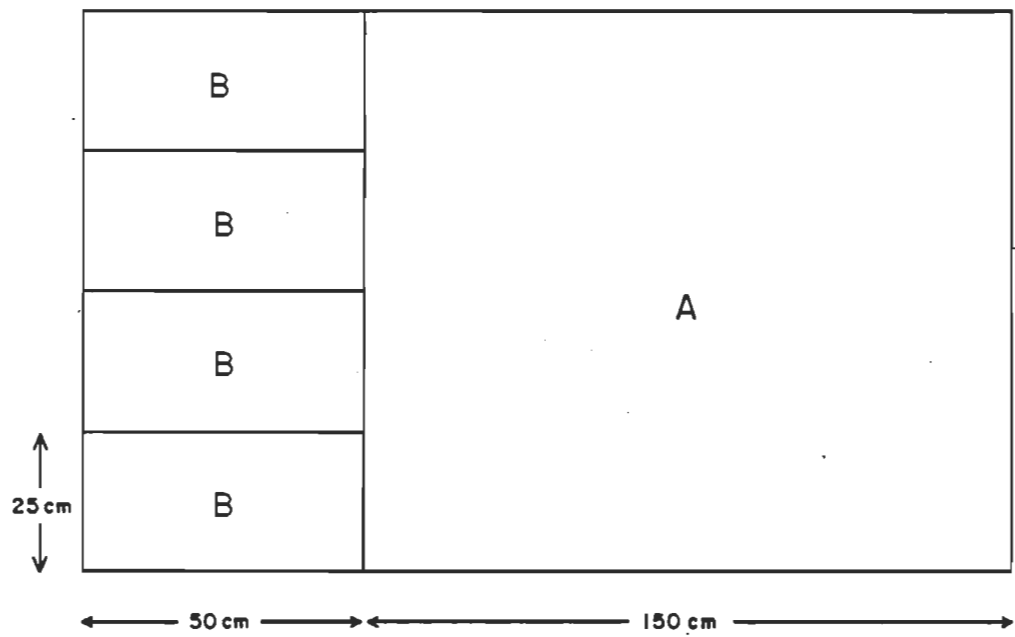
Spécimens expérimentaux. Les ombles de fontaine, 150 à 350 mm (longueur totale: LT), ont été capturés à l'aide de filets maillants expérimentaux et les poissons-proies, des mulets à cornes (40 à 170 mm LT) et des ventres rouges du nord (35 à 75 mm LT), ont été capturés à l'aide de nasses à ménés. Les ombles de fontaine provenaient du Lac Vison, Réserve Mastigouche (association Salvelinus-Phoxinus-Semotilus), les ventres rouges du nord provenaient du Lac De la poche, Réserve Mastigouche (association Salvelinus-Phoxinus) alors que les mulets à cornes provenaient du Lac Longue-vue, Réserve St-Maurice (association Salvelinus-Semotilus). Les ombles de fontaine et les mulets à cornes ont été acclimatés dans des bassins rectangulaires (244 cm de long x 60 cm de large x 30 cm de haut) alors que les

ventres rouges du nord étaient gardés dans un bassin circulaire (200 cm de diamètre x 40 cm de haut). Durant la période d'acclimatation, les conditions de photopériode (12:12), de température ($10 \pm 3^{\circ}\text{C}$) et de physico-chimie ($\text{pH } 7.0 \pm 0.2$, $\text{NO}_2 < 0.2 \text{ mg/l}$ et $\text{NO}_3 < 200 \text{ mg/l}$) ont été gardées constantes. La qualité physico-chimique de l'eau était maintenue constante à l'aide de filtres biologiques (East et Magnan 1987). Les ombles de fontaines étaient nourris à l'aide de moulée à truite commerciale (Purina Trout Chow) alors que les poissons-proies étaient nourris à l'aide de zooplancton séché à froid (Nutra Fin). Les poissons étaient acclimatés assez longtemps (i.e. un mois) pour ne montrer aucun signe de stress face à leur nouvel environnement.

Appareil expérimental. L'appareil expérimental (Figure 1) était constitué d'une arène expérimentale (1.0 X 1.5 m) et de quatre (4) chambres d'isolation munies de portes coulissantes opaques où étaient placés les prédateurs avant le début des expériences. Durant les expériences, les conditions de photopériode (12:12), de température ($13 \pm 1^{\circ}\text{C}$) et de physico-chimie étaient gardées constantes. La photopériode était assurée au moyen de lumières fluorescentes couplées à un système de minuteries électriques. L'eau était régénérée entre les périodes d'expérimentation au moyen d'une pompe submersible couplée à

Figure 1

Représentation schématique de l'appareil expérimental; arène expérimentale (A) et chambres d'isolation (B).



un filtre de laine de verre et charbon activé.

Protocole général. Avant le début des expériences, les ombles de fontaine étaient conditionnés à s'alimenter sur les différents types de proies (mulets à cornes et (ou) ventres rouges du nord) qui étaient testés ultérieurement (i.e. de tailles comparables à celles utilisées dans les expériences). Les ombles de fontaine associaient rapidement l'ouverture de la porte coulissante à la présence de poissons-proies dans l'arène expérimentale (i.e. 5 à 8 jours de conditionnement). Les expériences débutaient lorsque le comportement de prédation (i.e. chasse, capture et consommation) était initié rapidement pour chacun des types de proies testés. A chacune des expériences, les comportements suivants étaient enregistrés à l'aide d'un enregistreur d'événements de marque DATAMYTE (Modèle No. 803): nombre d'attaques, nombre de captures, temps à chasser et à manipuler les proies, temps passé à la nage et au repos. Les ombles étaient en phase d'attaque lorsque la nage devenait très rapide, saccadée et dirigée vers une proie, en phase de manipulation dès l'instant où une proie était capturée jusqu'à ce qu'elle soit avalée par le prédateur, en train de nager lorsqu'ils effectuaient des mouvements natatoires initiant et maintenant un déplacement directionnel continu, et au repos lorsqu'ils étaient immobiles dans la colonne d'eau ou immobiles sur le substrat, appuyés sur leurs nageoires pectorales. Les

expériences étaient d'une durée de 10 minutes. Les proies étaient introduites 10 minutes avant le début des expériences dans l'arène expérimentale. Les ombles de fontaine subissaient toujours un jeûne de 48 heures avant le début d'une expérience.

Vérification des hypothèses. De façon à vérifier la première hypothèse, "l'efficacité de la prédation augmente en fonction de la taille chez l'omble de fontaine", toutes les expériences visant à vérifier les hypothèses 2, 3 et 4 ont été effectuées sur deux classes de tailles d'ombles de fontaine, soit une classe variant de 150 à 250 mm (232.1 ± 13.4 LT) et une classe variant de 250 à 380 mm (289.5 ± 29.4 LT). Les classes de tailles choisies correspondaient à des modes bien distincts de la distribution des classes de tailles généralement rencontrées dans les lacs de la Mauricie, tel que déterminé par des pêches expérimentales (P. Magnan, données non-publiées).

En ce qui concerne la deuxième hypothèse, "l'omble de fontaine effectue une sélection quant à la taille des poissons-proies disponibles", les expériences ont été effectuées avec une seule espèce de poissons-proies soit le mulot à cornes. Cette espèce regroupe dans un même lac un large éventail de tailles, allant en général de 40 mm à 160 mm ce qui n'est pas le cas pour le ventre rouge du nord. Les poissons-proies ont été subdivisés en trois classes de

tailles représentatives de celles retrouvées en nature, soit 40 à 60 mm, correspondant aux petits individus, 80 à 100 mm, correspondant aux moyens et 130 mm et plus, correspondant aux grands individus. Dans ces expériences, les ombles de fontaine étaient mis en présence de 5 mulets à cornes de chacune des classes de tailles pour un total de 15 proies. Quatre séries d'expériences ont été faites avec 5 ombles de fontaine de petites tailles (150-250 mm) pour un total de 20 expériences. Trois séries d'expérience a été fait pour les grands ombles ombles de fontaine qui n'étaient cependant qu'au nombre de 4, totalisant ainsi 12 expériences. Les ombles de fontaine étaient attribués de façon aléatoire à chacun des réplicats de façon à contrôler l'effet de l'expérience.

Pour la vérification de la troisième hypothèse, "l'omble de fontaine effectue une sélection quant à l'espèce de poissons-proies disponible", des ombles de fontaines étaient soumis à 5 poissons-proies de chacune des espèces étudiées (mulet à cornes et ventre rouge du nord). Les tailles de poissons-proies utilisées étaient comparables pour les mulets à cornes et les ventres rouges du nord, soit entre 40 et 60 mm. Cinq ombles de fontaine étaient utilisés pour chacune des 2 classes de tailles (150 à 250 et 250 à 350 mm). Cinq séries d'expériences ont été faites avec chacun des prédateurs pour un total de 50 expériences. Encore ici, les ombles de fontaine étaient attribués de

façon aléatoire à chacun des réplicats de façon à contrôler l'effet de l'expérience.

Enfin, la vérification de la quatrième hypothèse, "la présence de refuge a un effet sur le succès de prédation de l'omble de fontaine", a été subdivisée en deux volets. Le premier volet visait à évaluer le succès de prédation de l'omble de fontaine sur le ventre rouge du nord en milieu ouvert, alors que le deuxième volet visait à évaluer le même paramètre en présence de refuge. Cette modification consistait essentiellement en l'ajout d'un bouquet de 0.5 m² de Cassandra calyculata placé au centre de l'arène expérimentale, type d'abri potentiel qui est le plus souvent retrouvé en zone littorale des lacs oligotrophes du Plateau Laurentien (voir Naud et Magnan 1988). Dix ombles de fontaine, 5 petits et 5 grands, ont servi pour chacun des deux volets de cette expérience. Encore ici, 5 séries d'expériences ont été faites avec chacun des individus pour un total de 100 expériences pour l'ensemble des deux volets. Les ombles de fontaine étaient une fois de plus attribués de façon aléatoire à chacun des réplicats.

Analyses statistiques. Les différents paramètres étudiés ont été comparés à l'aide de tests de t ou d'analyses de variance (ANOVA) suivis de tests de comparaisons multiples de Student-Newman-Keuls (SNK) (Sokal et Rohlf 1981). L'homogénéité des variances était préalablement vérifiée à

l'aide d'un test de F max (Sokal et Rohlf 1981). Lorsque les variances n'étaient pas homogènes, une transformation $\log (x+1)$ était appliquée sur les données brutes. Enfin, les données de pourcentage utilisées dans les analyses (i.e. proportion du temps passé à chasser, manipuler des proies, au repos et à nager) étaient préalablement transformées à l'aide d'une transformation $\text{ARCSIN } (x^{0.5})$, tel que recommandé par Sokal et Rohlf (1981).

3. RESULTATS ET DISCUSSION

Expériences en nature

Alimentation: description générale. Nous avons subdivisé les données en fonction de la taille des ombles de fontaine (< 200, 200-250, 250-300 et >300 mm, longueur totale), du type d'association (Salvelinus-Phoxinus, Salvelinus-Semotilus et Salvelinus-Phoxinus-Semotilus) et enfin de la date d'échantillonnage (juin 1986, juillet 1986 et juin 1987).

Dans un premier temps, on peut remarquer qu'en juin des deux années il y avait peu d'individus dans la classe de tailles <200 mm (tableaux 2, 3 et 4). En juillet 1986 par contre, on retrouvait un plus grand nombre d'individus < 200 mm dans toutes les associations (tableau 3). Ce résultat serait présument la conséquence d'une pression de pêche plus élevée sur les petits ombles de fontaine en juillet. En effet, la majorité des lacs étudiés étaient exploités par la pêche sportive depuis le mois de juin et approchaient de leur limite de prise annuelle. De façon générale, les petits ombles de fontaine (< 200 mm) étaient principalement benthophages et ce, à toutes les périodes d'échantillonnage (Tableaux 2, 3 et 4). Leur régime alimentaire était complété par du zooplancton ou des insectes terrestres, selon les associations et la période

Tableau 2: Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyens des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine inférieurs à 200 mm (LT), juin 1986.

Lac	N	Pourcentage moyen du poids des proies						Poids \bar{x} (± 1 E.T.)
		Plancton	Benthos	Insectes terrestres	Hirudinae	Autres	Poissons	
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>								
Léonard	0							
De la poche	0							
Au sable	0							
Belette	0							
Joncs	0							
Total	0							
<u>Salvelinus - Semotilus</u>								
Moineaux	0							
Gaspard	2	35.97	60.52	0.00	0.00	3.50	0.00	0.412 (0.003)
Marmotte	0							
Marshall	3	1.88	62.73	34.45	0.00	0.92	0.00	0.397 (0.040)
Longue vue	5	33.85	37.94	23.81	0.00	4.38	0.00	0.286 (0.107)
Total	10	24.68	49.89	22.24	0.00	3.17	0.00	0.344 (0.097)
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>								
Du camp	0							
Vison	0							
French	1	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.132
Cutaway	0							
Total	1	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.132

Tableau 3: Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyens des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine inférieurs à 200 mm (LT), juillet 1986.

Lac	N	Pourcentage moyen du poids des proies						Poids \bar{x} (± 1 E.T.)
		Plancton	Benthos	insectes terrestres	Hirudinae	Autres	Poissons	
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>								
Léonard	4	0.00	57.44	42.55	0.00	0.00	0.00	0.752 (0.262)
De la poche	0							
Au sable	3	0.00	81.35	18.64	0.00	0.00	0.00	0.732 (0.642)
Belette	0							
Joncs	2	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.994 (0.315)
Total	9	0.00	74.87	25.12	0.00	0.00	0.00	0.793 (0.428)
<u>Salvelinus - Semotilus</u>								
Moineaux	0							
Gaspard	11	26.85	64.41	1.78	0.00	6.95	0.00	0.394 (0.386)
Marmotte	1	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.022
Marshall	10	20.11	79.89	0.00	0.00	0.00	0.00	0.490 (0.484)
Longue vue	3	63.84	36.16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.196 (0.214)
Total	25	31.52	64.63	0.78	0.00	3.06	0.00	0.383 (0.405)
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>								
Du camp	1	7.14	0.00	92.85	0.00	0.00	0.00	0.091
Vison	0							
French	1	10.92	36.18	13.48	39.42	0.00	0.00	0.195
Cutaway	2	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.728 (4.086)
Total	4	4.52	59.04	26.58	9.85	0.00	0.00	1.175 (2.423)

Tableau 4: Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyens des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles fontaine inférieurs à 200 mm (LT), Juin 1987.

Lac	N	Pourcentage moyen du poids des proies						Poids \bar{x} (± 1 E.T.)
		Plancton	Benthos	Insectes terrestres	Hirudinae	Autres	Poissons	
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>								
Léonard	0							
De la poche	0							
Au sable	0							
Belette	0							
Cerné	1	0.00	90.31	0.00	0.00	4.84	0.00	1.941
De la ferme	0							
Tremble	0							
Bleu	0							
Epervier	0							
Vautour	0							
Romeo	0							
Verso	1	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.865
Total	2	0.00	95.16	0.00	0.00	4.84	0.00	0.701 (0.921)
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>								
Du camp	0							
Vison	0							
French	1	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.029
Cutaway	1	36.21	63.79	0.00	0.00	0.00	0.00	0.116
Bourassa	0							
Argent	15	0.38	75.05	23.57	0.00	0.99	0.00	0.243 (0.292)
Total	17	2.47	75.86	20.80	0.00	0.88	0.00	0.212 (0.275)

d'échantillonnage.

Les ombles de fontaine de 200 à 250 mm se retrouvaient en assez grand nombre dans toutes les associations (tableaux 5,6 et 7). Ces individus avaient une alimentation plus diversifiée que ceux de la classe de tailles < 200 mm. Les poissons ont fait leur apparition comme proie dans l'alimentation des ombles dans les associations Salvelinus-Semotilus et Salvelinus-Phoxinus-Semotilus. De plus, même si le régime alimentaire se composait majoritairement de zoobenthos, le zooplancton devenait beaucoup plus important que les insectes terrestres comparativement à la classe de tailles < 200 mm.

Les ombles de fontaine de 250 à 300 mm étaient les plus nombreux dans notre échantillon (tableaux 8,9 et 10). Dans l'ensemble, leur alimentation était très diversifiée. Pour les associations Salvelinus-Phoxinus et Salvelinus-Semotilus, le zoobenthos formait toujours la part la plus importante du régime alimentaire, même si la quantité de zooplancton ingéré était grande. On retrouvait également des poissons-proies dans leur alimentation. Dans l'association Salvelinus-Phoxinus-Semotilus, on remarquait que le zooplancton était aussi, sinon légèrement plus, important que le zoobenthos dans l'alimentation des ombles de fontaine. De plus, c'était dans cette association que l'on retrouvait le plus grand pourcentage de poissons-proies ingérés. Il y avait

Tableau 5: Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyens des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine de 200 à 250 mm (LT), juin 1986.

Lac	N	Pourcentage moyen du poids des proies						Poids \bar{x} (± 1 E.T.)
		Plancton	Benthos	Insectes terrestres	Hirudinae	Autres	Poissons	
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>								
Léonard	3	19.94	47.50	32.56	0.00	0.00	0.00	0.364 (0.220)
De la poche	1	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.459 (0.000)
Au sable	0							
Belette	4	0.00	98.15	1.85	0.00	0.00	0.00	1.290 (0.696)
Joncs	0							
Total	8	7.48	79.39	13.13	0.00	0.00	0.00	0.839 (0.674)
<u>Salvelinus - Semotilus</u>								
Moineaux	3	0.00	99.25	0.00	0.75	0.00	0.00	1.421 (0.598)
Gaspard	19	38.02	52.24	0.37	1.57	1.24	6.56	0.608 (0.564)
Marsotte	18	31.91	65.77	1.30	0.00	1.01	0.00	0.645 (0.568)
Marshall	15	0.72	82.16	15.79	0.00	1.33	0.00	1.237 (1.101)
Longue vue	21	64.49	27.80	6.80	0.00	0.90	0.00	0.671 (0.500)
Total	76	35.03	56.45	5.40	0.39	1.09	1.64	0.792 (0.729)
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>								
Du camp	7	61.66	30.84	6.81	6.54	0.95	0.00	0.674 (0.428)
Vison	11	73.86	18.68	7.45	0.00	0.00	0.00	0.853 (0.447)
French	10	52.03	12.94	9.60	17.76	0.61	7.06	0.702 (1.310)
Cutaway	8	3.75	74.48	1.76	10.29	0.74	8.99	1.140 (0.860)
Total	36	49.85	31.85	5.33	8.49	0.52	3.96	0.830 (0.866)

Tableau 6: Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyens des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine de 200 à 250 mm (LT), Juillet 1986.

Lac	N	Pourcentage moyen du poids des proies						Poids \bar{x} (± 1 E.T.)
		Plancton	Benthos	Insectes terrestres	Hirudinae	Autres	Poissons	
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>								
Léonard	4	11.72	36.29	51.99	0.00	0.00	0.00	0.939 (1.438)
De la poche	3	0.00	75.71	24.29	0.00	0.00	0.00	1.366 (0.239)
Au sable	11	7.90	85.50	1.20	5.37	0.03	0.00	0.993 (0.950)
Belette	2	48.89	51.11	0.00	0.00	0.00	0.00	1.303 (0.892)
Joncs	6	45.13	54.87	0.00	0.00	0.00	0.00	0.850 (0.573)
Total	26	19.32	67.09	11.31	2.27	0.02	0.00	1.012 (0.855)
<u>Salvelinus - Semotilus</u>								
Moineaux	6	8.57	89.34	2.08	0.00	0.00	0.00	0.820 (1.286)
Gaspard	9	54.35	43.89	1.75	0.00	0.00	0.00	0.458 (0.969)
Marmotte	13	24.43	54.85	20.72	0.00	0.00	0.00	0.469 (0.475)
Marshall	14	17.63	77.52	4.68	0.00	0.16	0.00	0.635 (0.541)
Longue vue	18	66.47	18.74	10.32	0.00	4.46	0.00	0.380 (0.451)
Total	60	38.36	51.11	9.15	0.00	1.38	0.00	0.515 (0.701)
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>								
Du camp	11	15.06	46.54	24.68	0.00	0.00	13.72	1.235 (1.129)
Vison	8	83.94	15.61	0.45	0.00	0.00	0.00	1.448 (1.014)
French	14	57.09	33.39	1.73	2.38	0.15	5.25	0.697 (0.333)
Cutaway	9	8.69	90.21	1.10	0.00	0.00	0.00	1.855 (1.387)
Total	42	40.82	45.62	7.36	0.79	0.05	5.34	1.261 (1.071)

Tableau 7: Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyens des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine de 200 à 250 mm (LT), Juin 1987.

Pourcentage moyen du poids des proies								
Lac	N	Plancton	Benthos	Insectes terrestres	Hirudinae	Autres	Poissons	Poids \bar{x} (± 1 E.T.)
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>								
Léonard	0							
De la poche	3	39.34	58.97	0.00	0.00	1.69	0.00	0.292 (0.236)
Au sable	3	27.11	41.22	31.67	0.00	0.00	0.00	0.151 (0.101)
Belette	6	94.19	4.23	1.58	0.00	0.00	0.00	0.437 (0.218)
Cerné	16	14.59	81.90	1.41	0.00	2.10	0.00	1.434 (1.110)
De la ferme	17	30.85	63.44	4.04	0.00	1.66	0.00	0.913 (1.299)
Tremble	9	74.41	25.49	0.08	0.00	0.01	0.00	0.445 (0.342)
Bieu	12	0.00	97.78	1.74	0.00	0.47	0.00	1.627 (0.997)
Epervier	1	91.73	8.27	0.00	0.00	0.00	0.00	0.955
Vautour	3	0.33	96.92	2.40	0.00	0.35	0.00	1.774 (2.082)
Romeo	0							
Verso	3	2.07	90.99	0.00	0.00	6.94	0.00	0.951 (1.515)
Total	73	31.38	64.24	3.07	0.00	1.29	0.00	1.037 (1.121)
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>								
Du camp	2	7.81	67.61	0.00	23.47	1.10	0.00	0.283 (0.463)
Vison	2	86.33	13.67	0.00	0.00	0.00	0.00	0.507 (0.468)
French	6	49.63	16.38	0.00	2.25	5.71	26.03	0.771 (1.720)
Cutaway	10	18.18	81.75	0.55	0.00	0.01	0.00	0.720 (0.719)
Bourassa	0							
Argent	3	1.07	77.15	21.76	0.00	0.00	0.00	0.413 (0.687)
Total	23	29.18	56.73	3.08	2.63	1.60	6.79	0.623 (1.027)

Tableau 8: Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyens des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine de 250 à 300 mm (LT), Juin 1986.

Lac	N	Pourcentage moyen du poids des proies						Poids \bar{x} (± 1 E.T.)
		Plancton	Benthos	Insectes terrestres	Hirudinae	Autres	Poissons	
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>								
Léonard	19	13.30	59.81	19.31	0.57	6.25	0.00	1.152 (1.455)
De la poche	19	45.52	29.75	2.71	0.00	22.01	0.00	1.090 (1.329)
Au sable	7	54.81	43.60	0.74	0.72	0.11	0.00	2.685 (3.056)
Belette	19	37.92	57.99	2.95	0.00	0.50	0.62	1.436 (1.946)
Joncs	8	11.44	74.63	6.29	1.44	0.00	6.18	2.705 (1.436)
Total	72	32.13	51.47	7.36	0.57	7.60	3.82	1.511 (1.807)
<u>Salvelinus - Semotilus</u>								
Moineaux	20	0.84	93.68	1.19	0.00	4.27	0.00	1.116 (0.975)
Espard	7	61.51	22.06	0.00	0.00	2.13	14.28	0.449 (0.262)
Marmotte	7	50.19	48.27	1.03	0.00	0.50	0.00	0.937 (0.709)
harshall	8	0.00	85.71	12.50	0.00	0.55	1.72	2.075 (2.121)
Longue vue	3	33.33	60.41	1.64	0.00	4.60	0.00	0.409 (0.458)
Total	45	19.97	71.84	3.02	0.00	2.62	2.52	1.100 (1.230)
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>								
Du camp	14	30.19	40.37	7.56	0.00	11.59	10.27	1.425 (1.373)
Vison	15	81.84	11.87	3.60	0.00	2.68	0.00	0.987 (0.633)
French	16	36.88	21.38	18.21	4.65	2.42	16.61	1.118 (1.038)
Cutaway	15	8.87	75.57	9.41	0.00	0.04	6.08	1.805 (1.883)
Total	60	39.56	36.98	9.87	1.24	3.96	8.34	1.343 (1.338)

Tableau 9: Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyens des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine de 250 à 300 mm (LT), juillet 1986.

Lac	N	Pourcentage moyen du poids des proies						Poids \bar{x} (± 1 E.T.)
		Plancton	Benthos	Insectes terrestres	Hirudinae	Autres	Poissons	
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>								
Léonard	8	0.00	86.80	0.00	12.50	0.69	0.00	0.911 (1.070)
De la poche	15	22.21	69.23	7.06	0.00	1.48	0.00	0.342 (0.496)
Au sable	4	46.19	51.18	0.61	0.00	0.00	0.00	2.126 (1.133)
Belette	15	37.80	60.69	0.00	0.00	0.00	1.49	0.979 (1.226)
Joncs	9	7.50	92.41	0.08	0.00	0.00	0.00	1.794 (1.941)
Total	51	22.75	72.15	2.14	1.96	0.54	0.44	0.961 (1.275)
<u>Salvelinus - Semotilus</u>								
Moineaux	13	5.08	90.35	1.76	1.29	1.50	0.00	0.883 (0.843)
Gaspard	2	75.26	24.73	0.00	0.00	0.00	0.00	1.763 (0.654)
Marmotte	9	9.56	86.41	3.79	0.00	0.22	0.00	0.781 (0.664)
Marshall	2	0.00	45.03	54.96	0.00	0.00	0.00	1.922 (0.752)
Longue vue	3	84.38	14.22	0.00	0.00	1.40	0.00	0.165 (0.131)
Total	29	19.16	73.60	5.76	0.58	0.88	0.00	0.884 (0.811)
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>								
Du camp	12	0.00	67.00	7.56	1.28	0.60	23.55	1.776 (1.583)
Vison	16	77.65	11.68	8.55	0.00	0.23	1.87	1.532 (1.314)
French	10	69.86	13.39	2.34	10.00	0.18	4.22	0.673 (0.431)
Cutaway	12	8.21	82.29	9.48	0.00	0.00	0.00	2.392 (2.028)
Total	50	40.79	42.25	7.29	2.30	0.25	7.09	1.625 (1.552)

Tableau 10: Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine de 250 à 300 mm (LT), juin 1987.

		Pourcentage moyen du poids des proies						
Lac	N	Plancton	Benthos	Insectes terrestres	Hirudinae	Autres	Poissons	Poids \bar{x} (± 1 E. T.)
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>								
Léonard	30	75.23	20.35	0.77	0.45	1.11	2.09	0.649 (0.727)
De la poche	17	32.80	61.12	0.68	0.00	5.41	0.00	0.761 (0.923)
Au sable	11	18.83	65.56	15.11	0.00	0.64	0.00	1.113 (0.676)
Belette	17	89.83	8.47	1.70	0.00	0.00	0.00	0.675 (0.473)
Cerné	10	9.09	90.85	0.00	0.00	0.06	0.00	2.058 (1.758)
De la ferme	3	4.49	56.50	0.00	0.00	7.59	31.42	0.584 (0.733)
Tremble	20	36.94	45.92	4.01	0.00	1.84	11.29	1.428 (1.452)
Bleu	11	0.00	74.89	6.18	0.00	1.04	17.89	1.552 (1.945)
Epervier	14	21.12	77.68	0.00	0.00	1.20	0.00	1.075 (1.116)
Vautour	16	23.19	75.69	0.71	0.00	0.40	0.00	1.239 (0.765)
Romeo	16	12.98	58.26	2.46	0.00	2.99	23.30	2.196 (1.888)
Verso	8	19.51	59.97	0.00	5.00	3.60	11.91	0.898 (0.916)
Total	173	37.11	52.29	2.48	0.31	1.76	6.05	1.154 (1.126)
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>								
Du camp	11	33.53	55.61	0.00	0.00	10.85	0.00	0.274 (0.348)
Vison	19	87.44	12.45	0.11	0.00	0.00	0.00	0.391 (0.402)
French	13	19.49	41.00	0.00	0.85	3.04	35.61	0.803 (1.062)
Cutaway	13	27.80	68.42	0.10	0.00	3.68	0.00	1.360 (2.122)
Bourassa	18	70.27	23.97	5.55	0.00	0.20	0.00	0.846 (1.411)
Argent	1	0.00	100.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.149
Total	75	52.13	37.36	1.38	0.15	2.80	6.17	0.730 (1.274)

relativement peu d'ombles de fontaine de taille supérieure à 300 mm dans notre échantillon (tableaux 11, 12 et 13). Les individus de l'association Salvelinus-Phoxinus étaient retrouvés en plus grand nombre que dans les deux autres associations et leur régime alimentaire était principalement constitué de zoobenthos, d'une proportion moindre de zooplancton et d'une part non négligeable de poissons-proies. Les individus de l'association Salvelinus-Semotilus préféraient aussi le zoobenthos et complétaient leur alimentation surtout par du zooplancton et des poissons proies. Enfin les individus de l'association Salvelinus-Phoxinus-Semotilus, consommaient du zoobenthos, du zooplancton et des poissons-proies dans des proportions qui variaient beaucoup d'une date d'échantillonnage à l'autre.

Variation inter-associations. Dans la majorité des cas étudiés (i.e. classes de tailles, dates d'échantillonnage), les ombles de fontaine vivant en sympatrie avec du mulot à cornes (associations Salvelinus-Semotilus et Salvelinus-Phoxinus-Semotilus) consommaient plus de zooplancton, en poids, que ceux vivant en sympatrie avec du ventre rouge du nord (tableaux 2 à 13). Ces résultats sont en accord avec les travaux de Magnan et FitzGérald (1982, 1984) et de Magnan (1988) qui ont mis en évidence que l'omble de fontaine déplace sa niche alimentaire du zoobenthos au zooplancton en présence du mulot à cornes. Ce déplacement

Tableau 11: Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine de plus de 300 mm (LT), juin 1986.

Pourcentage moyen du poids des proies								
Lac	N	Plancton	Benthos	Insectes terrestres	Hirudinae	Autres	Poissons	Poids \bar{x} (± 1 E.T.)
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>								
Leonard	2	0.00	4.97	60.30	0.00	34.73	0.00	0.319 (0.555)
De la poche	10	11.90	38.25	0.03	0.00	9.81	0.00	0.732 (0.482)
Au sable	23	14.58	80.26	1.70	2.62	0.83	0.00	4.905 (3.730)
Belette	5	40.62	13.02	35.71	0.00	0.00	10.64	2.519 (2.320)
Jones	20	2.97	87.31	0.90	1.77	4.92	2.12	1.754 (1.677)
Total	60	18.62	67.50	5.94	1.60	4.75	1.59	2.716 (2.916)
<u>Salvelinus - Semotilus</u>								
Moineaux	5	3.64	94.80	0.00	0.00	1.56	0.00	3.467 (3.290)
Gaspard	0							
Marmotte	3	0.04	97.45	0.00	0.00	2.50	0.00	1.635 (1.224)
Marshall	2	0.19	99.81	0.00	0.00	0.00	0.00	4.343 (0.270)
Longue vue	0							
Total	10	1.87	96.60	0.00	0.00	1.53	0.00	2.960 (2.450)
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>								
Du camp	4	65.79	13.15	0.00	4.76	0.00	16.30	1.702 (2.859)
Vison	1	19.92	76.77	3.30	0.00	0.00	0.00	1.029
French	0							
Cutaway	3	0.00	66.67	33.33	0.00	0.00	0.00	4.546 (4.573)
Total	8	35.38	41.17	12.91	2.38	0.00	8.15	2.575 (2.860)

Tableau 12: Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine de plus de 300 mm (LT), juillet 1986.

Lac	N	Pourcentage moyen du poids des proies					Poissons	Poids \bar{x} (± 1 E.T.)
		Plancton	Benthos	Insectes terrestres	Hirudinae	Autres		
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>								
Léonard	11	58.75	32.15	9.09	0.00	0.00	0.00	0.494 (0.482)
La poche	3	0.00	98.60	0.00	0.00	1.40	0.00	0.229 (0.270)
Au sable	3	0.39	98.81	0.00	0.80	0.00	0.00	2.712 (2.918)
Belette	9	11.11	77.69	0.00	0.00	0.90	11.11	2.242 (1.754)
Joncs	8	0.00	99.38	0.62	0.00	0.00	0.00	2.034 (2.020)
Total	34	21.98	71.77	3.08	0.07	0.15	2.94	1.406 (1.714)
<u>Salvelinus - Semotilus</u>								
Moineaux	5	0.00	96.04	3.96	0.00	0.00	0.00	1.350 (1.601)
Gaspard	2	25.97	56.72	9.37	0.00	7.93	0.00	0.373 (0.309)
Marmotte	2	0.00	93.89	0.62	0.00	6.11	0.00	0.947 (0.032)
Marshall	0							
Longue vue	0							
Total	9	5.77	86.82	4.28	0.00	3.12	0.00	1.099 (1.304)
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>								
Du camp	3	0.00	36.21	0.00	6.86	0.00	56.92	2.498 (1.049)
Vison	5	77.97	22.01	0.00	0.00	0.02	0.00	2.038 (1.669)
French	1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	100.00	1.185
Cutaway	4	26.47	73.53	0.00	0.00	0.00	0.00	4.283 (1.186)
Total	13	38.13	39.45	0.00	1.58	0.01	20.83	2.656 (1.693)

Tableau 13: Pourcentage moyen du poids des proies et poids moyen des contenus stomacaux (± 1 E.T.) des ombles de fontaine de 300 mm et plus (LT), juin 1987.

Lac	N	Pourcentage moyen du poids des proies						Poids \bar{x} (± 1 E.T.)
		Plancton	Benthos	Insectes terrestres	Hirudinae	Autres	Poissons	
<u>Salvelinus - Phoxinus</u>								
Léonard	19	68.30	14.99	0.28	2.88	1.85	11.70	0.694 (0.948)
De la poche	8	25.65	67.65	2.62	0.00	4.08	0.00	0.917 (1.023)
Au sable	15	7.74	78.11	13.44	0.00	0.71	0.00	1.875 (1.916)
Belette	5	48.60	50.60	0.80	0.00	0.00	0.00	0.323 (0.340)
Cerné	1	0.00	60.41	0.00	0.00	39.59	0.00	1.114
De la ferme	0							
Tremble	0							
Bleu	3	0.00	95.41	0.00	0.00	4.59	0.00	1.520 (0.000)
Epervier	9	23.52	69.40	0.00	0.00	7.08	0.00	1.008 (1.081)
Vautour	11	13.91	81.17	0.00	1.31	1.63	1.98	1.684 (1.201)
Romeo	14	9.24	66.06	4.41	0.19	0.98	19.13	2.105 (2.027)
Verso	11	0.52	70.26	0.00	0.00	4.53	24.68	2.034 (1.498)
Total	96	24.60	60.54	3.06	0.75	2.88	8.16	1.393 (1.507)
<u>Salvelinus - Phoxinus - Semotilus</u>								
Du camp	13	46.48	33.59	0.00	7.79	2.89	9.25	1.094 (2.319)
Vison	6	61.32	20.39	3.54	0.00	0.00	14.75	0.640 (0.415)
French	3	41.29	22.52	0.00	0.00	7.31	28.88	1.242 (1.677)
Cutaway	2	67.97	31.21	0.81	0.00	0.00	0.00	0.790 (0.105)
Bourassa	9	83.26	13.94	0.44	0.00	0.09	2.27	0.840 (1.090)
Argent	1	90.80	9.20	0.00	0.00	0.00	0.00	0.424
Total	34	60.94	24.23	0.79	2.98	1.77	2.29	0.922 (1.590)

de niche s'expliquerait par le fait que les mulets à cornes sont plus efficaces que les ombles de fontaine pour trouver une source de nourriture distribuée en taches, en raison de leur comportement de recherche en groupe (Magnan et FitzGerald 1984). De plus, d'un point de vue morphologique le mulet à cornes est mieux adapté que l'omble de fontaine pour s'alimenter de proies benthiques (bouche en position subterminale, prémaxillaire protractile) alors que l'omble de fontaine est mieux adapté que le mulet à cornes pour s'alimenter de zooplancton (bouche en position terminale, structure des branchiténies) (Magnan et FitzGerald 1984). Quant à la présence du ventre rouge du nord dans les lacs à ombles de fontaine, elle n'affecte ni les rendements (Kg/ha), ni l'alimentation des salmonidés (Magnan 1988). L'utilisation des poissons-proies par les ombles de fontaine était à toute fin pratique nulle dans l'association Salvelinus-Semotilus. Par contre, la prédation sur les poissons était plus fréquente dans les associations Salvelinus-Phoxinus (19% des 81 cas étudiés) et Salvelinus-Phoxinus-Semotilus (40% des 47 cas étudiés, le nombre de cas étudiés représentant le nombre de lacs X le nombre de classes de tailles X le nombre de dates d'échantillonnage). Les pourcentages moyens du poids des proies chez les ombles de fontaines > 250 mm étaient en moyenne de 4.46 ± 8.09 dans les lacs de l'association Salvelinus-Phoxinus comparativement à 11.96 ± 21.92 dans les lacs de

l'association Salvelinus-Phoxinus-Semotilus. Ceci expliquerait pourquoi les ombles de fontaine sélectionnent principalement du zoobenthos en allopatrie et pourquoi ils utilisent plus de poissons-proies et de zooplancton lorsqu'ils vivent en sympatrie avec du mulot à cornes.

Variations ontogéniques. L'ensemble des résultats obtenus indiquent que les ombles de fontaine modifient leur alimentation en cours de développement (tableaux 2 à 13). Les individus < 200 mm consommaient principalement du zoobenthos et leur régime alimentaire était complété par du zooplancton ou des insectes terrestres, dans des proportions généralement inférieures à 25 % en poids. À partir de 200 mm, les ombles de fontaines avaient une alimentation plus diversifiée, utilisant le zoobenthos, mais aussi le zooplancton et les insectes terrestres dans des proportions plus importantes. De plus, c'est à partir de cette taille que les poissons-proies commençaient à faire partie de leur régime alimentaire. Ces résultats sont en accord avec ceux de Garman et Nielsen (1982) qui ont observé que les truites brunes, Salmo trutta, devaient atteindre une taille minimum avant de puiser dans les différentes strates de la ressource alimentaire. En bas d'une certaine taille, les individus se concentrent sur quelques types de proies soit en raison de leur morphologie (ouverture de la bouche trop petite; Zaret 1980), d'un manque de vitesse (Garman et Nielsen 1982) ou en

raison de pressions environnementales telles que la compétition intra ou interspécifique ou le risque de prédation (Wanjala et al. 1986, Mittelbach 1986).

La fréquence d'apparition des poissons-proies retrouvés dans les contenus stomacaux des ombles de fontaine augmente en fonction de la taille des individus (Figure 2). Cette relation, qui a été documentée autant en nature qu'en laboratoire (Garman et Nielsen 1982, Campbell 1979), nous permet d'expliquer le faible succès de prédation des ombles de fontaine dans le système étudié. En effet il y avait très peu d'omble de fontaine > 300 mm dans notre échantillon (Figure 3) et c'est justement à partir de cette taille que les succès de prédation étaient les plus élevés (Figure 2). Cette faible représentation des individus > 300 mm s'explique par le fait que les populations étudiées étaient exploitées par la pêche sportive. A quelques exceptions près, nous avons noté que les poissons-proies retrouvés dans les contenus stomacaux des ombles de fontaine étaient des ventres rouges du nord et ce, même dans l'association Salvelinus-Phoxinus-Semotilus. Cette faible prédation sur le mulot à cornes pourrait s'expliquer par la distribution spatiale des individus. Magnan et FitzGerald (1984) ont mis en évidence que les petits mulots à cornes (i.e. < 80 mm) qui sont les plus susceptibles à la prédation, se retrouvent dans le couvert créé par la végétation au bord des lacs à

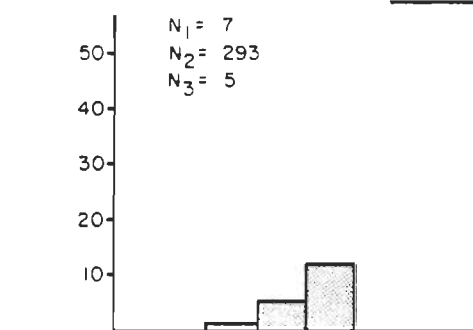
Figure 2

Fréquence d'apparition des poissons-proies dans les contenus stomacaux des ombles de fontaines en fonction de la taille, dans les trois associations de poissons étudiées en 1986 et 1987. N_1 indique la fréquence d'apparition des poissons-proies dans les contenus stomacaux, N_2 , le nombre de contenus stomacaux analysés et N_3 , le nombre de lacs étudiés.

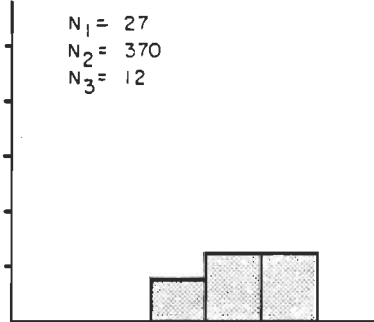
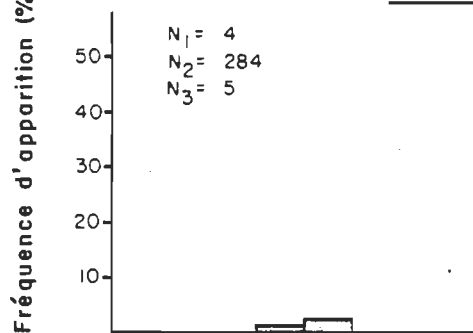
1986

1987

Salvelinus — Semotilus



Salvelinus — Phoxinus



Salvelinus — Phoxinus — Semotilus

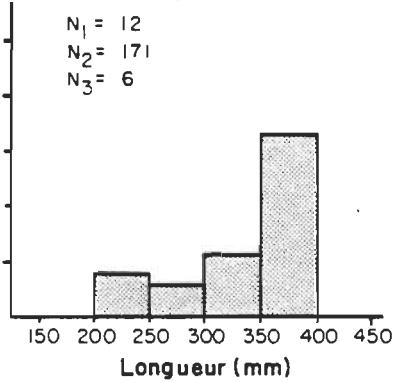
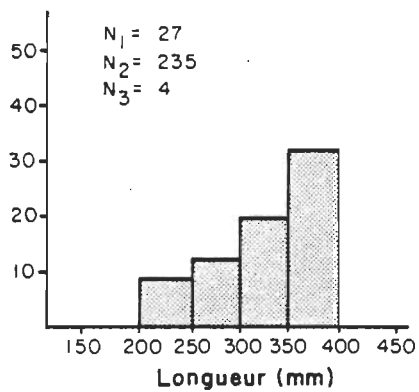
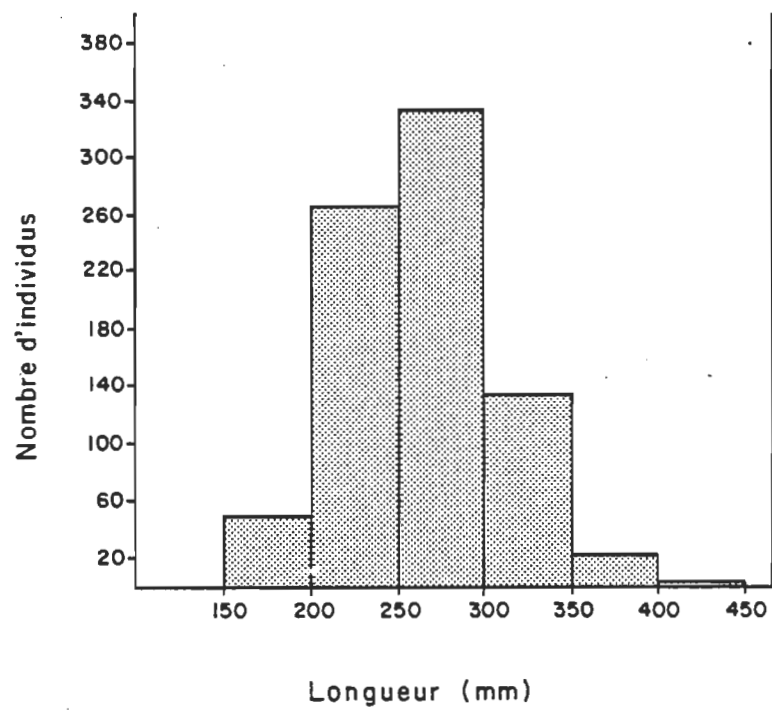


Figure 3

Distribution des fréquences de tailles des ombles de fontaine capturés par la pêche sportive, pour l'ensemble des lacs étudiés.



des profondeurs inférieures ou égales à 0.5 m. Les ventres rouges du nord seraient plus vulnérables que les mulets à cornes en raison des migrations nycthémerales qu'ils effectuent entre la zone littorale (le jour) et la zone pélagique (la nuit) (Naud et Magnan 1988, Proulx et Magnan en préparation).

Variations inter-lacs. Nous avons observé que le comportement piscivore de l'omble de fontaine était très variable d'un lac à l'autre (tableaux 5 à 13). Cependant, il est apparu que la prédation de l'omble de fontaine sur les poissons-proies était très régulière sur un certain groupe de lacs (i.e. aux trois dates d'échantillonnage), alors qu'elle était presque toujours absente dans les autres plans d'eau. Il s'agit plus particulièrement des lacs Belette, Du Camp, French, Romeo et Verso (Tableaux 5 à 13). Ces résultats suggèrent que certains paramètres de l'habitat, propre à ces lacs, seraient déterminants dans le comportement piscivore de l'omble de fontaine. La superficie, qui était le seul paramètre dont nous disposions pour l'ensemble des lacs, n'était pas en corrélation avec ce phénomène. Par contre, bien que cela n'ait pas été spécifiquement quantifié, les lacs énumérés ci-haut avaient tous en commun des habitats permettant à l'omble de fontaine de prendre refuge ou de se camoufler dans la zone littorale (i.e. tapis de végétation flottante, arbres submergés; P.

East, observations personnelles). Il serait donc possible que de tels habitats permettent à l'omble de fontaine d'adopter une stratégie de chasse à l'affût et ainsi, d'augmenter son succès de prédation sur les poissons-proies.

Expériences en laboratoire.

Effet de la taille du prédateur et de la taille des proies disponibles. Les petits ombles de fontaine (<250 mm) attaquaient significativement plus souvent les petits mulets à cornes (< 60 mm) que les moyens (80 - 100 mm) ou les grands (> 130 mm) ($p < 0.05$; tableau 14). De plus, seul les petits mulets à cornes (< 60 mm) ont été capturés par les petits ombles de fontaine (<250 mm) lors des expériences. Par contre, nous n'avons observé aucune différence significative tant au niveau du nombre d'attaque qu'au niveau du nombre de captures et du succès de prédation entre les trois classes de tailles de poissons-proies chez les grands ombles de fontaines (>250 mm ; tableau 14). Cependant les résultats suggèrent que les grandes proies (> 130 mm) nécessitaient un temps de manipulation plus grand que les moyennes (80 - 100 mm) ou les petites (< 60 mm). Ce résultat est en accord avec ceux de Hoyle et Keast (1987), Bannon et Ringler (1986) et Werner (1974), qui ont déterminé

Tableau 14: Prédation de l'omble de fontaine sur le sulet à cornes. Nombre d'attaques, nombre de capture, succès de prédation et temps de manipulation moyen \pm E.T.

	Salvelinus (< 250 mm)			Salvelinus (> 250 mm)		
	Semotilus (<60 mm)	Semotilus (80-100)	Semotilus (>130 mm)	Semotilus (<60 mm)	Semotilus (80-100)	Semotilus (>130 mm)
Nb d'expériences	20			12		
Nb d'attaques	13.95a ± 11.54	5.30b ± 4.61	1.60b ± 2.50	10.46a ± 9.52	6.00a ± 6.81	4.92a ± 4.79
Nb captures	0.64 ± 0.79	-----	-----	0.54a ± 0.78	0.17a ± 0.39	0.25a ± 0.45
Succès de prédation ⁽¹⁾	0.090 ± 0.158	-----	-----	0.036a ± 0.058	0.045a ± 0.144	0.153a ± 0.313
Temps de manipulation (min.)						
1ère proie	0.762 ± 0.585 (8) ⁽³⁾	-----	-----	0.126 ± 0.064 (5)	0.620 (1)	4.803 ⁽²⁾ ± 3.004 (3)
2ième proie	2.320 ± 0.021 (2)	-----	-----	-----	1.631 (1)	-----
Total ⁽⁴⁾	0.898 ± 0.853 (10)	-----	-----	0.126 ± 0.064 (5)	1.125 ± 0.714 (2)	4.803 ± 3.004 (3)

Note: Les moyennes accompagnées d'une lettre identique ne sont pas significativement différents, tel que déterminé par une ANOVA suivie d'un test de comparaison multiple de Student-Newman-Keuls (Sokal et Rohlf 1981).

(1) Nb de captures/Nb d'attaques.

(2) Indique que la taille de l'échantillon était trop faible pour effectuer des analyses statistiques.

(3) Représente la taille de l'échantillon

(4) Représente le temps de manipulation moyen de l'ensemble des proies capturées par un prédateur dans une expérience.

que chez l'achigan à petite bouche (Micropterus dolomieu) et l'achigan à grande bouche (Micropterus salmoides) le temps de manipulation augmentait rapidement en fonction de la taille de la proie. Cette plus longue période de manipulation des proies chez les grands ombles de fontaines est due, en majeure partie, à la grande taille des proies ingérées. Il apparaît donc plus rentable en terme de coûts-bénéfices, pour les petits ombles de fontaine d'attaquer de petites proies (< 60 mm) en raison de leur incapacité de capturer les proies de tailles moyennes (80-100 mm) ou grandes (> 130 mm). Pour ce qui est des grands ombles de fontaine l'énergie investie dans la poursuite des proies est comparable, quel que soit le type de proie attaqué. Il serait donc plus rentable pour ces prédateurs en terme de coûts-bénéfices, de se concentrer sur les proies de taille moyenne (80-100 mm) puisque leur temps de manipulation est comparable à celui des petites proies (< 60 mm) mais inférieur à celui des plus grandes (> 130 mm). Dans le même contexte, Schramm et Zale (1985) ont démontré qu'il est plus profitable pour l'achigan à petite bouche de capturer des proies de tailles plus petites que la taille maximale ingérable, dans le but d'optimiser les rapports coûts-bénéfices. Durant ces expériences, les petits ombles de fontaine (< 250 mm) ont passé significativement plus de temps au repos que les grands (> 250 mm) ($p < 0.05$), tout en passant autant de temps à nager, attaquer et à manipuler les proies (tableau 15).

Effet du type de proies disponibles. Nous n'avons observé aucune différence significative dans le temps de manipulation des deux types de proies disponibles, soit le ventre rouge du nord et le mulot à cornes, chez les deux classes de tailles d'ombles de fontaine (tableau 16). Cependant, il existait une préférence significative pour le ventre rouge du nord tant au niveau du nombre d'attaques, que du nombre de captures et du succès de prédation chez les deux classe de tailles d'ombles de fontaine (tableau 16). Ces résultats suggèrent donc que le ventre rouge du nord est une proie à la fois plus sélectionnée (nombre d'attaques) et plus vulnérable (nombre de capture) que le mulot à cornes et ce, quelle que soit la taille du prédateur. Cette interprétation est en accord avec les résultats obtenus en nature où la très grande majorité des poissons proies ingérés était des ventres rouges du nord. La plus grande vulnérabilité des ventres rouges du nord en comparaison avec les mulots à cornes serait probablement due à leurs vitesse de réaction face au prédateur plus lente que celle des mulots à cornes (P. East observation personnelle). Enfin, nous n'avons observé aucune différence significative dans le temps moyen passé au repos, à la nage, à attaquer et à manipuler des proies entre les petits et les grands ombles de fontaines (tableau 15).

Tableau 15: Comportement de l'omble de fontaine dans les expériences effectuées sur la prédation. Pourcentages moyens \pm 1 E.T. entre parenthèses de temps passé à chacun des comportements.

Comportement	Salvelinus (<250 mm)	Salvelinus (>250 mm)
Sélection de la taille des proies (n=32)		
Nb	20	12
Repos	56.6a (23.0)	32.0b (26.4)
Nage	28.8a (20.8)	37.0a (21.7)
Attaques	10.1a (7.7)	16.6a (17.0)
Manipulation	4.5a (8.3)	14.4a (24.6)
Sélection du type de proies (n=50)		
Nb	25	25
Repos	66.8a (23.7)	64.7a (21.3)
Nage	23.2a (18.4)	20.3a (18.8)
Attaques	5.7a (4.7)	9.7a (7.1)
Manipulation	4.3a (4.4)	5.3a (6.3)

Note: Les moyennes accompagnées d'une lettre identique ne sont pas significativement différentes, tel que déterminé par un test de t.

Tableau 16: Prédation de l'omble de fontaine sur le mulet à cornes et le ventre rouge du nord. Nombre d'attaques, nombre de captures, succès de prédation et temps de manipulation moyen \pm 1 E.T.

	Salvelinus (<250 mm)		Salvelinus (>250 mm)	
	Phoxinus	Seemotilus	Phoxinus	Seemotilus
Nb d'expériences	25		25	
Nb d'attaques	10.37a ± 3.94	5.05b ± 3.18	10.76a ± 5.47	7.50b ± 4.75
Nb captures	2.02a ± 0.71	0.31b ± 0.47	2.05a ± 1.07	0.69b ± 0.78
Succès de prédation ⁽¹⁾	0.243a ± 0.203	0.046b ± 0.067	0.225a ± 0.178	0.078b ± 0.097
Temps de manipulation (min.)				
1ère proie	0.103 ⁽²⁾ ± 0.075 (24) ⁽³⁾	0.193 ⁽²⁾ ± 0.170 (6)	0.070 ± 0.053 (22)	0.148 ± 0.106 (13)
2ième proie	0.431 ⁽²⁾ ± 0.403 (13)	----- ----- (0)	0.289 ⁽²⁾ ± 0.356 (15)	1.153 ⁽²⁾ ± 0.705 (3)
total ⁽⁴⁾	0.237a ± 0.316 (37)	0.193a ± 0.170 (6)	0.182a ± 0.244 (37)	0.336a ± 0.489 (16)

Note: Les moyennes accompagnées d'une lettre identique ne sont pas significativement différentes, tel que déterminé par une ANOVA suivie d'un test de comparaison multiple de Student-Newman-Keuls (Sokal et Rohlf 1981).

(1) Nb de captures/Nb d'attaques.

(2) Indique que la taille de l'échantillon était trop faible pour effectuer des analyses statistiques.

(3) Représente la taille de l'échantillon

(4) Représente le temps de manipulation moyen de l'ensemble des proies capturées par un prédateur dans une expérience.

Effet de la présence d'un refuge sur le succès de prédation de l'omble de fontaine. Le nombre d'attaques, le nombre de captures et le succès de prédation étaient significativement inférieurs en présence d'un refuge, quel que soit la taille du prédateur ($p < 0.05$) (tableau 17). Ces résultats sont en accord avec ceux de Hecks et Thoman (1981) qui ont observé qu'en présence d'un couvert dense d'herbes artificielles, le fondule barré, Fundulus diaphanus avait un succès de prédation plus faible sur des crevettes, comparativement à la chasse en eau libre. Nous avons observé que dès la mise en place des poissons-proies dans l'arène expérimentale, tous les individus allaient se réfugier dans les tiges de Cassandra et ce, même en l'absence d'un prédateur. Fraser (1983) a observé le même type de comportement chez le mulot à cornes; les individus effectuaient une recherche active de refuge pour contrer une éventuelle prédation de la part de congénaires de grande taille.

Il n'y avait pas de différence significative dans le temps de manipulation des proies avec ou sans couvert chez les petits ombles de fontaine. Quand il y avait présence de couvert, les ombles de fontaine (< et > à 250 mm) n'ont jamais capturé plus de deux proies pendant les dix (10) minutes d'expérimentation. Cependant, en absence de couvert, les ombles (< et > à 250 mm) capturaient en général deux fois plus de proies, augmentant ainsi le temps de manipulation à chacune des proies additionnelles (tableau

Tableau 17: Effet de la présence de refuge (tiges de *Cassandra calyculata*) sur le succès de prédation de l'omble de fontaine. Nombre d'attaques, nombre de captures, succès de prédation et temps de manipulation moyens \pm 1 E.T.

	Salvelinus (<250 mm)		Salvelinus (>250 mm)	
	Avec couvert	Sans couvert	Avec couvert	Sans couvert
Nb d'expériences	25	25	25	25
Nb d'attaques	6.80a ± 4.10	20.32b ± 12.46	7.92a ± 5.82	25.12b ± 11.12
Nb captures	0.56a ± 0.71	2.32b ± 1.31	0.68a ± 0.64	3.68b ± 2.13
Succès de prédation ⁽¹⁾	0.072a ± 0.094	0.128b ± 0.065	0.084a ± 0.085	0.164b ± 0.088
Durée de nage (min.)	2.74a ± 1.57	2.90a ± 1.52	2.60a ± 0.98	3.63b ± 1.88
Durée de repos (min.)	6.94a ± 1.59	5.86b ± 2.06	7.09a ± 1.14	5.02b ± 2.03
Temps de manipulation (min.)				
1ère proie	0.121 ± 0.083 (12) ⁽³⁾	0.093 ± 0.074 (24)	0.054 ± 0.042 (14)	0.057 ± 0.050 (25)
2ième proie	0.440 ⁽²⁾ (1)	0.383 ⁽²⁾ ± 0.491 (17)	0.106 ⁽²⁾ ± 0.042 (3)	0.155 ⁽²⁾ ± 0.197 (21)
Total ⁽⁴⁾	0.205a ± 0.248 (13)	0.302a ± 0.379 (41)	0.063a ± 0.045 (17)	0.139b ± 0.150 (46)

Note: Les moyennes accompagnées d'une lettre identique ne sont pas significativement différentes, tel que déterminé par une ANOVA suivie d'un test de comparaison multiple de Student-Newman-Keuls (Sokal et Rohlf 1981).

(1) Nb de captures/Nb d'attaques.

(2) Indique que la taille de l'échantillon était trop faible pour effectuer des analyses statistiques.

(3) Représente la taille de l'échantillon

(4) Représente le temps de manipulation moyen de l'ensemble des proies capturées par un prédateur dans une expérience.

17). Au niveau du temps alloué à chacun des comportements, nous avons observé encore ici l'effet du couvert, tant chez les grands ombles (> 250 mm) que chez les petits (< 250 mm). Les individus passaient significativement plus de temps au repos lorsqu'il y avait présence d'un couvert. Le temps passé à l'attaque était également beaucoup plus court en présence de couvert. On peut noter enfin que lorsque les proies avaient la possibilité de se réfugier dans le couvert, les ombles de fontaine adoptaient un comportement de chasse à l'affût quelle que soit leur taille. Dans cette situation, les individus se tenaient au repos et ne faisaient que de brèves attaques sur les poissons qui quittaient le couvert occasionnellement. En l'absence de couvert, on assistait à un tout autre comportement. Les ombles de fontaine optaient pour le type de chasse " en maraude", nageant presque continuellement et faisant des attaques qui brisaient la cohésion des bancs formés par les poissons-proies. Cette observation va de pair avec les résultats de Grant et Noakes (1987) qui ont noté qu'un même individu pouvait modifier sa stratégie de chasse dépendant des conditions du milieu, chez les jeunes ombles de fontaine de l'année.

4. DISCUSSION GENERALE

L'analyse des contenus stomacaux ainsi que les expériences en laboratoire suggèrent que l'omble de fontaine peut effectuer une prédation non-négligeable sur des poissons-proies comme le ventre rouge du nord. Ces mêmes résultats suggèrent cependant que le succès de cette prédation est déterminé par certains facteurs biotiques et abiotiques. D'abord, nous avons observé que le succès de la prédation augmente en fonction de la taille du prédateur. En effet, les ombles de fontaine commençaient à s'alimenter de poissons à partir de 200 mm et les quantités consommées étaient plus importantes chez les individus de tailles supérieures à 300 mm (Figure 2). Un deuxième facteur biotique qui semble impliqué dans le succès de prédation de l'omble de fontaine sur les poissons-proies est la composition de la communauté de poissons. En effet, nous avons observé que la fréquence de prédation était la plus élevée dans l'association Salvelinus-Phoxinus-Semotilus (Figure 2). La plus grande fréquence de prédation observée dans les lacs de l'association Salvelinus-Phoxinus-Semotilus pourrait s'expliquer par le déplacement de niche des ombles de fontaine du zoobenthos au zooplancton lorsqu'ils sont retrouvés en sympatrie avec du mulot à cornes. Dans ces conditions, il est possible que les poissons-proies soient plus profitables, en terme de coûts-bénéfices,

comparativement à ce qu'ils représentent lorsque l'omble de fontaine peut s'alimenter de zoobenthos. Cette hypothèse suppose que la valeur énergétique des différents groupes de proies s'établit comme suit pour l'omble de fontaine: organismes benthiques > poissons-proies > zooplancton.

Un premier facteur abiotique qui est de toute évidence impliqué dans le succès de prédation de l'omble de fontaine, est la présence de refuge pour les poissons-proies. En effet, les expériences en laboratoire ont démontré qu'en présence de couvert, le succès de prédation de l'omble de fontaine était presque nul et ce, indépendamment de la taille du prédateur (Tableau 17). Le ventre rouge du nord aurait donc avantage à utiliser ce genre de refuge de façon à réduire au minimum les risques de prédation par l'omble de fontaine. Une étude de Naud et Magnan (1988) a mis en évidence que le ventre rouge du nord utilise effectivement de tels refuges en nature. Ces auteurs ont observé que les ventres rouges du nord nagent en banc dans la zone littorale durant le jour, migrent dans la zone pélagique au coucher du soleil, où les bancs se dispersent, et retournent ensuite à la zone littorale au lever du soleil. Les résultats de cette étude indiquent que les migrations nycthémerales vers la zone pélagique la nuit permettent aux individus d'augmenter leur efficacité alimentaire sur le zooplancton tout en diminuant le risque de prédation par l'omble de fontaine, un prédateur visuel.

De plus, les ventres rouges du nord ont montré une préférence significative pour un habitat à couvert dense (de type Cassandra calyculata) comparativement à l'habitat à couvert faible, dans la zone littorale le jour. Ce dernier résultat suggère que ce comportement leur confère une protection contre l'omble de fontaine.

Enfin, il semble que d'autres paramètres abiotiques interviennent dans le succès de prédation de l'omble de fontaine sur les poissons-proies. Nous avons observé une très grande variabilité dans le comportement piscivore des ombles de fontaine selon les lacs étudiés, même lorsque la structure des populations était semblable. Par contre, le taux de prédation dans un lac donné était relativement constant d'une période d'échantillonnage à l'autre. Certains paramètres de l'habitat propres à ces lacs seraient donc déterminants dans le comportement piscivore de l'omble de fontaine. Bien que nous n'ayons pas spécifiquement quantifié l'habitat de la zone littorale des lacs étudiés, nous avons observé que tous les lacs où l'on retrouvait une prédation régulière dans le temps avaient des habitats permettant à l'omble de fontaine de se camoufler et possiblement d'adopter un comportement de chasse à l'affût. Speirs (1974) a observé une relation entre la superficie de lacs étudiés et le taux de prédation chez l'omble de fontaine. Les lacs possédant une zone pélagique importante, pouvaient maintenir des populations de poissons-proies

zooplanctivores plus importantes et dans ces cas, les ombles de fontaine devenaient piscivores. Cependant, la présente étude n'a révélé aucun lien entre la superficie du lac et le taux de prédation. Il apparaît donc que l'habitat joue un rôle clef dans le comportement alimentaire de l'omble de fontaine. Les mécanismes sous-jacents à ce phénomène ne sont pas encore clairs et des études plus approfondies seraient nécessaires.

La prédation de l'omble de fontaine sur les poissons-proies a été somme toute assez faible (environ 10 % des contenus stomacaux) dans les lacs étudiés. De plus, les grands ombles de fontaine (i.e. les plus susceptibles d'effectuer une prédation efficace) étaient rares dans ces lacs puisqu'il s'agissait de populations exploitées par la pêche sportive. Dans ces populations, les ombles de fontaine sont souvent récoltés avant d'atteindre une taille les rendant susceptibles à la piscivorerie. Donc, compte tenu des résultats obtenus tant sur le terrain qu'en laboratoire, nous croyons qu'il est peu probable qu'une stratégie d'exploitation permettant l'atteinte d'une grande taille des ombles de fontaine pourrait permettre de renverser la relation de compétition existante entre les cyprins et l'omble de fontaine en une relation de prédation. En effet, outre la taille des prédateurs, il serait difficile d'intervenir à une grande échelle sur les facteurs de l'habitat qui semblent impliqués dans le comportement

piscivore de l'omble de fontaine.

5. REFERENCES

- Allan, D. J. 1981. Determinants of diet of brook trout, Salvelinus fontinalis, in a mountain stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 184-192.
- Andrews, P. S. 1973. Trout pond management investigations. Dept. Natl. Resources. Job final report. Project No: F-16-R. Maine.
- Bannon, E. and N. H. Ringler. 1986. Optimal prey size for stream resident brown trout (Salmo trutta): tests of predictive models. Can. J. Zool. 64:704-713.
- Campbell, R. N. 1979. Ferox trout, Salmo trutta L., and arctic charr, Salvelinus alpinus L., in Scottish lochs. J. Fish. Biol. 14: 1- 29.
- Cerri, R. D. 1983. The effect of light intensity on predator and prey behaviour in cyprinid fish: factors that influence prey risk. Anim. Behav. 31: 736-742.
- Davison, W. and G. Goldspink. 1977. The effect of prolonged exercise on the lateral musculature of the brown trout, Salmo trutta. J. Exp. Biol. 70: 1-12.
- Dill, L. M. 1987. Animal decision and its ecological consequences: the future of aquatic ecology and behaviour. Can. J. Zool. 65(4):803-811.
- East, P. and P. Magnan. 1987. Effect of locomotor activity on the growth of brook charr, Salvelinus fontinalis Mitchill. Can. J. Zool. 65(4):843-846.

- Elliot, J.M. 1972. Rates of gastric evacuation in Brown trout, Salmo trutta. Freshwater Biol. 2: 1-18.
- Fraser, D. G. 1983. An experimental investigation of refuging behaviour in a minnow. Can. J. Zool. 61(3):666-672.
- Fraser, J.M. 1981. Comparative survival and growth of planted wild, hybrid and domestic strains of brook trout, Salvelinus fontinalis, in Ontario lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1672-1684.
- Garman, G. C. and L. A. Nielsen. 1982. Piscivory by stocked brown trout, Salmo trutta, and its impact on the nongame fish community of Bottom creek, Virginia. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 862-869.
- Grant, J. W. A. and D. L. G. Noakes. 1987. Movers and stayers: foraging tactics of the young of the year brook charr, Salvelinus fontinalis. J. of Anim. Ecol. 56:1001-1013.
- Hackney, P. A. 1979. Influence of piscivorous fish on fish community structure of ponds. p. 111-121. in Predator-prey systems in fisheries management. R.H. Stroud and H. Clepper (eds). Sport fishing Inst. Washington. D. C.
- Hamilton, J. G. and P. M. Powles. 1983. Fish predation and other distinctive features in the diet of Nogies creek, Ontario, Largemouth bass, Micropterus salmoides. Can. Field Naturalist. 97: 47-56.

- Hecks, K. L. Jr. and T. A. Thoman. 1981. Experiments on predator-prey interactions in vegetated aquatic habitats. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 53: 125-134.
- Hoyle J. A. and A. Keast. 1987. The effect of prey morphology and size on handling time in a piscivore, the large mouth bass (Micropterus salmoides). Can. J. Zool. 65:1972-1977.
- Hyslop, E. J. 1980. Stomach contents analysis, a review of methods and their applications. J. fish Biol. 17: 411-429.
- Johannes, R.E. and P.A. Larkin. 1961. Competition for food between red shiners' (Richardsonius balteatus) and rainbow trout (Salmo gairdneri) in two British Columbia lakes. J. Fish. Res. Board Can. 18:203-220.
- Jenkins, R.M. 1979. Predator-prey relations in reservoirs. p. 123-134. in Predator-prey system in fisheries management. R.H. Stroud and H.Clepper (eds). Sport Fishing Institute, Washington. D. C.
- Jude, D. J. and F. J. Tesar. 1985. Recent changes in the inshore forage fish of lake Michigan. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1154-1157.
- Keast, A. 1979. Patterns of predation in generalist feeders. p. 243-255. in Predator-prey system in fisheries management. R. H. Stroud and H. Clepper (eds). Sport Fishing Institute, Washinton.D.C.

- Larkin, P. A. 1979. Predator-prey relations in fishes: an overview of the theory. p. 13-22. in Predator-prey system in fisheries management. R. H. Stroud and H. Clepper (eds). Sport Fishing Institute. Washington. D. C.
- Lien, L. 1981. Biology of the minnow, Phoxinus phoxinus, and its interaction with brown trout, Salmo trutta, in Ovre Hiemdalsvatn, Norway. Holartic Ecol. 4: 191-200.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, Salvelinus fontinalis, and non-salmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. Can J. Fish. Aquat. Sci. 45(6):999-1009.
- Magnan, P. 1984. Partage des ressources entre l'omble de fontaine, Salvelinus fontinalis Mitchill, et le mulet à cornes, Semotilus atromaculatus Mitchill. Thèse de Doctorat, Université Laval, Québec, Canada. 110p.
- Magnan, P. 1982. Variation mensuelle de la physico-chimie de 22 lacs du parc National de la Mauricie. Environnement Canada, Direction générale des eaux intérieures, Région du Québec. 39 p.
- Magnan, P. and G. J. FitzGerald. 1982. Resource partitioning between brook trout Salvelinus fontinalis Mitchill and creek chub Semotilus atromaculatus Mitchill in selected oligotrophic lakes of southern Québec. Can. J. Zool. 60:1612-1617.

- Magnan, P. and G. J. FitzGerald. 1984a. Mechanisms responsible for the niche shift of brook charr, Salvelinus fontinalis Mitchill, when living sympatrically with creek chub, Semotilus atromaculatus Mitchill. Can. J. Zool. 62:1548-1555.
- Magnan, P. and G.J. FitzGerald. 1984b. Ontogenetic changes in diel activity, food habits and spatial distribution of juvenile and adult creek chub, Semotilus atromacualtus. Env. Biol. Fish. 2(4):301-307.
- Martin, N.V. 1966. The significance of food habits in the biology, exploitation, and management of Algonquin Park, Ontario, lake trout. Trans. Am. Fish. Soc. 95: 415-422.
- Mittelbach, G. G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. Ecology 62: 1370-1386.
- Mittelbach, G. G. 1986. Predator-mediated habitat use: some consequences for species interactions. Env. Biol. Fish. 16(1-3):159-169.
- Murdoch, W. W. 1969. Switching in general predators: experiments on predator specificity and stability of prey population. Ecol. Monog. 39: 335-354.
- Naud, M. and P. Magnan. 1987. Diel inshore-offshore migrations in northern redbelly dace, Phoxinus eos (Cope). Can. J. Zool. 66:1244-1253.

- Popova, O. A. and A. N. Severtzov. 1978. The role of predacious fish in ecosystems. p 215-249. In Ecology of freshwater fish production. S. D. Gerking (ed.). Halsted Press Publisher. New-York.
- Ringler, N. H. 1982. Variation in foraging tactics of fishes. p 159-171. in Predators and prey in fishes. D.L.G. Noakes et al. (eds). W. Junk Publishers. The Hague.
- Ringler, N. H. 1985. Individual and temporal variation in prey switching by brown trout, Salmo trutta. Copeia 4: 918-926.
- Schramm, H. L. Jr. and A. V. Zale. 1985. Effects of cover and prey size on preferences of juvenile largemouth bass for blue tilapias and bluegills in tanks. Trans. Am. Fish. Soc. 114:725-731.
- Scott, W. B. and E. J. Crossman. 1974. Poissons d'eau douce du Canada. Office des recherches sur les pêcheries du Canada. Bull. 184. 1226 pp.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf. 1981. Biometry. 2nd ed. W. H. Freeman and Co., San Fransisco. 859 pp.
- Speirs, G. D. 1974. Food habits of landlocked salmon and brook trout in a Maine lake after introduction of landlocked alewives. Trans. Amer. Fish. Soc. 2: 396-399.

- Stein, R. A. 1979. Behavioral response of prey to fish predators. p. 343-353. in Predator-prey systems in fisheries management. R. H. Stroud and H. Clepper (eds). Sport Fishing Institute. Washington, D. C.
- Tremblay, S. and P. Magnan. 1988. Dynamic of interactions between two distantly related species; brook charr (Salvelinus fontinalis) and white sucker (Catostomus commersoni). Oecologia (soumis pour publication).
- Varley, M. E. 1967. British freshwater fishes. London: Fishing news (books) LTD.
- Walsh, G. et G. J. FitzGerald. 1984. Biais inhérents à l'analyse de l'alimentation des poissons. Cas de trois espèces d'épinoches (Gasterosteidae). Naturaliste Can. 111:193-202.
- Walters, C. J., E. Krause, W.E. Neil et T. G. Northcote. 1987. Equilibrium models for seasonal dynamics of plankton biomass in four oligotrophic lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44:1002-1017.
- Wanjala, B. S., J. C. Tash, W. J. Matter and C. D. Ziebell. 1986. Food and habitat use by different sizes of largemouth bass (Micropterus salmoides) in Alamo Lake, Arizona. J. Freshwater Ecol. 3(3):359-369.
- Ware, D. M. 1971. Predation by rainbow trout, Salmo gairdneri: the effect of experience. J. Fish. Res. Bd. Can. 28: 1847-1852.

- Werner, E.E. 1986. Species interactions in fresh water communities. p 344-358. In Community ecology. J. Diamond and T. J. Case (eds). Harper and Row, Publishers. New- York.
- Werner, E.E. 1977. Species packing and niche complementarity in three sunfishes. Amer. Nat. 111:553-578.
- Werner, E.E. 1974. The fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and some implications. J. Fish. Res. Bd. Can. 31: 1531-1536.
- Zaret, T. M. 1979. Predation in fresh water communities. p. 135-143. In Predator-prey systems in fisheries management. R. H. Stroud and H. Clepper (eds). Sport Fishing Institute. Washington. D.C.
- Zaret, T. M. 1980. Predation and fresh water communities. Yale University Press, New Haven, C. T. 187pp.