

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

SERGE TREMBLAY

IMPACT DU MEUNIER NOIR (Catostomus commersoni Lacépède) SUR
LES POPULATIONS D'OMBLES DE FONTAINE (Salvelinus fontinalis
Mitchill): DYNAMIQUE DES INTERACTIONS ENTRE DEUX ESPECES
TAXINOMIQUEMENT DISTANTES

AOUT 1987

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

Nous avons déterminé de quelle façon le meunier noir (Catostomus commersoni Lacépède) et l'omble de fontaine (Salvelinus fontinalis Mitchell) se partagent les ressources dans un système simple à deux espèces. Pour ce faire, nous avons comparé l'alimentation et la distribution spatiale d'une population allopatrique d'ombles de fontaine avec une autre vivant en sympatrie avec le meunier noir, chez deux classes de tailles soit <20 cm et ≥20 cm (longueur totale).

Nos résultats indiquent que la présence du meunier noir entraîne un déplacement de niche alimentaire et spatiale des ombles de fontaine, en particulier dans les périodes où la ressource atteint des seuils minimums en juillet et août. En mai et juin, les petits ombles de fontaine sympatriques et allopatriques (<20 cm) fréquentaient la zone littorale et consommaient principalement des organismes benthiques. Par contre, en juillet et août, les ombles de fontaine sympatriques (<20 cm) étaient exclusivement retrouvés en zone pélagique et consommaient principalement du zooplancton, comparativement aux ombles de fontaine allopatriques (<20 cm) qui étaient plus nombreux en zone littorale et qui s'alimentaient en majeur partie de zoobenthos. De mai à août, les grands ombles de fontaine allopatriques (≥20 cm) étaient généralement retrouvés en zone littorale et

consommaient principalement des organismes benthiques alors que les grands ombles de fontaine sympatriques (≥ 20 cm) étaient aussi retrouvés en zone pélagique mais consommaient principalement du zooplancton, et plus particulièrement en juillet et août. Les meuniers noirs des deux classes de tailles (<20 cm et ≥ 20 cm) étaient généralement retrouvés en zone littorale et s'alimentaient principalement de zoobenthos. Ces résultats suggèrent donc que la nature des interactions entre ces espèces varie en fonction de la taille des individus et aussi en fonction de l'abondance de la ressource benthique. Nous avons observé que les meuniers noirs consommaient les proies benthiques selon un patron de tailles similaire à celui retrouvé dans la ressource (i.e. 10^{-5} à $10^{-1}g$, poids sec) comparativement aux ombles de fontaine, qui sélectionnaient des proies généralement supérieures à $10^{-3.5}g$ (poids sec). Ce comportement du meunier noir laisse très peu de place aux ombles de fontaine pour un refuge compétitif sur l'axe taille des proies. L'effet le plus marqué de la présence du meunier noir est une réduction importante des prises par unité d'effort des ombles de fontaine.

REMERCIEMENTS

J'exprime mes remerciements envers Monsieur Pierre Magnan Ph. D., directeur du mémoire, dont les conseils avisés ont su m'inculquer la rigueur scientifique et ont permis entre autre de réaliser mon mémoire dans les délais prévus ce dont je lui suis dès plus reconnaissant. Dès le début, la confiance placée en moi a été des plus appréciée compte tenu de l'expérience que je devais acquérir.

Je tiens à remercier Messieurs Marc Naud B.Sc., Pierre East B.Sc. et Marc Bouchard B.Sc., pour leur aide technique inestimable sans qui, cette étude n'aurait pu être réalisée.

Ma reconnaissance va à Madame Lise Gauthier M.Sc., Messieurs Bernard Robert B.Sc. et René Jutras Jr. B.Sc. qui m'ont permis de résoudre de nombreux et tortueux problèmes informatiques.

Je remercie mes collègues du département de chimie-biologie dont les contributions à ce travail ont été des plus appréciées, soit Messieurs Antoine Aubin Ph.D., Raymond Leclair Ph.D., Jean-Louis Benoit, technicien, et Madame Michèle Lapointe M.Sc..

J'exprime ma reconnaissance envers le Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec qui a mis à ma disposition le matériel nécessaire pour la réalisation de

cette étude, sans oublier mon séjour rendu dès plus agréable au camp Savard de la réserve Mastigouche. Egalelement, je tiens à remercier le Fonds F.C.A.R. (Gouvernement du Québec) et l'Université du Québec à Trois-Rivières pour l'attribution de bourses d'études très appréciées. Cette étude a été subventionnée par le Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec.

Enfin, j'exprime toute ma reconnaissance et profonde gratitude envers Madame Sylvie Gagné qui m'a épaulé et encouragé durant la réalisation de ce mémoire.

TABLE DES MATIERES

	Page
RESUME.....	ii
REMERCIEMENTS.....	iv
TABLES DES MATIERES.....	vi
LISTE DES TABLEAUX.....	viii
LISTE DES FIGURES.....	x
INTRODUCTION.....	1
Théorie de la compétition interspécifique....	1
Approches utilisées pour étudier la compétition interspécifique.....	6
PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS DE L'ETUDE.....	11
CHAPITRES	
1. MATERIEL ET METHODES.....	14
Site de l'étude.....	14
Distribution spatiale.....	15
Alimentation.....	17
Ressources alimentaires disponibles.....	19
2. RESULTATS.....	22
Distribution horizontale.....	22
i) Petits individus (<20 cm).....	22

ii) Grands individus (≥ 20 cm).....	25
Distribution verticale.....	28
i) Petits individus (< 20 cm).....	28
ii) Grands individus (≥ 20 cm).....	28
Alimentation.....	30
i) Petits individus (< 20 cm).....	30
ii) Grands individus (> 20 cm).....	37
iii) Recouvrement alimentaire.....	38
Ressources alimentaires benthiques disponibles	40
3. DISCUSSION.....	43
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES.....	51

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAUX	Page
1. Comparaison de la distribution spatiale des populations étudiées entre les zones littorale et pélagique à l'aide d'un test de G (omble de fontaine allopatriques: lac Vautour; omble de fontaine et meuniers noirs sympatriques: lac Sauterelle); mai à août 1985.....	24
2. Comparaison de la distribution verticale des populations étudiées dans la zone littorale (2m) et dans la zone pélagique (4m) à l'aide d'un test de G (omble de fontaine allopatriques: lac Vautour; omble de fontaine et meuniers noirs sympatriques: lac Sauterelle); mai à août 1985.....	29
3. Fréquences numériques (%) et pourcentages moyens du poids des proies retrouvées dans les contenus stomacaux des poissons capturés aux lacs Vautour	

(population allopatrique) et Sauterelle
(populations sympatriques); mai à août 1985..... 31

4. Valeurs de recouvrement alimentaire (indice de
Schoener 1970) entre les différentes populations
étudiées aux lacs Vautour (population
allopatrique) et Sauterelle (populations
sympatriques); mai à août 1985..... 39

5. Nombre d'organismes benthiques par m² retrouvés
aux lacs Vautour et Sauterelle; mai à août 1985.
Le poids moyen des organismes est indiqué entre
parenthèses (X 10⁻³g poids sec)..... 41

LISTE DES FIGURES

FIGURES	Page
1. Distribution spatiale des poissons <20 cm des lacs Vautour (population allopatrique) et Sauterelle (populations sympatriques) évaluée à l'aide de filets maillants expérimentaux; mai à août 1985. Le nombre de captures est indiqué entre parenthèses.....	23
2. Abondance relative des poissons <20 cm capturés dans la zone littorale des lacs Vautour (population allopatrique) et Sauterelle (populations sympatriques) évaluée à l'aide de filets de mailles étirées de 2,5 cm; mai à août 1985. Le nombre de captures est indiqué entre parenthèses.....	26
3. Distribution spatiale des poissons ≥20 cm des lacs Vautour (population allopatrique) et Sauterelle (populations sympatriques) évaluée à l'aide de filets maillants expérimentaux; mai à	

août 1985. Le nombre de captures est indiqué
entre parenthèses..... 27

4. Distribution des fréquences de poids des
organismes retrouvés dans la ressource benthique
et des proies retrouvées dans les contenus
stomacaux des poissons capturés aux lacs Vautour
(population allopatrique) et Sauterelle
(populations sympatriques); mai à août 1985. N_1
représente le nombre d'échantillons ou de
contenus stomacaux analysés. N_2 , le nombre
d'organismes total et x , la valeur moyenne \pm un
écart-type entre parenthèses..... 35

INTRODUCTION

Théorie de la compétition interspécifique

Afin d'assurer leur survie et leur reproduction, les organismes d'une même communauté doivent combler certains besoins fondamentaux à partir des ressources disponibles dans l'environnement. Si deux espèces ou plus présentent des demandes similaires pour l'obtention d'une ressource et que cette ressource est en quantités limitées, les deux espèces vont entrer en compétition. Une telle utilisation restreinte des ressources peut entraîner une diminution de la croissance des individus et une baisse de leur potentiel reproducteur et (ou) une mortalité accrue (Sale 1979). De cette façon, la compétition interspécifique peut s'avérer un des facteurs majeurs influençant la structure des communautés animales (Werner et Hall 1977, Diamond 1978, Schoener 1982, Paskowski 1985, Ross 1986, Hanson et Leggett 1986, Werner 1986).

On considère généralement deux formes de compétition, soit la compétition par interférence, ou directe, et la compétition par exploitation, ou indirecte (Barbault 1981). La compétition par interférence implique qu'un des compétiteurs se voit interdire l'accès à une ressource convoitée, généralement par des comportements agressifs de la part d'un compétiteur supérieur (Barbault 1981). Cette forme de compétition permet une utilisation efficace de la

ressource par une espèce et la privation pour l'autre espèce. La compétition par exploitation se produit lorsque les organismes d'espèces différentes ont un accès égal à une ressource. Le résultat de cette forme d'interaction indirecte sera fonction de l'efficacité de chacun des compétiteurs à exploiter la ressource convoitée. De façon générale, le compétiteur 'supérieur' possède un avantage morphologique ou physiologique quelconque qui lui permet d'utiliser plus efficacement la ressource convoitée, comparativement à un compétiteur 'inférieur' moins apte à affronter une pression découlant d'une limitation de la ressource.

Un des premiers principes découlant de la compétition interspécifique est celui de l'exclusion compétitive développé par Gause (1934). Lorsque deux espèces utilisent une ressource de façon similaire, celles-ci ne peuvent pas coexister, la plus efficace à exploiter la ressource éliminant l'autre (Hardin 1960). La validité de ce principe a été démontrée dans des situations où les espèces étaient contraintes d'utiliser une même ressource dans un environnement stable et de structure simple (Barbault 1981). Toutefois, on a démontré que la période de coexistence augmentait d'une part lorsque les conditions expérimentales s'avéraient proches des conditions optimales des espèces étudiées et d'autre part lorsque l'environnement était variable (Barbault 1981).

Les espèces animales ont cependant tendance à éviter ou diminuer l'intensité de la compétition en effectuant des déplacements de niche écologique. Le concept de 'niche écologique' s'avère donc fondamental dans le domaine de la compétition interspécifique. Il existe beaucoup de confusion autour du terme 'niche', car celui-ci est utilisé pour représenter différents concepts tels que l'habitat, la compétition, les rôles fonctionnels et l'alimentation (Whittaker *et al.* 1973, Smith 1980). Le concept de niche a d'ailleurs subi une évolution considérable depuis son insertion dans la littérature par Grinnell (1917). Hutchinson (1958), qui a fournit la première définition explicite, considère la niche comme étant l'ensemble des conditions environnementales dans lesquelles vit et se maintient une espèce. Il a proposé que les variables environnementales affectant une espèce soient perçues comme un groupe de 'n' coordonnées, l'étendue de chacune de ces coordonnées définissant un hypervolume à 'n' dimensions à l'intérieur duquel l'espèce peut exister indéfiniment (Whittaker *et al.* 1973). Selon Kerr et Ryder (1977), la définition de Hutchinson est conceptuellement attrayante mais manque de fondements quantitatifs et opérationnels pour en faire l'analyse. Ces derniers incorporent au modèle de Hutchinson, l'analyse autoécologique de Fry (1976). Essentiellement, ceux-ci définissent plutôt une niche métabolique. On en vient donc à fractionner le concept de

niche écologique. D'après Barbault (1981), le terme de niche se doit de rassembler dans une même théorie différents phénomènes traduisant un fonctionnement similaire. Diamond (1978) considère que la niche est un concept qui ne devrait pas être défini de façon trop rigide. Celui-ci définit la niche comme les ressources utilisées par l'espèce, l'endroit où elle les trouve et la stratégie permet leur exploitation. Cette définition s'avère simple, explicite et permet l'incorporation de variables biotiques et abiotiques propres à chaque espèce.

Le déplacement de niche constitue la meilleure évidence de l'existence d'une compétition interspécifique. Ainsi la comparaison des niches occupées par les populations sympatriques et allopatriques peut suggérer de fortes interactions entre les espèces (Diamond 1978, Werner 1986). Plusieurs auteurs ont montré que certaines espèces occupent des niches semblables lorsqu'elles sont retrouvées en allopatrie alors qu'elles utilisent des niches différentes en sympatrie (Andrusak et Northcote 1971, Werner et Hall 1976, 1977; Fraser 1978, Laughlin et Werner 1980, Nilsson et Northcote 1981). Les travaux de Magnan et FitzGerald (1982) et de Lammens et al (1985) montrent également que l'introduction d'une nouvelle espèce exploitant la ressource alimentaire plus efficacement que les espèces résidentes peut occasionner des déplacements de niches de ces dernières.

Cette ségrégation des niches semble s'effectuer selon trois principaux axes qui sont par ordre d'importance décroissante la nourriture, l'habitat et le temps (Ross 1986). L'intensité de la compétition devrait aussi être fonction de l'abondance de la ressource (Schoener 1982). Ainsi deux espèces sympatriques peuvent exploiter une ressource commune en période d'abondance, entraînant un chevauchement considérable de leur niche, tandis qu'en période de rareté de la ressource, l'espèce la moins efficace devra effectuer un déplacement de niche selon la nature de la ressource convoitée (e.g. Lammens et al 1985, Townsend et al 1986, Hanson et Leggett 1986, Werner 1986). Toutefois, à l'exception des travaux de Lammens et al (1985) qui ont comparé l'alimentation de leurs espèces et la ressource disponible dans le temps, peu d'études présentent de façon évidente que la compétition s'intensifie pendant les baisses de la ressource.

On admet généralement que la compétition entre les espèces taxinomiquement voisines (i.e. du même genre) sera plus intense qu'entre des espèces relativement distantes (i.e. de genre différent). Les espèces d'un même genre sont semblables en plusieurs points (morphologie, physiologie, comportement) et devraient donc avoir des exigences très similaires (Gatz 1979, Connell 1980). Beaucoup d'études ont démontré l'existence d'une compétition interspécifique chez des espèces taxinomiquement voisines (revue de Ross 1986).

Par contre, Roughgarden et Diamond (1986) ainsi que (Schluter 1986) signalent qu'il existe de plus en plus d'évidences de forts effets compétitifs entre des groupes taxinomiquement différents où, dans la plupart des cas, nous sommes en présence d'une compétition de type 'exploitation'. Par exemple, lorsque deux espèces convoitent une ressource commune, l'espèce, qui de par sa morphologie s'avère la plus efficace à exploiter la ressource, sera avantageée.

Approches utilisées pour étudier la compétition interspécifique

Il existe différentes approches pour étudier la compétition interspécifique (revue par Sale 1979, Diamond 1986 et Werner 1986). Ces approches ainsi que les raisons qui ont guidé le choix de celle utilisée dans cette étude (comparaisons de populations sympatriques et allopatriques) seront présentées dans cette section.

Une première approche est celle de l'étude du patron d'utilisation des ressources. Dans cette approche, on assume au départ que les interactions compétitives sont les régulateurs des populations animales (Sale 1979). On assume également qu'une ressource quelconque (ex.: nourriture) est limitante et que les espèces sympatriques doivent se partager les ressources (ex.: Hanson et Leggett 1985). La principale critique découlant de l'utilisation de cette approche est que son hypothèse de base ne peut être vérifiée, car il est

impossible de déterminer si les différences interspécifiques observées sont effectivement une conséquence de la compétition (Magnan 1983). Le patron d'utilisation des ressources pourrait être le même lorsque les espèces à l'étude sont en situation d'allopatrie (Magnan 1983). De plus, il n'est pas évident dans ce genre d'étude que les ressources sont limitantes dans l'environnement. Beaucoup d'études ont utilisé cette approche bien que critiquée (Johnson et Hale 1977, Lien 1981, Baltz et al. 1982, Paine et al. 1982, Bentzen et al. 1984, Vollestad 1985, Corbett et Powles 1986, Hayes 1987). Il faut toutefois signaler que la recherche de Lammens et al. (1985), qui ont quantifié les ressources alimentaires disponibles et établi des relations avec l'alimentation des espèces étudiées, s'avère d'une plus grande rigueur comparativement aux autres études ayant utilisé la même approche.

La seconde approche est celle de la manipulation du milieu. C'est ainsi que suite à l'introduction ou au retrait massif d'une espèce potentiellement compétitrice, on interprète les réactions d'une espèce donnée comme le résultat de l'introduction ou du retrait de l'espèce compétitrice (Magnan 1983). Les travaux de Johannes et Larkin (1961), Li et al. (1976), Johnson (1977) et de Persson (1986) sont de bons exemples de ce type d'approche. La faiblesse de cette approche consiste dans le fait que les auteurs ne tiennent pas compte que l'intensité de la

compétition interspécifique est influencée par un ensemble de composantes biotiques et abiotiques qui varient dans le temps et dans l'espace (Magnan 1983). En d'autres termes, les conditions environnementales précédant et suivant l'introduction ou le retrait d'une espèce compétitrice ne sont pas nécessairement comparables (Magnan 1983). Par exemple, l'introduction d'une espèce pendant une période d'abondance de la ressource pourrait masquer l'effet du compétiteur.

Une troisième approche, soit celle qui a été préconisée dans cette étude, consiste en la comparaison de populations sympatriques et allopatriques. Avec cette approche, le patron d'utilisation des ressources des espèces étudiées en situation sympatique et allopatrique est comparé (Sale 1979). Ainsi, toutes différences relevées dans le patron d'utilisation des ressources entre une population sympatique et allopatrique sont examinées comme un déplacement de niche induit par la compétition interspécifique (Sale 1979). Les travaux de Nilsson (1963, 1965), Andrusak et Northcote (1971), Griffith (1974), Nilsson et Northcote (1981), Faush et White (1981, 1986), Magnan et FitzGerald (1982), Hume et Northcote (1985) et de Glova (1986) sont des exemples de ce type d'approche. Sale (1979) indique que le problème de cette approche, consiste dans le fait que l'on assume toujours que le seul facteur qui varie est celui sous considération (ex.: présence ou absence du compétiteur).

Dans certaines études, les conditions environnementales n'étaient pas nécessairement identiques entre les différents milieux étudiés (voir Andrusak et Northcote 1971). Ainsi les différences observées ne sont pas nécessairement le résultat d'une compétition interspécifique (Sale 1979). D'après Hanson et Leggett (1986), l'approche comparative ne permettrait pas de séparer les effets découlant de la compétition de ceux dus aux variations naturelles de disponibilités de proies entre les milieux et dans le temps. Toutefois, si l'on vérifie au départ que les principales conditions biotiques et abiotiques sont comparables d'un lac à l'autre, cette approche est préférable aux deux approches déjà mentionnées (Magnan 1983). L'approche sympatrique-allopatrique en conditions naturelles s'avère une méthode encore plus valable si l'analyse des ressources disponibles peut être réalisée parallèlement à l'expérimentation dans chacun des habitats. De plus, cette approche comparative permet de vérifier une hypothèse de base soit par exemple que l'omble de fontaine changera son alimentation et sa distribution spatiale en présence du meunier noir.

La quatrième approche est la comparaison des populations sympatriques et allopatriques en conditions contrôlées (Werner et Hall 1976, 1977; Hanson et Leggett 1986). À titre d'exemple, Hanson et Leggett (1986) ont construit une série d'enclos installés dans la zone littorale du même lac dans lesquels ils étaient capables de contrôler la densité et la

composition spécifique des poissons. Ils ont évalué la biomasse et l'abondance des macro-invertébrés benthiques, la quantité de nourriture ingérée ainsi que l'alimentation de populations sympatriques et allopatриques de crapet-soleil (Lepomis gibbosus) et de perchaude (Perca flavescens). Leurs résultats démontraient un déplacement de niche alimentaire, de la perchaude, causé par la présence du crapet-soleil. Conséquemment à l'utilisation de conditions contrôlées, ils ont pu démontrer sans équivoque l'effet direct d'une espèce de poisson sur une autre. Dans la littérature, il existe un consensus général à savoir que cette approche est préférable aux autres pour mettre en évidence l'effet d'une espèce potentiellement compétitrice sur une autre (Sale 1979, Ross 1986, Hanson et Leggett 1986, Werner 1986). Cependant, à cause de contraintes techniques et logistiques, on ne peut effectuer ce type d'étude sur les salmonidés, par exemple, compte tenu du coût exorbitant et des problèmes logistiques qui seraient associées au maintien de conditions contrôlées.

En conclusion, l'approche comparative des populations sympatriques et allopatриques réalisée en conditions naturelles s'avère une approche intéressante, lorsqu'on s'est assuré a priori que nos milieux sont comparables principalement en terme de physico-chimie et d'habitats. Cette approche représente un bon compromis lorsque l'approche comparative en conditions contrôlées ne peut être envisagée.

PROBLEMATIQUE ET OBJECTIFS DE L'ETUDE

L' introduction d'espèces jugées indésirables dans les lacs à omble de fontaine du Québec est dans la plupart des cas la résultante d'une pratique qui date d'environ de 30 à 50 ans. Ainsi, une méthode de pêche sportive couramment employée à cette époque consistait en l'emploi de poissons-appâts vivants provenant de bassins versants parfois très éloignés du site de pêche. À la fin de la journée, les appâts non-utilisés étaient tout simplement rejetés à même le lac, ensemençant non seulement ce plan d'eau mais aussi plusieurs autres du même bassin de drainage. L'impact de l'introduction d'espèces non-résidentes sur des espèces indigènes, taxinomiquement distantes, a fait l'objet de très peu d'investigation. Magnan et FitzGerald (1982, 1984) ont observé que l'introduction du mulet à cornes (Semotilus atromaculatus Mitchell) pouvait forcer l'omble de fontaine à changer son alimentation du benthos au zooplancton. Ce déplacement de niche pourrait s'expliquer par le fait que, 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 subterminal, prémaxillaire protactile) alors que l'omble de fontaine est mieux adapté que le mulet à cornes pour s'alimenter de zooplancton (structure des branchiennes) (Magnan et FitzGerald 1984).

Le meunier noir (Catostomus commersoni Lacépède) a été introduit par les pêcheurs sportifs dans plusieurs lacs à

ombles de fontaine (Salvelinus fontinalis Mitchell) du sud du Québec (Magnan 1987). Etant donné que le meunier noir s'alimente des mêmes proies et fréquente les mêmes milieux que l'omble de fontaine (Scott et Crossman 1974), il est donc possible qu'il constitue un compétiteur potentiel de l'omble de fontaine dans les lacs relativement peu productifs du bouclier canadien. La morphologie buccale du meunier noir est de type infère comparativement à sub-terminal pour le mulet à cornes. Ceci nous laisse supposer que le meunier serait encore plus efficace que le mulet à cornes à exploiter la ressource benthique et, en conséquence, aurait des effets encore plus prononcés sur l'écologie de l'omble de fontaine comparativement au mulet à cornes. Une étude effectuée sur vingt-six lacs de la réserve Mastigouche (Magnan 1987) a d'ailleurs démontré que l'impact du meunier noir était plus important que celui du mulet à cornes sur les rendements en omble de fontaine (kg\ha\an).

L'objectif de cette étude a donc été de déterminer de quelle façon le meunier noir et l'omble de fontaine se partagent les ressources dans un système simple à deux espèces. De façon à préciser les mécanismes impliqués dans les interactions entre ces deux espèces, nous avons donc comparé l'alimentation et la distribution spatiale d'une population allopatrique d'omble de fontaine avec une autre vivant en association avec du meunier noir. Nous avons également établi des relations entre l'alimentation des

espèces en cause et la ressource disponible dans le milieu. Tous les paramètres ont été étudiés chez deux classes de taille correspondant respectivement aux juvéniles et aux adultes. Werner (1986) signale que l'approche conventionnelle de considérer les populations monomorphiques en terme de taille (i.e. fusion de toutes les classes de tailles) ou de traiter seulement les adultes s'avère inadéquate pour l'étude des communautés composées d'espèces présentant des déplacements de niches ontogéniques. Notre système nous a donc fourni l'opportunité d'étudier la compétition interspécifique entre deux espèces taxinomiquement distantes, selon différentes classes de tailles, dans un milieu oligotrophe simple à deux espèces.

CHAPITRE 1

MATERIEL ET METHODESSite de l'étude

Suite à une étude de dix-huit lacs (Magnan 1987), nous avons retenu le lac Vautour, contenant une population allopatrique d'omble de fontaine, et le lac Sauterelle, contenant des populations sympatriques d'omble de fontaine et de meuniers noirs. Ces deux lacs sont situés dans la réserve Mastigouche en Mauricie, à environ cent kilomètres au nord-ouest de Trois-Rivières, Québec ($46^{\circ}38'N$, $73^{\circ}15'W$). Les lacs Vautour et Sauterelle possèdent les caractéristiques typiques de petits lacs oligotrophes des zones tempérées en terme de surface (7,3 et 5,7 ha), de profondeurs maximales (16,8 et 13,7 m), de stratification thermique, de transparence (disque de Secchi: 3,6 et 4,5 m) de conductivité (12,5 et 11,2 μ mhos) et d'oxygène dissous (10,6 à 12,6 ppm et 10,4 à 11,4 ppm dans l'épilimnion). Ces deux lacs sont situés à 66 km l'un de l'autre dans l'axe SO-NE. Ils sont sujets aux mêmes conditions climatiques et supportent une exploitation par la pêche sportive rigoureusement contrôlée par le Gouvernement du Québec (voir Magnan 1987).

Dans le lac Vautour, on retrouvait outre l'omble de fontaine, le ventre rouge du Nord (Phoxinus eos) alors que dans le lac Sauterelle, on retrouvait de l'omble de fontaine, du meunier noir, du ventre rouge du Nord et du mulet perlé (Semotilus margarita). Ces deux dernières espèces n'ont pas été considérées dans cette étude. Le ventre rouge du nord n'a aucun effet significatif sur les rendements en ombles de fontaine et des pêches effectuées aux filets maillants indiquent que le mulet perlé constitue moins de 1% de la biomasse totale des poissons capturés (Magnan 1987).

Distribution spatiale

L'échantillonnage consistait en la capture de poissons dans la zone littorale (0 à 2 m de profondeur) et la zone pélagique (0 à 4 m de profondeur) durant quatre campagnes d'échantillonnage: 24 au 28 mai, 18 au 20 juin, 11 au 13 juillet et 7 au 10 août 1985.

La distribution spatiale a été déterminée à l'aide de filets maillants expérimentaux (1,8 m hauteur x 38,1 m longueur; mailles étirées de 2,5 - 3,8 - 5,1 - 6,4 et 7,6 cm). En zone littorale, ces filets étaient placés de façon arbitraire, parallèlement à la rive, dans 1,5 à 2,0 mètres de profondeur (à l'exclusion des secteurs associés aux émissaires et aux tributaires). De façon à échantillonner les jeunes individus, nous avons également utilisé des filets de 1,5 m hauteur x 30,0 m longueur (mailles étirées de 2,5

cm). En zone pélagique, deux filets maillants expérimentaux étaient superposés dans la colonne d'eau donnant un filet effectif de 3,6 m de hauteur X 40 m de longueur. Les filets étaient installés au coucher du soleil (20:00-24:00 h) et au lever du soleil (02:00-06:00 h) parce que les espèces étudiées sont présumément plus actives pendant ces périodes de temps (Reynolds et Casterlin 1978, Power 1980). Pour chaque période d'échantillonnage, on notait l'heure de capture, la provenance exacte des poissons, leurs positions dans la colonne d'eau (\pm 5 cm) et leur longueur totale. Il est à noter que des filets expérimentaux supplémentaires étaient utilisés au lac Sauterelle (zones littorale et pélagique) en raison du faible nombre d'omble de fontaine capturés (mai: 9 filets, juin: 9 filets, juillet: 6 filets et août: 20 filets).

Nous avons utilisé un test de G (Sokal et Rolhf 1981), afin de tester les hypothèses suivantes : 1) il n'y a pas de différence significative dans la distribution spatiale des poissons entre les zones littorale et pélagique et 2) il n'y a pas de différence significative dans la distribution verticale des poissons entre la colonne d'eau et la section associé au substrat. La section associée au substrat correspondait respectivement à l'intervalle de profondeur 1,5 - 2,0 m de profondeur en zone littorale et à l'intervalle de 3,0 - 4,0 m de profondeur en zone pélagique, tandis que la section restante constituait la colonne d'eau propre à

chacune des zones. Pour vérifier nos hypothèses, les fréquences théoriques étaient déterminées d'après l'effort de pêche effectué dans chacune des zones (i.e. littorale vs pélagique et colonne d'eau vs zone associée au substrat; e.g. Hume et Northcote 1985). De cette façon, si nous avions deux filets expérimentaux tendus en zone littorale et un en zone pélagique le rapport théorique était de 2:1 pour la vérification de l'hypothèse (1). La fréquence théorique correspondant à l'hypothèse (2) en zone littorale était de 3:1 puisque l'effort de pêche était trois fois plus important dans la colonne d'eau (de 0 à 1,5 m de profondeur que dans la zone associée au substrat (1,5 à 2,0 m de profondeur).

Alimentation

Vingt (20) poissons par classes de tailles, par espèce, par date d'échantillonnage et par lac ont été utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. Lors de l'échantillonnage, nous avons ajusté le nombre de filets utilisés dans les zones littorale et pélagique afin de rencontrer l'exigence ci-haut. Chacune des classes de tailles correspondait à des modes bien distincts de la distribution des tailles; classe (1) < 20 cm, classe (2) ≥ 20 cm. Pour les classes (1) et (2), les données se distribuaient respectivement de 12 à 21 cm et de 21 à >30 cm (P. Magnan, données non-publiées). Les estomacs de tous les individus capturés dans les filets expérimentaux ont été prélevés immédiatement après la capture et fixés à

l'aide d'une solution de formol 10%. Compte tenu de la digestion très rapide observée chez le meunier noir (Lalancette 1977), les poissons n'étaient jamais laissés plus de quatre heures dans les filets. Pour l'analyse des contenus stomachaux d'omble de fontaine, nous avons utilisé la partie du tractus digestif qui est située entre l'oesophage et la valve pylorique (Magnan et FitzGerald 1982). Chez le meunier noir, il n'y a pas de séparation distincte entre l'estomac et l'intestin. Nous avons donc examiné le premier tiers du tube digestif (c.f. Ringler et Johnson 1982). Chacune des proies retrouvées dans les contenus stomachaux, était identifiée à la famille puis mesurée (longueur totale et largeur de la capsule céphalique) à l'aide d'un oculaire gradué monté sur une loupe binoculaire (40 X). Le poids attribué à chacun des organismes ingérés a été estimé à partir de relations linéaires simples longueur-poids sec (voir section suivante). Nous avons employé une équation générale longueur-poids sec ($r=0,73$; $P<0,001$) dont les données s'étendaient des cladocères aux éphémères pour les taxons peu abondants et ceux qui n'avaient pas de relation significative :

$$\text{poids sec (g)} = -10,78748 + 1.73331 \ln(\text{longueur(mm)}).$$

L'alimentation de chacune des populations a été déterminée par les méthodes des fréquences numériques et des pourcentages moyens du poids des proies (Hyslop 1981, Walsh

et FitzGerald 1984). Nous avons utilisé un test de Kolmogorov-Smirnov afin de déterminer si la distribution des poids des proies benthiques entre les populations sympatriques et allopatриques s'avérait différente à chacun des mois. Nous avons déterminé le recouvrement alimentaire entre les ombrures de fontaine et les meuniers noirs sympatriques pour chaque campagne d'échantillonnage à l'aide de l'indice de recouvrement de Schoener(1970). Celui-ci serait le meilleur estimateur des recouvrements compris entre 7% et 85% (Linton et al 1981).

Ressources alimentaires disponibles

Nous avons échantillonné le zoobenthos en zone littorale dans le but (1) de vérifier si les ressources alimentaires étaient comparables dans les deux lacs et (2) de mettre en relation l'alimentation des espèces étudiées et les ressources disponibles.

Lors de la première sortie sur le terrain, en mai 1985, nous avons identifié les différents micro-habitats retrouvés dans chacun des lacs en plongées sous-marines (c.f. Laughlin et Werner 1980, Mittelbach 1981, Eadie et Keast 1984). On retrouvait au lac Vautour deux micro-habitats distincts en zone littorale, soit substrat sableux recouvert de tiges éparses de Sparganium sp. et substrat de matières organiques en décomposition. Le lac Sauterelle était caractérisé par un seul type de substrat, soit un mélange de sable et de

matières organiques en décomposition. À chaque campagne d'échantillonnage, nous avons établi de façon arbitraire trois stations dans chacun de ces micro-habitats. Trois échantillons étaient ensuite prélevés à chacune des stations à l'aide d'une benne Ekman standard de 231 cm². Nous avons jugé la taille de cet échantillon comme étant représentative en se basant sur les travaux de Mittelbach (1981). Ce dernier a obtenu des résultats interprétables (en terme de variance inter-date) en prélevant cinq échantillons par date dans des habitats comparables. L'échantillonnage était réalisé pendant la période 08:00-18:00 h. Sur le terrain, les échantillons étaient tamisés à l'aide d'un tamis no.30 U.S. et fixés dans une solution de formol 10%. Au laboratoire, les organismes étaient identifiés à la famille et comptés. Par la suite, un sous-échantillonnage de cinquante (50) organismes était prélevé par taxon afin de déterminer la longueur totale (mm), la largeur de la capsule céphalique (mm) et le poids sec (g), suite à un chauffage à 80° C pendant 24 h. Ces données nous ont permis d'établir les relations longueur-poids pour chacun des taxons récoltés.

Un test de Kolmogorov-Smirnov a été utilisé afin de déterminer si la distribution des fréquences de poids des organismes benthiques des deux lacs s'avéraient différentes pour chacun des mois de l'échantillonnage. Nous avons employé le test-T afin de déterminer si la longueur moyenne, le poids moyen, la densité moyenne et la biomasse relative

moyenne des organismes étaient différents entre les deux lacs pour chacun des mois de l'échantillonnage. Une analyse de variance (ANOVA) suivie d'un test de comparaison multiple de Student-Newman-Keuls (SNK) ont été utilisés afin de déterminer si la longueur moyenne, le poids moyen, la densité moyenne et la biomasse relative moyenne des organismes différaient au cours de la saison pour chaque lac. Enfin, un test de U de Mann-Whitney a été employé afin de comparer l'abondance mensuelle de chacun des taxons, entre les deux lacs.

Des détails sur la distribution spatiale et la structure des communautés zooplanctoniques des lacs étudiés sont donnés dans Magnan (1987), Naud et Magnan (1987) et Proulx et al. (1987).

CHAPITRE 2

RESULTATSDistribution horizontale

i) Petits individus (<20 cm)

Les ombrés de fontaine allopatriques étaient significativement plus abondants en zone littorale qu'en zone pélagique au mois de mai (Fig.1, Tableau 1). Par contre, ils étaient significativement plus nombreux dans la zone pélagique en juin et août (Fig.1, Tableau 1). En juillet, nous n'avons observé aucune différence significative dans leur distribution spatiale entre la zone littorale et pélagique (Fig.1, Tableau 1). Il n'y avait pas de différence significative dans la distribution spatiale horizontale des ombrés de fontaine sympatriques pour les mois de mai et juin, même si nous observons une tendance plus grande dans l'utilisation de la zone littorale. Ils étaient totalement absents de la zone littorale en juillet et août (Fig.1 , Tableau 1). A chaque campagne d'échantillonnage, les meuniers noirs étaient significativement plus nombreux en zone littorale qu'en zone pélagique (Fig.1, Tableau 1), sauf en juin, où il n'y avait aucune différence significative entre leur abondance dans la zone littorale et la zone pélagique.

Figure 1

Distribution spatiale des poissons <20 cm des lacs Vautour (population allopatrique) et Sauterelle (populations sympatriques), évaluée à l'aide de filets maillants expérimentaux: mai à août 1985. Le nombre de captures est indiqué entre parenthèses.

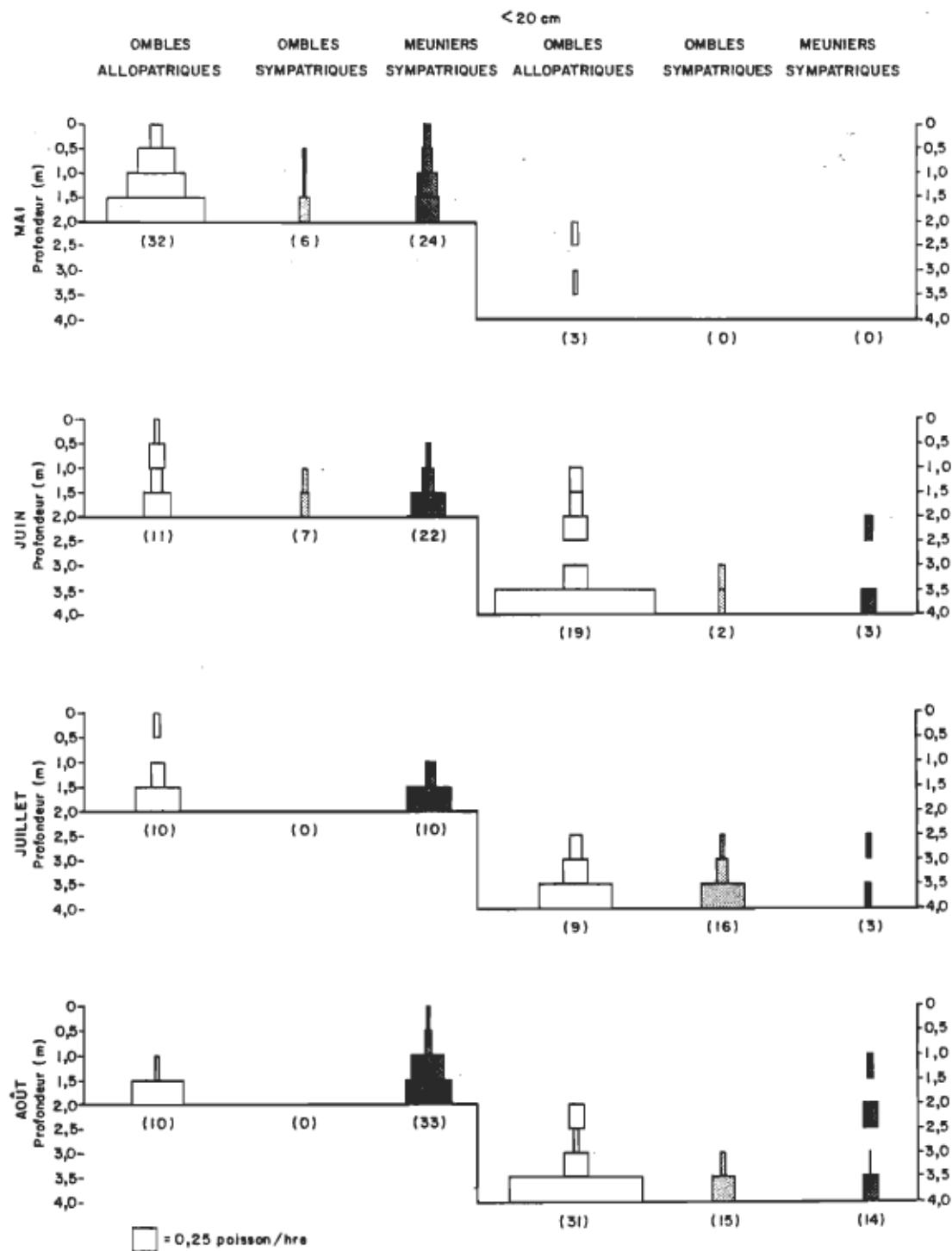


Tableau 1. Comparaison de la distribution spatiale des populations étudiées entre les zones littorale et pélagique à l'aide d'un test de G (omble de fontaine allopatriques: lac Vautour; omble de fontaine et meuniers noirs sympatriques: lac Sauterelle); mai à août 1985.

Mois	Omble allopatriques		Omble sympatriques		Meunier sympatriques	
	n	G	n	G	n	G
< 20 cm						
Mai	35	11,8 (L) *	6	3,7	24	15,8 (L) *
Juin	30	15,3 (P) *	9	< 0,1	25	0,8
Juillet	19	2,9	16	16,7 (P) *	13	6,4 (L) *
Août	41	11,1 (P) *	15	11,8 (P) *	46	27,9 (L) *
≥ 20 cm						
Mai	29	2,7	25	1,5	48	7,0 (L) *
Juin	40	12,2 (P) *	18	11,8 (P) *	23	1,8
Juillet	25	16,3 (P) *	23	12,3 (P) *	17	3,6
Août	49	31,2 (P) *	22	7,0 (P) *	38	4,2 (P) *

*: L'hypothèse nulle était rejetée à $P < 0,05$.

(): indique une présence significativement supérieure à son espérance en zone littorale (L)

ou en zone pélagique (P).

Les résultats obtenus à l'aide de filets de mailles étirées de 2,5 cm (Fig. 2) indiquent que les ombles de fontaine allopatriques étaient toujours présents en zone littorale, avec des maximums d'abondance en juin et juillet. Alors que les ombles de fontaine sympatriques étaient très peu abondants en mai et juin et totalement absents en juillet et août. Pour leur part, les meuniers noirs étaient capturés dans une abondance croissante de mai à août.

ii)Grands individus (≥ 20 cm)

Les ombles sympatriques et allopatriques présentaient généralement le même patron d'utilisation des deux zones. Au mois de mai, ces deux populations utilisaient les zones littorale et pélagique dans des proportions semblables alors que dans les mois subséquents, ils étaient significativement plus nombreux dans la zone pélagique que dans la zone littorale (Fig. 3 , Tableau 1). Les meuniers noirs étaient significativement plus nombreux dans la zone littorale que dans la zone pélagique en mai, exploitaient également les deux zones en juin et juillet alors qu'ils étaient significativement plus abondants en zone pélagique qu'en zone littorale en août (Fig. 3, Tableau 1).

Figure 2

Abondance relative des poissons <20 cm capturés dans la zone littorale des lacs Vautour (population allopatrique) et Sauterelle (populations sympatriques), évaluée à l'aide de filets de mailles étirées de 2,5 cm; mai à août 1985. Le nombre de captures est indiqué entre parenthèses.

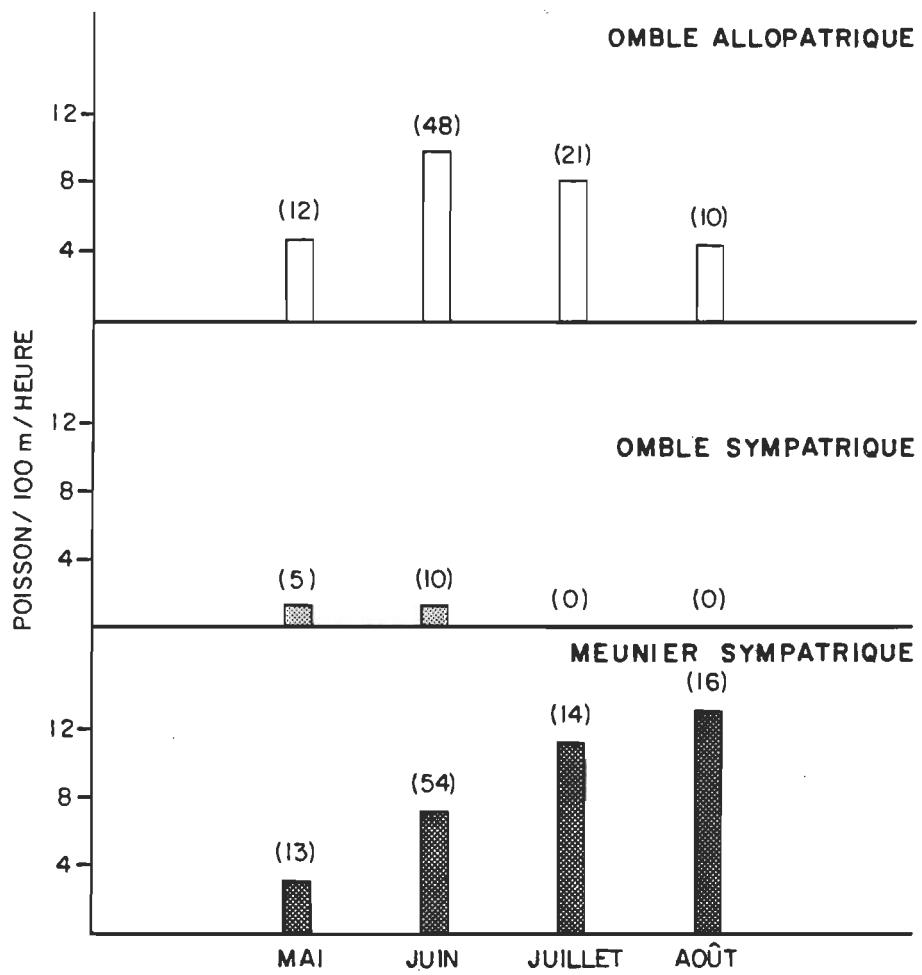
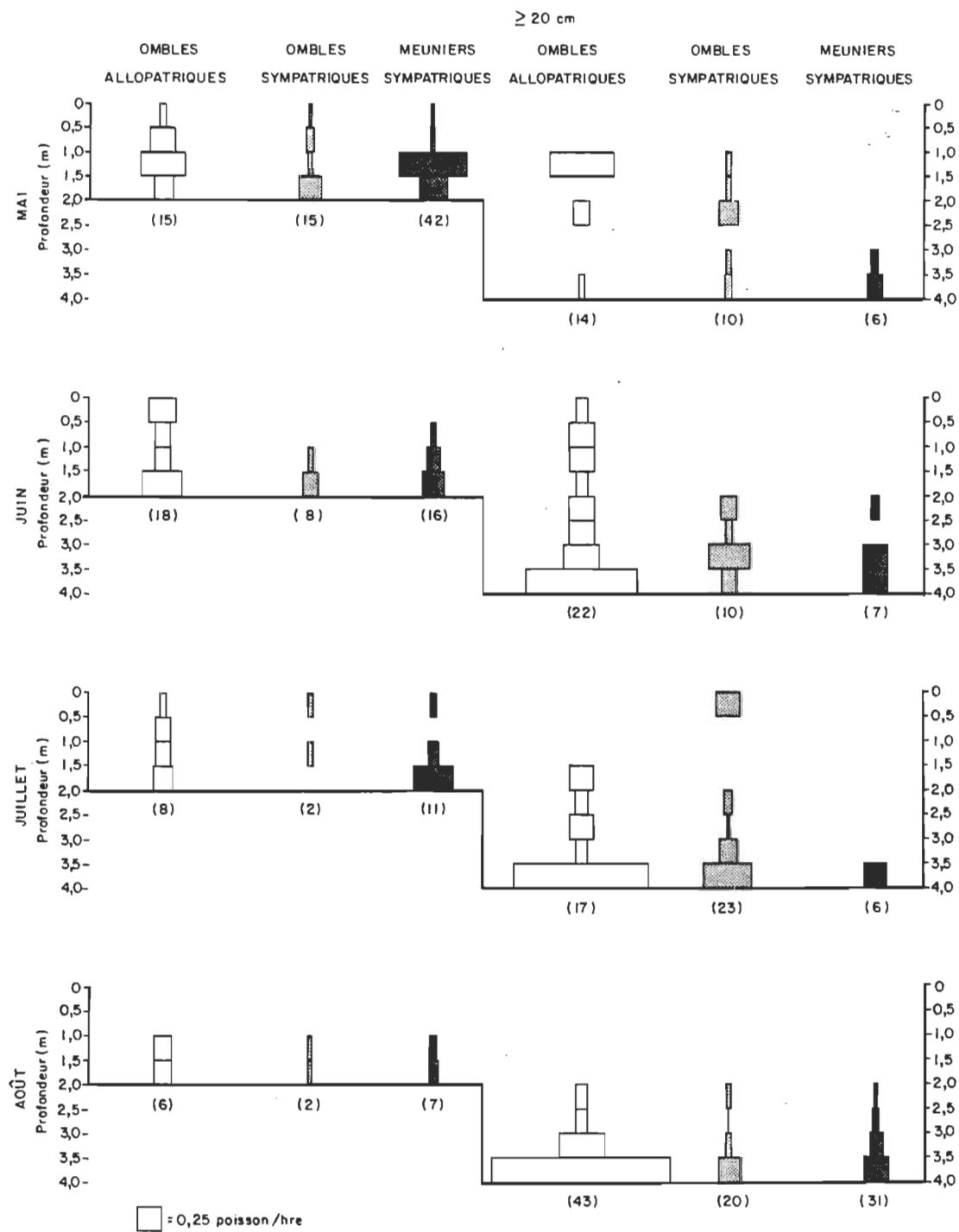


Figure 3

Distribution spatiale des poissons ≥ 20 cm des lacs Vautour (population allopatrique) et Sauterelle (populations sympatriques), évaluée à l'aide de filets maillants expérimentaux: mai à août 1985. Le nombre de captures est indiqué entre parenthèses.



Distribution verticale

i) Petits individus (<20 cm)

En général, l'utilisation de l'axe vertical de la colonne d'eau chez les petits individus se confinait au substrat en zone littorale, soit la section 1,5-2,0 mètres de profondeur pour l'ensemble de la saison (Fig.1, Tableau 2). Les trois exceptions à cette tendance sont les meuniers noirs en mai et les ombles de fontaine sympatriques et allopatriques en juin qui ne présentaient pas de différence significative dans leur distribution verticale (Fig.1, Tableau 2). Dans la zone pélagique, les individus des trois populations étaient significativement plus nombreux dans la zone associée au substrat (3,0 - 4,0 mètres de profondeur) que dans la section 0 - 3,0 mètres de profondeur (Fig. 1, Tableau 2).

ii) Grands individus (≥ 20 cm)

Dans la zone littorale, les ombles de fontaine allopatriques utilisaient l'ensemble de la colonne d'eau de mai à août (Fig.3, Tableau 2). Toutefois, en zone pélagique, ces derniers étaient significativement plus nombreux dans l'intervalle de 3,0-4,0 mètres de profondeur à l'exception du mois de mai où il n'y avait pas de différence significative dans leur distribution entre les intervalles 0 - 3,0 m et 3,0 - 4,0 m de profondeur (Fig. 3 , Tableau 2). Les ombles sympatriques avaient une distribution associée au substrat, à

Tableau 2. Comparaison de la distribution verticale des populations étudiées dans la zone littorale (2m) et dans la zone pélagique (4m) à l'aide d'un test de G (omble de fontaine allopatriques: lac Vautour; omble de fontaine et meuniers noirs sympatриques: lac Sauterelle); mai à août 1985.

Profondeur	Mois	Omble allopatriques		Omble sympatriques		Meunier sympatriques	
		n	G	n	G	n	G
< 20							
2 m	Mai	32	7,0 *	6	4,3 *	24	1,8
	Juin	11	2,1	7	3,0 *	22	17,7 *
	Juillet	10	8,5 *	0	-	10	18,1 *
	Août	10	18,1 *	0	-	33	12,9 *
4 m	Mai	3	-	0	-	0	-
	Juin	19	24,3 *	2	-	3	-
	Juillet	9	7,8 *	16	21,1 *	3	-
	Août	31	34,8 *	15	25,6 *	14	7,8 *
≥ 20							
2 m	Mai	15	0,2	15	7,9 *	42	0,3
	Juin	18	1,6	8	8,3 *	16	6,8 *
	Juillet	8	0,6	2	-	11	10,5 *
	Août	6	1,6	2	-	7	3,0
4 m	Mai	14	0,9	10	0,1	6	4,3
	Juin	22	8,5 *	10	8,5 *	7	10,7 *
	Juillet	17	15,1 *	23	14,5 *	6	10,5 *
	Août	43	56,6 *	20	12,3 *	31	19,8 *

*: L'hypothèse nulle était rejetée à $P < 0,05$.

-: échantillonnage trop faible pour permettre les analyses statistiques.

l'exception des mois de juillet et août en zone littorale, et en mai dans la zone pélagique où ils utilisaient l'ensemble de la colonne d'eau (Fig. 3 , Tableau 2). Les meuniers noirs étaient généralement capturés près du substrat aussi bien en zone littorale qu'en zone pélagique, sauf en mai et en août dans la zone littorale (Fig. 3, Tableau 2).

Alimentation

i) Petits individus (<20 cm)

Les omble de fontaine allopatiques consommaient principalement des organismes benthiques, en poids, tout au cours de la saison (Tableau 3). Leur alimentation était surtout constituée de larves d'éphémères, de trichoptères, d'odonates et de sialidés. Nous avons cependant observé une présence croissante de zooplancton dans les contenus stomachaux, au fur et à mesure que la saison estivale évoluait. Chaoborus spp. étaient la principale proie zooplanctonique durant la période de mai à juillet, suivi des cladocères en août. Les cladocères ingérés étaient presqu'exclusivement représentés par Holopedium gibberum et Daphnia spp. (observation personnelle). En terme de taille des proies ingérées, les petits omble allopatiques sélectionnaient des proies généralement supérieures à $10^{-3.5}g$ (Fig. 4). Ces proies sont très peu abondantes dans l'environnement (Fig.4).

Tableau 3. Fréquences numériques (\$) et pourcentages moyens du poids des proies retrouvées dans les contenus stomachaux des poissons capturés aux lacs Vautour (population allopatrique) et Sauterelle (populations sympatriques); de mai à août 1985.

Taxons	Mai 1985											
	<20 cm						≥20 cm					
	Omble allopatriques		Omble sympatriques		Meunier sympatriques		Omble allopatriques		Omble sympatriques		Meunier sympatriques	
	Fréq. ¹	Pds ²	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds
Zooplancton												
Cladocères					13,0	1,4					1,7	0,05
Copépodes					63,6	4,4			T ³	0,02	2,7	0,2
Chaoboridés	13,8	5,8	54,4	8,5			60,9	9,4	93,4	37,2	10,9	12,6
Diptères (Pupae)					0,7	2,5			0,1	0,007	1,6	0,5
Total	13,8	5,8	54,4	8,5	77,3	8,3	60,9	9,4	93,5	37,3	16,9	13,4
Zoobenthos												
Gammaridés	1,2	0,2	1,8	0,8			0,5	0,3	T ³	0,07		
Diptères	0,6	0,08	0,6	0,1	20,7	56,8	0,2	0,4	0,2	0,3	62,4	21,5
Trichoptères	1,8	9,3	1,3	1,5	0,7	6,1	0,7	2,3	0,1	1,0	3,0	6,8
Corixidés	0,2	0,4	1,3	0,4	T ³	0,09	0,3	0,9	0,9	1,0	0,1	0,1
Sialidés	19,9	15,1	T ³	0,4			5,8	6,6	0,1	0,3		
Ephémères	53,8	60,6	37,0	73,6	0,7	21,6	22,3	48,7	4,2	47,7	12,8	41,8
Odonates	3,8	5,3	0,5	7,7	T ³	2,7	3,1	15,5	0,1	5,9	0,8	6,4
Annélides					0,1	4,2					2,4	7,4
Total	80,4	90,9	43,9	84,5	22,2	91,5	33,0	74,7	6,1	56,3	81,5	84,0
Poissons			0,3	T ³			0,4	6,6	T ³	1,7		
Autres ⁴	5,8	3,2	1,4	7,0	0,5	0,2	5,7	9,3	0,4	4,7	1,6	2,6
N°	20		12		22		23		22		26	
n ⁵	505	1,7	378	0,4	4982	0,4	1495	3,3	4921	3,8	2625	2,1

¹ : Freq. représente la méthode des fréquences numériques

² : Pds représente la méthode du pourcentage moyen du poids des proies ingérés

³ : T indique les valeurs inférieures à 0,01%

⁴ : Cette catégorie inclut les insectes terrestres et les organismes rares

⁵ : N représente le nombre de contenus stomachaux analysés

⁶ : n représente le nombre ou le poids sec (g) total des proies retrouvées dans les estomacs

Tableau 3. (suite-)

Taxons	Juin 1985											
	<20 cm						≥20 cm					
	Ombles allopatriques		Ombles sympatriques		Meuniers sympatriques		Ombles allopatriques		Ombles sympatriques		Meuniers sympatriques	
	Fréq ¹ .	Pds ²	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds
Zooplancton												
Cladocères	7,0	0,4	10,6	3,5	66,0	29,7			T ³	T ³	11,0	2,6
Copépodes					5,6	0,8					5,3	0,3
Chaoboridés	43,5	24,1	75,4	22,6	0,9	2,8	46,0	19,5	97,7	51,4	6,6	15,3
Diptères (P)			0,1	0,05	0,8	1,2	0,9	0,09			1,4	1,09
Total	50,5	24,5	86,1	26,2	73,3	34,5	46,9	19,6	97,7	51,4	24,3	19,2
Zoobenthos												
Gammaridés	1,2	0,1	0,1	0,3	0,1	0,3	16,4	1,9				
Diptères	3,1	1,6	0,3	0,04	22,0	31,0	2,1	0,1	0,3	0,09	65,2	25,2
Trichoptères	1,8	3,5	2,4	1,2	1,2	9,0	0,8	0,2	0,2	0,3	2,6	15,04
Corixidés	0,2	0,02	0,5	0,1	T ³	0,01	T ³	0,02	0,1	0,1	0,2	0,06
Sialidés	0,4	0,3	0,1	0,2	T ³	0,2	0,4	0,4	T ³	0,09	T ³	1,05
Ephémères	16,1	43,5	6,8	45,8	0,6	20,8	9,0	61,8	0,8	22,2	2,6	16,7
Odonates	12,9	14,3	0,2	26,1	0,2	1,6	1,4	4,9	0,4	20,1	1,3	17,9
Annélides					T ³	0,3					0,1	4,4
Total	36,2	63,3	11,2	73,8	25,9	63,2	29,8	69,3	1,8	42,9	72,9	80,4
Poissons	0,6	3,1	0,1	T ³			0,1	7,9	T ³	5,7		
Autres ⁴	12,7	9,0	2,6	0,04	0,8	2,4	23,2	3,2	0,5	0,02	2,8	0,4
N ⁵	20		21		20		21		18		19	
n ⁶	464	0,9	1353	2,0	3178	0,3	1592	4,4	4727	6,1	2734	1,3

¹ : Freq. représente la méthode des fréquences numériques² : Pds représente la méthode du pourcentage moyen du poids des proies ingérés³ : T indique les valeurs inférieures à 0,01%⁴ : Cette catégorie inclut les insectes terrestres et les organismes rares⁵ : N représente le nombre de contenus stomachaux analysés⁶ : n représente le nombre ou le poids sec (g) total des proies retrouvées dans les estomacs

Tableau 3. (suite-)

Taxons	Juillet 1985											
	<20 cm						≥20 cm					
	Ombles allopatриques		Ombles sympatriques		Meuniers allopatриques		Ombles allopatриques		Ombles sympatriques		Meuniers allopatриques	
	Fréq ¹ .	Pds ²	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds
Zooplancton												
Cladocères	81,4	5,1	26,3	0,56	58,2	16,7	20,0	0,6	23,1	0,9	16,3	5,3
Copépodes						1,5	0,4		T ³	T ³	1,0	0,03
Chaoboridés	5,8	5,7	64,6	60,3	1,4	8,0	10,7	4,5	73,4	75,7	2,2	11,0
Diptères (P)	1,7	2,0	0,3	0,2	1,8	5,2	0,9	0,3			0,9	1,8
Total	88,9	12,8	91,2	61,0	62,9	30,3	31,6	5,4	96,5	76,6	20,4	18,1
Zoobenthos												
Gammaridés						5,0	3,8				0,6	0,2
Diptères	0,5	0,9	0,5	0,1	28,7	45,5	1,2	0,4	0,2	0,1	72,3	27,4
Trichoptères	0,9	11,7	0,3	0,1	0,8	5,2	5,8	7,1	T ³	0,9	1,0	5,1
Corixidés	0,1	0,8	3,0	2,8	0,1	0,5					0,6	0,2
Sialidés	0,1	0,7	0,1	0,5	0,1	0,5					0,3	1,2
Ephémères	8,1	51,2	3,9	23,6	1,1	10,1	52,8	53,9	1,2	11,7	1,9	26,6
Odonates	0,2	3,3	0,7	12,0	0,1	3,0	1,8	2,3	0,4	0,9	1,6	20,1
Annélides						0,2	0,8				0,1	0,3
Total	9,7	60,6	7,4	38,9	36,1	69,4	61,4	63,7	3,2	13,6	79,2	81,1
Poissons	0,5	18,2					4,6	28,7	T ³	9,7		
Autres ⁴	0,9	0,4	1,4	0,1	1,0	0,3	2,4	2,2	0,3	0,1	0,4	0,8
N°	19		17		19		18		20		21	
n°	1727	2,9	1722	2,3	1853	0,2	343	6,3	4916	4,9	3360	1,5

¹ : Freq. représente la méthode des fréquences numériques² : Pds représente la méthode du pourcentage moyen du poids des proies ingérés³ : T indique les valeurs inférieures à 0,01%⁴ : Cette catégorie inclut les insectes terrestres et les organismes rares⁵ : N représente le nombre de contenus stomachaux analysés⁶ : n représente le nombre ou le poids sec (g) total des proies retrouvées dans les estomacs

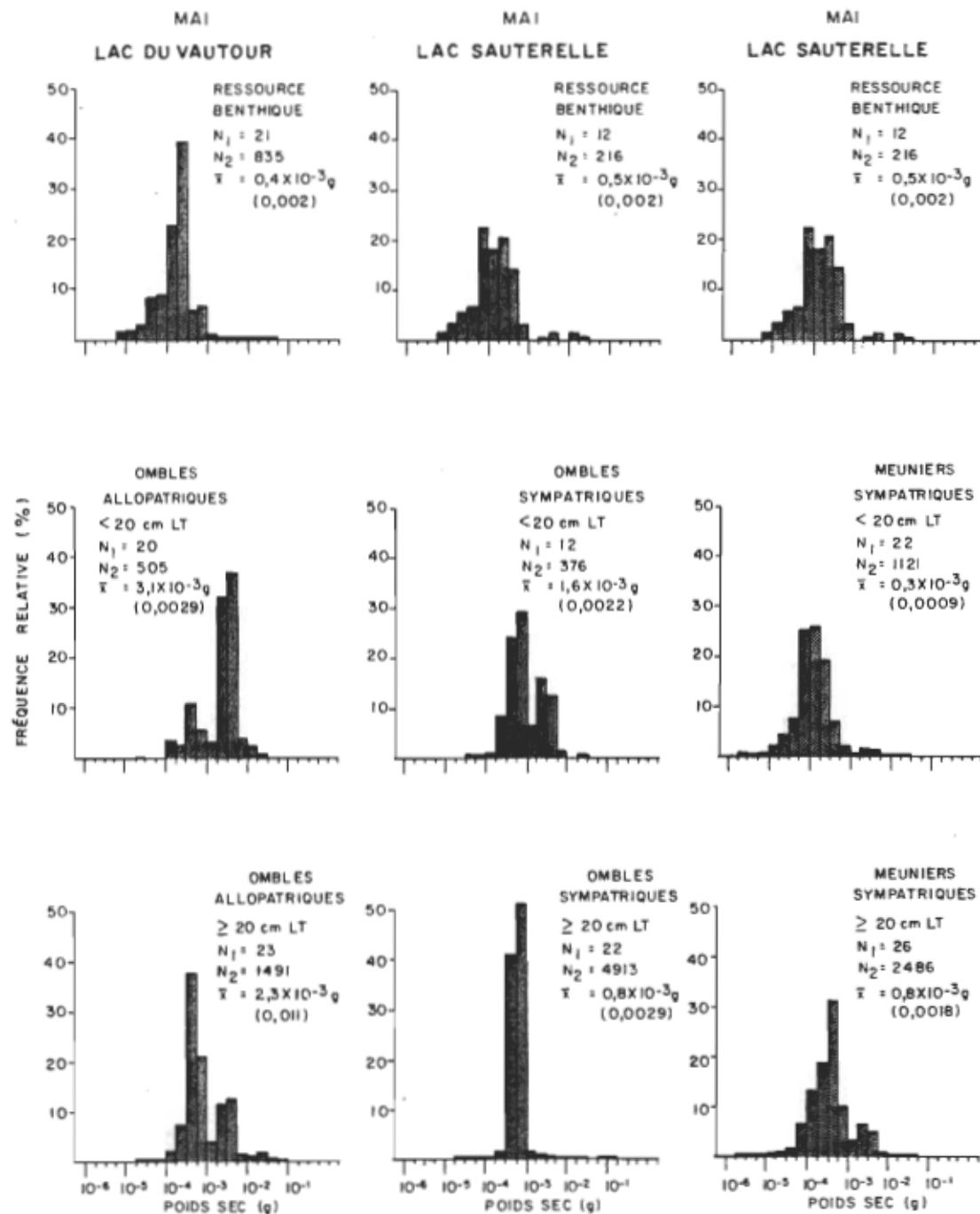
Tableau 3. (suite-)

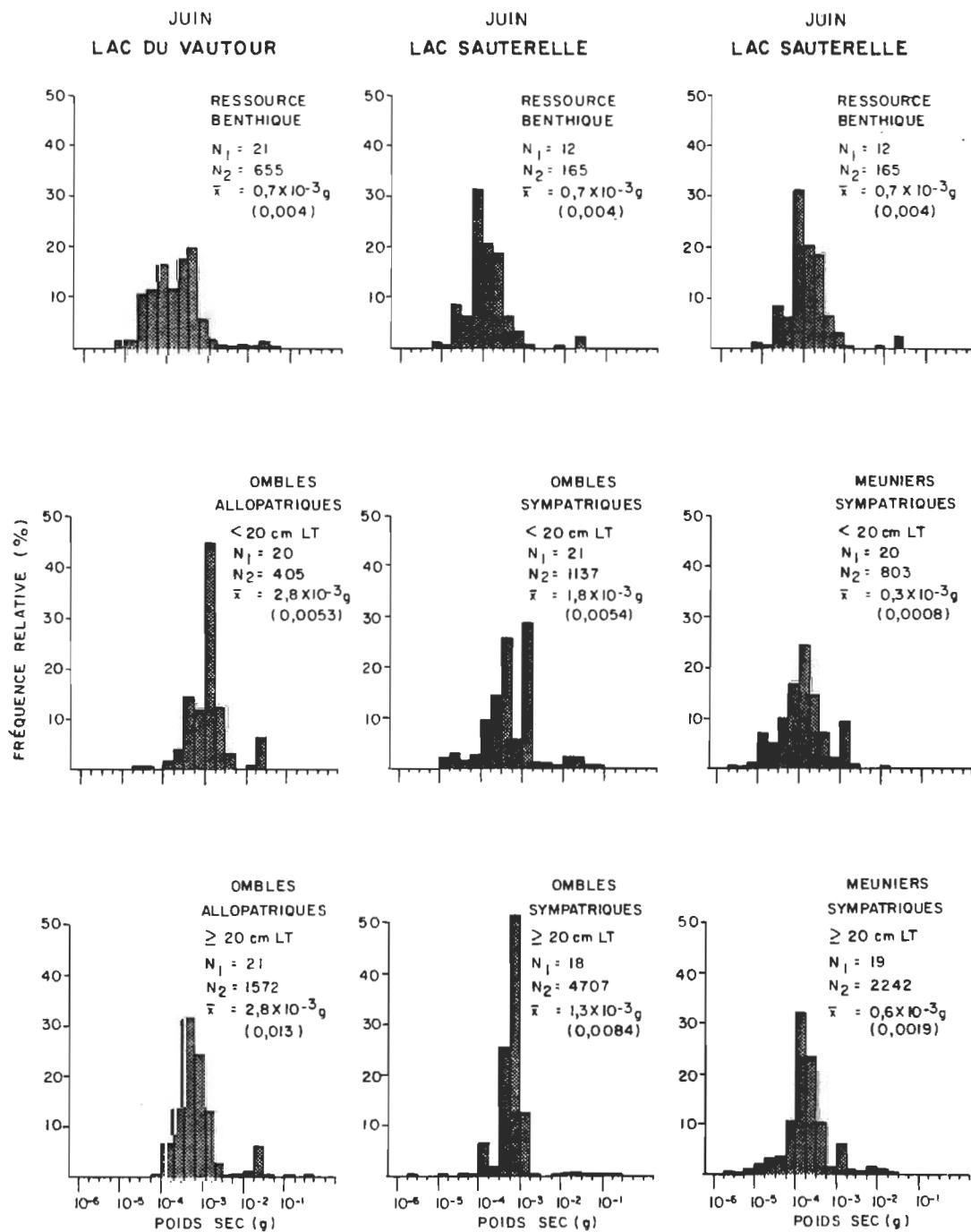
Taxons	Août 1985											
	<20 cm						≥20 cm					
	Ombles allopatriques		Ombles sympatriques		Meuniers sympatriques		Ombles allopatriques		Ombles sympatriques		Meuniers sympatriques	
	Fréq. ¹	Pds ²	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds	Fréq.	Pds
Zooplancton												
Cladocères	90,3	28,0	76,6	24,1	91,8	60,9	91,2	9,6	49,8	15,5	51,9	24,0
Copépodes			T ³	0,01	0,1	0,06					0,02	T ³
Chaoboridés	6,1	14,4	19,2	45,4	0,1	1,2	1,0	5,4	48,2	49,1	0,4	2,1
Diptères (P)	0,1	0,02	0,2	1,0	0,1	0,3			0,1	0,3	0,3	1,2
Total	96,5	42,4	96,0	70,5	92,1	62,5	92,2	15,0	98,1	64,9	52,8	27,3
Zoobenthos												
Gammaridés											0,1	0,04
Diptères	0,4	1,4	2,1	5,6	7,3	27,3	T ³	4,1	0,8	1,4	45,1	32,8
Trichoptères	0,3	13,7			T ³	0,2	0,5	19,6	T ³	1,3	0,8	6,7
Corixidés			0,2	1,3	T ³	0,03	0,2	0,1	0,1	0,1	0,2	0,2
Sialidés					T ³	1,0					0,2	0,9
Éphémères	1,2	25,0	0,5	10,8	T ³	6,7	3,1	41,4	0,4	17,5	0,2	13,0
Odonates	0,1	11,0	0,3	11,4			3,4	16,3	0,2	11,6	0,1	11,1
Annélides					T ³	2,3					T ³	7,7
Total	2,3	51,4	3,1	29,1	7,3	37,5	7,2	81,6	1,5	31,9	46,7	72,4
Poissons									T ³	2,8		
Autres ⁴	1,2	6,5	0,9	0,4	0,6	T ³	0,6	3,5	0,4	0,4	0,5	0,3
N ⁵	20		16		19		19		21		20	
n ⁶	2030	0,5	2039	0,7	4538	0,2	3349	2,4	9811	2,6	10397	1,9

¹ : Freq. représente la méthode des fréquences numériques² : Pds représente la méthode du pourcentage moyen du poids des proies ingérées³ : T indique les valeurs inférieures à 0,01%⁴ : Cette catégorie inclut les insectes terrestres et les organismes rares⁵ : N représente le nombre de contenus stomachaux analysés⁶ : n représente le nombre ou le poids sec (g) total des proies retrouvées dans les estomacs

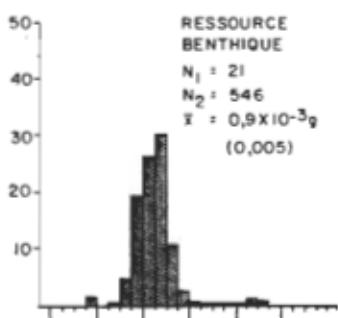
Figure 4

Distribution des fréquences de poids des organismes retrouvés dans la ressource benthique et des proies retrouvées dans les contenus stomachaux des poissons capturés aux lacs Vautour (population allopatrique) et Sauterelle (populations sympatriques); mai à août 1985. N_1 représente le nombre d'échantillons ou de contenus stomachaux analysés, N_2 , le nombre d'organismes total et \bar{x} , la moyenne \pm un écart-type entre parenthèses.

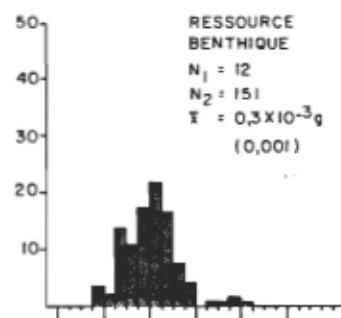




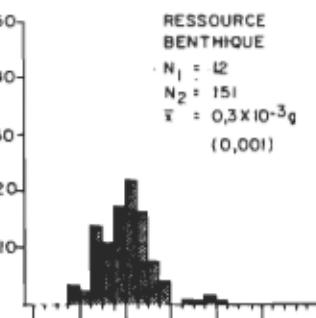
JUILLET
LAC DU VAUTOUR



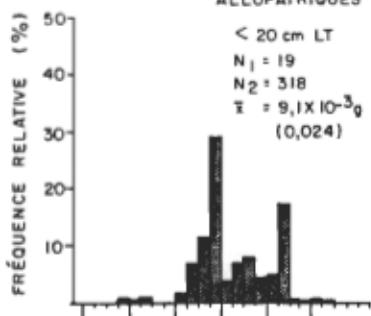
JUILLET
LAC SAUTERELLE



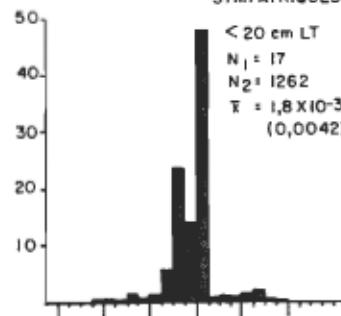
JUILLET
LAC SAUTERELLE



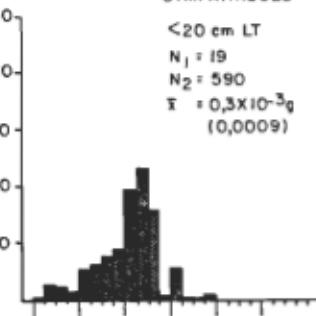
OMBLES
ALLOPATRIQUES



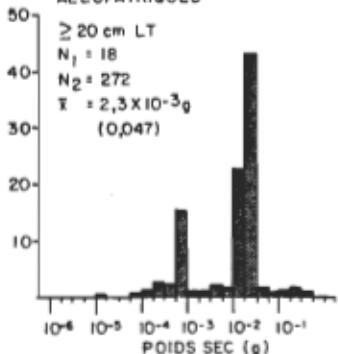
OMBLES
SYMPATRIQUES



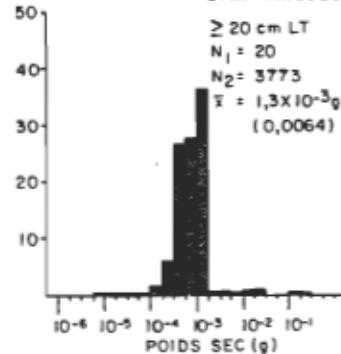
MEUNIERS
SYMPATRIQUES



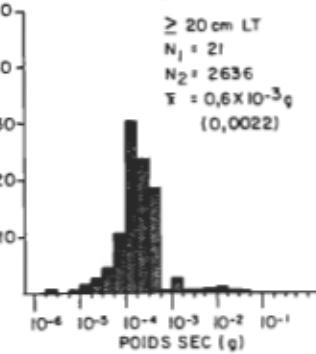
OMBLES
ALLOPATRIQUES



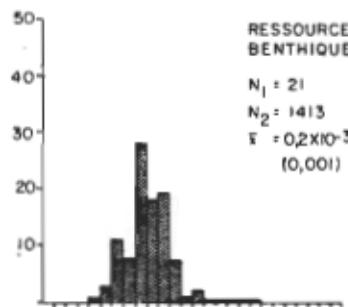
OMBLES
SYMPATRIQUES



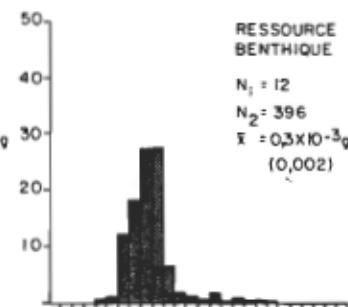
MEUNIERS
SYMPATRIQUES



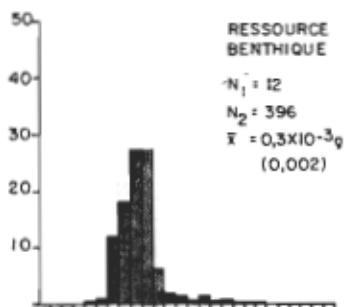
AOÛT
LAC DU VAUTOUR



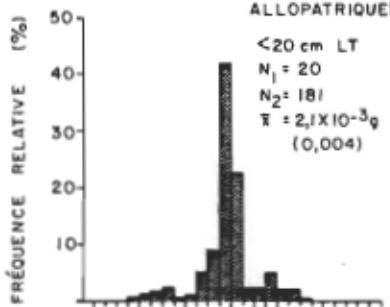
AOÛT
LAC SAUTERELLE



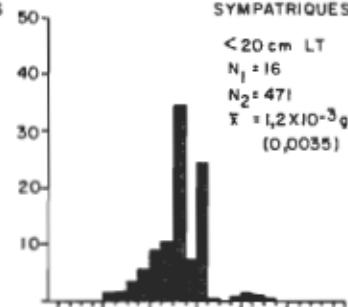
AOÛT
LAC SAUTERELLE



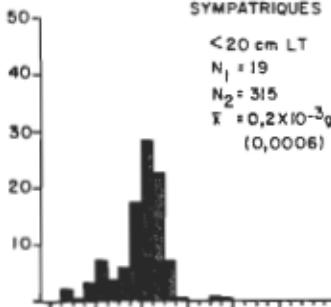
OMBLES
ALLOPATRIQUES



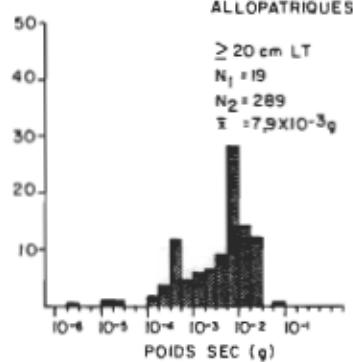
OMBLES
SYMPATRIQUES



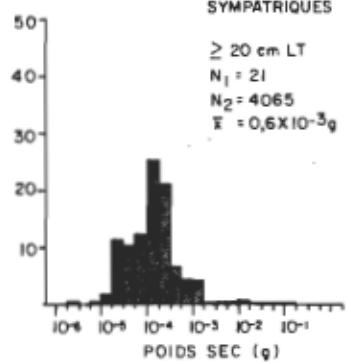
MEUNIERS
SYMPATRIQUES



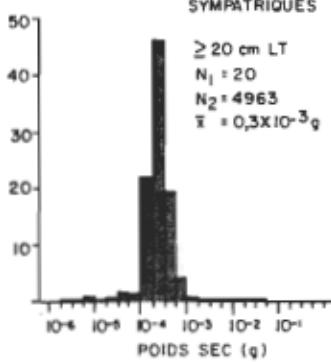
OMBLES
ALLOPATRIQUES



OMBLES
SYMPATRIQUES



MEUNIERS
SYMPATRIQUES



Les ombles de fontaine sympatriques s'alimentaient principalement de zoobenthos, en poids, en mai et juin et de zooplancton en juillet et août (Tableau 3). Les proies benthiques étaient surtout constituées de larves d'éphémères et d'odonates alors que les proies zooplanctoniques étaient principalement représentées par Chaoborus spp., à l'exception du mois d'août où l'on retrouvait une proportion importante de cladocères (Tableau 3). Les ombles sympatriques sélectionnaient principalement des proies benthiques supérieures à $10^{-3.5}$ g sauf en août où le poids variait entre 10^{-5} g et 10^{-3} g (Fig. 4). La distribution des fréquences de poids des proies ingérées entre les ombles était significativement différente à chacun des mois de l'étude (K-S , P< 0,001).

Les meuniers noirs consommaient principalement des organismes benthiques à l'exception du mois d'août, où les cladocères constituaient 62,5% de leur alimentation en poids (Tableau 3). Les diptères (chironomidae), les éphémères et les trichoptères dominaient les contenus stomachaux de mai à juillet alors que les cladocères (Holopedium gibberum, Daphnia spp. et Bosmina spp.) représentaient les principales proies en août (Tableau 3). En terme de taille des proies ingérées, les meuniers noirs sélectionnaient les proies selon un patron similaire à ce qui était présent dans la ressource, contrairement aux ombles de fontaine sympatriques et allopatriques (Figure 4).

ii) Grands individus (≥ 20 cm)

Les ombles allopatriques s'alimentaient surtout d'organismes benthiques tout au cours de la saison (Tableau 3). Les larves d'éphémères, d'odonates et de trichoptères étaient les principales proies retrouvées dans les contenus stomachaux. Deux groupes zooplanctoniques étaient présents à un degré moindre soit les Chaoborus spp. en mai et juin puis les cladocères (Holopedium gibberum et Daphnia spp. principalement) en juillet et août. Enfin, le Phoxinus eos composait près de 30% du poids des proies ingérées par les ombles allopatriques en juillet. Les ombles de fontaine allopatriques de cette classe de taille sélectionnaient généralement des proies supérieures à $10^{-3.5}g$ (Fig. 4).

Les ombles sympatriques consommaient surtout du zoobenthos en mai et du zooplankton de juin à août. Les proies benthiques étaient principalement représentées par les larves d'éphémères et d'odonates alors que les proies zooplanctoniques étaient surtout constituées de Chaoborus spp., à l'exception du mois d'août où l'on retournait une proportion importante de cladocères (Tableau 3). Les ombles sympatriques ont sélectionné des proies dont le poids individuel était supérieur à $10^{-3.5}g$ sauf en août où le poids variait entre $10^{-5}g$ et $10^{-3}g$ (Fig. 4). La comparaison des distributions des fréquences du poids des proies ingérées entre les populations sympatriques et allopatriques de grands

ombles de fontaine étaient significativement différentes à chacun des mois de l'étude (K-S, $P < 0,001$).

Les grands meuniers noirs s'alimentaient principalement de proies benthiques durant les quatre mois d'échantillonnage (Tableau 3). Les larves d'éphémères, d'odonates, de trichoptères, de sialidés et de diptères (chironomidae) représentaient les principales proies benthiques retrouvées dans les contenus stomachaux. Les résultats montrent également une consommation croissante de zooplancton de mai à août (Tableau 3). Les larves de Chaoborus spp. étaient les principales proies retrouvées de mai à juillet puis les cladocères en août. En terme de taille de proies ingérées, les grands meuniers noirs sélectionnaient les proies selon un patron similaire à ce qui étaient présent dans la ressource contrairement aux ombles de fontaine sympatriques et allopatriques (Fig. 4).

iii) Recouvrement alimentaire

L'indice de Schoener (1970) indique la présence d'un recouvrement important (supérieur à 0,60) entre les ombles sympatriques et allopatriques des deux classes de taille, en mai (Tableau 4). Il existe également un recouvrement important entre les ombles sympatriques et les grands meuniers noirs au mois de mai. Par la suite, le recouvrement alimentaire des populations étudiées a tendance à diminué avec un minimum en juillet (Tableau 4). Seul les ombles de

Tableau 4. Valeurs de recouvrement alimentaire (indice de Schoener 1970) entre les différentes populations étudiées aux lacs Vautour (population allopatrique) et Sauterelle (populations sympatriques); mai à août 1985.

Population	Mois			
	Mai	Juin	Juillet	Août
<20cm				
omble allosp. vs sympa.	0,78	0,83	0,35	0,62
omble sympa. vs M.N.	0,28	0,31	0,23	0,38
omble sympa. vs M.N. ($\geq 20\text{cm}$)	0,61	0,54	0,48	0,55
$\geq 20\text{cm}$				
omble allosp. vs sympa.	0,72	0,53	0,29	0,47
omble sympa. vs M. N.	0,64	0,51	0,26	0,45

Note: Recouvrement alimentaire calculé à partir du pourcentage moyen du poids des proies ingérées.

fontaine sympatriques et allopatriques (< 20 cm) affichent des recouvrements supérieurs à 0,60 en juin et août.

Ressources alimentaires benthiques disponibles

L'abondance des différents taxons retrouvés dans la ressource benthique n'était pas significativement différente entre les deux lacs pour chacun des mois de l'échantillonnage, à l'exception des gammaridés, des pupes et larves de chironomides au mois de mai, et des gammaridés en juillet (test de U de Mann-Whitney, $P < 0,05$) (Tableau 5).

La densité des organismes composant la ressource benthique était toujours plus élevée dans le lac Vautour sauf en juin où il n'y avait aucune différence significative (Tableau 5; mai: $t = 4,06$, $P < 0,005$; juillet: $t = 4,02$, $P < 0,005$; août: $t = 2,08$, $P < 0,05$). Les deux lacs suivaient le même patron de variation des densités, soit une baisse de mai à juillet suivie d'une hausse au mois d'août. La densité de la ressource benthique au lac Sauterelle augmentait significativement au mois d'août ($F = 7,78$, $P < 0,001$) (Tableau 5), tandis qu'au lac Vautour elle était significativement plus élevée au mois de mai et août malgré une baisse durant la période juin-juillet ($F = 7,94$, $P < 0,001$). La biomasse relative ne variait pas de façon significative durant la saison aux lacs Sauterelle et Vautour. Toutefois, la biomasse relative du lac Vautour était significativement plus élevée que celle du lac

Tableau 5. Nombre d'organismes benthiques par m^2 retrouvés aux lacs Vautour et Sauterelle; mai à août 1985. Le poids moyen des organismes est indiqué entre parenthèses ($\times 10^{-3}$ g poids sec).

Taxon	Densité des organismes (nb/m^2)							
	Mai		Juin		Juillet		Août	
	Vautour	Sauterelle	Vautour	Sauterelle	Vautour	Sauterelle	Vautour	Sauterelle
Chaoboridés	3,8 (0,86)	6,7 (0,36)	-	13,3 (0,055)	-	43,3 (0,19)	9,5 (0,098)	-
Gammaridés	320 * (0,23)	116,6 (0,14)	228,6 (0,38)	83,3 (0,19)	89,5 * (0,34)	113,3 (0,19)	891,4 (0,11)	306 (0,12)
Diptères								
Ceratopogonidés	45,7 (0,28)	10 (0,21)	43,8 (0,17)	13,3 (0,19)	57,1 (0,17)	20 (0,0001)	45,7 (0,24)	-
Chironomidés	1089,5 * (0,19)	520 (0,17)	899,1 (0,18)	340 (0,11)	838,1 (0,17)	340 (0,11)	1809,5 (0,17)	1020 (0,13)
Autres larves	-	-	11,4 (3,0)	3,3 (0,44)	-	-	1,9 (3,2)	-
Pupes diptères	93,3 * (0,17)	43,3 (0,25)	49,5 (0,1)	16,6 (0,072)	22,6 (0,19)	40 (0,11)	55,2 (0,12)	6,7 (0,80)
Trichoptères	15,5 (3,9)	23,3 (0,25)	49,4 (6,3)	16,7 (0,29)	11,4 (0,71)	-	53,2 (0,71)	69,9 (0,10)
Sialidés	1,9 (1,4)	-	9,5 (1,0)	-	5,7 (0,96)	-	7,6 (1,7)	16,6 (0,10)
Ephémères	34,3 (6,3)	49,9 (2,9)	68,6 (6,1)	140 (1,9)	30,4 (15,0)	23,3 (3,4)	24,7 (1,3)	10 (3,4)
Odonates	37,5 (5,5)	29,9 (6,9)	32,4 (4,6)	-	32,4 (0,94)	10 (4,6)	57,1 (3,0)	26,7 (10,0)
Densité moyenne	3852,8 * ± 1947	1269,8 * ± 487	1623,4 * ± 1637	792,2 * ± 658	1588,9 * ± 1234	851,3 * ± 448	3413,4 * ± 1790	2138,5 * ± 1010
Biomasse relative moyenne (g/m^2)	1,7 * $\pm 1,3$	0,6 a $\pm 0,8$	1,1 ab $\pm 1,0$	0,6 a $\pm 0,6$	1,3 ab $\pm 1,0$	0,2 a $\pm 0,2$	0,7 b $\pm 0,5$	0,7 a $\pm 0,8$
Poids moyen (10^{-4} g)	4,6 ab $\pm 0,002$	5,3 a $\pm 0,002$	7,0 ab $\pm 0,004$	7,0 a $\pm 0,004$	9,0 a $\pm 0,005$	3,1 a $\pm 0,001$	2,1 a $\pm 0,001$	3,4 a $\pm 0,001$
Longueur moyenne (mm)	4,8 a $\pm 2,7$	4,5 a $\pm 3,1$	4,4 b $\pm 2,9$	4,2 a $\pm 3,2$	5,0 a $\pm 3,3$	4,3 a $\pm 3,0$	3,9 b $\pm 2,6$	3,6 b $\pm 2,7$
Nb. échantillons (benne Ekman)	18	9	18	9	18	9	18	9

Notes: Pour chacun des lacs, les moyennes accompagnées d'une lettre identique ne sont pas significativement différentes tel que déterminé par une ANOVA suivie d'un test de comparaisons multiples de Student-Newman-Keuls ($P < 0,05$).

*: indique une différence significative dans l'abondance des organismes entre les lacs Vautour et Sauterelle (tel que déterminé par un test-U de Mann-Withney; $P < 0,05$).

Sauterelle durant les mois de mai et juillet (mai: $t= 2,16$, $P<0,05$; juillet: $t= 4,02$, $P<0,005$) (Tableau 5). Le poids moyen des organismes benthiques des lac Vautour et Sauterelle n'était pas significativement différent sauf au mois de juillet; à cette période le poids moyen du benthos du lac Vautour était significativement plus grand que celui du lac Sauterelle ($t=2,68$, $P< 0,01$). Le poids moyen des organismes benthiques du lac Sauterelle n'a pas varié de façon significative entre les différents mois d'échantillonnage ($F=1,24$, $P = 0.29$) (Tableau 5) alors qu'au lac Vautour, il a augmenté graduellement de mai à juillet pour diminuer en août ($F=11,01$, $P< 0,001$). Il n'y avait pas de différence significative dans la longueur moyenne des organismes benthiques des deux lacs étudiés en mai et juin. En juillet et août, la longueur moyenne des organismes était significativement plus élevée au lac Vautour qu'au lac Sauterelle (juillet: $t=2,86$, $P< 0,005$), août: ($t=2,61$, $P<0,01$). La longueur moyenne des proies benthiques du lac Sauterelle diminuait graduellement de mai à août (Tableau 5), ($F=5.66$, $P< 0.001$), alors qu'au lac Vautour elles étaient significativement plus faibles en juin et août ($F=26,25$, $P< 0,001$) (Tableau 5).

CHAPITRE 3

DISCUSSION

Les déplacements de niche et le partage des ressources sont considérés comme étant des mécanismes permettant de diminuer l'intensité de la compétition interspécifique (Diamond 1978). Notre étude fournit de telles évidences de l'existence d'une compétition entre deux espèces taxinomiquement distantes. De plus, les résultats indiquent que la dynamique des interactions varie en fonction de la taille des individus. La distribution spatiale et l'alimentation des petits ombles de fontaine sympatriques et allopatriques (<20 cm) ont été différentes à certaines périodes de la saison estivale. En mai et juin, les individus des deux populations fréquentaient la zone littorale et consommaient principalement des organismes benthiques. Par contre, en juillet et août, les ombles de fontaine sympatriques (<20 cm) étaient exclusivement retrouvés en zone pélagique et consommaient principalement du zooplancton comparativement aux ombles de fontaine allopatriques qui étaient plus nombreux en zone littorale et qui s'alimentaient en majeur partie de zoobenthos. Les meuniers noirs des deux classes de taille (<20 et ≥20 cm) étaient généralement retrouvés en zone littorale et

s'alimentaient principalement de zoobenthos. Ces résultats suggèrent donc un déplacement de niche alimentaire et spatiale des petits ombles de fontaine (<20 cm) en juillet et août. Contrairement aux petits ombles de fontaine, les grands ombles de fontaine (≥ 20 cm) avaient une distribution spatiale similaire mais une alimentation différente tout au long de la saison estivale. Les ombles de fontaine allopatriques (≥ 20 cm) étaient généralement retrouvés en zone pélagique et consommaient principalement des organismes benthiques alors que les ombles de fontaine sympatriques (≥ 20 cm) étaient aussi retrouvés en zone pélagique mais consommaient principalement du zooplancton, et plus particulièrement en juillet et août. Ce résultat suggère un déplacement de niche alimentaire, mais non spatiale, des ombles de fontaine sympatriques (≥ 20 cm) s'intensifiant en juillet et août. Il est possible que la distribution spatiale des grands ombles de fontaine (i.e. principalement pélagique) soit surtout le reflet de contraintes thermiques, propres à cette classe de tailles (c.f. Magnan et FitzGerald 1983, p.152), que le reflet d'interactions avec le meunier noir.

Les résultats obtenus suggèrent également que l'intensité des interactions entre les ombles de fontaine et les meuniers noirs sympatriques varient en fonction de l'abondance des ressources, supportant ainsi l'hypothèse proposée par Schoener (1982). Ainsi, le déplacement de niche

des ombles sympatriques et les plus faibles valeurs de recouvrement alimentaire observés entre les ombles et les meuniers sympatriques correspondent à une diminution importante des proies benthiques en juillet et août, et plus particulièrement des éphémères qui étaient les proies les plus sélectionnées par les ombles et les meuniers des deux classes de tailles. La proportion croissante des cladocères dans l'alimentation des ombles de fontaine et des meuniers noirs de mai à août correspond également à la diminution graduelle des éphémères dans le benthos. Cette diminution graduelle des organismes benthiques au cours de la saison estivale serait causée par une prédation sélective des poissons ou par la fin du cycle biologique de certains groupes taxinomiques, ou par les deux (Mittlebach 1981). Lammens et al (1985) suggéraient que les déplacements de niche alimentaire de la brème (Abramis brama) et de l'anguille (Anguilla anguilla) seraient causés par un changement dans la disponibilité de Daphnia hyalina et des larves de chironomides dû à une prédation de l'éperlan (Osmerus mordax) sur Daphnia hyalina. La prédation importante des meuniers noirs sur les éphémères réduirait l'accessibilité de ces dernières à l'omble de fontaine spécialement en juillet et août.

En plus d'une compétition interspécifique avec le meunier noir pour la ressource benthique en zone littorale, le déplacement de niche des petits ombles sympatriques (<20 cm) de la zone littorale vers la zone pélagique résulterait

en une intensification de la compétition intraspécifique avec les grands ombles sympatriques (>20 cm) pour l'exploitation des Chaoborus spp. Le Chaoborus spp. semble en effet être une proie recherchée par les ombles de fontaine. Nos résultats indiquent que les ombles allopatriques qui consommaient du zooplancton, sélectionnaient presqu'exclusivement du Chaoborus spp. de mai à juillet. La diminution de Chaoborus spp. dans l'alimentation des ombles de fontaine allopatriques en août est présumément causée par une forte prédation antérieure puisque les ombles de fontaine sympatriques, qui sont beaucoup moins abondants (présente étude et Magnan 1987), continuent à utiliser cette ressource en août. Dû à leur faible effectif, les ombles sympatriques pourraient s'alimenter durant l'ensemble de la saison estivale sur cette grosse proie zooplanctonique. La taille inférieure des petits ombles sympatriques ne leur confèrera pas une aussi grande efficacité d'alimentation sur ces proies ce qui pourraient expliquer leur consommation à peu près équivalente en cladocères en août, une nourriture que l'on assume comme étant inférieure d'un point de vue énergétique comparativement au Chaoborus spp. en raison de sa taille plus faible. Une situation similaire existe chez les salmonidés zooplanctonophages de la Scandinavie (c.f. Nilsson et Pejler 1973).

A ce stade-ci on pourrait se poser la question 'pourquoi le meunier noir semble-t-il être le compétiteur supérieur

dans ce système?'. Sa morphologie buccale infère lui permettrait d'exploiter plus efficacement la ressource benthique que l'omble de fontaine qui possèdent une bouche en position terminale. Généralement, les poissons qui possèdent une bouche en position terminale sont plus efficaces à capturer des proies de surface ou situées dans la colonne d'eau comparativement aux poissons qui possèdent une bouche en position infère ou sub-terminale, qui sont plus efficaces à consommés des proies benthiques (voir Schutz et Northcote 1972, Gatz 1979, Magnan et FitzGerald 1984). Une bouche en position infère peut conférer des avantages énergétiques pour un poisson qui s'alimente sur le fond si on assume que lors de l'alimentation, le corps doit rester le plus possible dans un axe horizontal (Alexander 1967). De plus, nos résultats indiquent que les deux espèces possèdent des comportements alimentaires très différents. D'une part, les ombles de fontaine consommaient des proies généralement supérieures à 10-3.5g, présumément parce qu'ils sélectionnent les proies une à une. Ces proies étaient très peu représentées dans la ressource. D'autre part, les meuniers noirs consommaient les proies selon un patron de taille qui était similaire à celui de la ressource, présumément parce que les individus filtrent les sédiments (obs. pers.) et ainsi n'effectuent aucune sélection au niveau de la taille des proies. Ce comportement du meunier noir laisse ainsi très peu de place aux ombles de fontaine pour un refuge compétitif sur l'axe taille des

proies benthiques (c.f. Werner 1977). La phase d'alimentation macro-invertébré constituerait donc le goulot d'étranglement (angl.: bottleneck) des ombles de fontaine sympatriques (<20 cm) (c.f. Persson 1987) parce que leur alimentation et leur distribution spatiale recouvrent considérablement celles des meuniers noirs (<20 cm et ≥20 cm). Les résultats d'alimentation des petits meuniers noirs suggèrent qu'il pourrait aussi y avoir existence d'un goulot d'étranglement compétitif durant le stade d'alimentation zooplanctonique entre les larves d'ombles de fontaine et les meuniers <20 cm.

La quantité d'énergie totale disponible à une communauté dulcicole est relativement indépendante du nombre d'espèces présentes (Hanson et Leggett 1982). Les prises par unité d'effort (PUE) d'ombles sympatriques sont grandement diminuées en présence de meunier noir, en particulier celles des petits ombles sympatriques. Magnan (1987) indique que la présence de meunier noir réduit de près de la moitié la production en omble de fontaine. Le déplacement de niche des ombles de fontaine sympatriques (<20 cm) se traduit présumément par l'utilisation d'une nourriture de qualité inférieure en terme énergétique. Hanson et Leggett (1986) considèrent les micro-crustacés (ex.: Ceriodaphnia spp., chydorides et ostracodes) comme une nourriture de faible valeur énergétique. De plus, les données de Persson (1987), suggèrent qu'une larve de Sialis sp. a le même contenu

énergétique que six cents (600) Daphnia magna. L'effet négatif du meunier noir a été relevé lors d'interaction avec d'autres espèces comme la perchaude et le doré (Stizostedion vitreum). Suite à l'enlèvement du meunier, il y a eu une augmentation de la consommation des éphémères par la perchaude, qui sert de proie au doré, puis le taux de croissance et la population de doré ont augmenté (Johnson 1977). De plus l'omble de fontaine est une espèce sensible à la présence de compétiteur potentiel tel que la perchaude (Maclean et Magnuson 1977, Fraser 1978, Post et Cucin 1984), la truite arc-en ciel (Salmo gairdneri) (Rose 1986) et le mulet à cornes (Magnan et FitzGerald 1982). Rose (1986) indiquait qu'en présence de truite arc-en-ciel, l'omble de fontaine présentait un diminution de croissance durant le premier été. Cette diminution serait peut-être un des déterminants majeurs de la taille relative de la population. La faible croissance des ombles de fontaine dans la première année causerait une mortalité hivernale importante (Ross 1986). Dans cette étude, nous soupçonnons un effet similaire découlant de la présence d'un compétiteur comme le meunier noir. Toutefois, des travaux supplémentaires seront nécessaires afin de bien cerner la nature des interactions ombles de fontaine-meuniers noirs au niveau des stades larvaires.

A ce stade-ci, on peut se poser la question qu'adviendra-t-il des populations allopatriques de nos espèces indigènes?

Est-ce que les populations pures d'omble de fontaine deviendront à moyen terme les vestiges d'une époque révolue suite à l'invasion d'espèces non-résidentes? Nous devrons dans le futur tenter à tout prix de préserver nos espèces indigènes, d'une part, par le biais d'interventions pratiques et d'autre part, par la mise en place d'un système d'éducation, sans oublier l'application d'une réglementation adéquate sur le problème majeur que constitue les introductions d'espèces non-résidentes, voir même indésirables du point de vue de la gestion de la pêche sportive.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Alexander, R. McN. 1967. Functional design in fishes. Hutchinson Publishing Group Ltd., London.
- Andrusak, H., et T.J. Northcote. 1971. Segregation between adult cutthroat trout (Salmo clarki) and dolly varden (Salvelinus malma) in small coastal British Columbia lakes. J. Fish. Res. Board Can. 28: 1259-1268..
- Baltz, D.M., P.B. Moyle et N.J. Knight. 1982. Competitive interactions between benthic stream fishes, riffle sculpin, Cottus gulosus, and speckled dace, Rhinichthys osculus. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 1502-1511.
- Barbault, R. 1981. Ecologie des populations et des peuplements: des théories aux faits. éd. Masson, Paris. 200 p.
- Bentzen, P., M.S. Ridgway, et J.D. MacPhail. 1984. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (Gasterosteus): spatial segregation and seasonal habitat shifts in the Enos Lake species pair. Can. J. Zool. 62: 2436-2439.
- Connell, J.H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competitors past. Oikos 35: 131-138.
- Corbett, B.W. et P.M. Powles. 1986. Spawning and larva drift of sympatric walleyes and white suckers in an Ontario stream. Trans. Am. Fish. Soc. 115: 41-46.

- Diamond, J.D. 1978. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition. Am.Sci. 66: 322-331.
- 1986. Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments, p. 3-22. Dans Community ecology, édité par J.M. Diamond et T.J. Case, Harper & Row, New York.
- Eadie, J., et A. Keast. 1984. Resource heterogeneity and fish diversity in lakes. Can. J. Zool. 62: 1689-1695.
- Faush, K.D., et R.J. White. 1981. Competition between brook trout (Salvelinus fontinalis) and brown trout (Salmo trutta) for positions in a Michigan stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1220-1227.
- 1986. Competition among juveniles of coho salmon, brook trout, and brown trout in a laboratory stream, and implications for Great Lakes tributaries. Trans. Am. Fish. Soc. 115: 363-381.
- Fraser, J.M. 1978. The effect of competition with yellow perch on the survival and growth of planted brook trout, splake, and rainbow trout in a small Ontario lake. Trans. Am. Fish. Soc. 107: 505-517.
- Fry, F.E.J. 1976. Comments, p.296-347 Dans S.R. Kerr et A.H. Lawrie (éd.) Natura naturans: A symposium on the Fry paradigm. J. Fish. Res. Board Can. 33.
- Gatz,A.J.,Jr. 1979. Community organization in fishes as indicated by morphological features. Ecology 60: 711-718.

- Gause, G.F. 1934. The struggle for existence. Réimpression, éd. Hafner, New York, N.Y. 1964. 163 p.
- Glova, G.J. 1986. Interaction for food and space between experimental populations of juvenile coho salmon (Oncorhynchus kisuth) and coastal cutthroat trout (Salmo clarki) in a laboratory stream. *Hydrobiologia* 132: 155-168.
- Griffith, J.S., Jr. 1974. Utilisation of invertebrate drift by brook trout (Salvelinus fontinalis) and cutthroat trout (Salmo clarki) in small streams in Idaho. *Trans. Am. Fish. Soc.* (3): 440-447.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *Auk* 34: 427-433.
- Hanson, J.M., et W.C. Leggett. 1982. Empirical prediction of fish biomass and yield. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 257-263.
- 1985. Experimental and field evidence for inter- and intraspecific competition in two freshwater fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 280-286.
- 1986. Effect of competition between two freshwater fishes on prey consumption and abundance. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1363-1372.
- Hardin, G. 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131: 1292-1297.

- Hayes, J.W. 1987. Competition for spawning space between brown (Salmo trutta) and rainbow trout (S. gairdneri) in a lake inlet tributary, New Zealand. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 44: 40-47.
- Hume, J.M.B., et T.J. Northcote. 1985. Initial changes in use of space and food by experimentally segregated populations of dolly varden (Salvelinus malma) and cutthroat trout (Salmo clarki). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1228-1246.
- Hutchinson, G.E. 1958. Concluding remarks. Cold Springs Harbor Symp. Quant. Biol. 22: 415-427.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. J. Fish. Biol. 17: 411-429.
- Johannes, R.E., et P.A. Larkin. 1961. Competition for food between redside shiners (Richardsonius balteatus) and rainbow trout (Salmo gairdneri) in two British Columbia lakes. J. Fish. Res. Board Can. 18: 203-220.
- Johnson, F.H. 1977. Responses of walleye (Stizostedion vitreum vitreum) and yellow perch (Perca flavescens) populations to removal of white suckers (Catostomus commersoni) from a Minnesota lake, 1966. J. Fish. Res. Board Can. 34: 1633-1642.
- Johnson, F.H., et J.G. Hale. 1977. Interrelations between walleye, Stizostedion vitreum vitreum, and smallmouth bass, Micropterus dolomieu, in four northeastern

- Minnesota lakes, 1948-1969. J. Fish. Res. Board Can. 34: 1626-1632.
- Kerr, S.R. et R.A. Ryder. 1977. Niche theory and percid community structure. J. Fish. Res. Board Can. 34: 1952-1958.
- Lalancette, L.-M. 1977. Feeding in white sucker (Catostomus commersoni) from Gamelin lake, Quebec, over a twelve month period. Naturaliste Can. 104: 369-376.
- Lammens, E.H.R.R., H.W. de Nie, J. Vijverberg et W.L.T. vanDensen. 1985. Resource partitioning and niche shifts of bream (Abramis brama) and eel (Anguilla anguilla) mediated by predation of smelt (Osmerus eperlanus) on Daphnia hyalina. Can. J. Aquat. Sci. 42: 1342-1351.
- Laughlin, D.R., et E.E. Werner. 1980. Resource partitioning in two coexisting sunfish: pumpkinseed (Lepomis gibbosus) and northern longear sunfish (Lepomis megalotis peltastes). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 1411-1420.
- Li, H.W., P.B. Moyle et R.L. Garrett. 1976. Effect of the introduction of the Mississippi silverside, Menedia audens, on the growth of black crappie, Pomoxis nigromaculatus, and white crappie, P. annularis, in Clear Lake, California. Trans. Am. Fish. Soc. 105: 404-408.
- Lien, L. 1981. Biology of the minnow Phoxinus phoxinus and

- its interactions with brown trout Salmo trutta in Ovre Heimdalsvatn, Norway. *Holarct. Ecol.* 4: 191-200.
- Linton, L.R., R.W. Davies et F.J. Wrona. 1981. Resource utilization indices: an assessment. *J. Anim. Ecol.* 50: 283-292.
- MacLean, J., et J.J. Magnuson. 1977. Species interactions in percid communities. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 1941-1951.
- Magnan, P. 1983. 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.
- 1987. Interactions between brook charr, Salvelinus fontinalis, and non-salmonid species; ecological shift, morphological shift and their effect on zooplankton communities. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* (soumis pour publication).
- Magnan, P., et 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.
- 1983. Age scolaire et otolithique de l'omble de fontaine (Salvelinus fontinalis): comparaison et interprétation des faux annulis. *Naturaliste Can.*, 110: 149-154.

- 1984. Mechanisms responsible for the niche shift of brook charr, Salvelinus fontinalis Mitchell, when living sympatrically with creek chub, Semotilus atromaculatus Mitchell. Can. J. Zool. 62: 1548-1555.
- Mittelbach, G.G. 1981. Patterns of invertebrate size and abundance in aquatics habitats. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38:896-904.
- Naud, M., et P. Magnan. 1987. Diel inshore-offshore migrations in northern redbelly dace, Phoxinus eos (Cope). Can. J. Zool. (sous presse).
- Nilsson, N.-A. 1963. Interaction between trout and char in Scandinavia. Trans. Am. Fish. Soc. 92: 276-285.
- 1965. Food segregation between salmonid species in North Sweden. Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm. 46: 58-78.
- Nilsson, N.-A., et B. Pejler. 1973. On the relation between fish fauna and zooplankton in North Swedish lakes. Inst. Freshw. Res. Drottningholm . Rep. 53: 51-77.
- Nilsson, N.-A., et T.J. Northcote. 1981. Rainbow trout (Salmo gairdneri) and cutthroat trout (Salmo clarki), interactions in coastal British Columbia lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1228-1246.
- Paine, M.D., J.J. Dodson et G. Power. 1982. Habitat and food resource partitioning among four species of darters

- (Percidae: Etheostoma) in a southern Ontario stream.
Can. J. Zool. 60: 1635-1641.
- Paskowski, C.A. 1985. The foraging behavior of the central mudminnow and yellow perch: the influence of foraging site, intraspecific and interspecific competition. Oecologia 66: 271-279.
- Persson, L. 1986. Effects of reduced interspecific competition on resource utilization in perch (Perca fluviatilis). Ecology 67: 355-364.
- 1987. The effects of resource availability and distribution on size class interactions in perch (Perca fluviatilis). Oikos 48: 148-160.
- Post, J.R., et D. Cucin. 1984. Changes in the benthic community of a small precambrian lake following the introduction of yellow perch, Perca flavescens. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 1496-1501.
- Power, G. 1980. The brook charr, Salvelinus fontinalis. pp. 141-203 Dans Charrs, salmonid fishes of genus Salvelinus. Vol. 1, édité par E.K. Balon. Dr. W. Junk bv Publishers, The Hague, Netherlands. pp. 141-203.
- Proulx, M., S. Tremblay et P. Magnan. 1987. Dynamique saisonnière des cladocères dans un lac oligotrophe du Québec, Canada. Hydrobiologia (soumis pour publication).
- Reynolds, W.W., et M.E. Casterlin. 1978. Behavioral thermoregulation and diel activity in white sucker

- (Catostomus commersoni). Comp. Biochem. Physiol. vol. 59A: 261-262.
- Ringler, N.H., et J.H. Johnson. 1982. Diet composition and diel feeding periodicity of some fishes in the St. Lawrence river. New York Fish. Game J. 29: 65-74.
- Rose, G.A. 1986. Growth decline in subyearling brook trout (Salvelinus fontinalis) after emergence of rainbow trout (Salmo gairdneri). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 187-193.
- Ross, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. Copeia (2): 352-388.
- Roughgarden, J., et J.M. Diamond. 1986. Overview: the role of species interactions in community ecology. p. 333-343. Dans Community ecology, édité par J.M. Diamond & T.J. Case, Harper & Row, New York.
- Sale, P.F. 1979. Habitat partitioning and competition in fish communities. pp. 232-331 Dans Predator-prey systems in fisheries management. édité par R.H. Stroud et H. Clepper, Sport fishing institute, Washington, D.C. pp. 323-331.
- Schluter, D. 1986. Character displacement between distantly related taxa - finches and bees in the Galapagos. Am. Nat. 127: 95-102.
- Schoener, T.W. 1970. Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. Ecology 51: 408-418.

- 1982. The controversy over interspecific competition. Am. Nat. 70: 586-595.
- Schutz, D.C., et T.J. Northcote. 1972. An experimental study of feeding behavior and interaction of coastal cutthroat trout (Salmo clarki) and dolly varden (Salvelinus malma). J. Fish. Res. Board. Can. 29: 555-565.
- Scott, W.B., et E.J. Crossman. 1974. Poissons d'eau douce du Canada. Office Rech. Pêch. Can. Bull. no 184.
- Smith, R.L. 1980. Ecology and field biology. 3^e ed. Harper & Row, New York, N.Y. 835 p.
- Sokal, R.R. et F.J. Rohlf. 1981. Biometry. 2^e éd. W.H. Freeman and Co., San Francisco.
- Towsend, C.R., Winfield, I.J., Peirson, G. et M. Cryer. 1986. The response of young roach Rutilus rutilus to seasonal changes in abundance of microcrustacean prey: a field demonstration of switching. Oikos 46: 372-378.
- Vollestad, L.A. 1985. Resource partitioning of roach Rutilus rutilus and bleak Alburnus alburnus in two eutrophic lakes in SE Norway. Holarct. Ecol. 8: 88-92.
- Walsh, G., et G.J. FitzGerald. 1984. Biais inhérents à l'analyse de l'alimentation des poissons. Cas de trois espèces d'épinanches (Gasterosteidae). Naturaliste Can. 111: 193-202.
- Werner, E.E. 1977. Species packing and niche complementarity in three sunfishes. Am. Nat. 111: 553-578.

- 1986. Species interactions in freshwater fish communities, p.344-358. Dans Community ecology, édité par J.D. Diamond et T.J. Case, Harper & Row, New York.
- Werner, E.E., et D.J. Hall. 1976. Niche shifts in sunfishes; experimental evidence and significance. Science (Washington D.C.) 191: 404-406.
- 1977. Competition and habitat shift in two sunfishes (Centrarchidae). Ecology 58: 869-876.
- Whittaker,R.H., S.A. Levin et R.B. Root. 1973. Niche, habitat and ecotope. Am. Nat. 107: 321-338.