

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

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

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

PAR
MÉLANIE CARON

POSITION DE L'OMBLE DE FONTAINE DANS LES RÉSEAUX
TROPHIQUES LACUSTRES: TRAÇAGE ISOTOPIQUE ET ESTIMATION
DES PROIES CONSOMMÉES EN ZONES LITTORALE ET PÉLAGIQUE

DÉCEMBRE 2003

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.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier chaleureusement mes deux directeurs de recherche, les Drs Pierre Magnan et Gilbert Cabana, pour leur soutien constant, leurs encouragements et avec qui j'ai grandement apprécié les différents échanges durant ces années. Au cours de ce projet, ils ont su m'offrir de nombreuses possibilités et d'occasions de parfaire et compléter ma formation et pour cela, je leur en suis entièrement reconnaissante. Merci pour votre confiance. Je suis également reconnaissante à la Fondation de l'Université du Québec à Trois-Rivières pour son support financier dans le cadre de ce projet.

Je tiens à remercier chaleureusement toutes les personnes qui m'ont assistée sur le terrain et en laboratoire (en ordre chronologique): Philippe Lévesque, Raphaël Proulx, Yves Paradis, Wendy Giroux, Gaston Lacroix, Vincent Préfontaine, Chantal Fournier, Éric Morin, Samuel Turgeon et Hugues Bertrand.

Je tiens également à remercier mes collègues et ami(e)s du Groupe de recherche sur les écosystèmes aquatiques (GRÉA) pour leur amitié et les bons moments... Un merci tout spécial aux membres du Laboratoire de recherche sur les communautés aquatiques (LRCA), aux gens de ma « cohorte » : Raphaël Proulx, Guillaume Lapierre, Martin-Hugues St-Laurent, Micheline Bertrand, Chantal Fournier, Julie Adams, Angélique Dupuch, Charles Vallée et Sébastien Rouleau pour votre soutien et ces douces années! Finalement, je tiens à remercier spécialement ma mère, Marjolaine Pépin, qui m'a encouragée et supportée au cours de ces nombreuses années. Merci d'être là.

AVANT-PROPOS

Ce mémoire est conforme à l'article D45 du règlement des études de cycles supérieurs qui permet de présenter les résultats obtenus dans le cadre d'une maîtrise de recherche en Sciences de l'environnement sous forme d'article scientifique plutôt que sous forme de mémoire traditionnel. Ainsi, il a été convenu avec mes directeurs de recherche, les Drs Pierre Magnan et Gilbert Cabana, que deux articles issus de ce projet (Chapitre I et II) seront soumis au périodique scientifique Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. Le présent mémoire comprend la version française de ces deux articles.

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	i
AVANT-PROPOS	ii
TABLE DES MATIÈRES	iii
LISTE DES TABLEAUX.....	1
Chapitre 1	1
Chapitre 2.....	1
LISTE DES FIGURES	3
Chapitre 1.....	3
Chapitre 2.....	4
INTRODUCTION GÉNÉRALE	6
CHAPITRE 1	9
RÉSUMÉ	10
INTRODUCTION	11
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	13
Échantillonnage des invertébrés pélagiques et benthiques	13
Analyses isotopiques.....	15
Analyses statistiques.....	16
RÉSULTATS.....	16
Intégration de la variabilité spatiale et des effets de lacs par les consommateurs primaires aquatiques	16
Patrons de variations du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ à la base des réseaux trophiques	17
Effet de la taille et de la période d'échantillonnage sur la signature isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des invertébrés aquatiques	18
DISCUSSION	19
Variabilité spatiale du $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs primaires	19
Variabilité spatiale du $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires	21
Variation de la taille des invertébrés aquatiques et la signature isotopique	22
Effet temporel sur la signature isotopique des invertébrés aquatiques	23
Variations à la base des réseaux trophiques aquatiques et modèles quantitatifs	24
CONCLUSION.....	26
REMERCIEMENTS.....	27
RÉFÉRENCES	28
LISTE DES FIGURES	35
CHAPITRE 2	42
RÉSUMÉ	43
INTRODUCTION	44
MATÉRIEL ET MÉTHODES.....	46
Site de l'étude	46
Pêche expérimentale	47
Échantillonnage du zooplancton et du zoobenthos	48
Extractions des lipides contenus dans les muscles des poissons	49
Contenus stomacaux	49
Analyses isotopiques.....	50
Modèles de mélanges quantitatifs pour signatures isotopiques	52

Analyses statistiques	53
Analyse canonique de correspondance	53
RÉSULTATS	54
Alimentation de l'omble de fontaine basée sur les contenus stomacaux.....	54
Signature isotopique des ombles de fontaine ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$)	55
Extraction des lipides	55
$\delta^{13}\text{C}$	55
$\delta^{15}\text{N}$	57
Signature isotopique des autres espèces de poissons.....	58
DISCUSSION	59
Alimentation de l'omble de fontaine basée sur les contenus stomacaux.....	59
Signatures isotopiques des ombles de fontaine.....	60
Effets de l'extraction des lipides chez les ombles de fontaine.....	60
Populations allopatriques	60
Populations sympatriques	62
Positions trophiques de l'omble de fontaine	64
Effet de la taille sur le $\delta^{15}\text{N}$	65
CONCLUSION	66
REMERCIEMENTS	66
RÉFÉRENCES	67
LISTE DES FIGURES	79
CONCLUSION GÉNÉRALE.....	88
RÉFÉRENCES À L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALE	90

LISTE DES TABLEAUX

Chapitre 1

- Tableau 1. Morphométrie des lacs, conductivité et transparence des 12 lacs à l'étude.....32
- Tableau 2. Résultats de l'analyse de variance sur le $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires (cladocères, chironomidés et zoobenthos herbivore) en fonction de la zone d'échantillonnage (littorale vs pélagique).....33
- Tableau 3. Résultats de l'analyse de covariance du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires et secondaires entre les zones littorale et pélagique. Les variables incluses dans le modèle sont la période d'échantillonnage (jour Julien), le lac et l'interaction entre la période d'échantillonnage et le lac.....34

Chapitre 2

- Tableau 1. Effet de la zone de capture (littorale « L » et pélagique « P ») sur la signature isotopique des ombles de fontaine. (+) : signature isotopique enrichie en zone pélagique et (-) : signature isotopique enrichie en zone littorale.....75
- Tableau 2. Pourcentage moyen de carbone assimilé par les ombles de fontaine provenant des proies littorales et différence entre la signature isotopique des proies benthiques et pélagiques pour chaque lac et l'année d'échantillonnage.....76
- Tableau 3. Distribution en taille des ombles de fontaine dans les huit lacs étudiés en 1999-2000.....77

Tableau 4. Pourcentage moyen de carbone assimilé par les autres espèces
provenant des proies littorales pour chaque lac et l'année d'échantillonnage.
La différence entre la signature isotopique des proies benthiques et pélagiques
de lacs est donnée au tableau 2.....78

LISTE DES FIGURES

Chapitre 1

- Figure 1. Variation spatiale du $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs primaires aquatiques (pélagiques en gris, littoraux en blanc) pour les 12 lacs à l'étude. Les lignes pointillées représentent les valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}$ des végétaux terrestres provenant de la forêt boréale (Brooks et al. 1997).....36
- Figure 2. Variation du $\delta^{13}\text{C}$ des invertébrés aquatiques provenant des différents niveaux trophiques. Les consommateurs primaires sont en blanc et les consommateurs secondaires sont en gris (Zb= zoobenthos; Zpk = zooplancton).....37
- Figure 3. Relation entre les $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ moyens des invertébrés aquatiques provenant de 11 lacs à l'étude. Les consommateurs primaires sont en blanc et les consommateurs secondaires en gris. Chao = Chaoboridés, Chiro = chironomidés, Ephemer = Ephemeroptera, Trichop. = Trichoptera.....38
- Figure 4. (a) $\delta^{13}\text{C}$ et (b) $\delta^{15}\text{N}$ des invertébrés benthiques du lac Bondi en fonction du log de la taille des organismes. Les points encadrés ont été retirés des analyses statistiques. Les droites de régression sont présentées pour chaque famille.....39
- Figure 5. Variation en (a) $\delta^{13}\text{C}$ et (b) $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires zooplanctoniques en fonction de la période d'échantillonnage, à l'été 1999. Les droites de régression sont présentées pour chaque lac.....40
- Figure 6. Variation en (a) $\delta^{13}\text{C}$ et (b) $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs secondaires zooplanctoniques en fonction de la période d'échantillonnage, à l'été 1999. Les droites de régression sont présentées pour chaque lac.....41

Chapitre 2

- Figure 1: Analyse canonique de correspondance (CCA) représentant les proies consommées par l'omble de fontaine en fonction de la composition de la communauté de poissons, de la zone de capture, de la taille des individus et de la date d'échantillonnage.....81
- Figure 2 : Pourcentage de proies benthiques dans les contenus stomacaux des ombles de fontaine échantillonnés en 1999 et 2000, pour trois niveaux de compétition interspécifique, a) ombles de fontaine seuls ; aucune compétition interspécifique, b) ombles et mulets à cornes ; niveau de compétition intermédiaire, c) ombles, mulets à cornes et meuniers noirs ; niveau de compétition élevé.....82
- Figure 3 : Proportion (%) des quatre types de proies retrouvées dans les contenus stomacaux des ombles de fontaine pour les huit lacs à l'étude (bo= Bondi, ce= Cerne, di= Diablos, si= Simpson, va= Vautour, ca= Carufel, da= Daniet, sa= Sauterelle).....83
- Figure 4 : Rapport entre a) le $\delta^{13}\text{C}$ et b) le $\delta^{15}\text{N}$ des ombles de fontaine dont les lipides des muscles dorsaux ont été extraits et non-extraits (témoins).....84
- Figure 5 : Signatures isotopiques des ombles de fontaine ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) dans les huit lacs à l'étude. Boîtes (en angl.: box plots) représentent la distribution des signatures isotopiques des proies zoobenthiques (gris) et zooplanctoniques (blanc) pour l'ensemble des lacs. (bo= Bondi, ce= Cerne, di= Diablos, si= Simpson, va= Vautour, ca= Carufel, da= Daniet, sa= Sauterelle).....85
- Figure 6 : Pourcentage de carbone assimilé provenant des proies benthiques des lacs étudiés : (a) Bondi, (b) Cerne, (c) Diablos, (d) Simpson, (e) Vautour, (f) Carufel, (g) Daniet, (h) Sauterelle.....86

Figure 7 : Effet de la taille des ombles de fontaine provenant des huit lacs étudiés sur leur $\delta^{15}\text{N}$. Les courbes de type Kernel représentent la distribution en taille et en $\delta^{15}\text{N}$ des ombles capturés dans les zone benthique (ligne pointillée) et pélagique (ligne pleine).....87

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Le polymorphisme trophique est un phénomène plus fréquent qu'on le croyait chez les populations de poissons ayant colonisé les lacs postglaciaires de l'Hémisphère Nord (Robinson et Wilson, 1994; Smith et Skúlason, 1996; Bourke et al. 1997). Ces lacs offrent principalement deux habitats fonctionnels : une zone littorale et une zone pélagique pour lesquelles on retrouve des individus spécialisés dans l'utilisation des ressources de chacun de ces milieux (Bryan et Larkin, 1972; Ringler, 1983; Dill, 1983; Ehlinger, 1990; Skúlason et Smith, 1995). Ce phénomène semble être adaptatif car il y a des évidences que les formes ont une meilleure valeur adaptative (angl. : fitness) dans leur habitat respectif (Skúlason et Smith, 1995). La compétition, autant au niveau intra et interspécifique, semble tenir un rôle important dans la différenciation entre les formes (Robinson et Wilson, 1994; Schuter, 1996; Bourke et al. 1999). L'introduction d'espèces compétitrices non-indigènes peut entraîner un déplacement de niche alimentaire chez une espèce vers des proies non-préférentielles, causant une diminution dans l'abondance et la croissance des individus et l'utilisation de ressources alimentaires non-préférentielles (Magnan, 1988; Kidd et al. 1999; Vander Zanden et al. 1999; Madenjian et al. 2000; Janssen et Jude, 2001).

L'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, est présent sous deux formes dans les lacs du bouclier canadien; une forme littorale, qui se nourrit d'invertébrés benthiques et une forme pélagique, qui se nourrit dans la colonne d'eau, d'organismes zooplanctoniques. Les différences dans l'alimentation des deux formes ont été obtenues à partir d'analyses de contenus stomacaux (Bourke et al. 1999). Ces derniers ne donnent cependant qu'une image ponctuelle de l'alimentation des deux formes.

L'utilisation des isotopes stables permet d'intégrer, dans le temps, les habitudes alimentaires ainsi que les transferts d'énergie existant entre les différents niveaux d'un réseau trophique (Peterson et Fry, 1987). Grâce aux rapports isotopiques en carbone, il est possible de retracer, pour chaque individu capturé, s'il y a dépendance alimentaire temporelle pour une source de carbone en particulier. La signature isotopique en carbone est conservée, à quelques différences près, d'une proie à son consommateur. Lorsqu'il y a deux sources de carbone ayant des signatures isotopiques distinctes provenant, par exemple, de la production primaire en milieu littoral ou pélagique, il est possible de retracer quelle a été la source principale de carbone chez un individu (Hecky et Hesslein, 1995). Les rapports isotopiques en azote permettent quant à eux de déterminer la position trophique d'un consommateur en fonction des différentes interactions trophiques présentes dans un système. Il y a augmentation en ^{15}N d'environ 3.4‰ pour chaque niveau trophique (Peterson et Fry, 1987; Cabana et Rasmussen, 1994, 1996). Toutefois, afin d'interpréter correctement la valeur isotopique d'un consommateur et la remettre dans le contexte de réseau trophique étudié, on doit identifier les sources potentielles de variation en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ à la base d'un réseau trophique (Cabana et Rasmussen, 1996; Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Post, 2002). Ainsi, une description précise des fluctuations à la base des zones littorales et pélagiques nous permettra d'évaluer et de pondérer pour l'effet de ces sources sur les variations du $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs aquatiques.

Ce mémoire présente deux chapitres. Le premier chapitre tentera d'identifier les différents patrons de variations des signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des ressources utilisées par les poissons en fonction des caractéristiques spatiales, temporelles et interindividuelles (e.g. taille) pouvant influencer l'interprétation des données isotopiques

relatives aux consommateurs (i.e. poissons). Le deuxième chapitre visera à confirmer l'utilisation différentielle et l'intégration à court (contenus stomacaux) et long terme (analyses isotopiques) des proies benthiques et zooplanctoniques par les formes littorales et pélagiques d'ombles de fontaine. De plus, nous tenterons de déterminer si la présence d'espèces introduites entraîne des changements dans l'alimentation et la position trophique des ombles. Les objectifs énoncés précédemment nous permettront de mieux comprendre les mécanismes menant au polymorphisme trophique via l'étude des habitudes alimentaires des ombles de fontaine en fonction de leur utilisation de l'habitat, de la résolution temporelle des méthodes utilisées pour estimer l'alimentation des individus (contenus stomacaux vs isotopes stables) ainsi que de la composition spécifique des lacs.

CHAPITRE 1

FACTEURS INFLUENÇANT LA VARIABILITÉ DES SIGNATURES ISOTOPIQUES DES ORGANISMES SITUÉS À LA BASE DES RÉSEAUX TROPHIQUES DANS DES LACS OLIGOTROPHES DU BOUCLIER CANADIEN

Mélanie Caron, Gilbert Cabana et Pierre Magnan

Département de chimie-biologie

Université du Québec à Trois-Rivières

C.P. 500, Trois-Rivières (Québec) Canada G9A 5H7

RÉSUMÉ

Les facteurs expliquant la variation en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires et secondaires des réseaux trophiques aquatiques sont encore mal connus. Ces organismes constituent le lien direct entre la production primaire et les consommateurs situés à des niveaux supérieurs des réseaux trophiques aquatiques. L'objectif de cette étude est d'identifier les sources de variations à la base des réseaux trophiques de 12 lacs oligotrophes du bouclier canadien afin d'interpréter correctement les signatures isotopiques des organismes situés au sommet des chaînes trophiques tels les poissons, et ce, à l'aide de modèles empiriques. Nous avons observé que le $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs primaires était significativement plus élevé dans la zone littorale que dans la zone pélagique des lacs étudiés, séparant ainsi le milieu littoral du milieu pélagique. Les consommateurs primaires avaient, à l'exception des larves de chironomidés, un $\delta^{15}\text{N}$ moyen inférieur aux consommateurs secondaires. De plus, la taille des invertébrés benthiques influence le $\delta^{15}\text{N}$ des individus et, de ce fait, peut engendrer un effet structurant à la base du réseau trophique littoral. La signature isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des organismes zoobenthiques herbivores est demeurée constante à l'intérieur d'un même été, éliminant ainsi un effet potentiel de la variabilité temporelle lors de l'utilisation des signatures isotopiques du macrobenthos herbivore dans des modèles quantitatifs.

INTRODUCTION

L'utilisation des isotopes stables en écologie présente un avantage certain lors de l'étude des réseaux trophiques. Cette technique fournit une mesure intégrée et continue des transferts d'énergie entre les différentes composantes du réseau trophique (Cabana et Rasmussen, 1996, Polis et Strong, 1996; Post, 2002). Les rapports isotopiques de carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et d'azote ($\delta^{15}\text{N}$) des consommateurs intègrent et, conséquemment, sont fonctions de l'environnement spatial dans lequel l'individu a évolué (Peterson et Fry, 1987).

Les rapports isotopiques en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) sont généralement conservés tout au long des échanges trophiques et présentent un enrichissement moyen de 1‰ pour chaque transfert trophique. Le $\delta^{13}\text{C}$ permet de différencier deux sources distinctes de carbone entre les zones littorale et pélagique de lacs possédant des caractéristiques trophiques différentes (Hecky et Hesslein, 1995). Par conséquent, il est possible de déterminer l'importance relative de proies en relation avec l'utilisation de l'habitat. Kidd et al. (2001) ont utilisé le $\delta^{13}\text{C}$ afin d'identifier les différents patrons de bioamplification d'un composé organochloré associé aux chaînes trophiques des zones littorale et pélagique de lacs, dans le but d'évaluer l'impact écologique de polluants en fonction de la longueur et le nombre d'organismes et de leur utilisation de l'habitat. Contrairement au $\delta^{13}\text{C}$, le $\delta^{15}\text{N}$ subit un fractionnement pour chaque transfert trophique, soit d'environ 3-4‰ (Minigawa et Wada, 1984; Peterson et Fry, 1987). L'isotope stable de l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) est couramment utilisé dans l'étude des réseaux trophiques aquatiques car il permet de quantifier le transfert d'énergie et d'estimer la position trophique d'un individu (Cabana et Rasmussen, 1994; Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Post, 2002).

Afin d'interpréter correctement la valeur isotopique d'un poisson, on doit identifier les sources potentielles de variation en $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ à la base des réseaux trophiques à l'aide de modèles quantitatifs (Cabana et Rasmussen, 1996; Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Post, 2002). Ces modèles servent à corriger les effets des variations sur les signatures isotopiques à la base des réseaux trophiques et sont basés sur une série de suppositions: 1) les organismes choisis doivent avoir des signatures isotopiques représentatives du milieu où ils sont échantillonnés, 2) ils doivent intégrer les changements isotopiques dans le temps et 3) ils doivent avoir été récoltés dans la même période pour l'ensemble de l'étude (Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Post, 2002). La taille des invertébrés peut être utilisée comme une mesure indirecte de l'âge des individus et, par conséquent, du temps d'exposition à un milieu (Minigawa et Wada, 1984; Cabana et Rasmussen, 1996). Afin de caractériser les variations à la base des réseaux trophiques les consommateurs primaires sont généralement choisis car ils sont moins assujettis aux fluctuations de l'environnement que les producteurs primaires (épiphytes, macrophytes et phytoplancton) et parce qu'ils constituent un lien important entre la production primaire, la matière allochtone et les consommateurs situés aux niveaux supérieurs du réseau trophique (i.e.: poissons) (Cabana et Rasmussen, 1996; Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Post, 2002). Jusqu'à présent, certains facteurs de variation du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ auxquelles le consommateur sont exposés tels la variation temporelle, spatiale et l'effet de la taille ont été négligés lors de l'utilisation de modèles quantitatifs.

L'objectif de cette étude a été d'identifier les différents patrons de variations des signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) à la base des réseaux trophiques aquatiques pouvant

influencer l'interprétation des données isotopiques relatives aux consommateurs. Dans un premier temps, nous avons vérifié s'il y avait différenciation isotopique pour le carbone ($\delta^{13}\text{C}$) et l'azote ($\delta^{15}\text{N}$) entre les invertébrés provenant des zones littorales et pélagiques de 12 lacs oligotrophes sélectionnés du bouclier canadien. De plus, nous avons évalué les effets du temps (variation temporelle), de la taille et du niveau taxonomique des consommateurs primaires et secondaires afin d'obtenir une description précise des fluctuations du $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ à la base des zones littorales et pélagiques.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les 12 lacs à l'étude sont situés dans la Réserve Mastigouche (Québec), Canada ($46^{\circ}40'$; $73^{\circ}30'$). Les lacs échantillonnés sont caractéristiques des petits lacs oligotrophes, dimictiques des régions tempérées en termes de taille, profondeur moyenne, transparence et stratification thermique (Tableau 1). Tous les lacs possédaient une zone littorale et pélagique distinctes. Nous avons considéré que la zone littorale incluait les cinq premiers mètres de profondeur alors que la zone pélagique débutait lorsque la profondeur du lac excédait 5 mètres (Bourke et al. 1997).

Échantillonnage des invertébrés pélagiques et benthiques

En 1999, la collecte d'invertébrés zoobenthiques et zooplanctoniques a eu lieu, dans chacun des lacs, à la fin mai, à la fin juin et au début d'août. À l'été 2000, les invertébrés aquatiques ont été échantillonnés une seule fois dans chacun des lacs. La journée d'échantillonnage était notée en jours Julien, où le jour 1 correspondait à la première journée d'échantillonnage, en mai 1999 et la dernière journée, au jour 440, au mois d'août 2000. Le

zoobenthos a été récolté à l'aide de filets troubleaux dans la zone littorale, à une profondeur inférieure à 1.5 m. Les principaux groupes taxonomiques retrouvés en eaux peu profondes ont été les amphipodes (*Hyalella azteca*), les éphéméroptères, les trichoptères, les diptères (larves de chironomidés) et les odonates (anisoptères, zygoptères). En zone pélagique, le zoobenthos hypolimnétique a été recueilli à l'aide d'une benne Eckman, au point le plus profond du lac. Lorsque présents, le zoobenthos hypolimnétique était composé exclusivement de larves de diptères (famille des chironomidés). Tous les individus ont été triés, identifiés à la famille et congelés. Le niveau trophique des invertébrés a été déterminé selon la classification suivante: les consommateurs primaires étaient représentés par les herbivores-détritivores; les consommateurs secondaires regroupaient les invertébrés aquatiques omnivores et carnivores (Thorp et Covich, 1991). Dans certains cas, afin d'avoir assez de matériel biologique, les individus d'un même genre ont été regroupés dans un même échantillon. Avant d'être séchés, 44 invertébrés zoobenthiques du lac Bondi ont été mesurés à l'aide d'un vernier électronique (± 0.01 mm; Mitutoyo) afin de déterminer si la taille des individus influence le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$. Lorsque présents, les branchies et les cerques caudaux n'étaient pas considérés dans la mesure. La longueur totale a été mesurée à partir de l'extrémité de la tête jusqu'au dernier segment abdominal. Les invertébrés mesurés étaient représentés par des consommateurs primaires tels les heptageniidés (Ephemeroptera) et les limnephilidés (Trichoptera) et des carnivores tels les libellulidés (Anisoptera) et les coenagrionidés (Zygoptera). La longueur des individus a été transformée en \log_{10} afin de répondre aux conditions de normalité. Les invertébrés ont été séchés à l'étuve à 60°C pour une durée de trois jours et broyés finement à l'aide d'un mortier et d'un pilon. Le zooplancton a été échantillonné à l'aide d'un filet Wisconsin (1 m de diamètre, maille 100

µm) en effectuant des transects verticaux dans la totalité de la colonne d'eau en zone pélagique, au point le plus profond du lac, et sur des transects horizontaux où la profondeur de l'eau était inférieure à 2 mètres en zone littorale. Les invertébrés zooplanctoniques ont été regroupés à l'intérieur des groupes taxonomiques suivants : cladocères, pupes de diptères et arachnides. Les échantillons ont été conservés à -4°C , sans préservatif. Pour chaque lac, un sous-échantillon de zooplancton a été trié, identifié à la famille et préparé pour les analyses isotopiques quand le nombre d'individus le permettait. Nous avons séparé les différentes familles de zooplancton (daphnidés, holopedidés, chaoboridés et arachnidés) afin de ne pas masquer les interactions trophiques entre les organismes (Grey et Jones, 1999). Comme les invertébrés zooplanctoniques n'ont pas été mesurés, nous avons utilisé les données de la littérature afin d'obtenir le niveau trophique des familles identifiées (Clifford, 1991; Thorp et Covich, 1991).

Analyses isotopiques

Une fois broyés, de 0.4 à 2.5 mg d'invertébrés pélagiques et benthiques ont été placés dans une cupule d'étain (4 x 6 mm) pour les analyses isotopiques, qui ont été effectuées à l'aide d'un spectromètre de masse (Europa Tracermass; modèle 2020 et Finnigan –Mat Delta-Plus). La composition isotopique d'un échantillon est exprimée en partie par milliers (‰) de différences selon un standard (δ) soit,

$$\delta X = [(R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}}) - 1] * 10^3$$

où (X) est ^{13}C ou ^{15}N et (R) est le rapport correspondant à $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$, $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (Peterson et Fry, 1987). De plus, afin de contrer un effet de masse du spectromètre, un échantillon

standardisé, dont la valeur isotopique était connue, a été utilisé après chaque série de 10 échantillons pulvérisés. Des répliqués ont été effectués sur 20% de nos échantillons.

Analyses statistiques

La variation spatiale des signatures isotopiques des invertébrés aquatiques entre les zones littorales et pélagiques des lacs a été testée à l'aide d'ANOVA. L'effet de la taille (covariable = familles des invertébrés) et de la période d'échantillonnage (covariable = lacs) sur les signatures isotopiques des invertébrés a été testé avec des ANCOVA. Préalablement, la normalité et la linéarité des résidus ont été vérifiées par un examen visuel des résidus et l'homogénéité des variances a été vérifiée à l'aide d'un test de F_{\max} (Sokal et Rohlf, 1983).

RÉSULTATS

Intégration de la variabilité spatiale et des effets de lacs par les consommateurs primaires aquatiques

Nous avons trouvé une différence entre le $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs primaires échantillonnés dans les zones littorale et pélagique (Figure 1). Cette différence entre les invertébrés des deux zones ($\Delta^{13}\text{C}$) était, en moyenne, de 7.7‰. Pour le lac Daniet, la différence entre les valeurs isotopiques du carbone des organismes herbivores et détritivores provenant des zones peu profondes et pélagiques était réduite à 0.2‰ (ANOVA; $F=0.062$, $p=0.811$, $n=9$). En raison du manque de séparation isotopique existant entre les invertébrés aquatiques provenant des zones littorale et pélagique, ce lac a été retiré de nos analyses. Le $\delta^{13}\text{C}$ des organismes herbivores de la zone littorale et pélagique du lac Carufel n'était pas significativement différent (Figure 1; $F= 6.176$, $p=0.055$, $n=7$). Dans ce lac, le nombre d'échantillons d'herbivores recueillis en zone pélagique était inférieur au nombre

d'échantillons recueillis en zone littorale. Dans la zone littorale de nos lacs, le $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs primaires a varié entre -33.0 à -25.4‰ , soit une étendue de 7.6‰ . En zone pélagique, le $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs primaires a varié entre -44.5‰ et -30.5‰ , représentant une étendue de 14‰ (Figure 2). Nous n'avons pas observé d'augmentation en $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires (cladocères, chironomidés et zoobenthos herbivores) en fonction de la zone d'échantillonnage pour l'ensemble de nos lacs, à l'exception du lac Bondi où nous avons noté une augmentation de la signature en azote dans la zone pélagique (Tableau 2). La signature isotopique en azote des consommateurs primaires de la zone littorale a varié entre -1.0‰ et 5.7‰ (moyenne= 1.5‰). En zone pélagique, le $\delta^{15}\text{N}$ a varié entre de -0.8‰ et 6.8‰ (moyenne= 2.3‰).

Patrons de variations du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ à la base des réseaux trophiques

La signature isotopique des invertébrés aquatiques échantillonnés en zones littorales et pélagiques présentait un gradient trophique, des consommateurs primaires à secondaires pour le $\delta^{13}\text{C}$, selon un axe spatial longitudinal (e.g. pélagique vers littoral) (Figure 2). Le $\delta^{13}\text{C}$ moyen des invertébrés aquatiques a augmenté graduellement de la zone pélagique jusqu'à la zone littorale (Figure 2). Par contre, le niveau trophique n'a pas eu d'effets sur la moyenne de leur $\delta^{13}\text{C}$, regroupée par lac, zone de capture et niveau trophique (ANOVA, $F=0.2$, $p=0.636$, $n=51$). Bien qu'échantillonnées dans la même zone, les larves de chironomidés hypolimnétiques affichaient un $\delta^{13}\text{C}$ moyen enrichi par rapport aux cladocères de la zone pélagique. Les copépodes, considérés comme étant omnivores (Thorp et Covich, 1991) présentaient des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ similaires aux cladocères (herbivores) (Figure 2).

À l'exception des larves de chironomidés, les consommateurs primaires avaient, un $\delta^{15}\text{N}$ moyen inférieur aux consommateurs secondaires (Figure 3). En zone pélagique, les cladocères avaient un $\delta^{15}\text{N}$ moyen (2.2‰) qui se rapprochait des valeurs de la littérature pour les consommateurs primaires (Vander Zanden et Rasmussen, 1999). Nos résultats indiquent que le $\delta^{15}\text{N}$ des larves de chironomidés pélagiques (moyenne = 5.1‰) est similaire à celui du zooplancton omnivore (moyenne = 4.7‰) et carnivore (moyenne = 5.5‰) provenant de la même zone. Les organismes zooplanctoniques carnivores (pupes de chaoboridés, arachnides aquatiques) et les organismes omnivores (copépodes) sont les groupes d'invertébrés aquatiques qui avaient les $\delta^{15}\text{N}$ les plus élevés dans nos lacs (Figure 3).

Effet de la taille et de la période d'échantillonnage sur la signature isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des invertébrés aquatiques

La taille des individus n'était pas relié significativement au $\delta^{13}\text{C}$ des invertébrés aquatiques (Figure 4a, ANCOVA, $F=0.9$, $p=0.338$, $n=44$). Nous avons exclu un individu de la famille des heptageniidés de l'analyse car il représentait une valeur extrême (voir Figure 4a). Par contre, la taille des invertébrés benthiques était reliée positivement au $\delta^{15}\text{N}$ des individus (Figure 4b, ANCOVA, $F=8.1$, $p=0.007$, $n=44$; effet de la famille, $p=0.051$, interaction, $p=0.847$).

Pour les cladocères de la zone pélagique, nous n'avons pas observé de relation significative entre la période d'échantillonnage et le $\delta^{13}\text{C}$ (Figure 5a, Tableau 3). Cependant, les cladocères de la zone pélagique affichaient un $\delta^{15}\text{N}$ enrichi au mois d'août 1999 (Figure 5b, Tableau 3). En zone littorale, les consommateurs primaires zoobenthiques ont maintenu un $\delta^{13}\text{C}$ et un $\delta^{15}\text{N}$ constants à l'intérieur d'un même été (Tableau 3).

Le $\delta^{13}\text{C}$ du zooplancton prédateur de la zone pélagique a augmenté vers la fin de l'été (Figure 6a, Tableau 3). Le $\delta^{15}\text{N}$ des copépodes (calanoïdés), pupes de diptères (chaoboridés) et arachnides (mites d'eau) de la zone pélagique est demeuré stable au cours de la saison estivale (Figure 6b, Tableau 3). En zone littorale, les consommateurs secondaires zoobenthiques ont quant à eux maintenu un $\delta^{13}\text{C}$ constant à l'intérieur d'une même saison (Tableau 3). L'effet du lac, de la date de capture ainsi que l'interaction entre les effets du lac et du jour Julien ont eu des effets significatifs sur le $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs secondaires (Tableau 3, ANCOVA; $p=0.045$).

DISCUSSION

Variabilité spatiale du $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs primaires

Des études portant sur la variation spatiale du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ à la base des réseaux trophiques dans les lacs oligotrophes ont montré qu'il existe une différence nette entre les invertébrés retrouvés en zone littorale et pélagique, les organismes retrouvés en zone littorale ayant généralement un $\delta^{13}\text{C}$ enrichi par rapport à ceux retrouvés dans la zone pélagique (France, 1995 a b; Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Post, 2002). Les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ que nous avons observées pour les invertébrés aquatiques se situent à l'intérieur des valeurs retrouvées dans la littérature pour des lacs oligotrophes du bouclier canadien (France, 1995 a; Hecky et Hesslein, 1995). Les herbivores s'alimentent de producteurs primaires (épiphytes, algues filamenteuses et macrophytes aquatiques) dont la signature isotopique en carbone est déterminée par la source de carbone inorganique (HCO_3^- ou CO_2), par l'équilibre entre le CO_2 produit par la respiration des producteurs primaires aquatiques de l'épilimnion et le CO_2 atmosphérique (Quay et al. 1986), ainsi que par la turbulence des

eaux affectant la diffusion du CO₂. (Boutton, 1991; Keeley et Sandquist, 1992; France, 1995 a; James et al. 2000)

Le $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs primaires dans la zone littorale de nos lacs est plus négatif que les valeurs citées dans la littérature pour l'épilithon ($-17 \pm 2\text{‰}$) et les algues filamenteuses ($-27 \pm 3\text{‰}$) de la zone littorale de lacs oligotrophes (France, 1995 a). Il est possible que nos invertébrés aquatiques soient reliés à une autre source de carbone tel le carbone respiré d'origine auto- ou allochtone, résultant du recyclage ou encore provenant de détritits d'origine allochtone. Les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ des herbivores échantillonnés en zone littorale sont comprises à l'intérieur des valeurs limites identifiées pour des végétaux d'une forêt boréale similaire en composition à la forêt retrouvée dans notre aire d'étude (Figure 1, Brooks et al. 1997). La proximité du milieu terrestre peut avoir une influence non négligeable sur la signature isotopique en carbone des producteurs et consommateurs primaires (Lazerte, 1983; Peterson, 1999). Les consommateurs primaires du lac Daniet ont des valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ plus négatives que les autres lacs. Un barrage de castor (*Castor canadensis*) a inondé la berge de ce lac depuis quelques années. La présence de nombreux arbres morts et de débris végétaux suggère qu'il y a eu décomposition de matière ligneuse d'origine terrestre et donc qu'il y a un apport de carbone d'origine allochtone substantiel. En raison de la taille et de la profondeur du lac Daniet, cet apport en carbone organique terrestre pourrait potentiellement influencer la signature isotopique des invertébrés aquatiques. Grey et al. (2000) ont relié le niveau trophique de lacs (i.e. oligotrophe, mésotrophe, eutrophe et hypereutrophe) avec la dépendance au carbone d'origine allochtone pour la matière organique particulaire (MOP), la matière organique dissoute (MOD) et le zooplancton. Leurs résultats suggèrent qu'il y avait diminution de

l'importance du carbone allochtone dans les réseaux trophiques en fonction de l'augmentation de la productivité primaire. Dans un lac oligotrophe, l'apport de matière organique d'origine allochtone peut donc être considérable pour la production secondaire. Suite au processus de décomposition associée à la matière organique allochtone, le carbone inorganique dissous (CID) est relâché à un $\delta^{13}\text{C}$ plus négatif que la matière autochtone (Boutton, 1991; Keough et al. 1998; Grey et al. 2000). Conséquemment, le $\delta^{13}\text{C}$ de la MOP et de la MOD pourraient être similaire à la végétation terrestre adjacente. Dans notre étude, les apports allochtones ne constituent pas l'unique source de carbone pour les invertébrés aquatiques. Les organismes benthiques ont un $\delta^{13}\text{C}$ situé approximativement à mi-chemin entre l'épilithon (la source autotrophe la plus enrichie) et la MOP provenant de la zone pélagique (France, 1995 b). Selon un modèle de mélange quantitatif linéaire, les herbivores zoobenthiques pourraient potentiellement avoir consommé un mélange constitué d'autotrophes littoraux et de MOP pélagique et obtenir une signature isotopique en carbone similaire à celle présentée ici. De ce fait, la MOP pélagique dans les lacs à l'étude, bien qu'elle n'ait pas été échantillonnée, avait probablement des valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ négatives, similaires au $\delta^{13}\text{C}$ des cladocères de la zone pélagique.

Variabilité spatiale du $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires

Le $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires demeure constant entre la zone littorale et pélagique. Vander Zanden et Rasmussen (1999) suggèrent une augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ en zone pélagique des organismes aquatiques lenticles. Cet enrichissement peut être attribuable à un fractionnement isotopique important de l'azote dans les parties profondes des lacs suite au processus de décomposition microbien. Un réservoir d'azote inorganique

enrichi est ainsi créé. Cet azote est remis en circulation dans la colonne d'eau après les périodes de brassage bi-annuel et devient disponible pour les producteurs primaires en zone pélagique. Les modèles de correction à la base des réseaux trophiques servent à corriger pour cet enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ présent chez les consommateurs de la zone pélagique. Or, selon le modèle développé par Vander Zanden et Rasmussen (1999), nos valeurs en $\delta^{15}\text{N}$ seraient inférieures aux prédictions en utilisant le $\delta^{13}\text{C}$ mesuré des consommateurs primaires pélagiques. Les lacs de notre étude sont de plus petites tailles et moins profonds que les lacs étudiés par Vander Zanden et Rasmussen (1999). Le phytoplancton de la zone pélagique ne serait donc pas influencé par cet apport d'azote enrichi provenant de l'hypolimnion durant les périodes de brassage. L'hétérogénéité spatiale et temporelle présentes dans les communautés zoobenthiques et zooplanctoniques peuvent, en partie, expliquer la variation des signatures isotopiques entre les lacs. Cette variabilité pourrait être diminuée par un échantillonnage divisé en plusieurs stations pélagiques et littorales, de même qu'à intervalles réguliers, à l'intérieur d'une même période.

Variation de la taille des invertébrés aquatiques et la signature isotopique

L'augmentation constante du $\delta^{15}\text{N}$ des individus zoobenthiques d'une même famille en fonction de la taille suggère que la longueur des individus influence la structure et les interactions biologiques à l'intérieur d'un réseau trophique. Nos données indiquent que les invertébrés de plus grande taille appartenant à une même famille occupent une position trophique plus élevée que ceux de plus petite taille. Cette relation peut être définie par des contraintes relatives à la taille du corps et de la bouche des prédateurs macrophages de même qu'à la taille des proies (France et al. 1998). Une étude sur la structure taxonomique

et la distribution en taille du zoobenthos effectuée dans la même région a révélé que le spectre de la biomasse des invertébrés en zone littorale avait, invariablement, une distribution bimodale entre les combinaisons lac-date (Rodríguez et Magnan, 1993). Ce patron conservateur suggère que la communauté zoobenthique serait structurée par un processus dépendant de la taille.

L'utilisation des isotopes stables d'azote nous a permis de quantifier, de façon continue, les interactions trophiques en fonction de la taille des organismes zoobenthiques.

Effet temporel sur la signature isotopique des invertébrés aquatiques

Les signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) des organismes zoobenthiques herbivores sont demeurées constantes à l'intérieur d'un même été, dans la zone littorale des lacs étudiés. Ceci élimine ainsi l'effet potentiel de la variabilité temporelle lors de l'utilisation du macrobenthos herbivore dans des modèles quantitatifs. La taille et la longévité des organismes zoobenthiques leur confèrent un avantage par rapport aux organismes de plus petites tailles, tel le zooplancton (Cabana et Rasmussen, 1996; Post 2002). Le zooplancton a un taux d'assimilation, et par le fait même, un taux de renouvellement isotopique plus rapide que les invertébrés de plus grande taille et varie en fonction des fluctuations du milieu. Dans la zone pélagique, le $\delta^{13}\text{C}$ du zooplancton herbivore est également resté stable au cours d'un même été. Gu et al. (1999) ont obtenu des résultats semblables dans un lac subarctique : de mai à août, le $\delta^{13}\text{C}$ de *Daphnia middendorffiana* avait une moyenne de $-33.9 \pm 0.8\text{‰}$ et est demeuré stable pour les quatre années de l'étude. La variation du $\delta^{15}\text{N}$ de nos organismes zooplanctoniques herbivores, bien que significative, était de l'ordre d'environ 1.50‰ , représentant un changement minime en $\delta^{15}\text{N}$ si nous la comparons cette

valeur à celles obtenues dans des lacs plus productifs (Yoshioka et Wada, 1994; Post, 2002). L'augmentation observée vers la fin de l'été pourrait s'expliquer par des changements saisonniers dans l'azote assimilé par les producteurs primaires (Boon et Bunn, 1994) ou à une succession d'algues (Gu et al. 1994,1999).

Dans notre système d'étude, le zooplancton herbivores semble être un bon indicateur de la variation à la base de la zone pélagique. Le $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs secondaires zooplanctoniques augmente, contrairement à celui du zooplancton herbivore. D'un point de vue écologique, cette augmentation est négligeable car elle représente une variation en $\delta^{13}\text{C}$ d'environ 1.0‰. Le $\delta^{15}\text{N}$ du zooplancton prédateur n'a pas varié et ce malgré l'enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ de 1.50‰ observée vers la fin de l'été chez le zooplancton herbivore. Dans notre étude, le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ du zooplancton herbivore et prédateur ne sont pas affectés de la même façon par période d'échantillonnage, d'où l'importance de séparer les différentes composantes zooplanctoniques (voir aussi Grey et Jones, 1999). Il est suggéré d'échantillonner à plusieurs reprises à l'intérieur de la période à l'étude afin de détecter les variations temporelles des signatures isotopiques.

Variations à la base des réseaux trophiques aquatiques et modèles quantitatifs

À l'origine, les modèles de correction à la base des réseaux trophiques aquatiques utilisaient uniquement le $\delta^{15}\text{N}$ pour déterminer la position trophique des individus (Cabana et Rasmussen, 1994, 1996). Plus récemment, l'effet de l'habitat, ou de la zone, a été ajouté dans les modèles de correction en raison des processus et interactions biologiques reliés aux zones littorales et pélagiques des lacs (Vander Zanden et Rasmussen, 1999). Dans notre étude, le $\delta^{13}\text{C}$ du zooplancton en zone littorale était enrichi par rapport à celui du

zooplancton de la zone pélagique. Le zooplancton littoral est donc distinct du milieu pélagique et sa présence près des berges n'est pas imputable à la dérive en provenance de la zone pélagique (Keough et al. 1996) et à la migration horizontale journalière (Burks et al. 2002). Des études ont utilisé des organismes filtreurs tels les unionidés pour quantifier les variations à la base du réseau trophique pélagique (Cabana et Rasmussen, 1994, 1996; Post, 2002). Bien qu'étant tous deux capables d'utiliser la matière organique particulaire (MOP), les moules sont souvent choisies au détriment du zooplancton car elles sont moins assujetties aux fluctuations de l'environnement. Comme les moules s'alimentent principalement de MOP en suspension dans la colonne d'eau, on les considère comme étant des organismes indicateurs des fluctuations présentes à la base de la zone pélagique. Or, les moules sont généralement échantillonnées en zone littorale (Cabana et Rasmussen, 1996; Post, 2002). En raison de leur emplacement, il est probable que les moules filtrent de la MOP d'origine littorale plutôt que de la MOP strictement d'origine pélagique. Dans notre étude, la différence en $\delta^{13}\text{C}$ pour le zooplancton pélagique et littoral suggère que la MOP en eaux peu profondes possède un $\delta^{13}\text{C}$ enrichi par rapport à celle de la zone pélagique. L'utilisation des moules récoltées en eaux peu profondes comme organismes intégrateurs de la zone pélagique peut alors être remise en question.

En zone pélagique, les larves de chironomidés, échantillonnées dans les sédiments, avaient un $\delta^{13}\text{C}$ et un $\delta^{15}\text{N}$ plus enrichi que les cladocères de la zone pélagique. Le $\delta^{15}\text{N}$ des chironomidés était enrichi d'environ 3‰ par rapport aux cladocères et ce, malgré le fait qu'ils appartiennent au même niveau trophique et au même habitat. Puisque les larves de diptères n'ont été identifiées qu'à la famille et que l'analyse des contenus stomacaux des invertébrés n'a pas été effectuée, il est possible que les chironomidés n'étaient pas

exclusivement herbivores ou détritivores mais bien des consommateurs secondaires (voir James et al. 2000). À la lumière de ce résultat, l'équation produite lors de la construction d'un modèle de correction à la base des réseaux trophiques sera différente si l'on utilise les chironomidés comme représentants des consommateurs primaires pélagiques plutôt que les cladocères, dont l'utilisation dans les modèles de correction a été validée dans la présente étude. Cette différence lors de la construction du modèle pourrait conduire à une erreur d'estimation du niveau trophique chez les consommateurs supérieurs de la zone pélagique.

CONCLUSION

Les invertébrés aquatiques des zones littorale et pélagique ont affiché des signatures isotopiques en carbone distinctes dans les lacs à l'étude. Potentiellement, cette différence isotopique entre les invertébrés nous permettra de retracer l'alimentation des poissons selon leur utilisation de l'habitat, à l'aide d'un modèle de mélange isotopique. En particulier, le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des invertébrés zoobenthiques et zooplanctoniques sont demeurés stables à l'intérieur d'une même saison estivale, validant ainsi leur utilisation dans les modèles quantitatifs servant à prédire la position des consommateurs supérieurs. Le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des cladocères ont été maintenus à l'intérieur d'un été et ce, malgré leur petite taille et leur taux de renouvellement isotopique rapide. Ce résultat nous indique qu'il sera possible d'utiliser les signatures isotopiques des cladocères dans les modèles quantitatifs, sans risquer d'introduire des erreurs imputables à la variation temporelle du $\delta^{13}\text{C}$ et du $\delta^{15}\text{N}$ chez ces invertébrés. Il est donc recommandé d'échantillonner les invertébrés présents dans les différents habitats et à plusieurs stations. De plus, il est important de déterminer qu'elles sont les ressources assimilées par les consommateurs des niveaux trophiques supérieurs.

Ainsi, les organismes (e.g. consommateurs primaires) intégrés dans les modèles quantitatifs devraient être représentatifs du milieu duquel ils proviennent et également représentatifs de l'utilisation de l'habitat et de l'alimentation des poissons pour lesquels les modèles quantitatifs sont implémentés. Or, dans la zone pélagique, nos résultats indiquent que les chironomidés possèdent un $\delta^{15}\text{N}$ enrichi par rapport aux cladocères. Quel consommateur primaire reflète-t-il le mieux les fluctuations à la base du réseau trophique pélagique? Dans un tel cas, considérant que les chironomidés échantillonnés étaient détritivores (voir Vander Zanden et Rasmussen, 1999), nous devons évaluer, en premier lieu, quelle a été l'importance de la zone pélagique dans l'alimentation des poissons provenant de cette zone. Finalement nous devons déterminer quelle a été la contribution des chironomidés par rapport à d'autres consommateurs primaires tels les cladocères, pouvant influencer le $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs supérieurs relevant du milieu pélagique.

REMERCIEMENTS

Cette étude a été supportée par des subventions de recherche à la découverte du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) à GC et PM. Nous tenons à remercier H. Bertrand, C. Fournier, W. Giroux, P. Lévesque, É. Morin, Y. Paradis, V. Préfontaine, R. Proulx et S. Turgeon ainsi que toute l'équipe du Laboratoire de recherche sur les communautés aquatiques pour leur aide sur le terrain et au laboratoire. Nous remercions également D. Pierson, M.E. Power, W.E. Rainey, M.A. Rodríguez et la Réserve faunique de Mastigouche pour leur aide et leur support logistique tout au long de ce projet de recherche. MC a été supportée financièrement par une bourse de cycles supérieurs de la Fondation de l'Université du Québec à Trois-Rivières.

RÉFÉRENCES

- Boon, P.L., Bunn, S.E. 1994. Variations in the stable isotope composition of aquatic plants and their implications for food web analysis. *Aquatic Botany*, **48**: 99-108.
- Bourke, P., Magnan, P., Rodríguez, M.A. 1996. Diel locomotor activity of brook charr, as determined by radiotelemetry. *Journal of Fish Biology*, **49**: 1174-1185.
- Bourke, P., Magnan, P., Rodríguez, M.A. 1997. Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology*, **51**: 783-794.
- Boutton T.W. 1991. Stable carbon isotope ratios of natural materials. II. Atmospheric, terrestrial, marine, and freshwater environments. *Dans Carbon Isotope Techniques, Edité par DC Coleman and B Fry. Academic Press, New York. pp. 173-185.*
- Brooks, J. R., Flanagan, L.B., Buchmann, N., Ehleringer, J.R. 1997. Carbon isotope composition of boreal plants: Functional grouping of life forms. *Oecologia*, **110**: 301-311.
- Burks, R.L., Lodge, D.M., Jeppesen, E., Lauridsen, T.L. 2002. Diel horizontal migration of zooplankton: Costs and benefits of inhabiting the littoral. *Freshwater Biology*, **47**: 343-365.
- Cabana, G., Rasmussen, J.B. 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, **372**: 255-257.
- Cabana, G., Rasmussen, J.B. 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National academy of sciences of the United States of America*, **93**: 10844-10847.
- Clifford, H.F. 1991. *Aquatic Invertebrates of Alberta. The University of Alberta Press. Edmonton, Alberta.*

- France, R.L. 1995 a. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography*, **40**: 1310-1313.
- France, R.L. 1995 b. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, **124**: 307-312.
- France, R., Chandler, M., Peters, R. 1998. Mapping trophic continua of benthic foodwebs: body size-delta 15N relationships. *Marine Ecology Progress Series*, **174**: 301-306.
- Grey, J., Jones, R.I. 1999. Carbon stable isotopes reveal complex trophic interactions in lake plankton. *Rapid communications in mass spectrometry*, **13**: 1311-1314.
- Grey, J., Jones, R. I., Sleep, D. 2000. Stable isotope analysis of the origins of zooplankton carbon in lakes of differing trophic state. *Oecologia*, **123**: 232-240.
- Gu, B., Schell, D.M., Alexander, V. 1994. Stable carbon and nitrogen isotopic analysis of the plankton food web in a subarctic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **51**: 1338-1344.
- Gu, B., Alexander, V., Schell, D.M. 1999. Seasonal and interannual variability of plankton carbon isotope ratios in a subarctic lake. *Freshwater Biology*, **42**: 417-426.
- Hecky, R.E., Hesslein, R.H. 1995. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *Journal of the North American Benthological Society*, **14**: 631-653.
- James, M.R., Hawes, I., Weatherhead, M., Stanger, C., Gibbs, M. 2000. Carbon flow in the littoral food web of an oligotrophic lake. *Hydrobiologia*, **441**: 93-106.
- Keeley, J.E., Sandquist, D.R. 1992. Carbon Freshwater Plants. *Plant Cell and Environment*, **15**: 1021-1035.

- Keough, J.R., Sierszen, M., Hagley, C.A. 1996. Analysis of a Lake Superior coastal food web with stable isotope techniques. *Limnology and Oceanography*, **41**: 136-146.
- Keough, J.R., Hagley, C.A., Ruzycki, E., Sierszen, M. 1998. Delta¹³C composition of primary producers and role and of detritus in a freshwater coastal ecosystem. *Limnology and Oceanography*, **43**: 734-740.
- Kidd, K.A., Bootsma, H.A., Hesslein, R.H. 2001. Biomagnification of DDT through the Benthic and Pelagic Food Webs of Lake Malawi, East Africa: Importance of Trophic Level and Carbon Source. *Environmental Science and Technology*, **35**: 14-20.
- Lacasse, S., Magnan, P. 1992. Biotic and abiotic determinants of the diet of brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentian Shield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**: 1001-1009.
- Lazerte, B.D. 1983. Stable carbon isotope ratios: implications for the source of sediment carbon and for phytoplankton carbon assimilation in lake Memphremagog, Quebec. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **40**: 1658-1666.
- Minigawa, M., Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of $\delta^{15}\text{N}$ along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and age. *Geochimica and cosmochimica acta*, **48**: 1135-1140.
- Peterson, B.J., Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of ecology and systematic*, **18**: 293-320.
- Peterson, B.J. 1999. Stable isotopes as tracer of organic matter input and transfer in benthic food webs: A review. *Acta Oecologica*, **20**: 479-487.

- Polis, G.A., Strong, D.R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist*, **147**: 813-846.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, Methods, and Assumptions. *Ecology*, **83**: 703-718.
- Quay, P.D., Emerson, S.R., Quay, B.M. and Devol, A.H. 1986. The carbon cycle for Lake Washington – A stable isotope study. *Limnology and Oceanography*, **31**: 596-611.
- Rodríguez, M.A., Magnan, P. 1993. Community structure of lacustrine macrobenthos: Do taxon-based and size-based approaches yield similar insights? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**: 800-815.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J. 1983. *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research.* W.H. Freeman and Company, New York. 2e edition.
- Thorp, J.H., Covich, A.P. 1991. *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates.* Academic Press, San Diego, California.
- Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B. 1999. Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, **80**: 1395-1404.
- Yoshioka, T., Wada, E. 1994. A stable isotope study on seasonal food web dynamics in a eutrophic lake. *Ecology*, **75**: 835-846.

Tableau 1. Morphométrie des lacs, conductivité et transparence des 12 lacs à l'étude.

Lacs	Latitude, longitude	Année	Superficie (ha)	Profondeur moyenne (m)	Conductivité ($\mu\text{s cm}^{-1}$)	Profondeur Secchi (m)
Bondi ³	46°47'15"; 73°16'44"	1999-00	23.3	8.0	10.5	3.5
Cerne ¹	46°47'21"; 73°17'25"	1999	10.4	4.4	10.7	2.6
Charme ¹	46°47'47"; 73°20'01"	1999	18.1	3.2	9.2	3.7
Chute noire ²	46°43'41"; 73°21'46"	1999	16.9	3.5	21.3	5.2
Daniet ¹	46°41'59"; 73°36'23"	2000	21.0	4.6	10.0	2.7
Diablos ²	46°48'00"; 73°21'00"	1999	9.8	6.5	18.1	4.5
Épervier ³	46°45'28"; 73°12'08"	1999	8.4	5.6	14.1	3.5
Ledoux ³	46°48'10"; 73°16'43"	1999	11.9	5.5	15.3	4.2
Petit Carufel ²	46°34'56"; 73°14'04"	2000	10.1	6.1	30.8	5.8
Sauterelle ²	46°35'53"; 73°35'59"	2000	8.1	5.4	21.3	5.0
Simpson ³	46°43'55"; 73°15'19"	1999	28.5	3.3	12.5	2.5
Vautour ²	46°46'01"; 73°13'45"	1999-00	7.2	4.8	26.6	6.6

1 : Magnan, 1988; 2 : Lacasse et Magnan, 1992 ; 3 : Bourke et al. 1996

Tableau 2. Résultats de l'analyse de variance sur le $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires (cladocères, chironomidés et zoobenthos herbivore) en fonction de la zone d'échantillonnage (littorale vs pélagique).

Lacs	F	Effet zone p	N
Bondi	13.943	0.001	23
Carufel (Petit)	0.583	0.480	7
Cerne	0.788	0.392	14
Charme	0.571	0.471	10
Chute noire	0.000	0.998	15
Daniet	0.792	0.403	9
Diablos	0.512	0.492	11
Épervier	1.041	0.347	8
Ledoux	0.010	0.923	9
Sauterelle	3.674	0.092	10
Simpson	0.956	0.349	13
Vautour	0.665	0.429	15

Tableau 3. Résultats de l'analyse de covariance du $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires et secondaires entre les zones littorale et pélagique. Les variables incluses dans le modèles sont la période d'échantillonnage (jour Julien), le lac et l'interaction entre la période d'échantillonnage et le lac.

Groupes	Isotopes stables	F	Jour Julien (p)	Lac (p)	Interaction (p)	Nombre d'échantillons
a) <u>Consommateurs primaires</u>						
Zooplancton pélagique	^{13}C	0.245	0.624	0.738	0.800	52
	^{15}N	10.913	0.002	0.298	0.637	52
Zoobenthos littoral	^{13}C	3.082	0.087	0.305	0.961	55
	^{15}N	0.354	0.555	0.009	0.006	55
b) <u>Consommateurs secondaires</u>						
Zooplancton pélagique	^{13}C	9.623	0.004	0.083	0.252	54
	^{15}N	0.007	0.936	0.165	0.441	54
Zoobenthos littoral	^{13}C	2.597	0.111	0.005	0.149	106
	^{15}N	4.154	0.045	0.067	0.009	106

LISTE DES FIGURES

Figure 1. Variation spatiale du $\delta^{13}\text{C}$ des consommateurs primaires aquatiques (pélagiques en gris, littoraux en blanc) pour les 12 lacs à l'étude. Les lignes pointillées représentent les valeurs moyennes du $\delta^{13}\text{C}$ des végétaux terrestres provenant de la forêt boréale (Brooks et al. 1997).

Figure 2. Variation du $\delta^{13}\text{C}$ des invertébrés aquatiques provenant des différents niveaux trophiques. Les consommateurs primaires sont en blanc et les consommateurs secondaires sont en gris (Zb= zoobenthos; Zpk = zooplancton).

Figure 3. Relation entre les $\delta^{15}\text{N}$ et $\delta^{13}\text{C}$ moyens des invertébrés aquatiques provenant de 11 lacs à l'étude. Les consommateurs primaires sont en blanc et les consommateurs secondaires en gris. Chao = Chaoboridés, Chiro = Chironomidés, Ephemer = Ephemeroptera, Trichop. = Trichoptera.

Figure 4. (a) $\delta^{13}\text{C}$ et (b) $\delta^{15}\text{N}$ des invertébrés benthiques du lac Bondi en fonction du log de la taille des organismes. Les points encadrés ont été retirés des analyses statistiques. Les droites de régression sont présentées pour chaque famille.

Figure 5. Variation en (a) $\delta^{13}\text{C}$ et (b) $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires zooplanctoniques en fonction de la période d'échantillonnage, à l'été 1999. Les droites de régression sont présentées pour chaque lac.

Figure 6. Variation en (a) $\delta^{13}\text{C}$ et (b) $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs secondaires zooplanctoniques en fonction de la période d'échantillonnage, à l'été 1999. Les droites de régression sont présentées pour chaque lac.

Figure 1

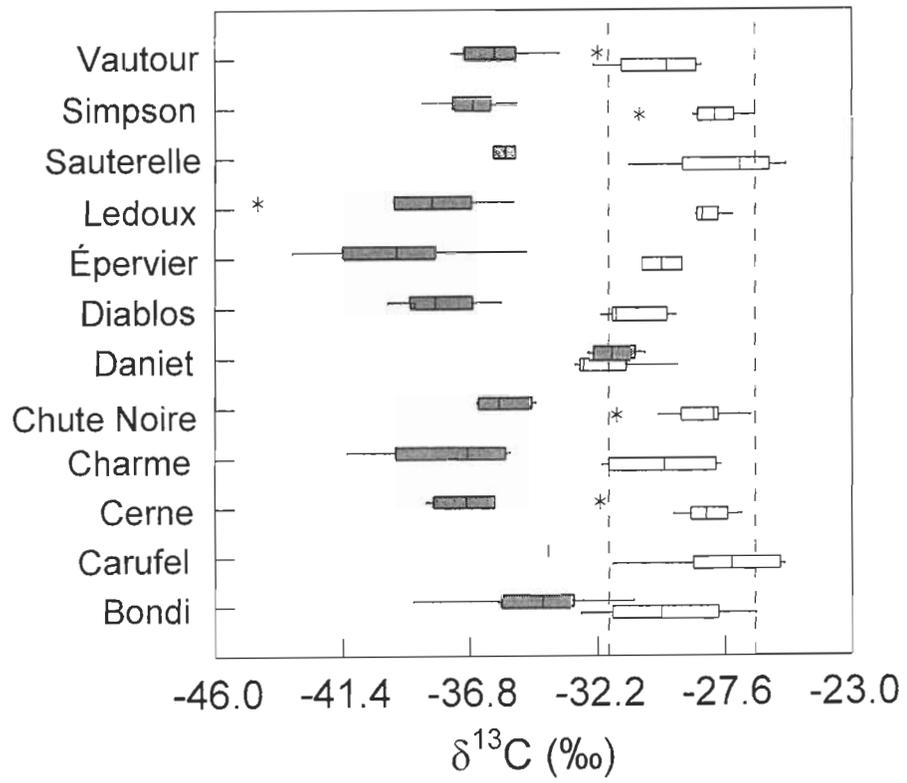


Figure 2

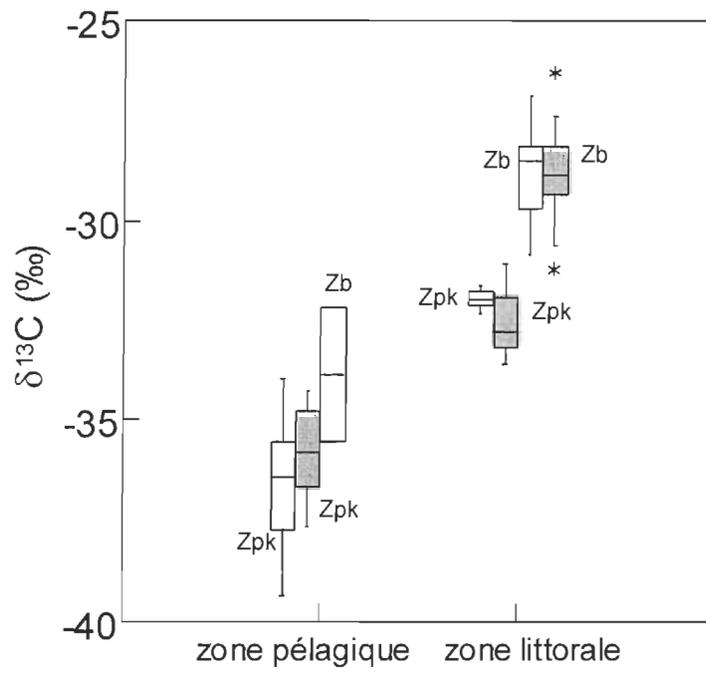


Figure 3

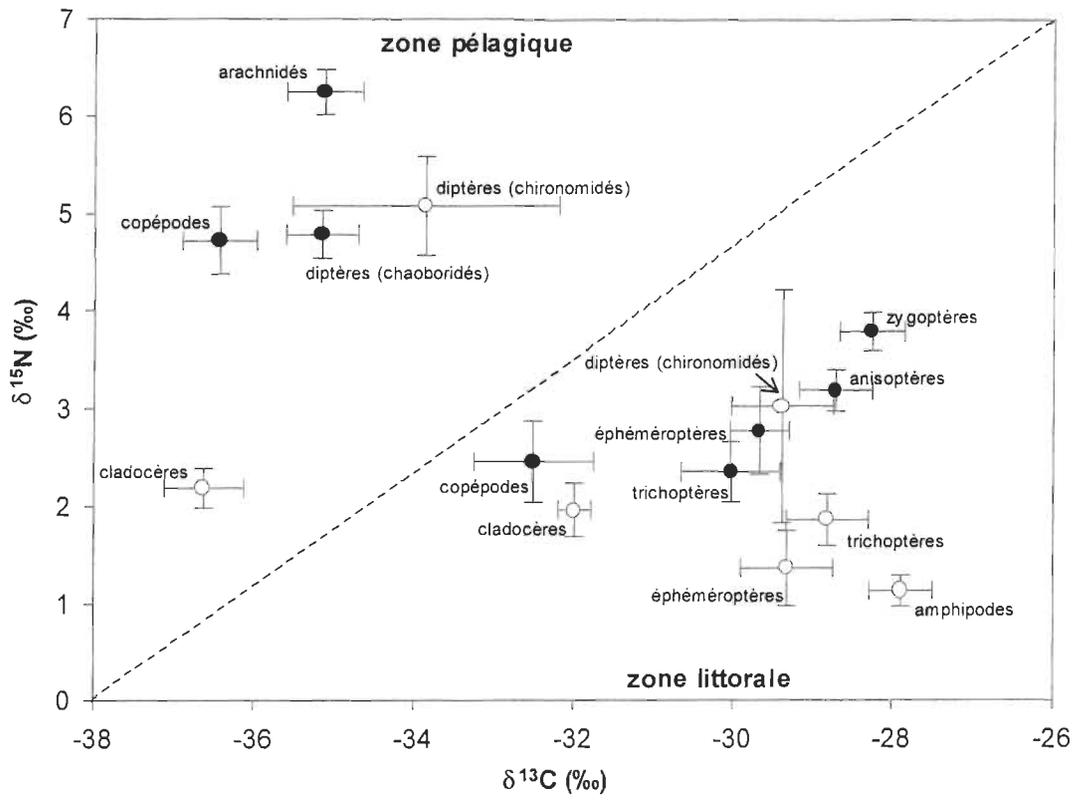


Figure 4a

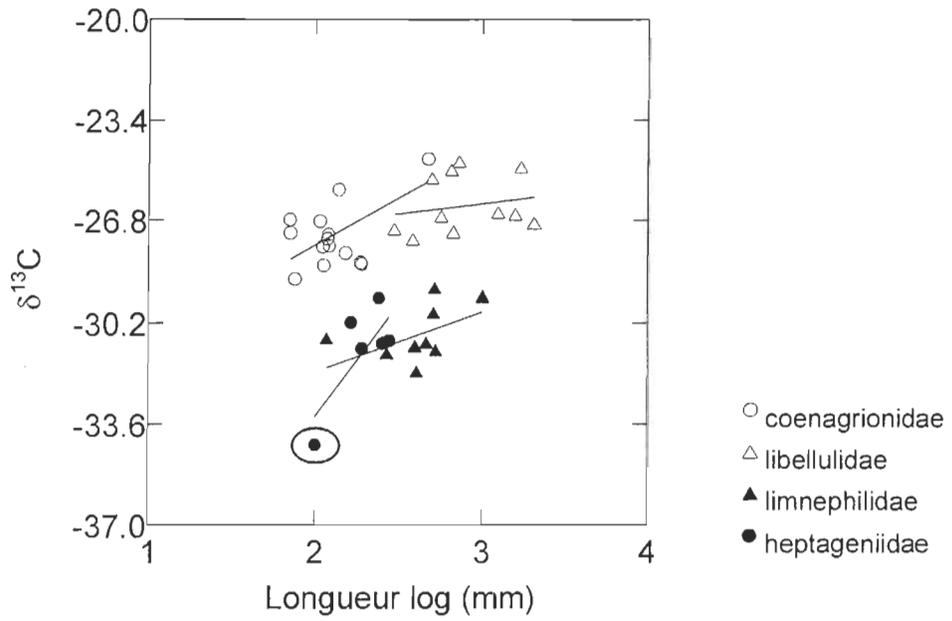


Figure 4b

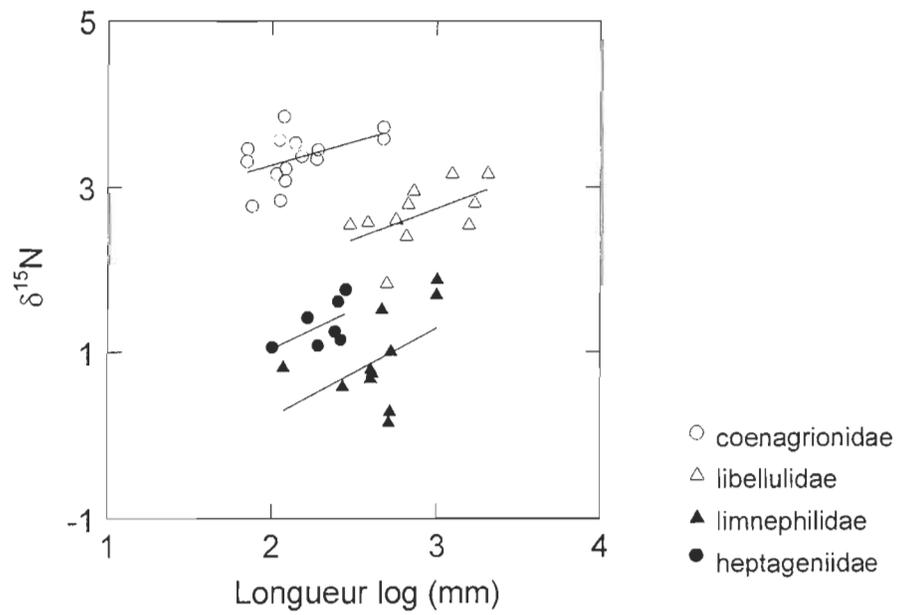


Figure 5a

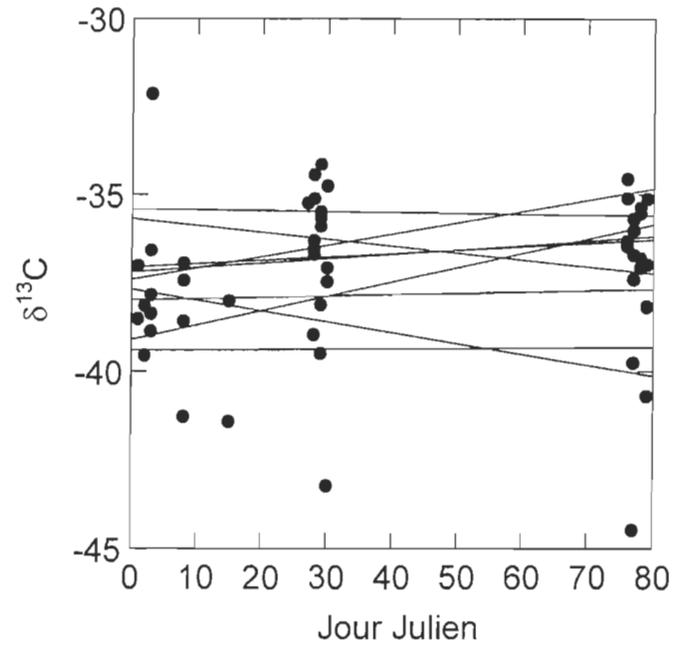


Figure 5b

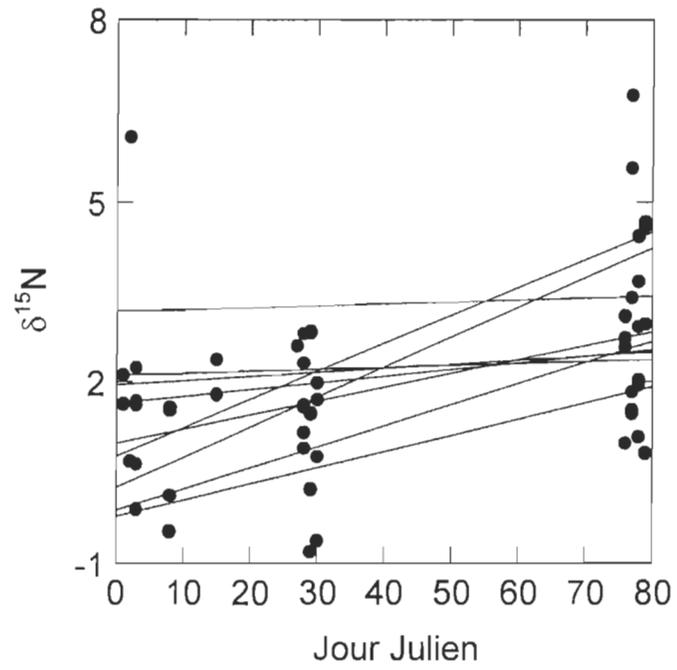


Figure 6a

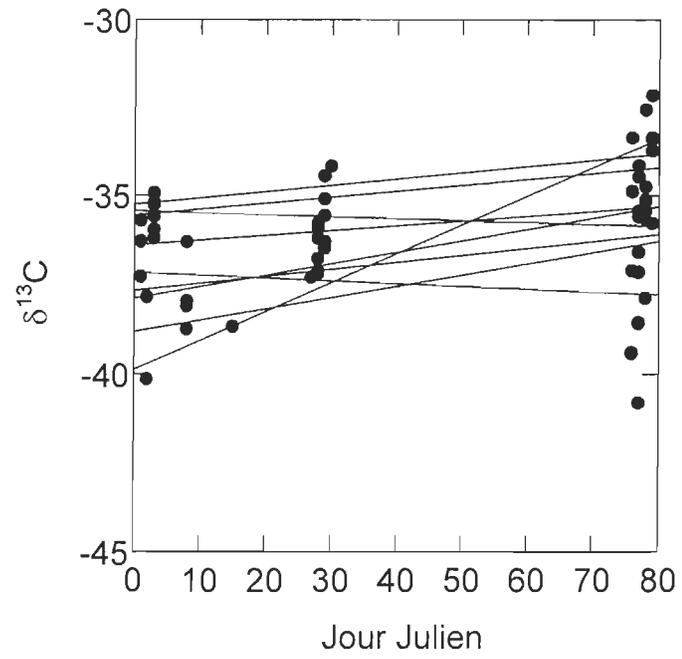
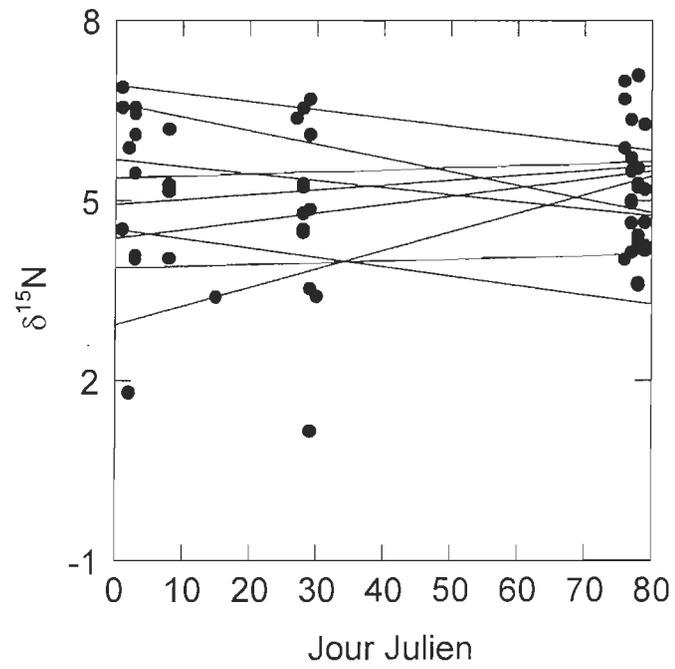


Figure 6b



CHAPITRE 2

INTÉGRATION TEMPORELLE DE L'ALIMENTATION DES OMBLES DE FONTAINE (*SALVELINUS FONTINALIS*) LACUSTRES DANS LES ZONES LITTORALE ET PÉLAGIQUE DE LACS DU BOUCLIER CANADIEN

Mélanie Caron, Pierre Magnan et Gilbert Cabana

Département de chimie-biologie

Université du Québec à Trois-Rivières

C.P. 500, Trois-Rivières (Québec) Canada G9A 5H7

RÉSUMÉ

Nous avons étudié les variations inter-individuelles dans l'alimentation de l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, en combinant des analyses de contenus stomacaux et d'isotopes stables dans huit lacs du bouclier canadien, sélectionnés selon un gradient de compétition interspécifique. Une analyse canonique de correspondance (CCA) basée sur les données de contenus stomacaux a révélé des différences significatives dans l'alimentation des ombles en fonction du niveau de compétition interspécifique; les individus des populations allopatriques consommaient principalement des invertébrés benthiques de la zone littorale alors qu'en présence d'un compétiteur, ils affichaient une plus grande utilisation de la zone pélagique via l'ingestion de proies d'origine pélagique. Dans les lacs où le $\delta^{13}\text{C}$ a pu être utilisé pour discerner l'alimentation benthique et pélagique, les modèles de mélanges quantitatifs basés sur les isotopes stables ont montré que les ombles assimilent la majeure partie de leur énergie à partir des invertébrés benthiques de la zone littorale. Lorsqu'il y a augmentation de la compétition interspécifique, les isotopes stables n'ont pas détecté de changements d'alimentation vers les proies pélagiques, à l'exception d'une population sympatrique. Les contenus stomacaux montrent que le zooplancton constitue une proie importante, même dans les populations allopatriques, mais les isotopes stables n'ont pas été en mesure de détecter l'assimilation de ce carbone pélagique. Cette contradiction apparente entre les deux techniques pourrait être reliée à un taux de renouvellement lent du carbone dans les tissus des individus ou à un taux d'assimilation différentielle entre le zoobenthos et le zooplancton.

INTRODUCTION

Les lacs postglaciaires de l'hémisphère Nord offrent principalement deux habitats fonctionnels : une zone littorale et une zone pélagique. Ces deux milieux possèdent des caractéristiques physiques distinctes. Ces différences peuvent initier, suite à des processus évolutifs adaptatifs, une spécialisation trophique des individus pour l'utilisation de ces zones et de leurs ressources alimentaires (Bryan et Larkin, 1972; Ringler, 1983; Dill, 1983; Ehlinger, 1990; Skúlason et Smith, 1995). Des études récentes suggèrent que l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) soit présent sous deux formes dans les lacs du bouclier canadien; des individus de forme littorale se nourrissant principalement d'invertébrés benthiques et des individus de forme pélagique se nourrissant d'organismes zooplanctoniques dans la colonne d'eau. Les différences interindividuelles observées sont subtiles et se situent principalement au niveau de l'utilisation de l'habitat (Venne et Magnan, 1995; Bourke et al. 1997), de la différence (Bourke et al. 1997; Dynes et al. 1999; Proulx et Magnan, 2002) et de l'alimentation (Bourke et al. 1999).

La présence de variations intraspécifiques dans les habitudes alimentaires d'une population peut être adaptative au même titre que les différences morphologiques résultant du polymorphisme trophique (Van Valen, 1965; Ehlinger, 1990; Malmquist et al. 1992; Bourke et al. 1999). La compétition joue un rôle important dans les variations phénotypiques et comportementales observées chez les individus (compétition intraspécifique), dans les interactions trophiques présentes et dans la structure des réseaux trophiques aquatiques (Robinson et Wilson, 1994; Schindler et al. 1997; Post et al. 1998). Par exemple, la compétition intraspécifique est un facteur important dans l'apparition du polymorphisme trophique chez l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*) présent dans certains

lacs postglaciaires (Jonsson et Jonsson, 2001). De plus, l'introduction d'espèces compétitrices non-indigènes peut également entraîner un déplacement de niche alimentaire chez une espèce vers des proies non-préférentielles, causant une diminution dans l'abondance et la croissance des individus et la suppression de ressources alimentaires non-préférentielles (Magnan, 1988; Kidd et al. 1999; Vander Zanden et al. 1999; Madenjian et al. 2000; Janssen et Jude, 2001).

Traditionnellement, ces changements dans l'alimentation sont étudiés à l'aide d'analyses de contenus stomacaux. Toutefois, ces derniers ne donnent qu'une image ponctuelle (à court terme) de l'alimentation et donc, ne permettent pas de déterminer si le type de proies ingérées reflète des habitudes alimentaires maintenues dans le temps. De plus, certaines proies identifiées dans les estomacs ne sont pas nécessairement digérées et assimilées par un individu et ce en raison de leur digestibilité (e.g., détritiques, chitine, matériel végétal) (Gearing, 1991; Gannes et al. 1998; Beaudoin et al. 1999). Suite à l'assimilation de protéines, les rapports isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$) permettent d'intégrer l'alimentation d'un consommateur à plus long terme et ce, en fonction d'un taux de renouvellement isotopique déterminé par l'état physiologique de l'individu étudié (Gannes et al. 1998).

Le principal objectif de cette étude a été de déterminer s'il y avait utilisation différentielle (spécialisation) et intégration à court et à long terme des proies benthiques et zooplanctoniques par les ombles de fontaine capturés en zones littorale et pélagique de lacs présentant un gradient de compétition interspécifique. Un deuxième objectif a été de déterminer si la présence d'espèces introduites entraînait une variation dans les valeurs de $\delta^{15}\text{N}$ des ombles de fontaine et conséquemment, de leur position trophique. De plus, comme les interactions trophiques au sein d'un réseau trophique sont généralement structurées en

fonction de la taille des organismes, la taille des individus peut servir de mesure indirecte du niveau trophique (France et al. 1998). Un troisième objectif a donc été d'établir une relation entre la taille des ombles et leur $\delta^{15}\text{N}$ afin de déterminer si les composantes du réseau trophique et leurs interactions sont structurées en fonction de la taille.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site de l'étude

Les lacs à l'étude sont situés dans la Réserve Mastigouche (Québec), Canada (46°40'N, 73°20'O). Ces derniers sont caractéristiques des petits lacs oligotrophes, dimictiques des régions tempérées en regard de la taille, la profondeur moyenne, la transparence, la conductivité, l'oxygène dissous et la stratification thermique (Magnan 1988; Lacasse et Magnan, 1992; Bourke et al. 1996, Caron et al. in prep). Les lacs font l'objet d'une pêche sportive et leur exploitation est contrôlée par le Gouvernement du Québec. Dans cette étude, nous avons sélectionné des lacs contenant seulement de l'omble de fontaine (niveau de compétition interspécifique nul), des lacs contenant de l'omble de fontaine et du mullet à cornes (*Semotilus atromaculatus*) (niveau de compétition interspécifique intermédiaire) et des lacs contenant de l'omble de fontaine, mullet à cornes et meunier noir (*Catostomus commersoni*) (niveau de compétition interspécifique élevé), créant ainsi un gradient de compétition interspécifique pour les ressources alimentaires (Bourke et al. 1999). Le mullet à cornes et le meunier noir sont des compétiteurs alimentaires connus de l'omble de fontaine (Magnan, 1988; Tremblay et Magnan, 1991, Lacasse et Magnan 1992). Le ventre rouge du Nord, *Phoxinus eos* est également présent

dans trois de ces lacs mais sa présence n'affecte pas les rendements en omble de fontaine (P. Magnan, résultats non-publiés).

Pêche expérimentale

La période d'échantillonnage s'est déroulée du début juillet au début septembre 1999 et 2000, soit en période de stratification thermique. En 1999, les lacs Cerne, Diablos et Simpson (populations allopatriques) ont été échantillonnés et divisés en deux zones de pêche : la zone littorale (premier mètre associé au substrat, vis-à-vis les isobathes 1 et 4 m de profondeur) et la zone pélagique (comprenant les deux premiers mètres de la surface dans l'isobathe de 5 m profondeur). Les filets en zones littorales avaient 1 mètre de hauteur et 200 mètres de longueur et étaient disposés parallèlement à la rive afin d'éviter le recoupement entre les deux zones. La taille des mailles (2.5 cm étirées) nous a permis de capturer des ombles juvéniles (1+) de tailles comparables. Les filets étaient posés au coucher du soleil et relevés le matin suivant pour des périodes de pêche variant de 12 à 18 heures. Un nombre maximal de 25 individus par zone (littorale et pélagique) par lac, a été échantillonné. En 2000, les lacs Bondi et Vautour (omble de fontaine), Carufel (omble de fontaine et mullet à cornes) ainsi que Daniet et Sauterelle (omble de fontaine, mullet à cornes et meunier noir) ont été échantillonnés. Les filets ont été placés perpendiculairement à la rive en zone littorale. La longueur des filets variait en fonction de la bathymétrie et de la pente du lac de façon à longer le substrat, jusqu'à 4 mètres de profondeur. En zone pélagique, les filets étaient disposés parallèlement à la rive et intégraient les deux premiers mètres de la surface dans l'isobathe de 5 m profondeur. Les filets étaient constitués de 6 panneaux de 5 mètres de longueur par 2 mètres de hauteur avec des mailles en mono

filaments de 2.5, 3, 3.5, 4, 4.5 et 5 cm (étirées). Un total de 25 ombles par zone de capture a été échantillonné. De plus, 50 meuniers noirs et 50 mulets à cornes ont été échantillonnés, principalement en zone littorale, dans les lacs soutenant des populations sympatriques. Les individus étaient placés dans une glacière jusqu'à la prise des données. La taille des poissons a été notée avant la congélation. Les ventres rouges du Nord ont également été échantillonnés à l'aide de bourolles commerciales placées en zone littorale (1 m de profondeur). Un morceau de muscle dorsal a été prélevé puis congelé pour tous les individus capturés. Par la suite, le muscle a été séché dans une étuve à 60°C pendant trois jours et broyé à l'aide d'un mortier et d'un pilon ou d'une tige en verre pour analyses isotopiques ultérieures. Les estomacs des ombles de fontaine échantillonnés en 1999 et 2000 ont été prélevés après leur capture puis placés dans une solution de formaline 10%. Pour les analyses statistiques, la taille des individus a été transformée en \log_{10} .

Échantillonnage du zooplancton et du zoobenthos

Afin de déterminer la relation entre la signature isotopique des ombles de fontaine et leurs ressources alimentaires, nous avons échantillonné des organismes zoobenthiques et zooplanctoniques dans les zones littorale et pélagique des lacs. En 1999, trois campagnes d'échantillonnage ont été réalisées au cours de l'été (mai, juin et août). En 2000, un seul échantillonnage a été fait, soit au moment de la pêche expérimentale. Le zoobenthos a été recueilli à l'aide de filets troubleaux dans la zone littorale (1 m de profondeur). Le zooplancton a été échantillonné à l'aide d'un filet Wisconsin (1 m de diamètre, maille 100 μm) en effectuant des transects verticaux dans la totalité de la colonne d'eau en zone pélagique, au point le plus profond du lac.

Extractions des lipides contenus dans les muscles des poissons

La présence de lipides dans les muscles peut avoir un effet sur la signature isotopique en carbone chez les individus de tailles et de sexes différents, ou en raison de leur état physiologique (Gu et al. 1996; Dufour et al. 1998). Les lipides ont un $\delta^{13}\text{C}$ plus négatif de 2-3‰ par rapport aux protéines contenues dans les muscles (DeNiro et Epstein, 1978; Gearing, 1991). Nous avons donc procédé à l'extraction des lipides totaux pour les muscles prélevés à l'été 2000 sur les ombles de fontaine, les meuniers noirs et les mulets à cornes. Une fois les muscles séchés et réduits en poudre, nous avons ajouté une solution 2:1 de chloroforme-méthanol (selon une méthode modifiée de Bligh et Dyer, 1959; voir aussi Barnes et Blackstock, 1973) puis agité le mélange pendant deux minutes à l'aide d'un vortex. Le mélange a par la suite été centrifugé à 5000 rpm pendant dix minutes et le surnageant a été jeté. Le muscle était ensuite rincé avec de l'eau distillée, le mélange décanté et la poudre (muscle) séchée à l'étuve pendant 24 heures à 60°C. Vingt-deux (22) ombles de fontaine du lac Sauterelle ont servi de témoins afin de quantifier l'effet de l'extraction des lipides sur nos échantillons. Le muscle séché de ces individus a été séparé en deux parties : l'une fut traitée pour l'extraction des lipides et l'autre fut conservée intacte (i.e. sans extraction de lipides) pour les analyses isotopiques ultérieures.

Contenus stomacaux

Les contenus stomacaux, compris entre l'œsophage et la valve pylorique, de tous les ombles capturés ont été prélevés. En laboratoire, les proies ont été identifiées et regroupées selon huit catégories fonctionnelles: cladocères, grands organismes planctoniques (pupe de

diptères, larve de Chaoboridés), macrozoobenthos, amphipodes, insectes nageant, insectes terrestres, poissons et autres (Lacasse et Magnan, 1992). Le poids sec des proies a été noté après 24 heures de séchage dans une étuve à 60°C. Les proies ont été regroupées sous les catégories suivantes: 1) les proies pélagiques, regroupant les cladocères et les grands organismes planctoniques, 2) le zoobenthos, incluant les amphipodes, 3) les insectes terrestres et 4) les poissons-proies. Pour les fins d'analyses, nous avons préalablement établi qu'un individu spécialiste devait avoir plus de 90% en poids sec d'une même catégorie de proie d'origine littorale ou pélagique.

Analyses isotopiques

Les rapports isotopiques en carbone ($\delta^{13}\text{C}$) permettent de détecter, pour chaque individu, s'il y a spécialisation pour une source de carbone (proie) en particulier. Le fractionnement isotopique du ^{13}C étant de faible amplitude, soit $\pm 1\%$ entre les différents niveaux trophiques, la signature isotopique en carbone est conservée, à quelques unités près, d'une proie à son consommateur (De Niro et Epstein, 1978; voir aussi Doucett et al. 1996 a; Vander Zanden et Rasmussen, 2001). Ainsi, lorsqu'il y a deux sources de carbone ayant des signatures isotopiques distinctes dans un réseau trophique, il est possible de définir quelle a été la source principale de ^{13}C chez un individu provenant, par exemple, de la production primaire en milieu littoral (algues épibenthiques) ou pélagique (phytoplancton) (France, 1995a-b; Hecky et Hesslein, 1995; Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Caron et al. in prep.). Les signatures isotopiques en azote ($\delta^{15}\text{N}$) permettent de déterminer la position trophique d'un consommateur par rapport aux interactions trophiques présentes dans un système et ainsi, peuvent servir à quantifier les transferts d'énergie entre les composantes

d'un réseau trophique (Peterson et Fry, 1987; Cabana et Rasmussen, 1994, 1996; Kidd et al. 1999). En moyenne, il y a enrichissement en ^{15}N d'environ 3.4‰ pour chaque niveau trophique (Minagawa et Wada, 1984; Peterson et Fry, 1987; Cabana et Rasmussen, 1994, 1996; Post, 2002). Le $\delta^{15}\text{N}$ peut donc servir à tracer les changements apportés au réseau trophique suite à l'introduction d'espèces non-indigènes. Vander Zanden et al. (1999) ont, par exemple, noté une diminution de niveau trophique chez le touladi (*Salvelinus namaycush*) suite à l'introduction de l'achigan à petite bouche (*Micropterus dolomieu*) et du crapet de roche (*Ambloplites rupestris*) en zone littorale. Le touladi est passé d'une alimentation principalement composée de poissons proies en zone littorale à des proies zooplanctoniques, abaissant ainsi son niveau trophique.

Une fois broyés, de 0.4 à 2.5 mg des échantillons de muscle de poisson, de proies benthiques et pélagiques ont été transférés dans une cupule d'étain (4 x 6 mm) en prévision des analyses isotopiques effectuées à l'aide d'un spectromètre de masse. La composition isotopique d'un échantillon est exprimée en partie par milliers (‰) de différences selon un standard (δ) soit,

$$\delta X = [(R_{\text{échantillon}} / R_{\text{standard}}) - 1] * 10^3$$

où (X) est ^{13}C ou ^{15}N et (R) est le rapport correspondant à $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ou $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$. De plus, afin de contrer un effet de masse du spectromètre, un échantillon standardisé, dont la valeur isotopique était connue, a été utilisé après chaque série de 10 échantillons pulvérisés. Des réplicats ont été effectués sur 20% de nos échantillons.

Modèles de mélanges quantitatifs pour signatures isotopiques

Les modèles de mélanges quantitatifs (en angl. mixing models) sont couramment utilisés dans les études portant sur l'intégration de l'alimentation de consommateurs (Doucett et al. 1996 b; Ben-David et al. 1997; Phillips et Koch, 2002). Nous avons utilisé cette approche pour distinguer l'importance relative de deux sources distinctes dans l'alimentation des ombles de fontaine et ce en relation avec l'utilisation des zones littorales et pélagiques. Nous avons utilisé le $\delta^{13}\text{C}$ moyen (par lac) du zoobenthos littoral comme valeur représentative de la zone littorale et le $\delta^{13}\text{C}$ moyen (par lac) du zooplancton pélagique comme étant représentatif de la zone pélagique. L'importance relative de ces deux types de proies a été calculée à l'aide de l'équation suivante (modifiée de Phillips et Koch, 2002):

$$F_{\text{zbent}} = \frac{\delta^{13}\text{C}_{\text{fish}} - (\delta^{13}\text{C}_{\text{zpk}} + \Delta^{13}\text{C}_{\text{fish-zpk}})}{(\delta^{13}\text{C}_{\text{zbent}} + \Delta^{13}\text{C}_{\text{fish-zbent}}) - (\delta^{13}\text{C}_{\text{zpk}} + \Delta^{13}\text{C}_{\text{fish-zpk}})}$$

où :

F_{zbent} est la proportion de carbone en provenance du zoobenthos retrouvé dans l'alimentation des ombles, $\delta^{13}\text{C}_{\text{fish}}$, la signature isotopique des ombles, $\delta^{13}\text{C}_{\text{zpk}}$, la signature isotopique moyenne du zooplancton, $\delta^{13}\text{C}_{\text{zbent}}$, la signature isotopique moyenne du zoobenthos, et $\Delta^{13}\text{C}_{\text{fish} - y}$, le fractionnement trophique entre les ombles et les proies. La proportion en masse de carbone (en angl. : proportion of carbon mass) des invertébrés aquatiques a été préalablement vérifiée afin de voir s'il était nécessaire d'ajouter une correction pour l'effet de masse pour les deux types de proies dans le modèle de mélange. Puisque la concentration a été similaire pour les deux types de proies utilisées dans le modèle, nous

n'avons pas ajouté un terme de correction pour la proportion en masse de carbone (Salonen et al. 1976). La valeur de fractionnement isotopique ($\Delta^{13}\text{C}_{\text{fish-y}}$) a été fixée à 1‰, estimée dans des études portant sur le fractionnement isotopique entre différents niveaux trophiques en milieu aquatique (Doucett et al. 1996 a; Vander Zanden et Rasmussen, 2001).

Analyses statistiques

L'effet de la zone de capture de même que l'effet de l'extraction des lipides sur la signature isotopique des ombles de fontaine a été testé à l'aide d'ANOVA. L'effet de la taille (covariable = zone de capture et population) sur les signatures isotopiques des invertébrés a été testé avec des ANCOVA. Préalablement, la normalité et la linéarité des résidus ont été vérifiées par un examen visuel des résidus et l'homogénéité des variances a été vérifiée à l'aide d'un test de F_{max} (Sokal et Rohlf, 1983).

Analyse canonique de correspondance

Nous avons utilisé une analyse canonique de correspondance afin de relier la proportion des quatre principaux types de proies retrouvées dans les contenus stomacaux des ombles aux variables environnementales (zone de capture, type de population, taille des poissons et date; ter Braak et Smilauer, 1998; CANOCO 4.0). La signification statistique du modèle obtenu a été basée sur une permutation de Monte Carlo (999 itérations). Nous avons utilisé les données de l'été 2000 pour cette analyse. Comme l'analyse des contenus stomacaux représente l'alimentation à court terme, nous ne voulions pas introduire des individus provenant de deux années d'échantillonnage en raison de l'effet potentiel des variations saisonnières sur l'alimentation des ombles. Les proportions de chacune des

proies fonctionnelles ont été préalablement transformées selon l'arc sinus de la racine carrée afin de normaliser les résidus (Zar, 1999).

RÉSULTATS

Alimentation de l'omble de fontaine basée sur les contenus stomacaux

L'analyse canonique de correspondance (CCA) indique que l'alimentation des ombles capturés à l'été 2000 a varié significativement selon le niveau de compétition interspécifique (CCA; premier axe : $p = 0.001$, tous les axes: $p = 0.001$, Figure 1). En allopatrie, les ombles se sont alimentés principalement de proies benthiques. En présence du mulot à cornes (compétition interspécifique de niveau intermédiaire), les ombles ont consommé davantage de poissons-proies. La consommation des poissons-proies a également été reliée à une augmentation en taille des ombles. En présence du mulot à cornes et de meunier noir (niveau de compétition interspécifique élevé), les ombles ont utilisé une plus grande proportion de proies planctoniques. L'alimentation à court terme nous indique, qu'en présence d'espèces introduites, il y a une plus grande utilisation de la zone pélagique (Figure 1). Cette tendance dans l'utilisation des proies pélagiques a été plus marquée vers la fin de la saison estivale. En allopatrie, l'analyse canonique de correspondance nous indique que l'alimentation des ombles est reliée à la zone littorale. Bien qu'en allopatrie les individus ont consommé principalement des proies benthiques (spécialistes), certains individus consommaient presque exclusivement des proies pélagiques et (ou) des insectes terrestres (Figures 2a, 3). En sympatrie avec le mulot à cornes, la proportion de spécialistes benthiques et pélagiques a été similaire aux populations

allopatriques d'ombles de fontaine (Figure 2b). En présence du mulot à cornes et du meunier noir, la proportion d'ombles ayant plus de 90% de zoobenthos dans leurs contenus stomacaux a diminué de façon drastique. Ces proies ont été substituées par des proies d'origine pélagique et des insectes terrestres (Figure 2c, 3).

Signature isotopique des ombles de fontaine ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$)

Extraction des lipides

Nos résultats montrent un enrichissement en $\delta^{13}\text{C}$ des ombles dont les lipides ont été extraits (Figure 4a). La taille des individus traités variait entre 132.2 mm et 257.2 mm. L'extraction des lipides a eu un effet similaire pour l'ensemble des individus examinés. En moyenne, la signature isotopique en carbone après extraction complète des lipides s'est enrichie de 1.11‰. On note également une augmentation constante de la signature isotopique en azote suite à l'extraction des lipides (Figure 4b). Cet enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ a été de l'ordre de 0.45‰. Un seul individu (le même pour $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) ne semble pas avoir réagi à l'extraction des lipides car ses $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ sont demeurés inchangés (points encerclés dans Figures 4a-b).

$\delta^{13}\text{C}$

Nous avons observé une différence significative dans la signature isotopique des proies benthiques et pélagiques échantillonnées dans l'ensemble des lacs à l'étude (Figure 5, ANOVA; $F= 589.3$, $p<0.0001$, $n= 207$). Le $\delta^{13}\text{C}$ des ombles capturés dans les zones littorale et pélagique ne différaient pas significativement (Tableau 1) et ce, pour les trois types de populations étudiées. Les signatures isotopiques de l'ensemble des individus

échantillonnés au cours des deux années et pour les trois niveaux de compétition interspécifique, semblent indiquer qu'à long terme, les ombles de fontaine assimilent leur carbone des proies benthiques de la zone littorale. En effet, le $\delta^{13}\text{C}$ des ombles de fontaine est situé à l'intérieur de l'intervalle de distribution en $\delta^{13}\text{C}$ des proies benthiques (Figure 5). Au niveau intra-lac, les résultats obtenus à l'aide de modèles de mélange quantitatifs semblent également suggérer que les ombles utilisent, sur une base régulière, les proies benthiques dans leur alimentation (Figures 6a-h). Toutefois, la proportion de carbone dérivée des proies benthiques variait selon les lacs. Les individus des populations allopatriques ont assimilé de 74.6% (lac Diablos) à 131.2% (lac Vautour) de leur carbone d'origine littorale (proies benthiques; Tableau 2, Figures 6 a-e). De plus, pour l'ensemble des populations allopatriques, et particulièrement pour les ombles du lac Vautour (Figure 6e), nous avons noté une proportion de carbone en provenance de la zone littorale supérieur à 100%. Nous avons également observé que dans les lacs Bondi, Cerne, Diablos et Simpson, certains individus affichaient une alimentation constituée d'environ 50% de carbone provenant de la zone littorale et environ 50% de provenance pélagique (6 a-d). Cependant, aucun individu provenant de populations allopatriques n'ont consommé plus de 60% de proies pélagiques sur une base régulière. En sympatrie avec le mulet à cornes (niveau de compétition interspécifique intermédiaire), les individus ont assimilé le carbone en provenance de la zone littorale (Tableau 2, Figure 6f). En se basant sur leur signature isotopique (long terme), l'alimentation des ombles du lac Daniet (en présence du mulet à cornes et du meunier noir) semble dépendre des proies d'origine littorale (Tableau 2, 6g), ce qui est contradictoire aux résultats obtenus par l'étude des contenus stomacaux (court terme), qui indiquaient une proportion importante de proies planctoniques (i.e. 42%, Figure

3). La différence entre les moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ du zoobenthos et du zooplancton du lac Daniet est de 3.2‰ (Tableau 2). Les ombles du lac Sauterelle montrent des patrons de variation différents de ceux du lac Daniet. La proportion moyenne de carbone d'origine littorale est de 46.8% (Tableau 2, Figure 6h), indiquant une diminution de l'apport du carbone d'origine littorale. Dans le cas du lac Sauterelle, la différence entre les moyennes en $\delta^{13}\text{C}$ du zoobenthos et du zooplancton était de 8.6‰ (Tableau 2).

$\delta^{15}\text{N}$

Les ombles des lacs Vautour et Carufel capturés en zone pélagique affichaient une augmentation significative du $\delta^{15}\text{N}$ (Tableau 1). Or, pour les ombles du lac Sauterelle, cette tendance était inversée : les ombles de la zone littorale possédaient un $\delta^{15}\text{N}$ plus élevé par rapport aux individus de la zone pélagique. Ces variations en $\delta^{15}\text{N}$ sont cependant de faible amplitude (0.8‰) entre les deux zones. Pour l'ensemble des lacs, les ombles avaient un $\delta^{15}\text{N}$ variant de 4.4‰ à 10.8‰ tandis que les consommateurs primaires, à la base du réseau trophique, possédaient un $\delta^{15}\text{N}$ variant entre -1.0 et 7.11‰ (Figure 5).

Effet de la taille des ombles de fontaine sur leur $\delta^{15}\text{N}$

Les ombles de fontaine capturés dans les cinq lacs à l'étude avaient des tailles variant de 84.0 mm à 270.2 mm (Tableau 3). La taille moyenne des individus est significativement différente entre les trois types de populations étudiés (ANOVA; $F= 32.6$, $p<0.0001$, $n=324$). Les individus capturés dans les populations allopatriques en 1999 avaient une taille inférieure aux populations sympatriques. Parmi les populations

sympatriques, les ombles des lacs Daniet et Sauterelle (compétition interspécifique élevée) avaient une taille supérieure aux autres populations (tests de comparaisons multiples Tukey; $p < 0.001$). L'augmentation de la taille des individus était positivement reliée au $\delta^{15}\text{N}$ des ombles et n'était pas fonction de la zone de capture (Figure 7, ANCOVA; $F=326.291$, $p < 0.0001$, $n=324$; effet zones, $p=0.220$; interaction zone et taille, $p=0.284$). De plus, l'augmentation en taille des individus n'était pas reliée à des variations à la base des réseaux trophiques comme l'indique la distribution en $\delta^{15}\text{N}$ des proies (Figure 5). De plus, la composition de la population n'influçait pas la relation entre le $\delta^{15}\text{N}$ et la longueur des ombles de fontaine (ANCOVA; $F=129.637$, $p < 0.0001$, $n=324$; effet population, $p=0.862$, interaction population et taille, $p=0.543$).

Signature isotopique des autres espèces de poissons

Le ventre rouge du Nord, le mullet à cornes et le meunier noir semblent être fortement associés à la zone littorale (Tableau 4). Les individus du lac Sauterelle avaient une proportion moyenne de carbone d'origine littorale inférieure aux lacs, passant de 65.1% (ventre rouge du Nord), 66.8% (mulet à cornes) et 54.1% (meunier noirs). La distribution du $\delta^{15}\text{N}$ est demeurée constante pour l'ensemble des lacs et a varié entre 5.0‰ et 8.2‰ pour le ventre rouge du Nord, 6.5‰ à 8.5‰ pour le mullet à cornes et 5.8‰ à 8.8‰ pour le meunier noir.

DISCUSSION

Alimentation de l'omble de fontaine basée sur les contenus stomacaux

Les ombles ayant des habitudes alimentaires généralistes ne constituent pas une proportion importante dans les populations allopatriques et sympatriques étudiées. En présence d'espèces introduites, les analyses de contenus stomacaux ont montré une plus grande proportion d'individus qui n'avaient que du zooplancton dans leur estomac, suggérant une plus grande utilisation de la zone pélagique et de ses ressources alimentaires, confirmant ainsi les résultats obtenus par Bourke et al. (1999). De plus, l'utilisation de la zone pélagique, basée sur l'alimentation des ombles, a augmenté vers la fin de la saison estivale. Tremblay et Magnan (1991) ont noté une augmentation dans l'utilisation des ressources pélagiques par les ombles au fur et à mesure que la saison estivale progressait. Dans le lac Carufel (en présence du mullet à cornes; niveau de compétition intermédiaire), nos résultats indiquent qu'il y a augmentation de la prédation sur des poissons proies. East et Magnan (1991) ainsi que Lacasse et Magnan, (1992) ont également noté que la prédation sur les poissons proies par les ombles était plus élevée en présence du mullet à cornes par rapport aux lacs où l'omble de fontaine était retrouvé seulement avec le ventre rouge du Nord. De plus, la taille moyenne des individus capturés dans le lac Carufel était plus élevée que celle des individus pêchés dans les populations allopatriques, ce qui pourrait être relié à la plus grande prédation sur les poissons proies.

Signatures isotopiques des ombles de fontaine

Effets de l'extraction des lipides chez les ombles de fontaine

L'effet de la présence des lipides dans les muscles des ombles de fontaine se traduit par une diminution de l'ordre de 1.11‰ pour les valeurs en $\delta^{13}\text{C}$ et de 0.45‰ pour le $\delta^{15}\text{N}$ des individus. Ceci signifie que les signatures isotopiques devraient être corrigées négativement selon ces valeurs. Or, la valeur obtenue pour le $\delta^{13}\text{C}$ est inférieure à celles de la littérature [(-2 à -3‰) (DeNiro et Epstein, 1978; Gearing, 1991)]. Nous avons conclu que la valeur de correction pour les lipides n'affectait pas l'interprétation du $\delta^{13}\text{C}$ des ombles. En effet, comme le $\delta^{13}\text{C}$ des invertébrés est distinct entre les milieux littoral et pélagique, la résolution des modèles de mélange quantitatifs ne sera pas affectée.

Populations allopatriques

Les analyses isotopiques n'ont pas permis de détecter de différences dans l'alimentation des individus en fonction des zones de capture. Malgré la présence de spécialistes dans les populations (basé sur l'analyse des contenus stomacaux – court terme), les ombles capturés dans les zones littorale et pélagique affichent des signatures isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$) caractéristiques des proies benthiques. Cependant, en raison du taux de renouvellement isotopique, il est probable qu'une variation dans les habitudes alimentaires ne peut être perçue à l'aide des isotopes stables. Hesslein et al. (1993) ont calculé que le taux de renouvellement isotopique ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) dans les muscles des corégones était environ d'une année. En allopatrie, les jeunes ombles de fontaine (taille inférieure à 200 mm) utilisent principalement la zone littorale en mai (Tremblay et Magnan, 1991). Or, de

juin à août, certains ombles utilisent et font des incursions en zone pélagique alors que d'autres demeurent en zone littorale (Bourke et al. 1997). Afin de détecter de tels changements dans l'alimentation et l'utilisation d'une zone à l'aide des isotopes stables, il serait nécessaire d'être en présence d'individus ayant des habitudes alimentaires stables dans le temps. Cependant, la différenciation écologique n'implique pas nécessairement que les spécialistes passent l'ensemble de leur développement dans un habitat donné. Wilson et al. (1996) ont utilisé le taux d'infestation par des parasites comme indicateurs indirects de l'utilisation des zones littorale et pélagique sur le crapet arlequin (*Lepomis macrochirus*). Leurs résultats suggèrent que certains spécialistes peuvent utiliser les deux zones sur de courtes périodes. Plusieurs facteurs peuvent influencer l'utilisation de l'habitat tels l'abondance des ressources, l'habilité à exploiter une proie, le risque de prédation et la compétition (Ringler, 1983; Crowder, 1985; Wilson et al. 1996). Bourke et al. (1997) ont observé que 50% des individus étaient principalement associés à la zone littorale, 18% étaient principalement associés à la zone pélagique et 32% voyageaient régulièrement entre les deux zones, dans une étude sur l'utilisation de l'habitat chez l'omble de fontaine à l'aide de radio-transmetteurs. Malgré ces différences marquées dans l'utilisation des zones, les individus «spécialistes» voyageaient à l'occasion entre les zones littorale et pélagique des lacs. Nos résultats sur les isotopes stables suggèrent que les spécialistes pélagiques vont s'alimenter régulièrement dans la zone littorale. Les modèles de mélange quantitatif nous indiquent que plus de 50% de l'alimentation des ombles allopatriques provient de la zone littorale. De plus, selon nos modèles, nous observons des proportions de carbone d'origine littorale qui excèdent 100% chez certains individus. Ceci peut être en partie expliqué par le fait que nous avons utilisé la moyenne des proies benthiques et pélagiques pour chacun de

nos modèles. Les ombles ayant assimilé des proies ayant un $\delta^{13}\text{C}$ plus enrichi que la valeur moyenne du zoobenthos pour ce lac, auraient donc des valeurs de carbone supérieures à 100%. De plus, la valeur du fractionnement isotopique entre les types de proies et les poissons n'a pas été calculée pour notre système. Il est probable que la correction pour le fractionnement isotopique total utilisée pour le réseau trophique littoral (1‰) ne soit pas assez élevée en raison de la présence d'environ deux niveaux trophiques entre les proies elles-mêmes, ce qui augmente le nombre d'interactions trophiques entre les organismes zoobenthiques et les ombles (M. Caron, observations personnelles). L'ensemble des ombles du lac Vautour (Figure 6e) ont des valeurs plus grandes ou égales à 100%. Il est probable que nous ayons négligé une source de carbone comme proies potentielles de la zone littorale. Ce lac possède toutefois une morphométrie particulière. En effet, la transparence y est supérieure à la profondeur moyenne du lac (Lacasse et Magnan, 1992; Tableau 1 dans Chapitre 1). Ceci indique que ce lac possède une zone littorale développée en comparaison aux autres lacs de l'étude. Cette particularité peut expliquer le $\delta^{13}\text{C}$ d'origine littorale de la majorité des ombles provenant de ce lac.

Populations sympatriques

En présence du mulot à cornes seulement (lac Carufel), nous n'avons pas observé une utilisation exclusive d'un des deux types de proies chez l'omble de fontaine, basé sur l'étude de leur $\delta^{13}\text{C}$. La présence de ce compétiteur pour les ressources benthiques ne semble pas avoir eu d'effets sur le régime alimentaire des ombles qui maintiennent une alimentation, à court et long terme, similaire aux populations allopatriques. Cependant, les ombles de fontaine du lac Sauterelle, vivant en sympatrie avec le mulot à cornes et le meunier noir, ont assimilé plus de carbone d'origine pélagique que dans tous les autres lacs

(proportions variant de 30 à 75%), suggérant qu'ils ont utilisé les proies pélagiques de façon plus soutenue dans le temps, induisant le changement observé dans leur signature isotopique. Ce changement de leur signature isotopique est probablement attribuable à la présence du meunier noir en zone littorale, qui consomme presque exclusivement du zoobenthos (Tremblay et Magnan, 1991). Ce changement n'a pas été observé chez les ombles du lac Daniet, vivant également en présence du meunier noir. Le $\delta^{13}\text{C}$ de ces ombles indique une dépendance importante aux proies d'origine littorale. Ce résultat est contradictoire à celui obtenu par l'étude des contenus stomacaux, qui indiquait une proportion importante de proies planctoniques dans leur alimentation (i.e., 42%, Figure 1). La différence de carbone observée entre les proies littorales et pélagiques est faible dans ce lac (3.2‰), comparativement aux autres lacs étudiés. Il est donc difficile de distinguer des différences dans l'alimentation à long terme pour les ombles de ce lac. Vander Zanden et Rasmussen (2001) ont souligné l'importance d'avoir des signatures isotopiques distinctes entre les sources pour l'utilisation des modèles de mélange quantitatif. Leurs résultats obtenus à l'aide de $\delta^{13}\text{C}$ sont sensibles à l'amplitude des différences entre les types de proies utilisées dans le modèle. La variation associée à la signature isotopique des proies peut également diminuer la fiabilité des résultats obtenus suite au modèle de mélange. Nos résultats indiquent que les ventres rouges du Nord, les mulets à cornes et les meuniers noirs présents en sympatrie avec l'omble de fontaine assimilent majoritairement leur carbone de la zone littorale, ce qui confirme leur utilisation à long terme de ce milieu (Magnan 1988, Tremblay et Magnan 1991, Lacasse et Magnan 1992). Bien qu'ayant une proportion moyenne en carbone indiquant un apport en carbone d'origine littoral, la diminution de la proportion de carbone enrichi chez le meunier noir du lac Sauterelle, par rapport aux autres

espèces introduites, est probablement attribuable à la présence de proies benthiques hypolimnétiques dans leur alimentation. Les chironomidés et chaoboridés retrouvés sur le substrat des zones profondes peuvent s'alimenter de matière particulaire organique (MPO) ayant un $\delta^{13}\text{C}$ plus négatif que le $\delta^{13}\text{C}$ de la zone littorale peu profonde (Vander Zanden et Rasmussen, 1999).

Positions trophiques de l'omble de fontaine

Afin de déterminer correctement le niveau trophique des individus, des études antérieures ont démontré l'importance de corriger pour la variation isotopique pouvant exister entre la base des réseaux trophiques littoraux et pélagiques des lacs (Cabana et Rasmussen, 1996; Vander Zanden et Rasmussen, 1999; Post, 2002; Caron et al. in prep.). Or, le $\delta^{13}\text{C}$ des ombles nous indique que les individus utilisent majoritairement des ressources littorales. Ainsi, il n'a donc pas été nécessaire de corriger le $\delta^{15}\text{N}$ des ombles pour des effets de variations à la base du réseau trophique pélagique. En se basant sur le $\delta^{15}\text{N}$ des consommateurs primaires de la zone littorale, les ombles de fontaine consomment principalement des invertébrés aquatiques, visiblement situés à un niveau trophique au-dessus des herbivores-détritivores. L'enrichissement observé dans le $\delta^{15}\text{N}$ des ombles correspond probablement à une augmentation de la taille des individus se traduisant potentiellement par l'assimilation de proies de plus grande taille (Tableau 3, Figure 7, Caron et al. in prep). Toutefois, les ombles du lac Sauterelle (compétition interspécifique élevée) montrent une diminution en $\delta^{15}\text{N}$ chez les individus, qui pourrait être attribuable à un changement de niche alimentaire vers les proies zooplanctoniques ayant un $\delta^{15}\text{N}$ moins élevé, tel qu'indiqué par le modèle de mélange quantitatif pour ce lac (Figure 6h).

Effet de la taille sur le $\delta^{15}\text{N}$

L'augmentation du $\delta^{15}\text{N}$ des ombles de fontaine en fonction de leur taille ne semble pas être reliée à des variations en $\delta^{15}\text{N}$ à la base des réseaux trophiques littoraux et pélagiques. Les signatures isotopiques en azote des consommateurs primaires des zones pélagique et littorale ont des valeurs similaires, indiquant une constance à la base des réseaux trophiques de ces lacs oligotrophes. De plus, la zone de capture n'a pas eu d'effets sur la relation longueur- $\delta^{15}\text{N}$: les grands individus ont été capturés principalement en zone pélagique mais également en zone littorale et cette augmentation dans le $\delta^{15}\text{N}$ a été observée pour l'ensemble des individus. Dans notre étude, la composition en espèces de poissons n'a pas influencé la relation longueur- $\delta^{15}\text{N}$. Cet enrichissement en azote semble plutôt être relié à des changements ontogéniques chez les individus (Reñones et al. 2002). En effet, les individus de taille inférieure peuvent être limités, en raison de la taille de leur bouche, dans leur capacité à manipuler des macroinvertébrés et sont donc obligés de s'alimenter sur des invertébrés aquatiques de petite taille (Grey, 2001). De la même façon, Caron et al. (in prep.) ont observé que le $\delta^{15}\text{N}$ des invertébrés benthiques appartenant à une même famille augmente en fonction de la taille des individus. En augmentant en taille, les ombles peuvent ainsi s'alimenter d'invertébrés aquatiques de tailles supérieures, possédant un $\delta^{15}\text{N}$ enrichi par rapport aux organismes de tailles inférieures. De plus, les ombles ayant une taille supérieure (>200 mm, East et Magnan, 1991) peuvent également s'alimenter de poissons-proies et ainsi afficher une signature plus élevée en $\delta^{15}\text{N}$, telle qu'observée chez les individus du lac Carufel (Tableau 3).

CONCLUSION

Les habitudes alimentaires des ombles de fontaine basées sur l'analyse des contenus stomacaux indiquent qu'il y a spécialisation alimentaire. Nous avons retrouvé des individus s'alimentant exclusivement de zoobenthos ou de zooplancton. De plus, la proportion des individus qui avaient consommé principalement du zoobenthos a diminué en fonction d'une augmentation de l'intensité de la compétition interspécifique, confirmant les résultats de Bourke et al. (1999). Les isotopes stables ne semblent pas détecter ces variations à court terme. Sur la base des isotopes stables, les ombles de fontaine semblent assimiler, à plus long terme, leur énergie du zoobenthos de la zone littorale, à l'exception des ombles du lac Sauterelle, où les isotopes stables nous ont permis d'identifier un changement de niche vers les proies pélagiques (lac contenant du meunier noir; niveau de compétition interspécifique élevé). Afin d'obtenir une image détaillée des habitudes alimentaires, il est donc important de combiner les analyses des contenus stomacaux avec les analyses isotopiques. Ces différences entre ces deux méthodes d'étude de l'alimentation peuvent être attribuables à un taux de renouvellement isotopique lent dans les tissus des individus (Hesslein et al. 1993) de même qu'à un taux d'assimilation différentiel entre le carbone provenant du zoobenthos et du zooplancton chez les individus. Afin d'obtenir une image détaillée des habitudes alimentaires, il est important de combiner l'analyse des contenus stomacaux avec les analyses isotopiques qui procurent des informations complémentaires (court vs long termes).

REMERCIEMENTS

Cette étude a été supportée par des subventions de recherche à la découverte du Conseil de recherches en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG) à PM et GC.

Nous tenons à remercier H. Bertrand, C. Fournier, W. Giroux, P. Lévesque, É. Morin, Y. Paradis, V. Préfontaine, R. Proulx et S. Turgeon ainsi que toute l'équipe du Laboratoire de recherche sur les communautés aquatiques pour leur aide précieuse sur le terrain et en laboratoire. Nous remercions également D. Pierson, M.E. Power, W.E. Rainey, M.A. Rodríguez et la Réserve faunique Mastigouche pour leur aide, conseils et support logistique tout au long de ce projet de recherche. MC fut supportée financièrement par une bourse de cycles supérieurs de la Fondation de l'Université du Québec à Trois-Rivières.

RÉFÉRENCES

- Barnes, H. et Blackstock, J. 1973. Estimation of lipids in marine animals and tissues: detailed investigation of the sulphophosphovanillin method for 'total' lipids. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, **12**: 103–118.
- Beaudoin, C. P., Tonn, W.M., Prepas, E.E., Wassenaar, L. I. 1999. Individual specialization and trophic adaptability of northern pike (*Esox lucius*): An isotope and dietary analysis. *Oecologia*, **120**: 386-396.
- Ben-David, M., Flynn, R.W., Schell, D.M. 1997. Annual and seasonal changes in diets of martens: evidence from stable isotope analysis. *Oecologia*, **111**: 280-291.
- Bligh, E.G. and Dyer, W.J. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*, **37**: 911-917.
- Bourke, P., Magnan, P., Rodríguez, M.A. 1996. Diel locomotor activity of brook charr, as determined by radiotelemetry. *Journal of Fish Biology*, **49**: 1174-1185.
- Bourke, P., Magnan, P., Rodríguez, M.A. 1997. Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology*, **51**: 783-794.

- Bourke, P., Magnan, P., Rodríguez, M.A. 1999. Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evolutionary Ecology*, **13**: 19-31.
- Bryan, J.E., Larkin, P.A. 1972. Food specialization by individual trout. *Journal Fisheries Research Board of Canada*, **29**: 1615–1624.
- Cabana, G., Rasmussen, J.B. 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, **372**: 255-257.
- Cabana, G., Rasmussen, J.B. 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **93**: 10844-10847.
- Caron, M., Cabana, G., Magnan P. *In prep.* Facteurs influençant la variabilité des signatures isotopiques des organismes situés à la base des réseaux trophiques dans des lacs oligotrophes du bouclier canadien.
- Crowder, L.B. 1985. Optimal Foraging and Feeding Mode Shifts in Fishes. *Environmental Biology of Fishes*, **12**: 57-62.
- De Niro, M.J., Epstein, S. 1978. Carbon isotopic evidence for different feeding patterns in two hyrax species occupying the same habitat. *Science*, **201**: 906-908.
- Dill, L.M. 1983. Adaptive flexibility in the foraging behaviour of fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **40**: 398-408.
- Doucett, R.R., Barton, D.R., Guiguer, K.R.A., Power, G., Drimmie, R.J. 1996 a. Comment: Critical examination of stable isotope analysis as a means for tracing carbon pathways in stream ecosystems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53**: 1913-1915.

- Doucett, R.R., Power G.P., Barton D.R., Drimmie R.J., Cunjak, R.A. 1996 b. Stable isotope analysis of nutrient pathways leading to Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53**: 2058-2066.
- Dufour, E., Bocherens, H., Gerdeaux, D., Ruhle, C., Mariotti, A. 1998. Stable carbon and nitrogen isotope approach to the distinction between Blaufelchen and Gangfisch (*Coregonus lavaretus*) in Lake Constance. *Ergebnisse der Limnologie*, **0** (50): 121-129.
- Dynes, J., Magnan, P., Bernatchez, L., Rodríguez, M.A. 1999. Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *Journal of Fish Biology*, **54**: 955-972.
- East, P., Magnan, P. 1991. Some factors regulating piscivory of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentian Shield, [Quebec, Canada]. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **48**: 1735-1743.
- Ehlinger, T.J. 1990. Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: Individual differences and trophic polymorphism. *Ecology*, **71**: 886-896.
- France, R.L. 1995 a. Carbon-13 enrichment in benthic compared to planktonic algae: Foodweb implications. *Marine Ecology Progress Series*, **124**: 307-312.
- France, R.L. 1995 b. Differentiation between littoral and pelagic food webs in lakes using stable carbon isotopes. *Limnology and Oceanography*, **40**: 1310-1313.
- France, R.L., Chandler, M., Peters, R. 1998. Mapping trophic continua of benthic foodwebs: body size-delta15N relationships. *Marine Ecology Progress Series*, **174**: 301-306.

- Gannes, L.Z., Martinez Del Rio, C., Koch, P. 1998. Natural abundance variations in stable isotopes and their potential uses in animal physiological ecology. *Comparative Biochemistry & Physiology A-Comparative Physiology*, **119**: 725-737.
- Gearing, J.N. 1991. The study of diet and trophic relationships through natural abundance ^{13}C . *Dans Carbon Isotope Techniques. Isotopic techniques in plant, soil, and aquatic biology series. Edité par D. C. Coleman, B. Fry. Academic Press, San Diego, CA*, pp. 201-216.
- Grey, J. 2001. Ontogeny and dietary specialization in brown trout (*Salmo trutta L.*) from Loch Ness, Scotland, examined using stable isotopes of carbon and nitrogen. *Ecology of Freshwater Fish*, **10**: 168-176.
- Gu, B., Schelske, C.L., Hoyer, M.V. 1996. Stable isotopes of carbon and nitrogen as indicators of diet and trophic structure of the fish community in a shallow hypereutrophic lake. *Journal of Fish Biology*, **49**: 1233-1243.
- Hecky, R.E., Hesslein, R.H. 1995. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *Journal of the North American Benthological Society*, **14**: 631-653.
- Hesslein, R.H., Hallard, K.A., Ramlal, P. 1993. Replacement of sulfur, carbon and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by delta-34S, delta-13C and delta-15N. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **50**: 2071-2076.
- Janssen, J., Jude, D.J. 2001. Recruitment failure of mottled sculpin *Cottus bairdi* in Calumet Harbor, southern Lake Michigan, induced by the newly introduced round goby *Neogobius melanostomus*. *Journal of Great Lakes Research*, **27**: 319-328.

- Jonsson, B., Jonsson, N. 2001. Polymorphism and speciation in Arctic charr. *Journal of Fish Biology*, **58**: 605-638.
- Kidd, K.A., Paterson, M.J., Hesslein, R.H., Muir, D.C.G., Hecky, R.E. 1999. Effects of northern pike (*Esox lucius*) additions on pollutant accumulation and food web structure, as determined by $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$, in a eutrophic and an oligotrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**: 2193-2202.
- Lacasse, S., Magnan, P. 1992. Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in Lakes of the Laurentian Shield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **49**: 1001-1009.
- Madenjian, C.P., Knight, R.L., Bur, M.T., Forney, J.L. 2000. Reduction in recruitment of white bass in Lake Erie after invasion of white perch. *Transactions of the American Fisheries Society*, **129**: 1340-1353.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species: Ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **45**: 999-1009.
- Malmquist, H.J., Snorrason, S.S., Skúlason, S., Jonsson, B., Sandlund, O.T., Jonasson, P.M. 1992. Diet differentiation in polymorphic Arctic charr in Thingvallavatn, Iceland. *Journal of Animal Ecology*, **61**: 21-35.
- Minigawa, M., Wada, E. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica and Cosmochimica Acta*, **40**: 309-312.

- Peterson, B.J., Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of ecology and systematics*, **18**: 293-320.
- Phillips, D.L., Koch, P.L. 2002. Incorporating concentration dependence in stable isotope mixing models. *Oecologia*, **130**: 114-125.
- Post, D.M., Kitchell, J.F., Hodgson, J.R. 1998. Interactions among adult demography, spawning date, growth rate, predation, overwinter mortality, and the recruitment of largemouth bass in a northern lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **55**: 2588-2600.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, **83**: 703-718.
- Proulx, R., Magnan, P. 2002. Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open water habitat. *Environmental Biology of Fishes*, **64**: 127-136.
- Reñones, O., Polunin, N. V. C., Goni, R. 2002. Size related dietary shifts of *Epinephelus marginatus* in a western Mediterranean littoral ecosystem: An isotope and stomach content analysis. *Journal of Fish Biology*, **61**: 122-137.
- Ringler, N.H. 1983. Variation in foraging tactics of fishes. *Dans Predators and preys in fishes. Edité par D.L.G Noakes, D.G. Lindquist, G.S. Helfman, J.A. Ward.* Junk, The Hague. pp. 159-171.
- Robinson, B.W., Wilson, D.S. 1994. Character release and displacement in fishes: A neglected literature. *American Naturalist*, **144**: 596-627.

- Salonen, K., Sarvala, J., Hakala, I., Viljanen, M.L. 1976. The relation of energy and organic carbon in aquatic invertebrates. *Limnology and Oceanography*, **21**: 724-730.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J. 1983. *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research*. W.H. Freeman and Company, New York. 2e edition.
- Skúlason, S., Smith, T.B. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**: 366-370.
- Schindler, D., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F. 1997. Density-dependent changes in individuals foraging specialization of largemouth bass. *Oecologia*, **110**: 592-600.
- ter Braak, C.J.F., Smilauer, P. 1998. *CANOCO Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows : Software for Community Ordination (version 4)*. Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdal, K.G., Slade, N.A. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, **57**: 32-37.
- Tremblay, S., Magnan, P. 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **48**: 857-867.
- Vander Zanden, M.J., Casselman, J.M., Rasmussen, J.B. 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*, **401**: 464-467.
- Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B. 1999. Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, **80**: 1395-1404.

- Vander Zanden, M.J., Rasmussen, J.B. 2001. Variation in delta15N and delta13C trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography*, **46**: 2061-2066.
- Van Valen, L. 1965. Morphological variation and the width of the ecological niche. *American Naturalist*, **100**: 377-389.
- Venne, H., Magnan, P. 1995. The impact of intra- and interspecific interactions on young-of-the-year brook charr, in temperate lakes. *Journal of Fish Biology*, **46**: 669-686.
- Wilson, D.S., Muzzall, P.M., Ehrlinger, T.J. 1996. Parasites, morphology, and habitat use in a bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) population. *Copeia*, **2**: 348-354.
- Zar, J.H. 1999. *Biostatistical Analysis*. 4^e edition. Prentice Hall, Upper Saddle River, NJ.

Tableau 1. Effet de la zone de capture (littorale « L » et pélagique « P ») sur la signature isotopique des ombles de fontaine. (+) : signature isotopique enrichie en zone pélagique et (-) : signature isotopique enrichie en zone littorale.

Lacs	Population	Isotopes stables	p	F	Nombre d'individus (par zone)
Bondi	Allopatrique	¹³ C	0.45	0.57	44 (22L; 22P)
		¹⁵ N	0.14	2.23	
Cerne	Allopatrique	¹³ C	0.13	2.39	54 (30L; 24P)
		¹⁵ N	0.09	2.99	
Diablos	Allopatrique	¹³ C	0.76	0.10	20 (9L; 11P)
		¹⁵ N	0.99	0.00	
Simpson	Allopatrique	¹³ C	0.38	0.78	46 (21L; 25P)
		¹⁵ N	0.42	0.66	
Vautour	Allopatrique	¹³ C	0.059	3.740	47 (23L; 24P)
		¹⁵ N	<0.0001 (+)	40.996	
Carufel	Sympatrique (mulet)	¹³ C	0.364	0.844	38 (23L; 15P)
		¹⁵ N	<0.0001 (+)	16.521	
Daniet	Sympatrique (mulet+meunier)	¹³ C	0.405	0.713	34 (18L; 16P)
		¹⁵ N	0.652	0.207	
Sauterelle	Sympatrique (mulet+meunier)	¹³ C	0.133	2.340	47 (21L; 26P)
		¹⁵ N	0.009 (-)	7.480	

Tableau 2. Pourcentage moyen de carbone assimilé par les ombles de fontaine provenant des proies littorales et différence entre la signature isotopique des proies benthiques et pélagiques pour chaque lac et l'année d'échantillonnage.

Lacs	Année	Population	% moyen de carbone assimilé	Différence entre $\delta^{13}\text{C}$ moyen des proies (‰)
Cerne	1999	Allopatrique	81.9	5.9
Diablos	1999	Allopatrique	74.6	6.6
Simpson	1999	Allopatrique	78.1	7.8
Bondi	2000	Allopatrique	104.2	5.9
Vautour	2000	Allopatrique	131.2	5.3
Carufel	2000	Sympatrique (mulet)	86.8	5.9
Daniet	2000	Sympatrique (mulet+meunier)	99.7	3.2
Sauterelle	2000	Sympatrique (mulet+meunier)	46.8	8.6

Tableau 3. Distribution en taille des ombles de fontaine dans les huit lacs étudiés en 1999-2000.

Lacs	Année	Population	Étendue des tailles (mm)	Taille moyenne (\pm SE) (mm)
Cerne	1999	Allopatrique	84.0 – 144.0	105.4 (1.7)
Diablos	1999	Allopatrique	89.0 – 197.1	122.6 (6.3)
Simpson	1999	Allopatrique	92.2 – 157.4	114.0 (1.9)
Bondi	2000	Allopatrique	94.0 – 249.6	147.0 (6.8)
Vautour	2000	Allopatrique	89.7 – 270.2	148.8 (7.2)
Carufel	2000	Sympatrique (mulet)	101.5 – 225.9	153.8 (6.2)
Daniet	2000	Sympatrique (mulet+meunier)	120.0 – 254.1	191.7 (5.4)
Sauterelle	2000	Sympatrique (mulet+meunier)	103.5 – 262.8	180.4 (6.8)

Tableau 4. Pourcentage moyen de carbone assimilé par les autres espèces provenant des proies littorales pour chaque lac et l'année d'échantillonnage. La différence entre la signature isotopique des proies benthiques et pélagiques de lacs est donnée au tableau 2.

Lacs	Population	Espèces	% moyen de carbone assimilé	Nombre d'individus
Bondi	Allopatrique	Ventre rouge du Nord	80.3	6
Vautour	Allopatrique	Ventre rouge du Nord	91.0	5
Carufel	Sympatrique (mulet)	Mulet à cornes	90.1	25
Daniet	Sympatrique (mulet+meunier)	Mulet à cornes	124.0	25
Daniet	Sympatrique (mulet+meunier)	Meunier noir	91.1	49
Sauterelle	Sympatrique (mulet+meunier)	Ventre rouge du Nord	65.1	13
Sauterelle	Sympatrique (mulet+meunier)	Mulet à cornes	66.8	24
Sauterelle	Sympatrique (mulet+meunier)	Meunier noir	54.1	26

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Analyse canonique de correspondance (CCA) représentant les proies consommées par l'omble de fontaine en fonction de la composition de la communauté de poissons, de la zone de capture, de la taille des individus et de la date d'échantillonnage.

Figure 2 : Pourcentage de proies benthiques dans les contenus stomacaux des ombles de fontaine échantillonnés en 1999 et 2000, pour trois niveaux de compétition interspécifique, a) ombles de fontaine seuls ; aucune compétition interspécifique, b) ombles et mulets à cornes ; niveau de compétition intermédiaire, c) ombles, mulets à cornes et meuniers noirs ; niveau de compétition élevé.

Figure 3 : Proportion (%) des quatre types de proies retrouvées dans les contenus stomacaux des ombles de fontaine pour les huit lacs à l'étude (bo= Bondi, ce= Cerne, di= Diablos, si= Simpson, va= Vautour, ca= Carufel, da= Daniet, sa= Sauterelle).

Figure 4 : Rapport entre a) le $\delta^{13}\text{C}$ et b) le $\delta^{15}\text{N}$ des ombles de fontaine dont les lipides des muscles dorsaux ont été extraits et non-extraits (témoins).

Figure 5 : Signatures isotopiques des ombles de fontaine ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) dans les huit lacs à l'étude. Boîtes (en angl.: box plots) représentent la distribution des signatures isotopiques des proies zoobenthiques (gris) et zooplanctoniques (blanc) pour l'ensemble des lacs. (bo= Bondi, ce= Cerne, di= Diablos, si= Simpson, va= Vautour, ca= Carufel, da= Daniet, sa= Sauterelle).

Figure 6 : Pourcentage de carbone assimilé provenant des proies benthiques des lacs étudiés : (a) Bondi, (b) Cerne, (c) Diablos, (d) Simpson, (e) Vautour, (f) Carufel, (g) Daniet, (h) Sauterelle.

Figure 7 : Effet de la taille des ombles de fontaine provenant des huit lacs étudiés sur leur $\delta^{15}\text{N}$. Les courbes de type Kernel représentent la distribution en taille et en $\delta^{15}\text{N}$ des ombles capturés dans les zone benthique (ligne pointillée) et pélagique (ligne pleine).

Figure 1

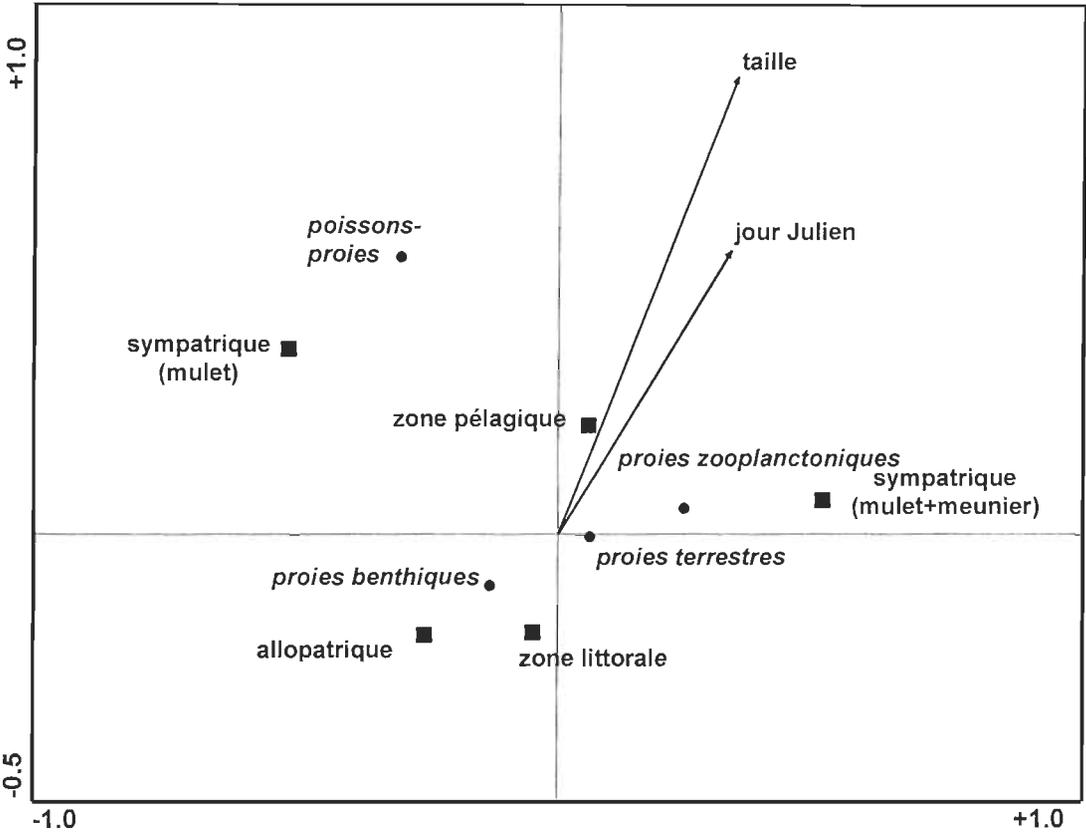
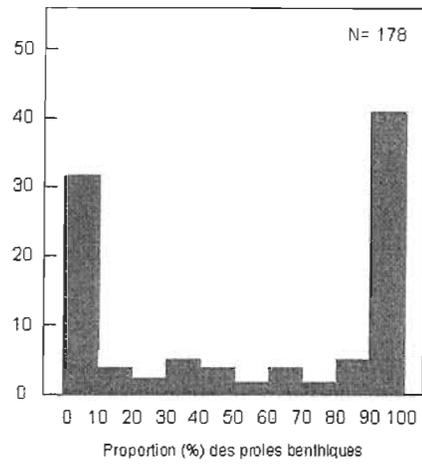
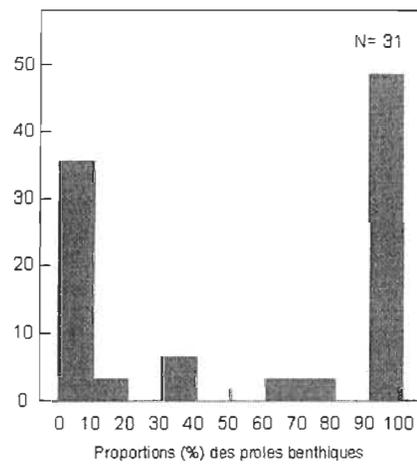


Figure 2
a)



b)



c)

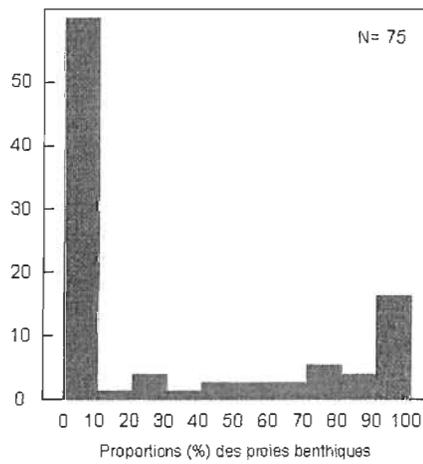


Figure 3

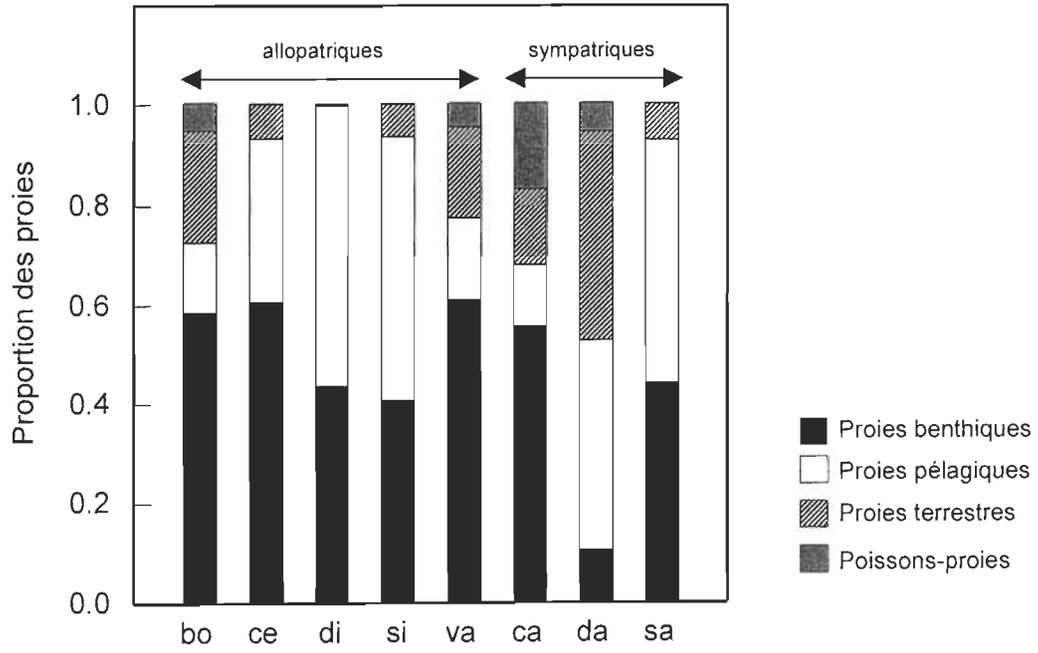
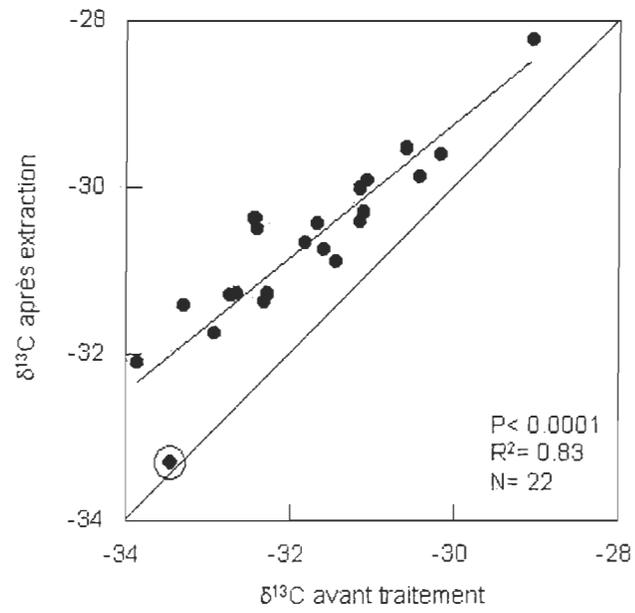


Figure 4

a)



b)

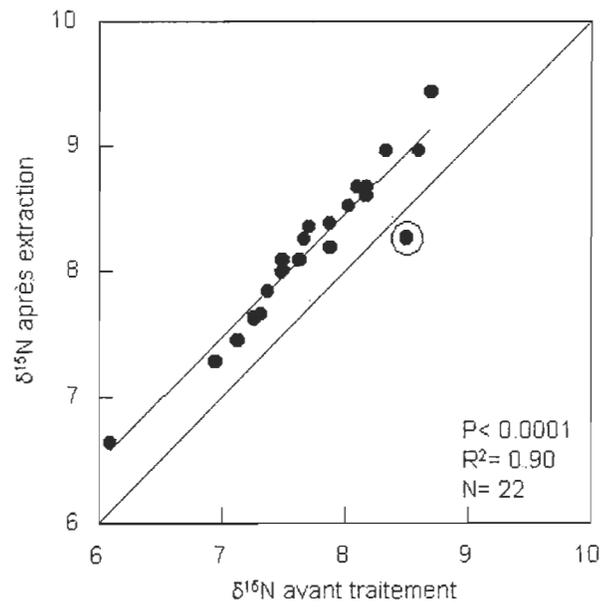


Figure 5

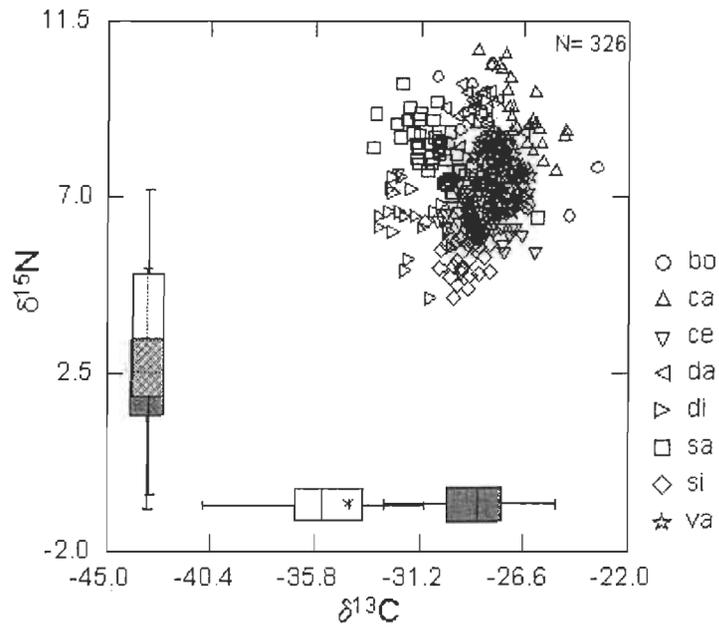
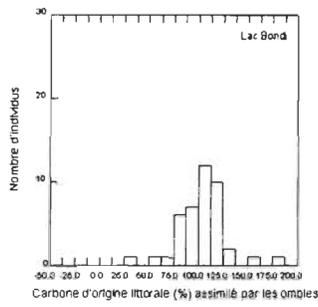
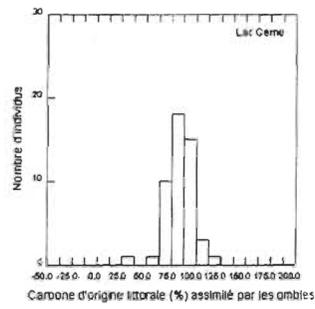


Figure 6

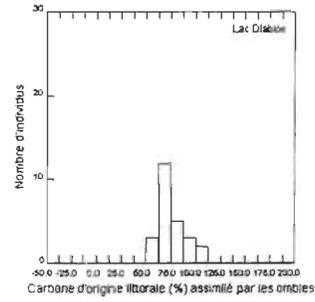
a)



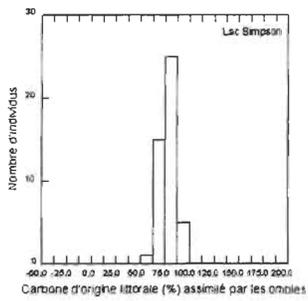
b)



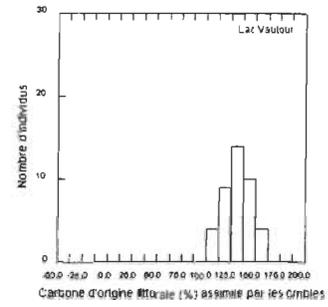
c)



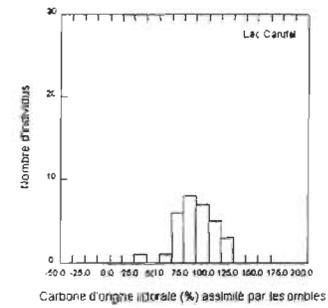
d)



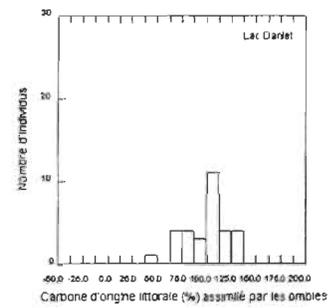
e)



f)



g)



h)

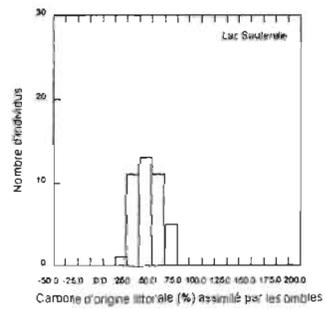
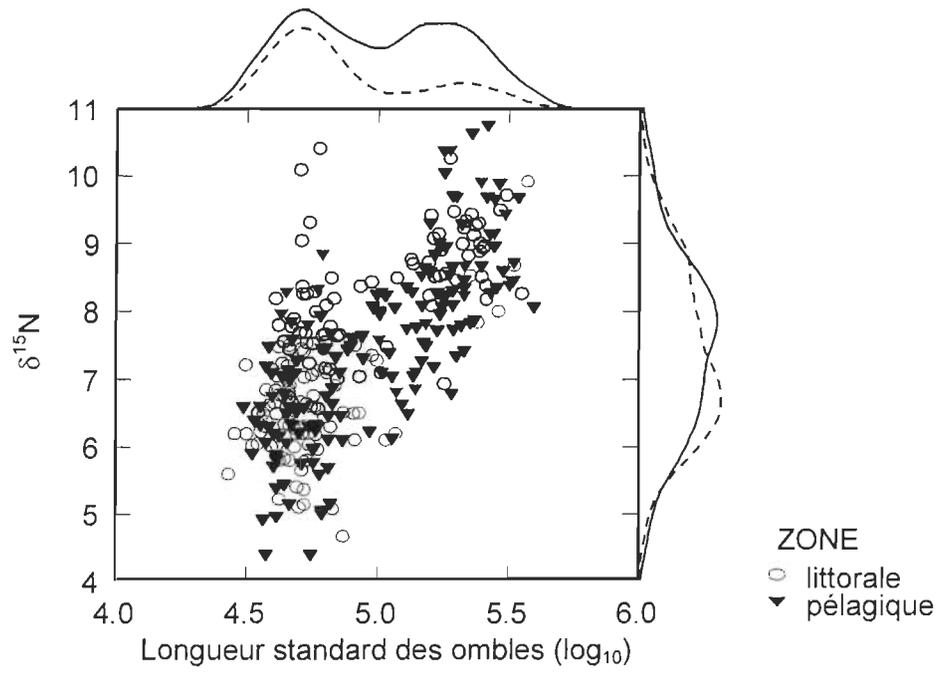


Figure 7



CONCLUSION GÉNÉRALE

L'objectif général de cette étude était de confirmer l'utilisation différentielle et l'intégration à court (contenus stomacaux) et long terme (analyses isotopiques) des proies benthiques et zooplanctoniques par les formes littorales et pélagiques d'ombles de fontaine, dans des lacs du bouclier canadien. Les habitudes alimentaires d'ombles de fontaine, basées sur l'analyse des contenus stomacaux ont mis en lumière une spécialisation alimentaire des individus capturés dans les zones littorale et pélagique. Certains individus capturés en zone littorale s'alimentaient principalement de proies benthiques alors que certains individus capturés dans la zone pélagique s'alimentaient principalement de proies pélagiques. De plus, la proportion des individus ayant consommé principalement du zoobenthos a diminué en fonction d'une augmentation de l'intensité de la compétition interspécifique, confirmant les résultats de Bourke et al. (1999).

Dans les lacs à l'étude, les invertébrés aquatiques des zones littorales et pélagiques affichaient des signatures isotopiques en carbone distinctes. Ces différences isotopiques entre les invertébrés nous ont permis de retracer l'alimentation des ombles de fontaine selon leur utilisation de l'habitat, à l'aide d'un modèle de mélange isotopique. De plus, le $\delta^{13}\text{C}$ et le $\delta^{15}\text{N}$ des invertébrés zoobenthiques et zooplanctoniques sont demeurés stables à l'intérieur d'une même saison estivale, validant ainsi leur utilisation dans les modèles quantitatifs servant à prédire la position des consommateurs supérieurs (poissons).

Les isotopes stables n'ont pas permis de détecter les variations dans l'alimentation, observées à l'aide des contenus stomacaux, chez ombles de fontaine littoraux et pélagiques. Sur la base des isotopes stables, les ombles de fontaine semblent assimiler, à plus long terme, leur énergie du zoobenthos de la zone littorale, à l'exception des ombles du lac Sauterelle, où les

isotopes stables nous ont permis d'identifier un changement de niche vers les proies pélagiques pour un des lacs contenant du meunier noir (niveau de compétition interspécifique élevé). Ces différences entre ces deux méthodes d'étude de l'alimentation peuvent être attribuables à un taux de renouvellement isotopique lent dans les tissus des individus de même qu'à un taux d'assimilation différentiel entre le carbone provenant du zoobenthos et du zooplancton chez les individus. Afin d'obtenir une image détaillée des habitudes alimentaires, il est important de combiner l'analyse des contenus stomacaux avec les analyses isotopiques, qui apportent des informations complémentaires (court vs long terme). De plus, l'utilisation d'autres tissus pour les analyses isotopiques, tels le foie et le sang, pourrait permettre de détecter des variations à plus court terme et ce, en raison de leur taux de renouvellement plus rapide.

RÉFÉRENCES À L'INTRODUCTION ET LA CONCLUSION GÉNÉRALE

- Bourke, P., Magnan, P., Rodríguez, M.A. 1997. Individual variations in habitat use and morphology in brook charr. *Journal of Fish Biology*, **51**: 783-794.
- Bourke, P., Magnan, P., Rodríguez, M.A. 1999. Phenotypic responses of lacustrine brook charr in relation to the intensity of interspecific competition. *Evolutionary Ecology*, **13**: 19-31.
- Bryan, J. E. et Larkin, P.A. 1972. Food specialization by individual trout. *Journal Fisheries Research Board of Canada*, **29**: 1615-1624.
- Cabana, G. et Rasmussen, J.B. 1994. Modelling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. *Nature*, **372**: 255-257.
- Cabana, G. et Rasmussen, J.B. 1996. Comparison of aquatic food chains using nitrogen isotopes. *Proceedings of the National academy of sciences of the United States of America*, **93**: 10844-10847.
- Dill, L.M. 1983. Adaptive flexibility in the foraging behaviour of fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **40**: 398-408.
- Ehlinger, T.J. 1990. Habitat choice and phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences and trophic polymorphism. *Ecology*, **71**: 886-896.
- Hecky, R.E., Hesslein, R.H. 1995. Contributions of benthic algae to lake food webs as revealed by stable isotope analysis. *Journal of the North American Benthological Society*, **14**: 631-653.
- Janssen, J., Jude, D.J. 2001. Recruitment failure of mottled sculpin *Cottus bairdi* in Calumet Harbor, southern Lake Michigan, induced by the newly introduced round goby *Neogobius melanostomus*. *Journal of Great Lakes Research*, **27**: 319-328.

- Kidd, K.A., Paterson, M.J., Hesslein, R.H., Muir, D.C.G., Hecky, R.E. 1999. Effects of northern pike (*Esox lucius*) additions on pollutant accumulation and food web structure, as determined by delta13C and delta15N, in a eutrophic and an oligotrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **56**: 2193-2202.
- Madenjian, C.P., Knight, R.L., Bur, M.T., Forney, J.L. 2000. Reduction in recruitment of white bass in Lake Erie after invasion of white perch. *Transactions of the American Fisheries Society*, **129**: 1340-1353.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **45**: 999-1009.
- Peterson, B.J. et Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematic*, **18**: 293-320.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: Models, methods, and assumptions. *Ecology*, **83**: 703-718.
- Ringler, N.H. 1983. Variation in foraging tactics of fishes. *Dans Predators and preys in fishes. Edité par D.L.G Noakes, D.G. Lindquist, G.S. Helfman, J.A. Ward. Junk, The Hague. pp. 159-171.*
- Robinson, B.W. et Wilson, D.S. 1994. Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *American Naturalist*, **144**: 596-627.
- Schuter, D. 1996. Ecological causes of adaptative radiation. *American Naturalist*, **148**: S40-S63.
- Skúlason, S. et Smith, T.B. 1995. Resource polymorphisms in vertebrates. *Trends in Ecology and Evolution*, **10**: 366-370.

- Smith, T.B., Skúlason, S. 1996. Evolutionary significance of resource polymorphism in fishes, amphibians, and birds. *Annual Reviews of Ecology and Systematics*, **27**: 111-133.
- Vander Zanden, M.J. et Rasmussen, J.B. 1999. Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, **80**: 1395-1404.
- Vander Zanden, M.J., Casselman, J.M. et Rasmussen, J.B. 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*, **401**: 464-467.