UNIVERSITE DU QUEBEC

MEMOIRE PRESENTE A

L'UNIVERSITE DU QUEBEC A TROIS-RIVIERES

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAITRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR

DANIELLE HEROUX

APPLICABILITE D'UNE METHODE BASEE SUR LE MODELE DE EGGERS (1977), POUR ESTIMER LES TAUX JOURNALIERS DE CONSOMMATION DE L'OMBLE DE FONTAINE, Salvelinus fontinalis, EN MILIEU NATUREL.

DECEMBRE 1990

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

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

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

RESUME

L'objet de la présente étude a été de vérifier l'applicabilité d'une méthode basée sur le modèle d'Eggers (1977) pour estimer les taux journaliers de consommation d'ombles de fontaine, Salvelinus fontinalis, vivant en allopatrie et en sympatrie avec du meunier noir, Catostomus commersoni. Cette méthode a été testée dans des enclos in situ dans lesquels les individus avaient accès soit au zoobenthos en zone littorale, soit au zooplancton en zone pélagique. Les résultats suggèrent que l'omble de fontaine commencent à s'alimenter dès la 4e journée après l'ensemencement dans les enclos. Toutefois, les données de taux journaliers de consommation obtenues étaient nettement inférieures à celles retrouvées dans la littérature (0 - 0.231 mg de poids sec / gr de poids humide comparativement à 0.5 - 4.525 respectivement). Ces résultats seraient dûs à un niveau d'alimentation trop faible causé soit par une surexploitation des ressources dans les enclos, soit par un stress associé à une densité d'individus trop élevée dans les enclos, soit à des températures trop élevées dans les enclos, ou soit par une combinaison de ces trois facteurs. Il s'avère que les résultats obtenus ne sont pas interprétables biologiquement bien que les tests statistiques effectués suggèrent des différences entre les taux de consommation obtenus. Enfin, des différences significatives dans les températures mesurées dans les deux lacs dans trois des quatre situations expérimentales ont peut-être in

fluencé les résultats obtenus. En effet, la température affecte les individus en modifiant les besoins alimentaires, l'efficacité de conversion des aliments et la vitesse de digestion.

La méthodologie employée s'est quand même révélée valable pour son utilisation avec l'omble de fontaine en milieu naturel. Toutefois, il sera important d'apporter certaines modifications au protocole expérimental pour s'assurer que les individus ont accès à une ressource alimentaire représentative du milieu naturel et pour diminuer le stress associé à des températures élevées. Ces modifications sont 1) de diminuer la densité (biomasse) des individus à l'intérieur des enclos, 2) de procéder à l'échantillonnage dès la 4e journée pour s'assurer que les données soient prises avant qu'il y ait épuisement des ressources à l'intérieur des enclos, 3) d'échantillonner le plus possible et à des températures comparables entre les différentes situations expérimentales, et 4) d'offrir aux ombles de fontaine en enclos la possibilité de faire de la thermorégulation comportementale, soit par des enclos plus profonds en zone pélagique ou soit par l'ajout d'un couloir donnant accès aux eaux froides pour les enclos de la zone littorale.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier sincèrement mon directeur de thèse, Monsieur Pierre Magnan Ph. D., pour son appui, son respect et sa disponibilité durant toute la durée de mon projet. Il a su me communiquer non seulement la rigueur scientifique nécessaire à la poursuite de ma carrière, mais aussi le goût de la perfection et la passion de la recherche. Il a su m'encourager et sa confiance a été des plus appréciée.

Je tiens à remercier Messieurs Pierre East M.Sc. et Jean-François Duchesne B.Sc. pour leur aide inestimable sur le terrain et au laboratoire et le plaisir que j'ai eu à travailler avec eux. Je remercie aussi Louise Thiffeault B.Sc. et Sylvie Gour B. Sc. pour leur assistance au laboratoire.

Je remercie Messieurs Daniel Boisclair Ph. D. , Alain Maire Ph. D. et Raymond Leclair Ph. D. pour leur contribution grandement appréciée et pour les commentaires judicieux qu'ils ont fournis. J'exprime aussi mes remerciements à Monsieur Jean-Louis Benoît, technicien, pour son appui constant, son accueil et sa grande disponibilité.

J'exprime ma reconnaissance envers le Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec qui a mis à ma disposition le matériel nécessaire pour la réalisation de cette étude, sans oublier mon séjour agréable dans les différents camps de la réserve Mastigouche.

Ma reconnaissance va à Madame Lise Gauthier M. Sc. et René Jutras Jr. B. Sc. qui m'ont facilité la tâche au niveau de l'informatique.

Egalement, je tiens à remercier la Fondation du Centre des Etudes Universitaires (C.E.U.), la Fondation Desjardins et le Fonds F.C.A.R. (Gouvernement du Québec) pour l'attribution de bourses d'études très appréciées. Cette étude a été subventionnée par le Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, par le Fonds F.C.A.R. et par le C.R.S.N.G.

Enfin, un merci particulier à Max pour sa présence, ses encouragements et sa façon de m'inciter à aller au bout de mes possibilités.

TABLE DES MATIERES

Page

RESUME ii

REMERCIEMENTS iv

TABLES DES MATIERES vi

LISTE DES TABLEAUX viii

LISTE DES FIGURES x

PROBLEMATIQUE 1

REVUE DE LITTERATURE 5

FACTEURS QUI AFFECTENT LA SELECTION DE L'HABITAT. . . . 5

Principaux facteurs qui affectent la disponibilité des proies 5

Température. 7

APPROCHE UTILISEE POUR ETUDIER LA SELECTION DE L'HABITAT 8

Principaux modèles 10

Poids relatif des contenus stomacaux 11

Taux d'évacuation 12

Modèle de Elliot et Persson 12

Modèle de Eggers 14

Méthode utilisée 15

MATERIEL ET METHODES 17

Site d'échantillonnage 17

Taux de consommation 19

Analyses statistiques 24

2. RESULTATS 27

Conditions expérimentales 27

Acclimatation 30

Composition de la diète 30

Poids relatif moyen des contenus du tractus digestif . 33

Taux d'évacuation 35

Taux journaliers de consommation 38

3. DISCUSSION 40

Conditions expérimentales 40

Taux de consommation 43

Conclusion 46

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 48

LISTE DES TABLEAUX

TABLEAUX Page

1. Conditions de température (^{0}C) et d'oxygène dissous (ppm) dans les zones littorale et pélagique des lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); 20 au 22 juin et 25 au 27 juillet 1989 18

2. Longueur moyenne (mm) des quatre principaux genres de cladocères retrouvés à l'extérieur et à l'intérieur des enclos dans les lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); 20 au 22 juin et 25 au 27 juillet 1989 . 28

3. Abondance des quatre principaux genres de cladocères retrouvés à l'extérieur et à l'intérieur des enclos dans les lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); 20 au 22 juin et 25 au 27 juillet 1989 . . . 29

4. Poids relatifs moyens des contenus stomacaux ($\overline{F}$) des ombles ensemencés dans les enclos des zones littorale et pélagique des lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); 20 au 22 juin et 25 au 27 juillet 1989 . . 36

5. Taux d'évacuation ($R.h^{-1}$) des ombles de fontaine ensemencés dans les enclos des zones littorale et pélagique des lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); 20 au 22 juin et 25 au 27 juillet 1989 37

6. Taux journaliers de consommation ($\overline{D}$) des ombles de fontaine ensemencés dans les enclos des zones littorale et pélagique des lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); 20 au 22 juin et 25 au 27 juillet 1989 . . 39

7. Taux journaliers de consommation ($\overline{D}$) et taux d'évacuation (R) publiés dans différenter études 45

LISTES DES FIGURES

FIGURES Page

1. Représentation des enclos de la zone littorale (0 - 1.5 m de profondeur) et de la zone pélagique (0 - 1.5 m de la surface dans 4m de profondeur) 20

2. Poids relatifs moyens des contenus stomacaux des ombles de fontaine à différentes périodes après leur ensemencement dans les enclos des zones littorale et pélagique des lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); du 6 au 22 juin 1989. Le poids relatif moyen des contenus stomacaux des ombles capturés en nature, le jour des expériences, est également illustré 31

3. Poids relatifs moyens des contenus stomacaux des ombles de fontaine à différentes périodes après leur ensemencement dans les enclos des zones littorale et pélagique des lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); du 13 au 27 juillet 1989. Le poids relatif moyen des contenus stomacaux des ombles capturés en nature, le jour des expériences, est également illustré 32

4. Pourcentage moyen du poids des différentes catégories de proies retrouvées dans les contenus stomacaux des ombles de fontaine en milieu naturel (contrôle;C), dans les enclos de la zone littorale (L) et dans les enclos de la zone pélagique (P). 34

PROBLEMATIQUE

Les individus d'une population de poissons peuvent modifier leur comportement alimentaire suite à une variation de leur environnement naturel. Ils devraient ainsi s'assurer un niveau d'alimentation plus élevé (Dill 1983). Plusieurs facteurs peuvent influencer le comportement alimentaire d'un individu tel le risque de prédation (Holbrook et Schmitt 1988, Huntingford, Metcalfe et Thorpe 1988, Werner et Hall 1988, Abrahams et Dill 1989), la compétition intra- et interspécifique (Werner et Mittelbach 1981, Magnan et Fitzgerald 1982, Hanson et Leggett 1985, Persson 1986b, 1987a, Magnan 1988, Tremblay et Magnan 1991), et la température (Persson 1986b, Wildhaber et Crowder 1990).

Tremblay et Magnan (1991) ont observé qu'en mai et juin, des ombles de fontaine, Salvelinus fontinalis, juvéniles s'alimentaient principalement de zoobenthos en zone littorale dans des lacs du plateau Laurentien. En juillet et août, les ombles effectuaient un déplacement de niche sur le zooplancton en zone pélagique. Ce déplacement de niche était plus prononcé chez les ombles vivant en sympatrie avec du meunier noir, Catostomus commersoni, que chez les ombles vivant en allopatrie. Il semble donc qu'une composante thermique, liée à des températures plus froides en zone pélagique et une composante abondance de la ressource benthique, qui elle semble affectée par la présence du meunier noir (Magnan 1989), jouent un rôle dans ces déplacements de niche.

Jusqu'à présent, très peu d'études ont tenté d'examiner les mécanismes intrinsèques qui poussent une espèce de poissons à modifier son comportement alimentaire en présence d'une espèce compétitrice (Persson 1990a). Dans ce contexte, il s'agit d'examiner les mécanismes "proximaux" plutôt que les mécanismes "ultimes" (sensus Alcook 1984) qui poussent un individu à altérer son comportement alimentaire. Nous émettons l'hypothèse que l'omble de fontaine déplace sa niche alimentaire en fonction de considérations coûts-bénéfices. A partir des résultats obtenus par Tremblay et Magnan (1991), nous déduisons les trois prédictions suivantes: (1) les bilans énergétiques des ombles allopatriques et sympatriques qui s'alimentent de zoobenthos seront supérieurs en mai-juin qu'en juillet-août (dû à la diminution générale des ressources benthiques observée de mai à août dans ce type d'écosystème - voir les références dans la section suivante), (2) qu'en juillet et août, les bilans énergétiques des ombles allopatriques et sympatriques s'alimentant de zooplancton seront supérieurs aux bilans énergétiques des ombles s'alimentant de zoobenthos (suggérant que les ombles de fontaine déplacent leur niche alimentaire en fonction de considérations coûts-bénéfices), et (3) si on force des ombles de fontaine à s'alimenter en zone littorale, leurs bilans énergétiques vont être plus faibles en sympatrie qu'en allopatrie, et ce, de façon plus marquée en juillet (dû à l'effet combiné de l'utilisation du zoobenthos par les meuniers noirs et de la diminution de la ressource benthique en juillet - voir

Tremblay et Magnan 1991). Ces prédictions pourraient être vérifiées à l'aide du modèle simple suivant:

$$BJ_{pi} = (D_{pi} \times E_{pi}) - C_{pi}$$

où BJ représente le bilan énergétique journalier associé à une alimentation composée d'un type de proies $_{pi}$ (cal/j), D représente le taux journalier de consommation sur un type de proies $_{pi}$ (g/j), mesuré en nature, E représente l'énergie associée à un type de proies $_{pi}$ (cal/g), mesurée en laboratoire, et C représente le coût énergétique journalier associé à une alimentation sur un type de proies pi, mesuré en nature et en laboratoire.

L'objectif général de ce projet est de vérifier la faisabilité d'une des composantes de ce modèle soit la détermination des taux de consommation de l'omble de fontaine in situ. Jusqu'à maintenant, très peu d'études ont effectué de telles déterminations en milieu naturel.

Les objectifs spécifiques du projet sont (1) de vérifier l'applicabilité d'une méthode basée sur le modèle de Eggers (1977), pour estimer les taux journaliers de consommation de l'omble de fontaine, (2) découlant de la méthode utilisée pour le calcul des taux journaliers de consommation, d'évaluer le temps requis par des ombles provenant de pisciculture pour commencer à s'alimenter en milieu naturel et (3) de comparer l'alimentation des ombles capturés dans les filets avec celle des ombles à l'intérieur des enclos, de façon à vérifier si les proies consommées par les individus dans les enclos sont représentatives

de l'alimentation des ombles de fontaine indigènes.

Nous avons estimé les taux journaliers de consommation in situ d'ombles de fontaine sympatriques et allopatriques en zone littorale et en zone pélagique de deux lacs du bouclier Laurentien. Plusieurs modèles permettent l'estimation des taux journaliers de consommation (Eggers 1977, Clarke 1978, Elliott et Persson 1978). Ces modèles sont souvent difficiles à appliquer sur le terrain à cause des contraintes qu'ils imposent. Tel que décrit à la section suivante, nous avons utilisé une méthodologie basée sur le modèle de Eggers (1977), proposée par Boisclair et Leggett (1988).

REVUE DE LITTERATURE

FACTEURS QUI AFFECTENT LA SELECTION DE L'HABITAT

Plusieurs facteurs autant biotiques qu'abiotiques sont susceptibles d'affecter la sélection de l'habitat et (ou) les déplacements de niche chez les poissons. Cependant, une revue des travaux effectués dans ce domaine met rapidement en évidence que deux facteurs, la disponibilité des ressources alimentaires et la température, ont un effet prépondérant.

Principaux facteurs qui affectent la disponibilité des proies

Outre le niveau intrinsèque de production d'un habitat donné, l'utilisation des proies par des individus d'une ou de plusieurs espèces ainsi que les variations saisonnières dans l'abondance de ces proies sont probablement les deux principaux facteurs qui affectent la disponibilité des ressources alimentaires à un temps "t".

L'effet de l'utilisation des proies par un compétiteur potentiel a été mis en évidence autant au niveau intra- qu'interspécifique, dans le cadre d'expériences contrôlées et (ou) en nature. Hanson et Leggett (1985) suite à des manipulations de populations de perchaudes, Perca flavescens, et de crapets-soleil, Lepomis gibbosus, dans des enclos en zone littorale d'un lac ont démontré la présence de compétition intra- et interspécifique. Les deux types de compétition ont été observés à des biomasses contrôlées et les auteurs ont conclu (a) que la

compétition intra- et interspécifique pour la nourriture était significative, à des biomasses naturelles, et (b) que le crapet-soleil avait plus de succès que la perchaude dans la compétition pour la nourriture (voir Hanson et Leggett 1985). De plus, Hanson et Leggett (1986) ont démontré que l'influence de la compétition sur la croissance s'effectue par le biais d'un déplacement de niche alimentaire des perchaudes en présence des crapets-soleil. Lammens et al. (1985) quant à eux, ont observé qu'en milieu naturel le partage des ressources chez les populations de brème, Abramis brama, et d'anguille, Anguilla anguilla, du lac Tjeukemeer (Pays-Bas) est lié à la variation de l'abondance de Daphnia hyalina et de larves de chironomidés, leurs plus importantes proies. Les modifications de la niche chez ces poissons étaient en rapport avec le nombre de jeunes poissons planctivores en particulier l'éperlan, Osmerus eperlanus, qui s'alimentent sur les grandes classes de taille de D. hyalina. Plusieurs auteurs ont observé de telles relations entre l'effet de la compétition intra- et interspécifique et la disponibilité des proies dans le cadre d'expériences contrôlées ou en nature (Persson 1986a, Schmitt et Holbrook 1986, Persson 1987a, 1987b, Bergman 1990).

Les variations saisonnières dans l'abondance des proies contribuent également à l'intensification de la compétition intra- et interspécifique. Par exemple, Tremblay et Magnan (1991) ont observé dans les lacs du plateau Laurentien que le recouvrement alimentaire entre des ombles de fontaine et des

meuniers noirs était à son plus faible lorsque la biomasse des proies benthiques était également à son plus faible (en juillet). Ce résultat, qui se traduit par un déplacement de niche alimentaire des ombles du zoobenthos au zooplancton, suggère que l'intensité des interactions entre ces espèces varie en fonction de l'abondance des ressources alimentaires. Mittelbach (1981b) a établi une corrélation entre les changements saisonniers de la taille et de l'abondance des proies d'une part, et une réduction de l'utilisation des proies par l'espèce dominante de poissons dans un lac, le crapet arlequin, Lepomis macrochirus. D'autres chercheurs ont rapporté des relations entre l'alimentation des espèces étudiées et les variations saisonnières dans la disponibilité des proies (Seaburg et Moyle 1964, Keast 1970, Laughlin et Werner 1980).

Température

Plusieurs études ont rapporté que la température joue un rôle dans la sélection de l'habitat chez les poissons via son effet sur le métabolisme (Brett 1979, Brett et Groves 1979, Crowder et Magnuson 1983, Wildhaber et Crowder 1990). Persson (1979, 1981, 1982, 1986b) a également démontré que la température influence le temps de recherche et de manipulation des proies de même que le taux d'évacuation. Smith et al. (1986) ont démontré que la température est liée de façon directe avec la croissance maximale et de façon indirecte avec le taux de conversion de la nourriture.

APPROCHE UTILISEE POUR ETUDIER LA SELECTION DE L'HABITAT

Les individus d'une population de poissons peuvent modifier leur comportement alimentaire suite à une variation de leur environnement naturel. Ils devraient ainsi s'assurer un niveau d'alimentation plus élevé (Dill 1983).

La principale approche utilisée pour étudier la "prise de décision" chez les animaux (ex: déplacement de niche) a été celle des modèles conceptuels, basée sur la théorie de l'alimentation optimale. Ainsi, Mittelbach (1981a) a tenté de prédire la taille des proies consommées et l'énergie nette maximale obtenue chez un crapet arlequin de taille donnée dans un habitat de type "j". Il a utilisé le modèle suivant:

$$E_{n(j)} / T_{(j)} = \frac{\sum_{i=1}^{n} (B_{(ij)} E_{(ij)}) - C_s}{1 + \sum_{i=1}^{n} B_{(ij)} H_{(ij)}}$$

où $$E_{(ij)} = Ae_{(ij)} - C_h H_{(ij)}$$

et où,

A = portion assimilable du contenu énergétique

$e_{(ij)}$ = contenu énergétique de la proie de classe de taille i trouvée dans un habitat de type j (J)

$H_{(ij)}$ = temps de manipulation de la proie de classe de taille i trouvée dans un habitat de type j (s)

C_h = coût énergétique de la manipulation de la proie(J/s)

C_s = coût en énergie de la recherche (J/s)

$B_{(ij)}$ = nombre d'individus de la proies de taille i

rencontrés par seconde de recherche.

Par la suite plusieurs auteurs ont utilisé une approche similaire pour étudier l'effet du risque de la prédation, et (ou) des changements ontogéniques sur le comportement alimentaire des animaux (Werner et Mittelbach 1981, Werner et Gilliam 1984, Persson 1990b). Bien que de tels modèles soient importants dans la compréhension des mécanismes de prises de décisions chez les animaux, ils comportent encore plusieurs suppositions non vérifiées et leurs prédictions ont rarement été corroborées de façon extensive en nature. Par exemple, les prédictions du modèle de Mittelbach (1981a) n'étaient pas toujours conformes à l'alimentation des poissons dans le système étudié et n'étaient basées que sur 4 à 9 individus par situation expérimentale (voir p. 1378). De plus, ces modèles ont été élaborés pour prédire l'alimentation d'une espèce de poissons que sur une catégorie de proies-habitat à la fois (ex: "zoobenthos retrouvé dans les sédiments de la zone littorale", "zoobenthos associé à la végétation"; e.g. Mittelbach 1981).

Une approche plus directe, qui permettrait de comparer les retours (bénéfices - coûts) obtenus dans différents habitats, est celle des taux de consommation. De plus, lorsqu'intégrée à un modèle bioénergétique, une telle approche pourrait permettre d'étudier l'effet de la disponibilité des proies et de la température, ainsi que leur interaction, sur la sélection de l'habitat (Wildhaber et Crowder 1990), ce que les modèles présentés au paragraphe précédent ne peuvent permettre.

Principaux modèles

L'estimation des taux journaliers de consommation nécessite l'évaluation de la quantité de nourriture dans l'estomac de chaque individu, et l'estimation du taux d'évacuation qui prévaut durant la journée (Boisclair et Leggett, 1988). Cette valeur est généralement exprimée en milligrammes de nourriture (poids sec) par gramme de poisson par jour ou en pourcentage de poids par rapport au poids du poisson par jour. De nombreux articles ont fait état des taux journaliers de consommation de plusieurs espèces, et ce paramètre a été utilisé en relation avec une grande variété de thèmes: compétition intraspécifique (Persson 1983a, Persson 1983b); disponibilité de la ressource (Swenson 1977); température (Garcia et Adelman 1985); populations naines (Amundsen et Klemetsen 1988); cycles d'alimentation (Swenson et Smith 1973, Sainsbury 1986); taux de conversion de nourriture (Swenson et Smith 1973, Stewart et Binkowski 1986).

L'utilisation des taux journaliers de consommation est très répandue et les méthodes d'estimation de ces taux sont aussi nombreuses que variées. Ceci est dû en partie à une controverse dans l'interprétation de la progression du bol alimentaire dans le tractus digestif. Certains modèles supposent une progression exponentielle dans le temps des aliments dans le tractus digestif. Les études qui se basent sur cette supposition utilisent donc leurs données en les ajustant sur un modèle exponentiel (Thorpe 1977, Elliott et Persson 1978). D'autres modèles assument une progression constante dans le temps du bol alimen-

taire et leurs modèles se traduisent par des relations linéaires (Swenson et Smith 1973, Olson et Mullen 1986). Enfin, certains auteurs utilisent l'un ou l'autre dépendant de certains facteurs liés à l'alimentation comme la taille ou la valeur énergétique des particules (Jobling, 1986).

Toutefois, les modèles de Elliott et Persson (1978) ainsi que celui de Eggers (1977) sont les plus fréquemment utilisés. Les modèles exponentiels donnent une meilleure évaluation des taux de consommation surtout lorsqu'il s'agit d'une espèce se nourrissant de proies petites au contenu énergétique faible à moyen (voir Boisclair et Leggett 1988). Les deux modèles utilisent le poids relatif du contenu stomacal (F_t ; poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) et le taux exponentiel d'évacuation (R) dans l'estimation du taux de consommation.

Poids relatif des contenus stomacaux (F_t)

Le poids relatif du contenu stomacal (poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) est un des deux paramètres servant de base à l'estimation des taux de consommation. Il se calcule à l'aide de la formule suivante:

$$F_t = \frac{G_t}{\overline{W_t}} \times 100 \qquad (1)$$

où F_t = poids relatif du contenu stomacal (poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) au temps t

G_t = poids sec en grammes du contenu du tractus digestif

W_t = poids total du corps du poisson en grammes

Taux d'évacuation (R)

Le taux d'évacuation gastrique (R) représente la pente de la relation entre le logarithme de $\bar{F}_t$ et le temps.

$$\ln\bar{F}_{(t+1)} = \ln\bar{F}_t - RT \qquad (2)$$

où $\bar{F}_t$ = poids moyen des contenus stomacaux (poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) au temps t

$\bar{F}_{(t+1)}$ = poids moyen des contenus stomacaux (poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g))au temps t+1

T = intervalle de temps entre deux prises de données

C'est à partir des données obtenues par ces relations et de leur application dans l'estimation du taux de consommation que les modèles divergent.

Modèle de Elliott et Persson (1978)

Dans le modèle proposé par Elliott et Persson (1978), le taux moyen de consommation ($\bar{D}$) se définit de la façon suivante:

$$\bar{D} = \sum_{t=1}^{p} \bar{C}_t \qquad (3)$$

où $\bar{C}_t$ = quantité moyenne de nourriture consommée durant un intervalle t (entre deux périodes d'échantillonnage t et t+1

p = nombre d'intervalles par jour

$\bar{C}_t$ est pour sa part défini de la façon suivante:

$$\bar{C}_t = \frac{(\bar{F}_{(t+1)} - \bar{F}_t e^{-RT}) RT}{(1 - e^{-RT})} \qquad (4)$$

où $\bar{F}_t$ = poids relatif moyen des contenus stomacaux (poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) au temps t

$\bar{F}_{(t+1)}$ = poids relatif moyen des contenus stomacaux (poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) au temps t+1

R = taux d'évacuation

T = intervalle de temps entre les deux périodes de temps t et t+1

Le modèle de Elliott et Persson (1978) nécessite des estimations à intervalles de trois heures environ pour les poids relatifs moyens des contenus stomacaux (poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) et pour les taux d'évacuation. Le taux journalier de consommation correspond à la somme des estimés de chacune des périodes de trois heures, pour une période de 24 heures. Selon Boisclair et Leggett (1988), le modèle de Elliott et Persson présente l'avantage d'être applicable à presque tous les patrons d'alimentation. Cependant, il comporte deux limites importantes soit 1) des exigences logistiques importantes, les poissons devant être capturés à intervalles de 3 heures et disséqués immédiatement, et 2) un modèle algébrique complexe, dans lequel certains paramètres sont utilisés plusieurs fois

(taux d'évacuation surtout). Ce dernier point entraîne l'augmentation de l'erreur-type des valeurs estimées (Boisclair et Leggett 1988).

Modèle de Eggers (1977)

Les taux moyen de consommation ($\bar{D}$) sont estimés comme suit dans le modèle de Eggers:

$$\bar{D} = \bar{F} \times R \times 24 \qquad (5)$$

où R = taux d'évacuation

24 = nombre d'heures dans une journée

$\bar{F}$ = poids moyen des contenus stomacaux (poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) de tous les poissons (24 h) de l'échantillon qui est égale à:

$$\bar{F} = \frac{\Sigma \bar{F}_t}{\Sigma N} \qquad (6)$$

Le modèle de Eggers estime les taux journaliers de consommation à partir de la quantité "moyenne" de nourriture retrouvée dans les contenus stomacaux durant 24 heures et du taux d'évacuation ce qui est un avantage sur le modèle de Elliott et Persson (1978) (voir Boisclair et Leggett 1988). La principale restriction à l'utilisation du modèle de Eggers réside dans son application qu'on croit restreinte aux espèces ayant une alimentation continue (voir Boisclair et Leggett 1988).

Méthode utilisée

Bien qu'il soit possible d'évaluer le taux de consommation en laboratoire (Healey 1972, Solomon et Brafield 1972, Elliott 1976a, b), les budgets énergétiques de populations naturelles de poissons ne peuvent être tout au plus que des approximations grossières lorsqu'ils ne sont pas calculés à partir des taux naturels d'ingestion (Healey 1972). Dans une comparaison des modèles de Elliott et Persson (1978) et de Eggers (1977), Boisclair et Leggett (1988) ont proposé une méthode permettant de déterminer les taux journaliers de consommation in situ, en utilisant le contenu du tractus digestif complet. Les résultats qu'ils ont obtenus avec le modèle de Eggers ne sont pas différents de ceux obtenus avec le modèle de Elliott et Persson lorsqu'ils sont calculés à partir du contenu du tractus digestif complet. Le modèle de Eggers a longtemps été mis de côté dans les cas où l'alimentation ne se faisait pas de façon continue (Boisclair et Leggett 1988). Selon ces auteurs, cette considération n'est pas justifiée si on utilise le contenu du tractus digestif complet, et leur recherche démontre que la méthode de Eggers peut être utilisée tout autant dans les cas où le poids du bol alimentaire varie en fonction du temps. Les estimés de ration journalière obtenus par les deux modèles ne furent pas significativement différents chez six populations de perchaudes, Perca flavescens, malgré le fait que dans certains cas, la périodicité de nutrition pouvait être importante. De plus, une simulation démontra que les intervalles de confiance à 95%

étaient plus petits pour les estimés de Eggers et que le modèle de Eggers était plus robuste aux changements de fréquence et à la taille de l'échantillonnage que celui du modèle de Elliott et Persson. L'utilisation du tractus digestif au complet dans l'analyse réduit le biais inhérent à la périodicité de l'alimentation parce que le taux d'évacuation du bol alimentaire y est plus long que dans l'estomac seulement. Les principaux avantages de la méthode de Eggers tiennent dans sa simplicité comparativement à celle de Elliott et Persson, de même que dans l'assouplissement de ses exigences logistiques.

MATERIEL ET METHODES

Site d'échantillonnage

Cette étude a été réalisée sur les lacs Deux-Etapes, contenant seulement de l'omble de fontaine, et Joe, contenant de l'omble de fontaine et du meunier noir, lesquels seront appelés dans la suite de ce texte "lac allopatrique" et "lac sympatrique" respectivement. Ces lacs sont situés dans la réserve Mastigouche (Québec) à environ 100 km au nord de Trois-Rivières (46 40'N, 73 20'O). Les lacs de cette région sont typiques des petits lacs oligotrophes des régions tempérées en ce qui a trait à la surface (23.3 ha et 13.0 ha), à la profondeur moyenne, à la conductivité, à la stratification thermique et à la transparence, évaluée à l'aide disque de Secchi (voir Magnan 1982, 1988). Les concentrations d'oxygène (ppm) et les températures (^{0}C) ont été mesurées à trois profondeurs (0, 0.5, 1.0 m), aux deux stations de chacune des zones pour les deux lacs et ce, à chaque période de 8 heures durant l'expérimentation (Tableau 1). On a donc un total de 48 lectures dans chacune des zones pélagiques. En zone littorale, le soulèvement de la base d'un enclos en juin et des prises de données à 2 profondeur (0, 0.5 m) plutôt que trois en juillet (1 valeur manquante) ont diminué le nombre d'échantillons à 24 et 28 respectivement. Les deux lacs étant situés à moins de 3.8 km un de l'autre, ils sont soumis à des conditions climatiques semblables. Ces lacs sont sujet à la pêche sportive et leur exploitation est rigoureusement contrôlée par le gouvernement du

Tableau 1. Conditions de température (^{o}C) et d'oxygène dissous (ppm) dans les zones littorale et pélagique des lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); 20 au 22 juin et 25 au 27 juillet 1989. Moyennes ± 1 écart-type entre parenthèses.

	Juin					Juillet				
	Deux-Etapes	Joe	t	df	p	Deux-Etapes	Joe	t	df	p
Température										
Littorale	18.4 (0.9)	22.8 (1.4)	16.17	70	<0.001	24.3 (0.9)	24.6 (1.0)	1.12	54	NS
Pélagique	18.5 (0.9)	22.3 (1.4)	15.54	94	<0.001	24.3 (0.6)	24.7 (0.6)	2.73	94	<0.01
Oxygène dissous										
Littorale	8.90 (0.25)	8.48 (0.14)	7.71	70	<0.001	7.41 (0.32)	7.35 (0.19)	0.81	54	NS
Pélagique	8.93 (0.17)	8.59 (0.18)	9.53	94	<0.001	7.43 (0.25)	7.60 (0.13)	4.21	94	<0.001

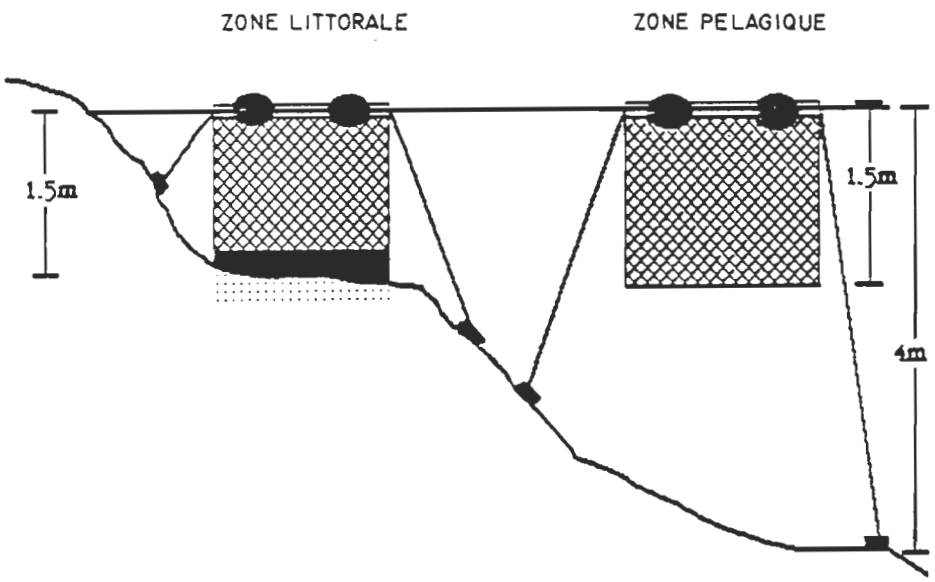
Québec (Magnan 1988). Le Lac Joe contient aussi du Ventre rouge du nord, Phoxinus eos, mais ce dernier n'affecte pas la production en omble de fontaine des lacs exploités de la réserve Mastigouche (P. Magnan, données non publiées).

Taux de consommation

Un système d'enclos tel que suggéré par Boisclair et Leggett (1988) a été utilisé pour déterminer les taux de consommation. Un total de 8 enclos ont été aménagés dans les 2 lacs sélectionnés. Dans chacun des lacs, 2 enclos étaient placés en zone littorale (1,5 m) et 2 autres en zone pélagique (0-4 m) à l'exception du Lac Joe en juin, où un seul enclos a pu être utilisé en zone littorale (Figure 1). Les enclos, fabriqués avec du filet à seine (mailles 9,5 mm) avaient une dimension de 3 m de largeur par 4 m de longueur par 2 m de profondeur. Ceux de la zone littorale étaient sans fond et ainsi permettaient un accès à la ressource benthique alors que ceux de la zone pélagique possédaient un fond mais permettaient le passage des organismes planctoniques. Les enclos étaient couverts d'un filet pour éviter l'accès aux insectes terrestres et la prédation par les oiseaux. De plus, les filets formant les parois des enclos ont été vérifiés aux deux (2) jours et nettoyés s'il y avait présence de périphyton. Deux échantillonnages de 24 h ont été effectués dans chacun des lacs, soit le premier du 20 au 22 juin 1989, période à laquelle les ressources benthiques sont présumées abondantes (Keast et Harker 1977, Nyberg 1979, Mittelbach 1981b,

Figure 1

Représentation des enclos de la zone littorale (0 - 1.5 m de profondeur) et de la zone pélagique (0 - 1.5 m de la surface dans 4m de profondeur).


ZONE LITTORALE
ZONE PELAGIQUE
1.5m
1.5m
4m

Werner 1986, Persson 1987a) et le second du 25 au 27 juillet 1989 après la diminution de la ressource benthique, au moment où les interactions entre l'omble de fontaine et le meunier noir sont présumées plus intenses (Tremblay et Magnan 1991). Nous avons introduit seulement des ombles de fontaine dans les enclos et ce, même dans le lac contenant du meunier noir. Nous avons assumé que si les meuniers noirs avaient un impact sur les ressources benthiques, cet impact était présent au moment de l'installation des enclos. Nous avons ensemencé des ombles de fontaine (1+) de souche indigène provenant de pisciculture. En juin, la biomasse de poissons variait entre 23 g/m^3 et 30 g/m^3 dans les enclos alors qu'en juillet, elle variait entre 48 g/m^3 et 63 g/m^3 dû à l'augmentation de la taille des individus. Les enclos n'ont pas été déplacés entre les deux périodes d'échantillonage mais en zone littorale, les filets ont été relevés pour permettre à la faune benthique de se rétablir à l'emplacement des enclos. Une période d'acclimatation de 10 jours a précédé le début des expériences. A partir de la 4e journée, 3 individus étaient capturés dans chaque enclos à intervalle de 2 jours de façon à suivre l'évolution du comportement alimentaire. Les individus étaient sacrifiés et conservés dans une solution de formol 10%. Au laboratoire, les individus étaient pesés et les contenus stomacaux étaient retirés et pesés.

Dix jours après l'ensemencement des ombles dans les enclos, les taux moyens de consommation journaliers ($\overline{D}$) ont été calculés à partir du modèle de Eggers (1977):

$$\bar{D} = \bar{F} \times R \times 24$$

où $\bar{F}$ = poids relatif moyen des contenus du tractus digestif (poids sec des proies (g) / poids humide des poissons (g)) de tous les individus de l'échantillon (24h)

R = taux d'évacuation

24 = nombre d'heures d'une journée d'échantillonnage

Le poids relatif moyen des contenus du tractus digestif (poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) a été estimé à chaque intervalle de 8 heures pendant 24 heures. Cinq (5) individus ont été capturés dans chaque enclos, sacrifiés et conservés dans du formol 10%. Au laboratoire, les individus ont été pesés, mesurés et les contenus stomacaux ont été analysés pour déterminer la proportion en poids du zooplancton, du zoobenthos et des insectes terrestres. Le contenu du tractus digestif complet a par la suite été séché à 60^0C durant 48h avant d'être pesé (± 0.01 mg). Le poids relatif du contenu du tractus digestif (F_t) de chaque individu au temps t a été calculé selon la formule:

$$F_t = \frac{G_t}{W_t} \times 100$$

où G_t = poids sec en grammes du contenu du tractus digestif

W_t = Poids total humide du poisson en grammes

Pour le taux d'évacuation, vingt (20) individus ont été capturés dans chaque enclos au temps t=0. Ils ont ensuite été

placés dans des bassins expérimentaux d'une capacité de 50 litres installés sur la berge du lac. Une pompe (Little giant model 5MSP 1HP) assurait un courant d'eau continu. La pompe était située à 2m sous la surface du lac et à environ 15m de la rive permettant ainsi que la température des bassins se maintienne équivalente à celle des enclos. L'eau était filtrée (filet Wisconsin modifié 80 µm) avant de circuler dans les différents bassins pour éviter que les ombles aient accès à des proies. Cinq (5) individus ont été sacrifiés au temps t=0 et cinq (5) autres à chaque intervalle de 8 heures subséquent donnant un total de dix (10) mesures par habitat, par lac. Les individus ont été manipulés de la même façon que pour le calcul du poids relatif moyen des contenus du tractus digestif. Le taux d'évacuation R a été obtenu par la pente de la relation entre $\ln F_t$ et le temps (T):

$$\ln \bar{F}_{(t+1)} = \ln \bar{F}_{t} - RT$$

où $\bar{F}_t$ et $\bar{F}_{(t+1)}$ sont équivalents au poids relatif moyen des contenus du tractus digestif (poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) au début et à la fin de chaque intervalle de temps T.

Pour déterminer si l'alimentation des ombles de fontaine de pisciculture était comparable à celle des ombles de fontaine indigènes, deux (2) filets expérimentaux multifilaments de 20 m de longueur par 2 m de hauteur et de mailles étirées de 2.5 cm ont été installés parallèlement à la rive à proximité des enclos de la zone littorale, le jour des expériences. Les filets

étaient relevés aux 8 heures et les individus conservés tel que décrit précédemment. Les contenus stomacaux ont été analysés selon la méthode du pourcentage moyen du poids des proies (Hyslop 1981). En milieu pélagique, des échantillons de zooplancton étaient recueillis avec un filet à plancton Wisconsin (11 cm diamètre mailles 80 µm) à l'intérieur et à l'extérieur de chaque enclos, à chaque intervalle de 8 heures, de façon à vérifier si la structure des communautés zooplanctoniques (qualitativement et quantitativement) était comparable. Ici nous assumons que si les ombles ensemencés dans les enclos ont accès à la même ressource planctonique, ils s'alimentent de façon comparable aux ombles indigènes. Les échantillons ont été conservés dans de l'éthanol 70% pour fins d'analyses ultérieures. Au laboratoire, les individus contenus dans les échantillons de zooplancton ont été identifiés au genre et mesurés (0.01 mm) à l'aide d'un oculaire gradué monté sur un binoculaire (40X). Enfin des mesures de température (^{0}C) et d'oxygène dissous (ppm) ont été prises à chaque intervalle de 8 heures à l'intérieur et à l'extérieur de chaque enclos.

Analyses statistiques

La taille moyenne des organismes zooplanctoniques à l'intérieur et à l'extérieur des enclos a été comparée à l'aide d'un test de t ($p<0.05$). Pour la température et l'oxygène dissous, des test de t ont été effectués pour déterminer si les moyennes journalières à l'intérieur et à l'extérieur des enclos étaient

comparables. Dans chacun des cas, nous avons pu regroupé les deux enclos d'une même zone (littorale ou pélagique) suite à des tests de t effectués sur les données qui n'ont fait ressortir aucune différence significative ($p>0.05$). La fusion des données par zone visait à faciliter les comparaisons inter-lacs. La même procédure a été suivie pour comparer les poids relatifs moyens du contenu du tractus digestif ($\bar{F}$). Lorsque les variances n'étaient pas homogènes, un test de t modifié a été utilisé (Sokal et Rohlf 1981). Sur l'ensemble des 26 tests de t utilisés, 46% des cas ont nécessité l'utilisation d'un test de t modifié.

Nous avons utilisé une analyse de la covariance (Sokal et Rohlf 1981) pour déterminer si les taux d'évacuation (R) étaient significativement différents entre les deux enclos de chaque zone, et ce pour les deux lacs. Une analyse de covariance a ensuite été utilisée pour comparer les pentes des taux d'évacuation d'une même zone dans les deux types de communauté (allopatrique versus sympatrique). Pour évaluer la progression du poids relatif moyen des contenus stomacaux (poids humide des proies (g) / poids humide du poisson (g)) en période d'acclimatation, nous avons aussi utilisé une analyse de la covariance.

Enfin, nous avons vérifié si les taux de consommation journalier ($\bar{D}$) étaient significativement différents d'une part entre les deux zones (littorale et pélagique) d'un même lac et, d'autre part, entre les zones littorales et pélagiques des deux lacs. Pour ce faire, nous avons utilisé une technique de simulation de Monte Carlo. Cette technique consiste à simuler des valeurs de

taux de consommation à partir d'une sélection aléatoire des données réelles (F_t) associées au calcul du poids moyen des contenus du tractus digestif et des taux d'évacuation de deux zones à comparer. Dans un premier temps, l'ordinateur générait 500 couples de taux de consommation à partir des données des deux zones à comparer et ensuite calculait la différence pour chacun des couples. La distribution de probabilité de ces différences simulées nous permettait ensuite de déterminer si la différence observée entre ces deux zones était suffisamment grande pour ne pas être attribuable au hasard (i.e. $p<0.05$). Pour chaque comparaison inter- et intra-lacs entre deux enclos, nous avons effectué une nouvelle simulation sur ordinateur.

RESULTATS

Conditions expérimentales

Les conditions moyennes de température (^{0}C) et d'oxygène dissous (ppm) n'étaient pas significativement différentes à l'intérieur et à l'extérieur des enclos (Tableau 1; $p>0.05$). Toutefois, entre les deux lacs, nous avons observé des différences significatives dans les deux zones en juin et dans la zone pélagique en juillet. Quatre vingt quatorze pourcent (94%) de tous les organismes zooplanctoniques étaient représentés par quatre genres de cladocère: Bosmina, Daphnia, Diaphanosoma et Holopedium. Nous n'avons observé aucune différence significative dans la longueur moyenne des organismes planctoniques entre l'intérieur et l'extérieur des enclos pélagiques dans la majorité des cas (Tableau 2); les données représentent la moyenne obtenue dans les deux enclos des zones pélagiques à chaque période de 8 heures, soit 8 échantillons par lac à chacune des dates d'échantillonnage. Quant au nombre, aucun tests statistiques n'a pu être effectué car il n'y avait pas suffisamment de réplicats et la condition d'indépendance des échantillons n'était pas respectée. Toutefois si on regarde les données du Tableau 3, il semble y avoir une tendance marquée pour un plus grand nombre d'individus à l'extérieur des enclos plutôt qu'à l'intérieur; cette situation se présente dans 11 des 14 cas illustrés (Tableau 3). Le genre Bosmina montre une tendance inverse très nette en juillet (Tableau 3).

Tableau 2. Longueur moyenne (mm ±1 écart-type entre parenthèses) des quatre principaux genres de cladocères retrouvés à l'extérieur et à l'intérieur des enclos dans les lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); 20 au 22 juin et 25 au 27 juillet 1989.

	Deux-Etapes					Joe				
Genre	Longueur moyenne(mm) extérieur	Longueur moyenne(mm) intérieur	t	df	p	Longueur moyenne(mm) extérieur	Longueur moyenne(mm) intérieur	t	df	p
Juin										
Bosmina	0.3104 (0.049)	0.3412 (0.085)	1.28	29	NS	0.3990 (0.062)	0.3742 (0.078)	1.35	61	NS
Daphnia	1.1583 (0.440)	1.1465 (0.463)	0.06	35	NS	1.1194 (0.395)	1.3500 (0.402)	2.32	96	<0.01
Diaphanosoma	--	--				0.8130 (0.218)	0.7339 (0.182)	3.47	310	<0.001
Holopedium	0.8873 (0.301)	0.6600 (0.163)	6.58	460	<0.001	1.0893 (0.073)	0.8594 (0.420)	1.66	7	NS
Juillet										
Bosmina	0.2840 (0.047)	0.2812 (0.042)	0.76	1639	NS	0.3723 (0.077)	0.3454 (0.084)	1.94	145	NS
Daphnia	1.2105 (0.330)	1.1661 (0.352)	0.67	104	NS	1.3624 (0.361)	1.3162 (0.415)	0.77	209	NS
Diaphanosoma	0.5776 (0.105)	0.5848 (0.207)	0.08	12	NS	0.8065 (0.199)	0.9022 (0.166)	1.33	42	NS
Holopedium	1.0720 (0.496)	0.7244 (0.303)	1.99	19	NS	--	--			

Tableau 3. Abondance (nombre / m^3) des quatre principaux genres de cladocères retrouvés à l'extérieur et à l'intérieur des enclos dans les lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); 20 au 22 juin et 25 au 27 juillet 1989.

	Deux-Etapes		Joe	
Genres	Extérieur	Intérieur	Extérieur	Intérieur
Juin				
Bosmina	25	15	30	14
Daphnia	22	9	55	14
Diaphanosoma	--	--	88	130
Holopedium	292	81	6	1
Juillet				
Bosmina	105	1047	103	35
Daphnia	39	36	112	37
Diaphanosoma	10	5	25	6
Holopedium	15	8	--	--

Acclimatation

Les figures 2 et 3 présentent les poids relatifs moyens des contenus stomacaux (poids humide des proies (g) / poids humide du poisson (g)) (g poids humide de proies / g poids humide de poisson) des ombles de fontaine durant leur séjour dans les enclos. En juin, les jours 12 et 14 illustrent les données obtenues lors de l'expérimentation sur les lacs Deux-Etapes et Joe respectivement. En juillet, ces mêmes données sont illustrées au jour 10 et 12. De plus, les poids relatifs des contenus stomacaux (poids humide des proies (g) / poids humide du poisson (g)) des individus capturés dans les filets les jours d'expérimentation sont indiqués sur les figures 2 et 3. Les ombles de fontaine n'ont pas affiché une progression régulière dans leur consommation de proies en période d'acclimatation (Figure 2 et 3); les ombles s'alimentaient dès la 4e journée dans les enclos et les pentes du poids relatif des contenus stomacaux (poids humide des proies (g) / poids humide du poisson (g)) en fonction du temps d'acclimatation n'étaient pas significativement différentes de zéro (Figure 2 et 3). Le poids relatif moyen des contenus stomacaux (poids humide des proies (g) / poids humide du poisson (g)) était plus élevé pour les individus capturés dans les filets que pour les ombles confinés dans les enclos (Figure 2 et 3).

Composition de la diète

Les proies retrouvés dans les contenus stomacaux des ombles

Figure 2

Poids relatif moyen (± 1 erreur-type) des contenus stomacaux (poids humide des proies (g) / poids humide du poisson (g)) des ombles de fontaine à différentes périodes après leur ensemencement dans les enclos des zones littorale et pélagique des lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); du 6 au 22 juin 1989. Le poids relatif moyen (± 1 erreur-type) des contenus stomacaux des ombles capturés en nature, le jour des expériences, est également illustré.

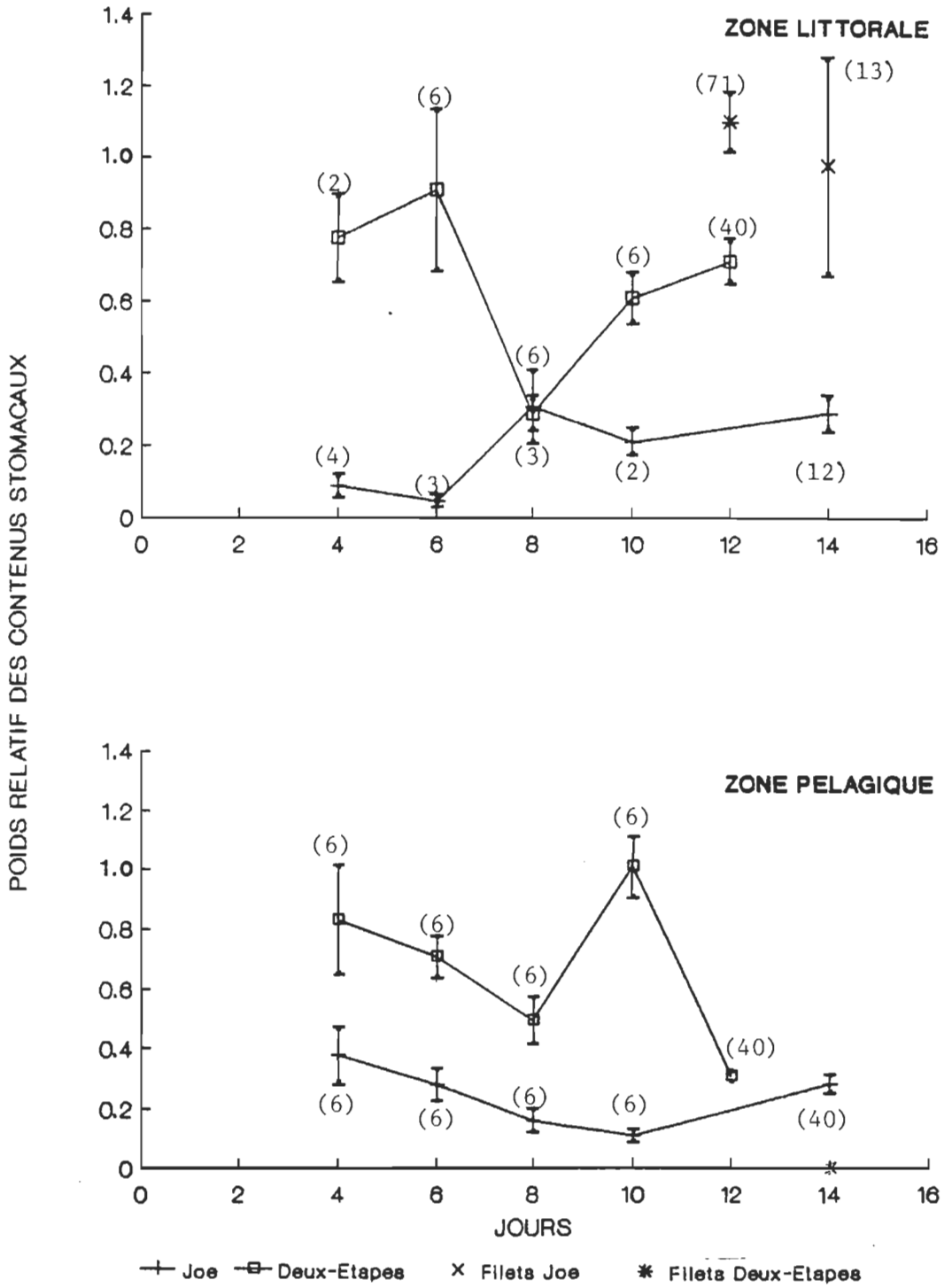
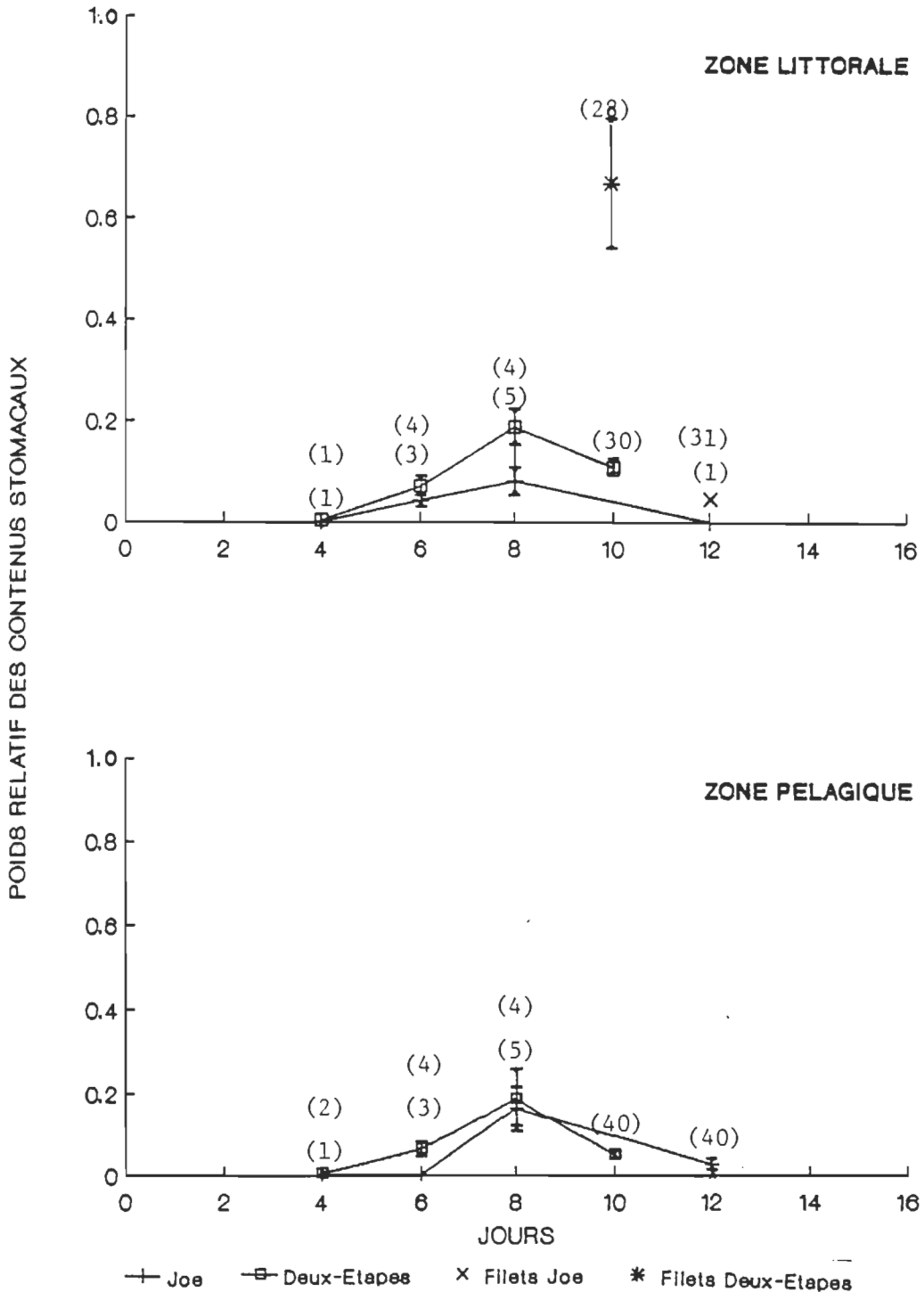

ZONE LITTORALE
ZONE PELAGIQUE
POIDS RELATIF DES CONTENUS STOMACAUX
JOURS
Joe
Deux-Etapes
Filets Joe
Filets Deux-Etapes

Figure 3

Poids relatif moyen (± 1 erreur-type) des contenus stomacaux (poids humide des proies (g) / poids humide du poisson (g)) des ombles de fontaine à différentes périodes après leur ensemencement dans les enclos des zones littorale et pélagique des lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); du 13 au 27 juillet 1989. Le poids relatif moyen (± 1 erreur-type) des contenus stomacaux des ombles capturés en nature, le jour des expériences, est également illustré.


ZONE LITTORALE
ZONE PELAGIQUE
POIDS RELATIF DES CONTENUS STOMACAUX
JOURS
1.0
0.8
0.6
0.4
0.2
0
0
2
4
6
8
10
12
14
16
(28)
(4)
(5)
(4)
(3)
(1)
(1)
(30)
(31)
(1)
(2)
(1)
(40)
(40)
Joe
Deux-Etapes
Filets Joe
Filets Deux-Etapes

ensemencés reflétaient généralement bien les ressources auxquelles les individus avaient accès dans un enclos donné (littoral ou pélagique), autant en juin qu'en juillet (Figure 4). L'alimentation des individus capturés à l'extérieur des enclos en zone littorale (groupe "contrôle") était principalement composé de benthos en juin. En juillet, dans le lac Deux-Etapes (allopatrie), on a cependant noté une diminution de la proportion de benthos dans l'alimentation des ombles capturés à l'extérieur des enclos et une augmentation de zooplancton. Dans le Lac Joe, un seul individu a été capturé au filet en zone littorale et l'estomac contenait surtout du zoobenthos.

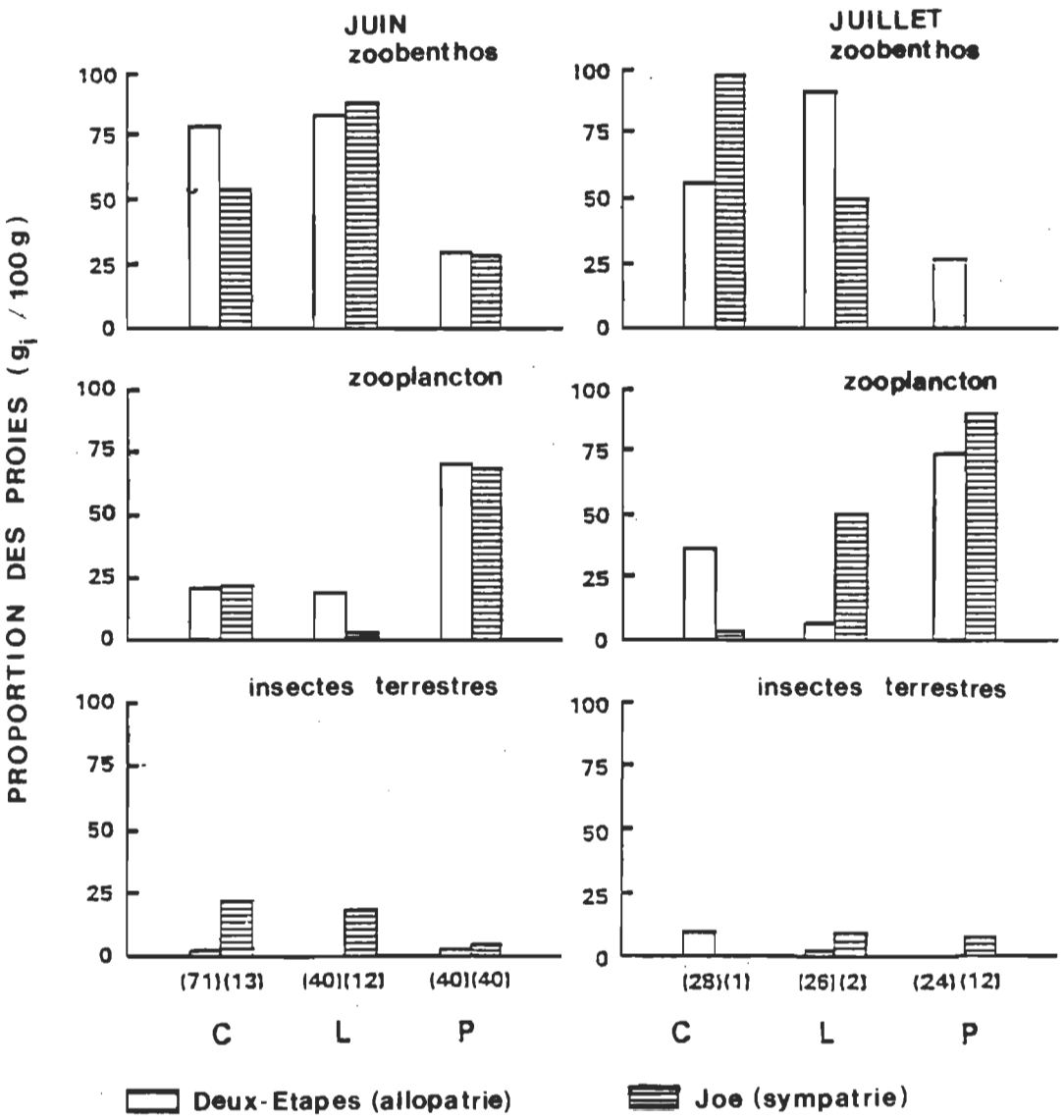
Dans les enclos de la zone littorale, les ombles se sont alimentés dans des proportions équivalentes de zoobenthos par rapport à ceux capturés dans les filets sauf, dans le lac Joe, en juillet. Dans ce cas, seulement deux des individus capturés dans les enclos s'étaient alimentés en faible quantité (1,20 mg zoobenthos et 0.13 mg de zooplancton), ce qui rend difficile l'interprétation des résultats. En zone pélagique, on retrouvait principalement du zooplancton dans les contenus stomacaux des ombles de fontaine retrouvés dans les enclos durant les deux périodes d'échantillonnage, et ce, pour les deux types de communautés. Dans tous les cas, les insectes terrestres représentaient moins de 25% de l'alimentation des ombles de fontaine.

Poids relatif moyen des contenus du tractus digestif ($\overline{F}$)

Le poids relatif moyen des contenus du tractus digestif ($\overline{F}$;

Figure 4

Pourcentage moyen du poids des différentes catégories de proies retrouvées dans les contenus stomacaux des ombles de fontaine en milieu naturel (contrôle;C), dans les enclos de la zone littorale (L) et dans les enclos de la zone pélagique (P). Le nombre d'estomacs utilisés à chaque période est indiqué entre parenthèses.


JUIN
zoobenthos
JUILLET
zoobenthos
zooplancton
zooplancton
insectes terrestres
insectes terrestres
PROPORTION DES PROIES (g_i / 100 g)
100
75
50
25
0
(71)(13)
(40)(12)
(40)(40)
(28)(1)
(26)(2)
(24)(12)
C
L
P
Deux-Etapes (allopatrie)
Joe (sympatrie)

poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) des individus s'alimentant en zone littorale était significativement plus faible dans le lac contenant du meunier noir (Joe) que dans le lac contenant seulement de l'omble de fontaine (Deux-Etapes), en juin et en juillet (Tableau 4). Par contre, aucune différence significative n'a été observée entre le poids relatif moyen des contenus du tractus digestif (poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) chez les individus de la zone pélagique du Lac Joe (sympatrique) et ceux du Lac Deux-Etapes (allopatrique) et ce, pour les deux périodes d'échantillonnage. Dans tous les cas, on a une différence significative ($p<0.001$) entre les poids relatifs moyens des contenus du tractus digestif (poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) pour l'échantillonnage de juillet comparativement à celui de juin (Tableau 4).

Taux d'évacuation

Aucune différence significative n'a été observée entre les taux d'évacuation des ombles de fontaine des lacs Joe et Deux-Etapes à l'exception de la zone pélagique en juillet ($p <0.05$; Tableau 5). En juin, les taux d'évacuation (R) estimés pour les ombles de fontaine présentaient des pentes significatives (<0.05) dans tous les cas alors qu'en juillet, la seule pente significative était celle des ombles de fontaine allopatriques retrouvés en zone pélagique (Tableau 5).

Tableau 4. Poids relatif moyen (±1 écart-type entre parenthèses) des contenus du tractus digestif ($\bar{F}$; poids sec des proies (g) / poids humide du poisson (g)) des ombles ensemencés dans les enclos des zones littorale et pélagique des lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); 20 au 22 juin et 25 au 27 juillet 1989.

			Comparaisons intra-lacs		
	Deux-Etapes	Joe	t	df	p
Juin					
Littorale	0.2374 (0.1533)	0.1358 (0.0946)	2.17	50	<0.05
Pélagique	0.1160 (0.0479)	0.1117 (0.0811)	0.29	79	NS
Intra-lac	*** [1]	NS			
Juillet			5.40	59	
Littorale	0.0403 (0.0414)	0.0001 (0.0004)			<0.001
			1.43	78	
Pélagique	0.0169 (0.0304)	0.0087 (0.0204)			NS
Intra-lac	**	*			

1: La présence d'astérisques indique une différence significative entre deux valeurs de $\bar{F}$; * : $p<0.05$; ** : $p<0.01$; *** : $p<0.001$; NS : non significatif.

Tableau 5. Taux d'évacuation ($R.h^{-1}$) des ombles de fontaine ensemencés dans les enclos des zones littorale et pélagique des lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); 20 au 22 juin et 25 au 27 juillet 1989.

			Comparaisons inter-lacs		
	Deux-Etapes	Joe	df	F	p
Juin					
Littorale	0.0038 *[1]	0.0071 *	51;1	0.010	NS
Pélagique	0.0030***	0.0031***	76;1	0.008	NS
Juillet					
Littorale	0.0004 NS	0.0000 NS	76;1	2.707	NS
Pélagique	0.0010 *	0.0001 NS	76;1	5.280	<0.05

1: La présence d'astérisques indique le niveau de signification de chacune des valeurs de R (i.e. la pente de la relation entre $\bar{F}_t$ et le temps t ; voir texte); * : $p<0.05$; ** : $p<0.01$; *** : $p<0.001$; NS : non significatif.

Taux journaliers de consommation

En juin et juillet aucune différence significative n'a été observée entre les taux de consommation des ombles dans les deux lacs, pour chacune des zones d'échantillonnage (Tableau 6). En juin, nous avons cependant observé une différence significative entre les taux de consommation des individus entre les zones littorale et pélagique, et ce, dans les deux types de communautés (allopatrie et sympatrie).

Tableau 6. Taux journaliers de consommation ($\bar{D}$) des ombles de fontaine ensemencés dans les enclos des zones littorales et pélagiques des lacs Deux-Etapes (allopatrie) et Joe (sympatrie); 20 au 22 juin et 25 au 27 juillet 1989.

			Comparaisons inter-lacs
	Deux-Etapes	Joe	p
Juin			
Littorale	0.0216	0.0231	NS
Pélagique	0.0084	0.0083	NS
Intra-lac	* [1]	***	
Juillet			
Littorale	0.0004	0	NS
Pélagique	0.0004	$2 * 10^{-5}$	NS
Intra-lac	NS	NS	

1: La présence d'astérisques indique une différence significative entre deux valeurs de $\bar{D}$; * : $p<0.05$; ** : $p<0.01$; *** : $p<0.001$; NS : non significatif.

DISCUSSION

Conditions expérimentales

Bien que les résultats n'indiquent aucune différence significative entre la longueur moyenne des principales proies planctoniques à l'intérieur et à l'extérieur des enclos, nous avons noté qu'il y avait généralement moins de proies à l'intérieur des enclos, en particulier celles susceptibles d'être consommées. Cette différence pourrait être attribuable à une forte prédation par les poissons qui utilisaient probablement les proies planctoniques au fur et à mesure qu'elles entraient dans les enclos.

Pour ce qui est de l'acclimatation des ombles, peu d'études font état de la période requise pour qu'un individu ensemencé développe un comportement d'alimentation en milieu naturel. Nos résultats indiquent que les ombles de fontaine élevés en pisciculture utilisent les ressources benthiques et planctoniques dès la 4e journée après leur introduction dans les enclos (et peut-être avant). Ersbak et Haase (1983) ont noté que des ombles de fontaine de pisciculture s'alimentaient dans le premier mois suivant leur ensemencement en milieu naturel. Raney et Lachner (1942) ont constaté que chez de jeunes truites brunes, Salmo trutta, la majorité des individus s'alimentaient trois jours seulement après l'ensemencement. Il semble donc que l'acclimatation des ombles de fontaine de pisciculture ensemencés en milieu naturel se fait très rapidement.

Les quantités de nourriture retrouvées dans les contenus

stomacaux n'étaient pas significativement différentes du début à la fin de la période d'acclimatation. Il est possible qu'à cause du petit nombre d'individus utilisé (n=6 par lac par date), une erreur de type II (fait de ne pas rejeter H_0 lorsqu'en réalité elle est fausse) ait été introduite. Ceci expliquerait peut-être que les tests statistiques ont fait ressortir que les pentes de la relation entre le poids relatif moyen des contenus stomacaux et le temps d'acclimatation n'étaient pas significativement différentes de zéro. En juin, la tendance de la courbe suggère qu'il n'y a pas eu un épuisement des ressources. En juillet cependant, les courbes ont tendance à diminuer et les poids relatifs moyens des contenus stomacaux étaient nettement inférieurs à ceux de juin. La ressource alimentaire a donc pu être épuisée à cette période, en particulier le jour de l'expérimentation.

Le poids relatif moyen des contenus stomacaux (poids humide des proies (g) / poids humide du poisson (g)) des individus ensemencés était inférieur à celui des ombles capturés dans les filets en zone littorale. Cette différence pourrait être attribuable à une biomasse trop élevée de poissons à l'intérieur des enclos. Les biomasses retrouvées dans nos enclos expérimentaux étaient d'environ 23 à 30 g/m^3 en juin. Hanson et Leggett (1985) ont observé chez la perchaude et chez le crapet-soleil une perte de poids associée à des biomasses élevées (26 g/m^3). Deux facteurs liés à la densité des individus à l'intérieur des enclos, pourraient expliquer des poids relatifs moyens de con-

tenus du stomacaux moins élevés pour les ombles dans les enclos; un stress comportemental et la surexploitation de la ressource. Toutefois, comme il n'y a pas eu de baisse régulière du poids relatif moyen des proies dans les contenus stomacaux des ombles en juin, nous supposons qu'il n'y a pas eu épuisement des ressources à l'intérieur des enclos à cette période de l'été. En juillet cependant, les individus avaient atteint une taille moyenne de 113,9 mm comparativement à 92,3 mm en juin pour un même volume d'enclos. La biomasse de poissons à l'intérieur des enclos étant plus élevée (48 à 63 g/m3), le stress et la surexploitation associés à la biomasse étaient probablement augmentés en proportion. La différence de taille entre les ombles de fontaine dans les enclos et ceux capturés en nature pourrait également expliquer, en partie, la différence retrouvée entre les poids relatifs moyens de leurs contenus contenus stomacaux. Les ombles capturés à l'extérieur des enclos étaient plus grands (juin: 131.2 mm ± 1 écart-type; juillet: 127.6 mm ± 1 écart-type) que ceux à l'intérieur des enclos (juin: 92.3 mm ± 1 écart-type; juillet: 113.9 mm ± 1 écart-type). Même si on a utilisé les poids relatifs moyens (poids humide des proies (g) / poids humide du poisson (g)), cette valeur est valable pour comparer des poissons de la même taille et non pas des individus de tailles différentes, car on doit assumer dans le dernier cas que la relation entre le poids des contenus stomacaux et le poids des poissons passe par l'origine (ce qui n'est probablement pas vrai; cf. Jackson et al. 1990).

La température est un autre facteur qui pourrait expliquer les faibles niveaux d'ingestion. En effet, l'omble de fontaine est une espèce vivant en eau froide et son préférendum thermique se situe entre 15 et 17 ^{0}C. Les expériences ayant été effectuées à des températures moyennes se situant entre 18.4 et 24.7 ^{0}C, les conditions thermiques ont peut-être entraîné une diminution des taux d'ingestion. Dans le seul cas où la température a été inférieure à 20 ^{0}C, c'est à dire dans la zone littorale du Lac Deux-Etapes en juin, les poids relatifs moyens des contenus stomacaux ont les valeurs les plus semblables à celles retrouvées en milieu naturel (Figure 2). Enfin, des températures significativement différentes entre les lacs dans tous les cas (sauf en zone littorale en juillet) ont pu influencer les résultats obtenus et pourraient être responsables des différences observées dans les poids relatifs moyens du tractus digestif ($\bar{F}$) et dans les taux d'évacuation (R). Il est bien connu que les températures modifient entre autres la vitesse de passage des aliments dans le tractus digestif de même que les besoins métaboliques des poissons (Brett 1979, Brett et Groves 1979, Crowder et Magnuson 1983, Persson 1979, 1981, 1982, 1986b, Smith et al. 1986, Wildhaber et Crowder 1990).

Taux de consommation

Les résultats obtenus pour les taux de consommation ($\bar{D}$) ne permettent pas d'interprétation biologique dans le cadre de notre étude. En effet, bien que les analyses statistiques effectuées

sur les données font ressortir certaines tendances, les valeurs observées sont trop faibles par rapport à ce qui est publié dans la littérature pour les soutenir. Ainsi, les taux de consommation mesurés dans la présente étude variaient entre 0.083 et 0.231 (mg de poids sec des proies / g de poids humide des poissons) pour les ombles de fontaine capturés en juin, et entre 0 et 0.004 (mg de poids sec des proies / g de poids humide des poisson) pour ceux de l'échantillonnage de juillet. Les données de la littérature rapportent des valeurs de consommation journalière de 10 à 100 fois supérieures à celles obtenues dans notre étude (Tableau 7). L'estimation de faibles taux de consommation peut découler des deux paramètres ayant servi au calcul des taux de consommation ($\overline{D}$) soit, le taux d'évacuation (R) et le poids relatif moyen du tractus digestif ($\overline{F}$). Les valeurs de taux d'évacuation obtenues dans notre étude variaient de 0 à $0.0071.h^{-1}$ alors que les valeurs rapportées dans la littérature se situent entre 0.05 et $0.271.h^{-1}$ (Tableau 7). Il semble donc que nos résultats ne reflètent pas les conditions d'alimentation normalement retrouvées in situ. Cette situation permet de supposer que les individus se sont alimentés en quantité faible. Les raisons indiquées à la section précédente concernant la densité des individus dans les enclos et les températures auxquelles ont été menées les expériences expliqueraient ces faibles taux de consommation.

Dans le cadre d'expériences ultérieures, certaines modifications devront être apportées aux conditions expérimentales pour

Tableau 7: Taux journaliers de consommation ($\bar{D}$) et taux d'évacuation (R) publiés dans différentes études. Les valeurs ont été converties en mg de poids sec des proies en assumant que les proies contenaient 75% d'eau lorsque nécessaire (Amundsen et Klemetsen 1988).

Espèces	Taux de consommation ($\bar{D}$) (mg sec.g humide^{-1}.j^{-1})	Taux d'évacuation (R) ($.h^{-1}$)	Notes	Auteurs
Salmodidae				
Oncorhynchus nerka	0.025 - 11.000		T(C): 5.5-13.0	Doble et Eggers (1978) [1]
Salvelinus alpinus	0.500 - 2.750*	0.050	T(C): 3.0-14.0	Amundsen et Klemetsen (1988)
Salvelinus fontinalis	0 - 0.231	0 - 0.007	T(C):18.4-24.7	Présente étude
Percidae				
Etheostoma olmstedi	20.300	0.170	< 80 mm	Boisclair et Leggett (1985)
Perca flavescens	12.600	0.100	< 140 mm	Boisclair et Leggett (1985)
	5.500 - 16.750			Nakashima et Leggett (1978) [1]
Perca fluviatilis	1.500 - 10.250		T(C): 7.4-19.5	Craig (1978) [1]
	0.500 - 22.500		T(C): 1.0-17.0	Nyberg (1979) [1]
	0.250 - 7.500		T(C): 5.0-21.0	Persson (1983) [1]
Stizostedion canadense	0 - 9.250		T(C): 4.7-22.0	Minton et McLean (1982) [1]
	0.185 - 9.500		T(C): 2.9-27.4	Wahl et Nielson (1985) [1]
	2.950 - 6.650		< 200 mm	Swenson et Smith (1976)
S. vitreum vitreum	3.425 - 9.875		< 200 mm	Swenson (1977)
	1.875 - 7.625		< 200 mm	Swenson et Smith (1976)
Cyprinidae		0.062 - 0.271		
Cyprinus carpio	0.960 - 10.190	0.120	T(C):10.0-26.5	Garcia et Adelman (1985)
Hybognathus nuchalis	14.600	0.200	< 80 mm	Boisclair et Leggett (1985)
Notemigonus crysoleucas	24.100	0.130	< 80 mm	Boisclair et Leggett (1985)
Notropis volucellus	37.300		< 80 mm	Boisclair et Leggett (1985)
Centrarchidae		0.150		
Lepomis gibbosus	16.400		< 140 mm	Boisclair et Leggett (1985)
Micropterus salmoides	0.100 - 14.500		T(C):16.0-25.0	Cochran et Adelman (1982) [1]

* N'ont pas atteint un développement normal selon les conclusions des auteurs.

1 Source: Amundsen et Klemetsen (1988).

s'assurer que les ombles de fontaine des enclos aient accès à une quantité suffisante de nourriture et que le stress associé à la biomasse et à la température soit réduit au minimum. Pour ce faire, des modifications devront être apportées aux enclos pour permettre aux individus l'accès à un "couloir de thermorégulation" en zone littorale; les poissons des enclos devraient réagir à des températures trop élevées en allant effectuer de la thermorégulation comportementale dans les zones plus froides (Moyle et Cech 1982) . Une telle modification entraînerait un comportement qui s'apparente davantage à celui présumé des ombles en nature. En zone pélagique, la profondeur des enclos devrait être augmentée pour que les individus puissent circuler jusqu'à une profondeur de 4 à 5 m dans la colonne d'eau. Cette profondeur devra être inférieure à celle où se situe la thermocline au moment de l'échantillonnage. De plus, l'échantillonnage devrait être effectué dès la quatrième journée suivant les ensemencements pour éviter un épuisement des ressources à l'intérieur des enclos. Enfin, les périodes d'échantillonnage devraient être fixées plus tôt en saison (fin mai et début juillet) pour que les conditions expérimentales correspondent davantage aux périodes d'abondance et de diminution des ressources benthiques.

Conclusion

La présente étude a démontré la faisabilité de la méthode proposée par Boisclair et Leggett (1988) pour son application avec l'omble de fontaine de pisciculture, introduit dans des

enclos en milieu naturel. Dans des études ultérieures nous devrons cependant calibrer les biomasses à utiliser dans les enclos pour éviter un stress associé à la compétition intraspécifique et à la surexploitation des ressources. Il serait aussi important de s'assurer que les mesures ($\bar{F}$) soient prises avant qu'il y ait épuisement des ressources dans les enclos. Enfin, certains enclos seront aménagés de façon à permettre aux poissons d'effectuer de la thermorégulation comportementale. En comparant les résultats avec ceux obtenus dans des enclos où les ombles ne peuvent pas faire de thermorégulation comportementale, il sera possible d'évaluer l'influence de la température in situ.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abrahams M.V. et L.M. Dill. 1989. A determination of the energetic equivalence of the risk of predation. Ecology. (4): 999-1007.

Alcook, J. 1984. Animal behavior: an evolutionnary approach. [3e ed]. Sinauer associates inc., Publishers. Sunderlet. 596 pp.

Amundsen, P.A. et Klemetsen. 1988. Diet, gastric evacuation rates and food consumption in a stunted population of Arctic charr, Salvelinus alpinus L., in Takvatn, northern Norway. J. Fish. Biol. 33: 697-709.

Bergman, E. 1990. Effects of roach Rutilus rutilus on two percids, Perca fluviatilis and Gymnocephalus cernua: importance of species interactions for diet shifts. Oikos 57: 241-249.

Boisclair, D. et W.C. Leggett. 1988. An in situ experimental evaluation of the Elliottt and Persson and the Eggers models for estimating fish daily ration. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 138-145.

Boisclair, D. et W.C. Leggett. 1985. Rates of food exploitation by littoral fishes in a mesotrophic north-temperate lake. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 556-566.

Brett, J.R. 1979. Environmental factors and growth. In Fish Physiology, Vol. VIII(W.S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett eds.). pp. 599-677. London: Academic Press.

Brett, J.R. et D.D. Groves. 1979. Physiological energetics. In

Fish Physiology, Vol. VIII(W.S. Hoar, D.J. Randall and J.R. Brett eds.). pp. 599-677. London: Academic Press.

Clarke, T.A. 1978. Diel feeding patterns of 16 species of mesopelagic fishes from Hawaiian waters. Fish. Bull. 76: 495-513.

Crowder, L.B. et J.J. Magnuson. 1983. Cost-benefit analysis of temperature and food resource use: a synthesis with examples from the fishes, p. 189-221. In W.P. Aspey and S.I. Lustick [ed.] Behavioral energetics: the cost of survival in vertebrates. Ohio State University Press, Columbus, OH.

Dill, L.M. 1983. Adaptative flexibility in the foraging behavior of fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 398-408.

Eggers, D.M. 1977. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. J. Fish. Res. Board Can. 34: 290-294.

----------. 1976a. Energy losses in the waste products of brown trout (Salmo trutta L.). J. Anim. Ecol. 45: 561-580.

----------. 1976b. The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (Salmo trutta L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. J. Anim. Ecol. 45:923-948.

Elliott, J.M., et L. Persson. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. J. Anim. Ecol. 47: 977-991.

Ersbak, K. et B.L. Haase. 1983. Nutritional deprivation after stocking as a possible mechanism leading to mortality in stream-stocked brook trout. North Amer. J. Fish. Manag. 3: 142-151.

Garcia, L.M., et I.R. Adelman. 1985. An in situ estimate of daily food consumption and alimentary canal evacuation rates of common carp, Cyprinus carpio L. J. Fish. Biol. 27: 487-493.

Hanson, J.M. et W.C. Leggett. 1985. Experimental and field evidence for inter- and intraspecific competition in two freshwater fishes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 280-286.

----------. 1986. Effect of competition between two freshwater fishes on prey consumption and abundance. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 1363-1372.

Healey, M.C. 1972. Bioenergetics of a sand goby (Gobius minutus) population. J. Fish. Res. Board Can. 29:187-194.

Holbrook, S.J. et R.J. Schmitt. 1988. The combined effects of predation risk and food reward on patch selection. Ecology. 69 (1): 125-134.

Huntingford, F.A., N.B. Metcalfe et J.E. Thorpe. 1988. Feeding motivation and response to predation risk in Atlantic salmon parr adopting different life history strategies. J. Fish Biol. 32: 777-782.

Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. J. Fish. Biol. 17: 411-429.

Jackson, D.A., H.H. Harvey, et K.M. Somers. 1990 Ratios in aquatic sciences: statistical shortcomings with mean depth and the morphoedaphic index. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 1788-1795.

Jobling, M. 1986. Mythical models of gastric emptying and implications for food consumption studies. Env. Biol. Fish. 16(1-

3): 35-50.

Keast, A. 1970. Food specializations and bioenergetic interrelations in the fish fauna of some small Ontario waterways. In J.H. Steele [ed.] Marine food chains. Oliver and Boyd, Edinburgh.

Keast, A. et Harker, J. 1977. Fish distribution and benthic invertebrate biomass relative to depth in an Ontario lake. Env. Biol. Fish. 2: 235-240.

Lammens, E.H.R.R., H.W. deNie, J. Vijverberg et W.L.T. vanDensen. 1985. Resouce partitioning and niche shifts of bream (Abramis brama) and eel (Anguilla anguilla) mediated by predation of smelt (Osmerus eperlanus) on Daphnia hyalina. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1342-1351.

Laughlin, D.R. et E.E. Werner. 1980. Resource partitioning in two coexisting sunfish: pumpkinseed (Lepomis gibbosus) and northern longear sunfish (Lepomis megalotis peltastes). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 1411-1420.

Magnan, P. 1982. Variation mensuelle de la physico-chimie de 22 lacs du Parc national de la Mauricie. Environnement Canada, Dir. générale des eaux int., Région du Québec. 58p.

---------. 1988. Interactions between brook charr, Salvelinus fontinalis, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45(6): 999-1009.

---------. 1989. The impact of cyprinid and catostomid introductions on brook charr, Salvelinus fontinalis, populations: a

review. Physiol. Ecol. Japan, Spec. Vol. 1: 337-356.

Magnan, P. et G.J. Fitzgerald. 1982. Resource partitioning between brook trout (Salvelinus fontinalis Mitchill) and creek chub (Semotilus atromaculatus Mitchill) in selected oligotrophic lakes of southern Québec. Can. J. Zool. 60: 1612-1617.

Mittelbach, G.G. 1981a. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by bluegills. Ecology 62: 1370-1386.

----------. 1981b. Patterns of invertebrate size and abundance in aquatic habitats. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 896-904.

Moyle, P.B. et J.J. Cech, Jr. 1982. Fishes: an introduction to ichthyology. N.J.: Prentice-Hall. Englewood Cliffs. 593 pp.

Nyberg, P. 1979. Production and food consumption of perch, Perca fluviatilis L., in two Swedish forest lakes. Rep. Inst. Freshwater. Res. Drottningholm. 58: 140-157.

Olson, R.J. et A.J. Mullen. 1986. Recent development for making gastric evacuation and daily ration determinations. Env. Biol. Fish. 16(1-3): 183-191.

Persson, L. 1979. The effects of temperature and different food organisms on the rate of gastric evacuation in perch (Perca fluviatilis). Freshwater Biol. 9:99-104.

----------. 1981. The effects of temperature and different food organisms on the rate of gastric evacuation in perch (Perca fluviatilis) fed on fish larvae. Freshwat. Biol. 9: 99-104.

----------. 1982. Rate of food evacuation in roach (Rutilus rutilus) in relation to temperature, and the application of evacuation rate estimates for studies on the rate of food consumption. Freshwat. Biol. 12: 203-210.

----------. 1983a. Food consumption and competition between age classes in a perch Perca fluviatilis population in a shallow eutrophic lake. Oikos 40: 197-207.

----------. 1983b. Food consumption and the significance of detritus and algae to intraspecific competition in roach Rutilus rutilus in a shallow eutrophic lake. Oikos 41:118-125.

----------. 1986a. Effects of reduced interspecific competition on resource utilization in perch (Perca fluviatilis P.) Ecology. 67: 355-364.

----------. 1986b. Temperature-induced shift in foraging ability of two fish species; roach (Rutilus rutilus) and perch (Perca flavescens) - implications for coexistence between poikilotherms. J. Anim. Ecol. 55: 829-840.

----------. 1987a. Effects of resource availability and distribution on size class competition in perch (Perca fluviatilis). Oikos 48: 148-160.

----------. 1987b. Competition-induced switch in young-of-the-year perch, Perca fluviatilis: An experimental test of resource limitation. Environ. Biol. Fishes 19(3): 235-239.

----------. 1987c. Effects of habitat and season on competitive interactions between roach (Rutilus rutilus) and perch

(Perca fluviatilis). Oecologia 73:170-177.

_____. 1990a. Mechanistic individual-based approaches in the population/community ecology of fish. Ann. Zool Fennici 27: 165-182.

----------. 1990b. Predicting ontogenetic niche shifts in the field: what can be gained by foraging theory ?. In R.N. Hughes [ed.]. NATO ASI Series, Vol. G20. Behavioural mechanisms of food selection. Springer-Verlag Berlin Heidelberg.

Raney E.C. et E.A. Lachner. 1942. Autumn food of recently planted young brown trout in small streams of central New York. Trans. Amer. Fish. Soc. 71: 106-111.

Sainsbury, K.J. 1986. Estimation of food consumption from field observations of fish feeding cycles. J. Fish Biol. 29: 23-36.

Schmitt, R.J. et S.J. Holbrook. 1986. Seasonally fluctuating resources and temporal variability of interspecific competition. Oecologia 69: 1-11.

Seaburg, K.G. et J.B. Moyle. 1964. Feeding habits, digestion rates, and growth of some Minnesota warm water fishes. Trans. Am. Fish. Soc. 93: 269-285.

Smith, R.L., A.J. Paul et J.M. Paul. 1986. Effect of food intake and temperature on growth and conversion efficiency of juvenile walleye pollock (Theragra chalcogramma Pallas): a laboratory study. J. Cons. int. Explor. Mer, 42:241-253.

Sokal, R.R. et F.J. Rohlf. 1981. Biometry. 2nd ed. W.H. Freeman

and Co., San Francisco, CA. 859 p.

Solomon, D.J. et A.E. Brafield. 1972. The energetics of feeding, metabolism and growth of perch (Perca fluviatilis L.). J. Anim. Ecol. 41: 699-718.

Stewart, D.J. et F.P. Binkowski. 1986. Dynamics of consumption and food conversion by Lake Michigan alewives: an energetics-modeling synthesis. Trans. Am. Fish. Soc. 115: 643-661.

Swenson, W.A. 1977. Food consumption of walleye (Stizostedion vitreum vitreum) and sauger (S. canadense) in relation to food availability and physical environmental conditions in Lake of the Woods, Minnesota, Shagawa Lake, and western Lake Superior. J. Fish. Res. Board Can. 34: 1643-1654.

Swenson, W.A. et L.L. Smith Jr. 1973. Gastric digestion, food consumption, feeding periodicity, and food conversion efficiency in walleye (Stizostedion vitreum vitreum). J. Fish. Res. Board Can. 30: 1327-1336.

Thorpe, J.E. 1977. Daily ration of adult perch, Perca fluviatilis L. during summer in Loch Leven, Scotland. J. Fish. Biol. 11: 55-68.

Tremblay, S. et P. Magnan. 1991. Interactions between two distantly related species; brook charr, Salvelinus fontinalis, and white sucker, Catostomus commersoni. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48 (sous presse).

Werner, E.E. 1986. Species interactions in freshwater fish communities, p. 344-358. In J. Diamond and T.J. Case [ed.]Commu-

nity ecology. Harper and Row, New York, NY.

Werner, E.E. et D.J. Hall. 1988. Ontogenetic habitat shifts in bluegill: the foraging rate-predation risk trade-off. Ecology. 69 (5): 1352-1366.

Werner, E.E. et D.J. Gilliam. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. Ann. Rev. Ecol. Syst. 15: 393-425.

Werner, E.E. et G.G. Mittelbach. 1981. Optimal foraging: field tests of diet choice and habitat switching. Amer. Zool. 21: 813-829.

Wildhaber, M.L. et L.B. Crowder. 1990. Testing a bioenergetics-based habitat choice model: bluegill (Lepomis macrochirus) responses to food availability and temperature. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 47: 1664-1671.