

OBSERVATIONS PRELIMINAIRES SUR LA COMPETITION INTERSPECIFIQUE ENTRE LE VAIRON *Phoxinus phoxinus* L ET L'ALEVIN DE TRUITE COMMUNE *Salmo trutta* L.

Par M. HELAND

Station d'Hydrobiologie I.N.R.A. - B.P. 79 - 64200 - BIARRITZ

RESUME

Dans quatre ruisseaux expérimentaux identiques dans lesquels se trouvent différents lots de vairons (10, 20, 40 et 0), le même nombre d'alevins de truite commune après résorption de la vésicule est introduit. On constate, au cours de différents inventaires pendant un an, une diminution très précoce des alevins de truite dans les ruisseaux les plus fortement peuplés en vairons. Pour définir davantage le stade auquel les alevins évitent les vairons, dans six autres ruisseaux comparables divisés en compartiments avec ou sans vairons, sont déversés des alevins de truite dans un premier essai, trois semaines plus âgés. Les alevins évitent les compartiments avec vairons, mais chez les jeunes, une forte mortalité apparaît qui pourrait s'expliquer par la prédation qu'exercent les vairons sur les très jeunes alevins de Salmonidés.

I — INTRODUCTION

A la suite des premiers travaux des éthologistes modernes, particulièrement sur les poissons, de nombreux écologistes se sont intéressés à des problèmes de compétitions interspécifiques. En Limnologie, cela a donné lieu à divers travaux portant sur diverses espèces de Salmonidés ou de Centrarchidés. Très peu de biologistes des pêches ont abordé le problème des compétitions inter-

spécifiques qui cependant ne manquent pas d'intérêt pratique. Ainsi de nombreux aménagistes se sont interrogés à l'occasion d'un récent colloque de Biologie des Pêches (Biarritz, 1969) sur l'attitude à adopter vis-à-vis du vairon *Phoxinus phoxinus* (L.) avant la mise en service de rigoles d'alevinage ou ruisseaux pépinières de truites *Salmo trutta* L. utilisés pour la production de jeunes poissons destinés au repeuplement (CUINAT, 1971) :

- Faut-il laisser le vairon au titre de poisson-fourrage ?
- Faut-il l'éliminer au titre de compétiteur spacial ou alimentaire de l'alevin de truite ?

Le travail présenté ici a pour but d'apporter quelques éclaircissements à ce problème afin de donner une première réponse.

2 — MATERIEL ET METHODES

Ce travail est réalisé dans des conditions semi-naturelles au domaine expérimental de St-Pée-sur-Nivelle et comporte deux expériences.

La première porte sur l'influence du vairon sur une population d'alevins de truite. Commencée en 1971, elle se déroule dans une série de quatre ruisseaux artificiels (R_1 , R_2 , R_3 et R_4) rectilignes, à section trapézoïdale, en fibro-ciment, de 15 m de long, 0,40 m de large au fond et avec une pente de 1,5 p. 100. Ces rigoles, installées en parallèle, sont alimentées en eau de rivière par une chute de 0,70 m de haut qui interdit la fuite des poissons par l'amont et sont fermées par une grille à l'aval. (Fig. 1).

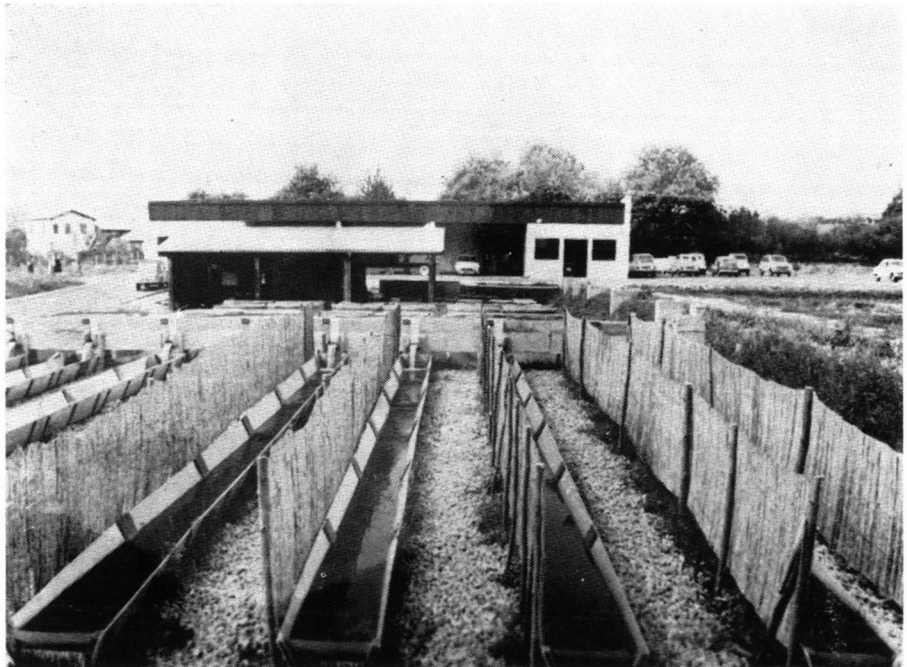


Fig. 1 — Vue générale des 4 ruisseaux expérimentaux utilisés dans l'expérience sur l'influence du vairon sur une population d'alevins de truite (1971).

Le débit, identique dans les quatre ruisseaux, est d'environ 8 l par seconde ; la vitesse du courant varie, selon les zones, de 0,10 à 0,30 m par seconde à la surface. Le fond, garni d'une couche de petits et gros cailloux (2 à 20 cm de diamètre) sur une couche de sable de rivière, se compose d'une alternance de « courants » et de « profonds », 5 pour chaque rigole, qui permet de recréer l'environnement d'une zone de frayère en offrant, par sa diversité, le maximum d'abris aux alevins. L'amont des rigoles est dans la direction du Nord. Des rangées de canisses en roseaux de 1,20 m de hauteur sont disposées contre le côté ouest de chaque ruisseau. Ils créent une ombre favorable aux poissons et empêchent un développement trop important des algues filamenteuses. Des filets de nylon monofilament vert recouvrent chaque rigole et interdisent la prédation aviaire.

A partir d'une population de 450 vairons prélevés par pêche électrique en eau sauvage, 7 lots identiques de 10 vairons allant de 2 à 8 cm ont été constitués. Le 9 Mars 1971, 1 lot a été déversé dans la rigole R₁, 2 lots, soit 20 vairons, dans R₂, 4 lots, soit 40 vairons, dans R₃ et rien dans R₄ qui constitue le ruisseau témoin.

Le 11 mars 1971, 100 alevins de truite, éclos depuis 10 jours, donc avant la résorption complète de la vésicule, ont été déversés dans chaque rigole. Au cours d'une année environ, 5 inventaires des rigoles ont été effectués : au 22-04-71 (42^e jour), au 26-05-71 (76^e jour), au 15-07-71 (126^e jour), au 17-12-71 (281^e jour) et au 25-02-72 (351^e jour).

Chaque inventaire consiste à dénombrer les poissons présents par pêche électrique (passages successifs) en utilisant un courant continu de 300 V et 2A (Appareil E.P.M.C., Electro-Pullman) et à mesurer la longueur des poissons après anesthésie au MS 222 (Tricaïne-Méthane-Sulfonate-Sandoz). Les poissons sont remis dans leur rigole respective après chaque inventaire, sauf après le dernier. Le premier inventaire (22-04-71) a été effectué dans de mauvaises conditions de pêche : l'eau étant troublée à la suite d'une crue de la Nivelle, tous les alevins n'ont pu être capturés.

La nourriture est apportée par dérive naturelle avec l'eau de la rivière. Mis en eau deux mois auparavant, les ruisseaux étaient déjà colonisés par les invertébrés au début de l'expérience. A partir du quatrième inventaire, nous avons dû noter la présence accidentelle de quelques loches *Nemacheilus barbatus* (L.) et anguilles *Anguilla anguilla* (L.) arrivées par les conduites d'eau.

La deuxième expérience, effectuée en 1972, tend à définir à quel stade l'alevin de truite évite le vairon. Elle se déroule dans six ruisseaux (R₁... R₆) identiques à ceux utilisés au cours de l'expérience précédente, mais chaque ruisseau est divisé en six compartiments égaux séparés par des grilles à perforations larges (Fig. 2 et 3) qui permettent le passage des alevins de truite, mais interdisent le passage des gros vairons.

Dans un compartiment sur deux, il y a 2 vairons de plus de 7 cm de longueur. Dans les ruisseaux R₁, R₃ et R₅ il s'agit, dans le sens amont aval, des compartiments 1, 3 et 5 et pour les ruisseaux R₂, R₄ et R₆ des compartiments 2, 4 et 6. Dans chaque compartiment, 12 alevins de truite commune sont déversés. Les truites peuvent changer de compartiment, pas les vairons. Deux essais successifs ont eu lieu :

— le premier, avec des alevins à la fin de la résorption de la vésicule, c'est-à-dire au moment de l'émergence, du 15 au 26 Mai 1972 ;



Fig. 2 — Un des ruisseaux divisé en six compartiments de l'expérience portant sur l'évitement du vairon par l'alevin de truite (1972)

— ie second, avec des alevins, 3 semaines après la résorption de la vésicule, du 1^{er} au 12 juin 1972.

La durée de chaque essai est de 12 jours, ce qui correspond au temps d'établissement d'un territoire chez le jeune alevin (HELAND, 1971). Il n'y a pas de canisses latérales génératrices d'ombre. Des grilles fines, placées devant l'arrivée d'eau de chaque ruisseau, empêchent tout poisson extérieur de s'introduire, mais arrêtent également une partie de la dérive d'invertébrés benthiques.

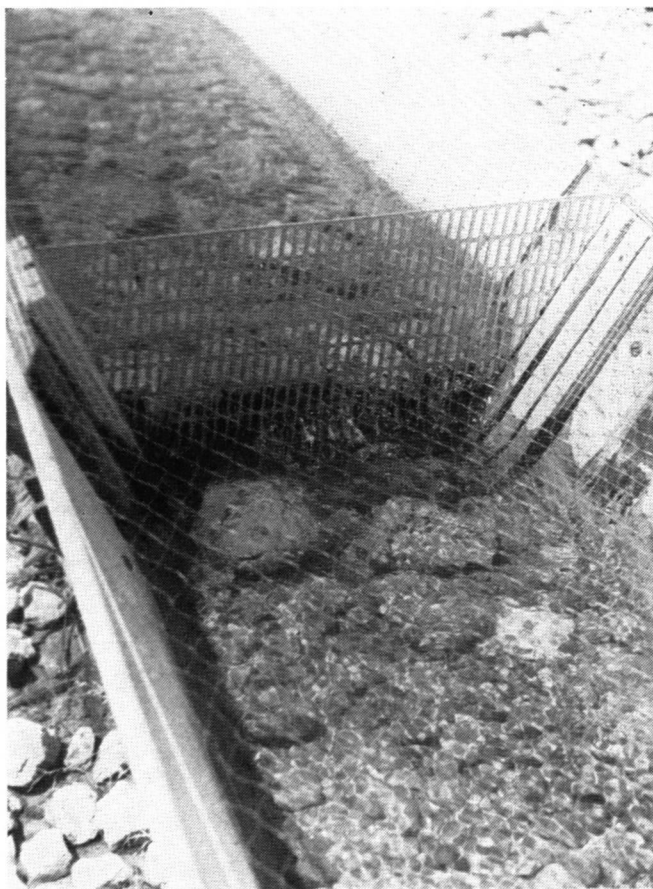


Fig. 3 — Détail de la grille qui sépare deux compartiments.

Une distribution d'aliment artificiel a donc lieu dans chacun des 36 compartiments, trois fois par jour. La température de l'eau est mesurée à l'aide d'un thermomètre enregistreur. A la fin de l'expérience, les poissons sont récupérés par pêche électrique, dans chaque compartiment préalablement isolé par des grilles fines. Les contenus stomacaux des vairons sont examinés. Malgré le calibrage initial des vairons dans un trieur afin qu'ils ne puissent pas passer au travers des grilles à perforations larges, quelques-uns ont réussi à changer de compartiment : les résultats de ces compartiments ont été éliminés.

3 — RESULTATS

Les résultats de la première expérience qui porte sur l'influence du vairon sur une population d'alevins de truites sont résumés sur la Figure 4 qui, pour les quatre ruisseaux expérimentaux, illustre l'évolution des effectifs et des longueurs moyennes des truites en fonction du temps. Il apparaît que les alevins de truite sont d'autant moins nombreux qu'il y a plus de vairons. Pour le même nombre d'alevins au départ (100), deux mois et demi plus tard, il n'en reste plus que 22 dans R₁ (10 vairons au début) 17 dans R₂ (20 vairons) 5 dans R₃ (0 vairons) mais 65 dans R₄ (témoin : 0 vairon). Il ressort aussi que plus il y a de vairons, c'est-à-dire moins de truites, plus la croissance des

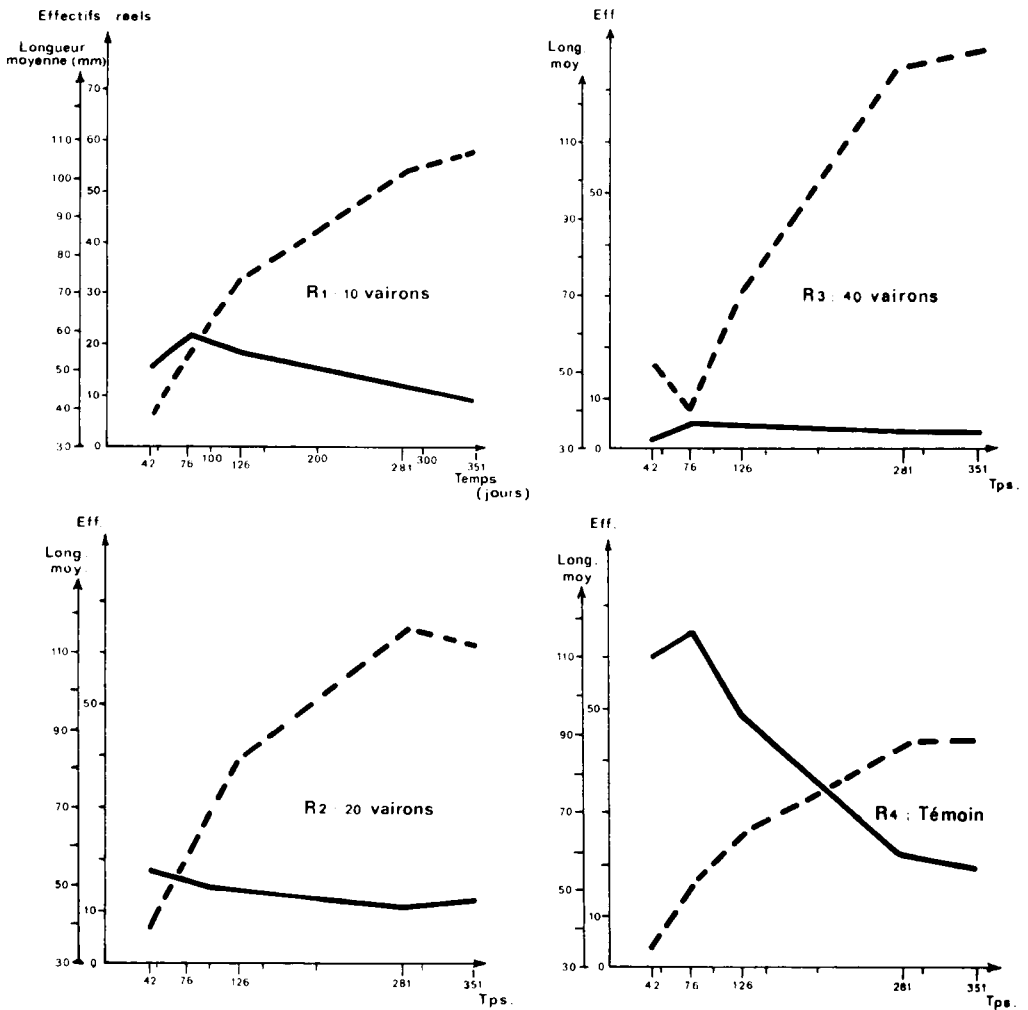


Fig. 4 - Evolutions de l'effectif et de la longueur moyenne d'une population comptant initialement 100 alevins de truite en fonction du temps et selon l'importance de la population antagoniste de vairons.

————— Effectifs d'alevins de truite
 - - - - - Longueur moyenne des alevins de truite

truites est bonne. Ainsi, en fin d'expérience, la longueur moyenne des truitelles est de 106 mm pour R₁, 112 mm pour R₂, 133 mm pour R₃, mais 87 mm seulement pour le témoin R₄.

L'évolution de la longueur moyenne des truites en fonction du temps est représentée pour les quatre ruisseaux sur la Fig. 5 avec mention de l'intervalle de confiance pour les derniers inventaires. Une différence de croissance apparaît entre les truitelles de R₁, R₃ et le témoin R₄, mais pas entre R₁ et R₂, puis R₁ et R₄.

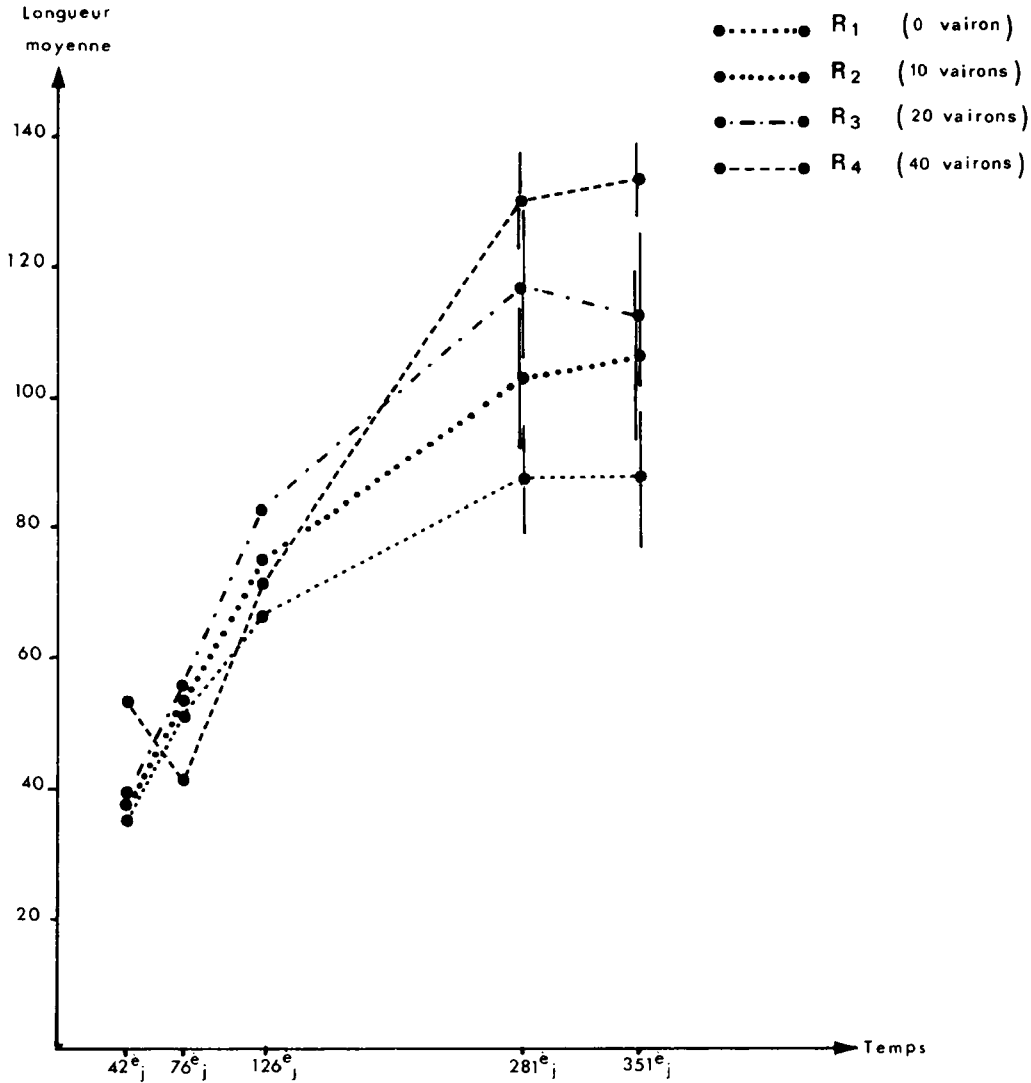


Fig. 5 - Croissance en longueur des truites :

Evolution des longueurs moyennes des alevins de truite en fonction du temps et pour les 4 ruisseaux. Indication de l'intervalle de confiance à 95 % pour les derniers inventaires.

Les poissons n'ont pu être pesés à cause du risque de mortalité après anesthésie et manipulations, surtout chez les alevins. Cependant, à partir de courbes longueur-poids, établies pour des vairons de la Nivelles et des alevins de truite d'un affluent, il a été possible de chiffrer les biomasses. La Fig. 6 représente l'accroissement maximum des biomasses totales (vairons + truites) en fonction du nombre de vairons présents, c'est-à-dire pour les quatre ruisseaux expérimentaux.

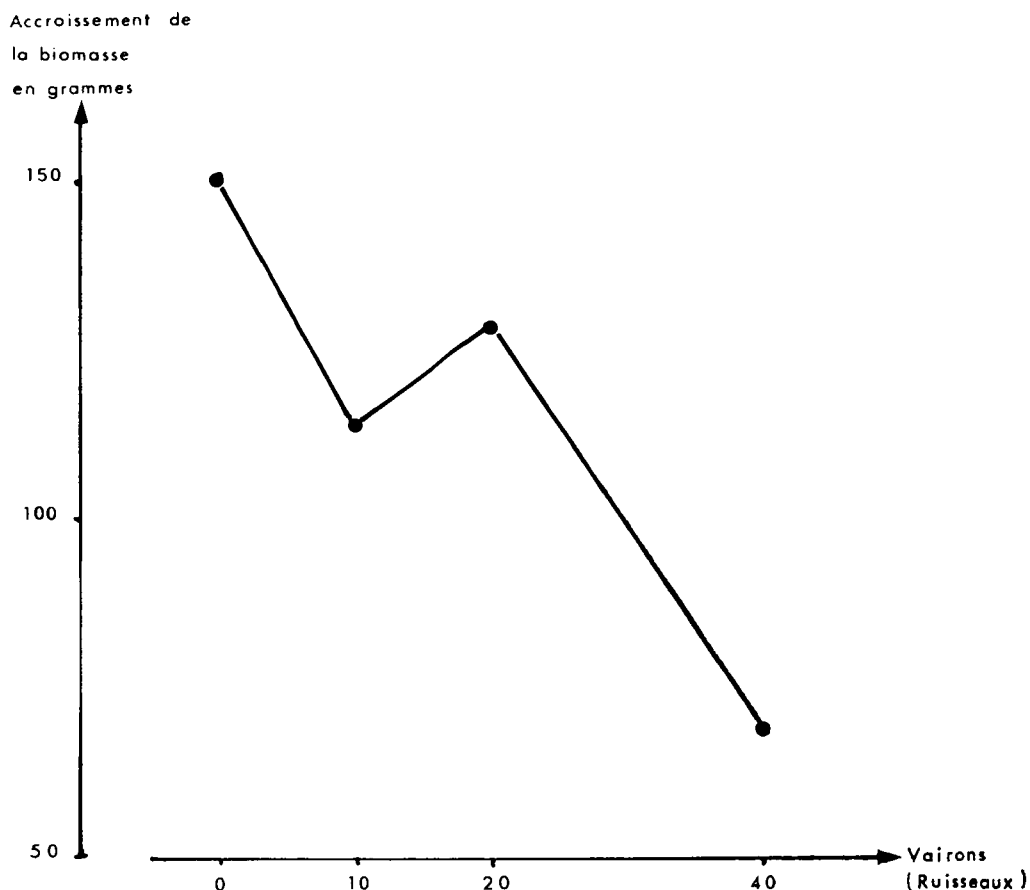


Fig. 6 - Accroissement des biomasses totales (vairons + truites) 1 an après l'introduction de 100 alevins de truites dans quatre ruisseaux contenant 0, 10, 20 et 40 vairons respectivement.

L'accroissement de biomasse est d'autant plus fort que les vairons sont moins nombreux et par suite les truites plus nombreuses. Ainsi, dans le ruisseau témoin, sans vairon, les truitelles sont plus nombreuses qu'ailleurs, ont une croissance individuelle plus faible, mais l'accroissement de biomasse (production) dans ce ruisseau reste supérieur à ceux des autres qui pourtant contiennent les vairons.

Les deux essais consécutifs de la deuxième expérience (1972), portant sur l'évitement des vairons par les alevins de truite, montrent que les alevins de truite, aussi bien au moment de la résorption de la vésicule que trois semaines plus tard, évitent la présence des vairons puisque nous en retrouvons davantage dans les compartiments sans vairons. Pour l'ensemble des ruisseaux, 3 semaines après la résorption de la vésicule, le nombre moyen d'alevins présents dans les compartiments sans vairons est supérieur et significativement différent de celui des compartiments avec vairons ($t = 3,008 > 2,42$ lu au seuil 5/p.100). Par contre, cette différence n'est pas significative au seuil 5/p.100 dans le cas des alevins plus jeunes, juste à la fin de la résorption. Dans ce cas, une différence notable apparaît entre les compartiments : pour chaque ruisseau, les effectifs d'alevins survivants sont beaucoup plus forts dans les compartiments de l'aval que dans ceux de l'amont. Ce fait apparaît bien sur la Fig. 7 qui représente le nombre moyen d'alevins survivants dans les compartiments allant de l'amont vers l'aval (1 à 6). Cette droite d'estimation ($Y = 2,57x - 2,05$) matérialise par sa pente un phénomène connu : celui de la tendance des alevins à dévaler lorsque leur vésicule est résorbée et qu'ils sortent des graviers (émergence). Mais ce même phénomène masque celui de l'évitement

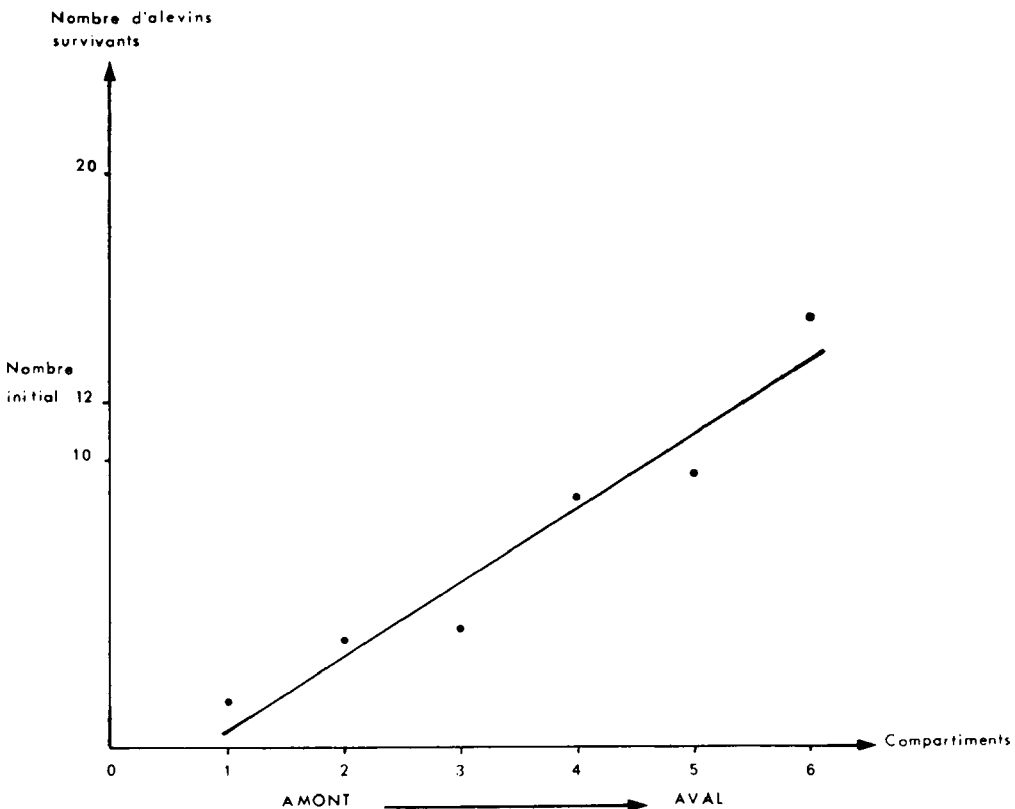


Fig. 7 - Localisation au bout de 12 jours des survivants des 12 alevins de truite à la résorption de la vésicule déversés dans chaque compartiment.

(Droite d'estimation calculée : $Y = 2,57x - 2,05$; $r = 0,77$: significatif).

des compartiments avec vairons par les alevins de truite. Pour l'atténuer, les résultats de trois rigoles R_2 , R_4 et R_6 où les vairons sont dans les compartiments les plus avals (2, 4 et 6) peuvent être supprimés et dans ce cas, seules les rigoles R_1 , R_3 et R_5 avec les vairons dans les compartiments 1, 3 et 5, c'est-à-dire le plus en amont, sont prises en considération. La différence entre le nombre moyen d'alevins retrouvés dans les compartiments avec ou sans vairons devient hautement significative ($t = 2,79 > 2,28$ lu au seuil 5/p.100, $> 2,76$ lu au seuil 2/p.100).

Quelques différences sensibles apparaissent cependant entre ces deux courtes expériences de 1972. La mortalité moyenne a été de 42,1/p.100 au cours de la première expérience et de 18,0/p.100 au cours de la seconde. Cet écart semble fort pour être uniquement attribué à la fragilité des alevins au moment de l'émergence, les conditions expérimentales étant égales : l'enregistrement de la température de l'eau, comprise entre et 11 16° C, n'a montré aucune différence notable entre les deux périodes d'expérimentation. Par ailleurs, dans les contenus stomacaux des vairons, parmi diverses larves d'invertébrés, particulièrement de diptères, deux alevins de truite ont été retrouvés dans l'estomac d'un vairon de la première expérience. Ce fait indique une possibilité d'explication des nombreuses disparitions d'alevins au moment de la résorption de la vésicule.

4 — DISCUSSION ET CONCLUSION

Il ressort de cette deuxième expérience que les alevins de truite évitent les vairons dès la résorption de la vésicule, mais encore trois semaines après. Il est utile de savoir quelles sont les causes de cette réaction d'évitement actif. En fait, cette réaction paraît liée à plusieurs types d'interactions possibles entre deux espèces de poisson :

— Interaction comportementale, donnant lieu à une compétition spatiale avec l'expression d'une gamme de comportements agressifs ;

— Compétition alimentaire ;

— Rapport prédateur-proie.

En ce qui concerne l'interaction comportementale, certains travaux ont établi que les comportements agressifs interspécifiques peuvent jouer un rôle dans la micro-distribution des espèces, mais ces travaux portent toujours sur des espèces très voisines, particulièrement de Salmonidés (NEWMAN, 1956 ; KALLEBERG, 1958 ; JENKINS, 1969 ; GRIFFITH, 1972). Dans de tels cas, les différentes postures agressives sont très proches et peuvent être bien comprises par les individus des deux espèces. Par contre, lorsque les deux espèces en présence appartiennent à des familles différentes, comme la truite et le vairon, ce type d'interaction ne devrait avoir qu'une influence très faible.

Pour la compétition alimentaire, divers auteurs (NILSSON, 1965 ; ANDRUSAK et NORTHCOTE, 1971 ; SCHUTZ et NORTHCOTE, 1972) ont montré que chez des espèces de Salmonidés voisines, en milieu naturel, il y avait une ségrégation spatiale et alimentaire qui conduisait les poissons à capturer des proies à des heures et en des lieux différents, en fait à occuper des niches très proches mais différentes. De la même manière STRASKABA et al. (1966) ont montré une différenciation des niches occupées par la truite et le vairon qui évitent ainsi la compétition alimentaire. Cette coexistence de deux populations peut expliquer le résultat de la première expérience, à savoir la meilleure croissance des

truites dans les rigoles où il y a beaucoup de vairons. Là, elles sont beaucoup moins nombreuses et disposent de toute la nourriture qui leur est destinée, les vairons consommant d'autres proies, ce qui n'est pas en contradiction avec les résultats représentés par la figure 6 : s'il y avait compétition alimentaire, les différences entre les accroissements de biomasse dans les quatre ruisseaux devraient être moins grandes. Cependant, STRASKABA *et al.* ont travaillé sur des truites de 16 à 20 cm qui occupent donc une niche différente de celle occupée par les alevins (EVEREST et CHAPMAN, 1972). Les zones fréquentées par les alevins restent cependant différentes de celles occupées par les vairons, mais une étude détaillée des contenus stomacaux des deux espèces serait nécessaire pour préciser l'existence et l'importance de la compétition alimentaire à ce stade.

Enfin, l'interaction prédateur-proie semble être l'une des causes les plus probables de l'évitement des vairons par les alevins. Ce type de relation entre les deux espèces pourrait expliquer la plus forte mortalité chez les alevins à la résorption de la vésicule dans l'expérience de 1972 et dans les rigoles les plus peuplées en vairons, dès le premier inventaire de l'expérience de 1971. Cette prédation exercée par une espèce d'accompagnement sur les alevins vésiculés de salmonidés avait déjà été démontrée par CLARY (1972) qui avait mis en évidence le phénomène chez les chabots *Cottus cognatus* R. et les œufs et embryons de truites, après HUNTER (1959), PATTEN (1962), PHILLIPS et CLAIRE (1966). Si les gros vairons exercent une activité prédatrice sur les jeunes alevins de truite, principalement avant la résorption de la vésicule, à l'inverse les truites adultes comptent les vairons parmi leurs proies possibles. Il serait intéressant de savoir à partir de quel moment cette réaction se manifeste, c'est-à-dire quand les truitelles sont capables de capturer les jeunes vairons après leur éclosion? Ce travail reste à faire.

Cependant, le viron constitue une part très faible de la ration alimentaire de la truite en milieu naturel (NILSSON et ANDERSSON, 1967, CLARY 1972). Par contre l'importance de la prédation sur les très jeunes alevins était très forte, ce qui reste à prouver, bien que ces premiers résultats montrent déjà une influence nettement défavorable, la présence du viron ne serait pas intéressante dans les ruisseaux à truite : l'avantage du petit supplément d'alimentation qu'il procurerait à la truite adulte serait largement annulé par la réduction d'effectif qu'il provoquerait chez l'alevin. En définitive, et en attendant des résultats quantitatifs plus concluants sur l'équilibre de cette balance, nous pouvons conseiller aux aménagistes et utilisateurs des ruisseaux pépinières la destruction préalable par pêche électrique des vairons avant l'immersion des œufs ou alevins de Salmonidés. Cette pratique tend à éliminer la plupart des vairons adultes présents dans les ruisseaux. Ceux qui échappent à ce contrôle sont les plus petits, qui ont quelque chance par ailleurs de servir de proies aux alevins de Salmonidés quelques mois plus tard.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDRUSAK H., NORTHCOTE T.G., 1971 — Segregation between adult Cutthroat trout (*Salmo clarki*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*) in small coastal British Columbia lakes. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 28, 1259-1268.
- CLARY J.R., 1972 — Predation on the brown trout by slimy sculpin. *Progve Fish Cult.*, 34, 2, 91-95.

- CUINAT R., 1971 — Ecologie et repeuplement des cours d'eau à Truites. *Bull. fr. Piscic.*, 240, 71-106, 242, 5-32, 243, 69-90.
- EVEREST F.H., CHAPMAN D.W., 1972. — Habitat selection and spatial interaction by juvenile Chinook salmon and Steelhead trout in two Idaho streams. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 29, 91-100.
- GRIFFITH J.S. Jr., 1972. — Comparative behavior and habitat utilization of Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and Cutthroat trout (*Salmo clarki*) in small streams in Northern Idaho. *J. Fish. Res. Bd Canada*, 29, 265-273.
- HELAND M., 1971 — Observations sur les premières phases du comportement agonistique et territorial de la Truite commune (*Salmo trutta* L.) en ruisseau artificiel. *Ann. Hydrobiol.*, 2, 1, 33-46.
- HUNTER J.G., 1959 — Survival and production of Pink and Chum Salmon in a coastal stream. *J. Fish. Bd Canada*, 16 835-836.
- JENKIS T.M., Jr., 1969 — Social structure, position choice and microdistribution of two Trout species (*Salmo trutta* and *Salmo gairdneri*) resident in Mountain streams, *Anim. Behav. Monog.* 2, 2, 55-123
- KALLEBERG H., 1958 — Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *Salmo trutta* L.) *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 39, 55-88.
- NEWMAN M.A., 1956. Social behavior and interspecific competition in two trout species. *Physiol. Zoöl.*, 29, 1, 64-81.
- NILSON N.A., 1965 — Food segregation between salmonid species in North Sweden. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 46, 58-78.
- NILSON N.A., ANDERSSON G., 1967 — Food and growth of an allopatric brown trout in Northern Sweden. *Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm*, 47, 118-127.
- PATTEN B.G., 1962 — Cottid predation upon salmon fry in a Washington stream *Trans. Am Fish. Soc.*, 91, 427-429.
- PHILLIPS R.W., CLAIRE E.W., 1966 — Intragravel movement of the reticulate sculpin, *Cottus perplexus*, and its potential as a predator or salmonid embryos. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 95, 210-212.
- SCHUTZ D.G., NORTHCOTE T.G., 1972 — An experimental study of feeding behavior and interaction of coastal Cutthroat trout (*Salmo clarki clarki*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*). *J. Fish. Res. Bd Canada*, 29, 555-565.
- STRASKABA M., CHIAR J., KRUSKA S., 1966 — Contribution to the problem of food competition among the sculpin, minnow and brown trout. *J. Anim. Ecol.*, 35, 2, 303-311.
-