

LES POISSONS CARNASSIERS LOCAUX PEUVENT-ILS CONTENIR L'EXPANSION DES ÉCREVISSÉS ÉTRANGÈRES INTRODUITES ?

EFFICACITÉ DE 3 ESPÈCES DE POISSONS FACE À 2 ESPÈCES D'ÉCREVISSÉS DANS DES CONDITIONS EXPÉRIMENTALES.

A. NEVEU

UMR Ecobiologie et Qualité des Hydrosystèmes Continentaux, INRA-ENSAR, 65 rue de St Brieuc, CS 84125, 35042 RENNES Cedex France.

Reçu le 06 mars 2001
Accepté le 17 avril 2001

Received 06 March, 2001
Accepted 17 April, 2001

RÉSUMÉ

Les écrevisses sont potentiellement une source de nourriture pour les poissons. Le développement géographique et démographique de fortes populations de *Pacifastacus leniusculus* et de *Procambarus clarkii* ces 10 dernières années dans les eaux françaises pose le problème des relations avec les populations de poissons en place. En particulier au niveau des espèces carnassières : *Esox lucius*, *Perca fluviatilis* et *Stizostedion lucioperca*.

Les interactions entre ces différentes espèces ont été étudiées dans des conditions expérimentales : en mésocosmes, en enclos dans des étangs, dans de petits étangs naturels.

En mésocosme, des brochets de 16 à 46 cm consomment régulièrement des *Procambarus* au cours de l'année. Il y a une relation entre la taille des brochets et celle des *Procambarus* ingérées. Des brochets de 40 à 50 cm peuvent consommer les adultes d'écrevisses supérieurs à 8 cm. La consommation des écrevisses est régulière même en présence de poissons fourrages et même si chaque individu peut différer dans l'intensité de ses choix. L'intensité de la prédation dépend de la température mais elle perdure l'hiver. En enclos, des alevins de brochets associés à des juvéniles de *Pacifastacus* détruisent ces dernières au cours de l'été, malgré une croissance en parallèle. La protection par des abris n'est pas efficace, de même que la distribution de poissons fourrages. La même expérience effectuée en étang naturel donne les mêmes résultats, malgré la présence de la protection par des macrophytes. La confrontation de brochets de 1 été avec des *Pacifastacus* de 1 été donne des résultats semblables : les brochets éliminent la plupart des écrevisses. Dans tous les cas, les quelques écrevisses survivantes ont une croissance réduite et éventuellement une maturité retardée.

L'association d'alevins de perches avec des juvéniles de *Pacifastacus* montre une survie normale des écrevisses à la fin du 1^{er} été en relation avec une ouverture buccale insuffisante des perches. Par contre les perches de 1 été éliminent les juvéniles d'écrevisses, sauf si ces derniers sont protégés par un filet. Dans ce cas, la simple vision des perches ralentit légèrement la croissance des écrevisses.

La survie de juvéniles de *Pacifastacus* associée à des sandres de 1 an est normale, elle est réduite en présence de sandres de 2 ans, avec une légère action sur la croissance des survivantes.

Ces résultats montrent que le brochet est le prédateur le plus efficace parmi les trois espèces étudiées. Pour la perche et le sandre il faut une différence de taille suffisante.

Ces résultats laissent supposer que ces poissons peuvent réduire les populations d'écrevisses allochtones. Cependant le suivi dans un étang, au cours de trois années, d'une population de *Procambarus* associée à des prédateurs abondants (brochet et perche) montre une stabilité des stocks. Malgré une consommation estimée des brochets supérieure à la biomasse estivale des adultes d'écrevisses et une extraction par piégeage au cours de l'été d'une biomasse équivalente, la stabilité du stock de *Procambarus* est à relier à sa productivité élevée et à un taux de renouvellement rapide de la biomasse pour une espèce à durée de vie courte.

Mots-clés : *Pacifastacus leniusculus*, *Procambarus clarkii*, *Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Stizostedion lucioperca*, interactions, croissance, survie, mésocosmes, enclos, étangs, Bretagne, France.

CAN RESIDENT CARNIVOROUS FISHES SLOW DOWN INTRODUCED ALIEN CRAYFISH SPREAD ?

EFFICACY OF 3 FISHES SPECIES VERSUS 2 CRAYFISH SPECIES IN EXPERIMENTAL DESIGN.

SUMMARY

Crayfish species are a potential food resource for fishes. Spatial expansion and demographic growth of large populations of *Procambarus clarkii* and *Pacifastacus leniusculus* during the last decade in French freshwaters raise the problem of relationships with fish populations, especially with carnivorous species as pike (*Esox lucius*), perch (*Perca fluviatilis*) and sander (*Stizostedion lucioperca*). Interactions between these species have been studied in experimental conditions with mesocosms, enclosures in pond and small ponds.

In mesocosm pikes of 16 to 46 cm length eat *Procambarus* throughout the year. Maximum size of ingested crayfish is correlated to pike size. Pikes from 40 to 50 cm length can swallow crayfish adults above 8 cm. Crayfish consumption is regular even if forage fish are present and if each pike can differ in its choice intensity. The level of predation is correlated to temperature, but catches by pike endure along the winter.

In pond enclosures pike young of the year (YOY) eat successfully crayfish young of the year during the first summer while they have a similar growth. Protection by shelters is inefficient, it's the same in presence of forage fish. Comparative approach in natural ponds gives the same result, even with the presence of macrophytes as refuges.

Confrontation between pike and *Pacifastacus* summerlings directly in a pond induces same results, pike reduces the most part of crayfish population. In all cases the few surviving crayfish give a reduced growth and possibly a delayed sexual maturity.

Association of perch YOY and *Pacifastacus* YOY did not affect survival rate of crayfish at the end of the first summer owing to mouth gape too small in perch. But perch summerlings reduce crayfish YOY density, except when the latter are protected by a net. In this case crayfish growth is reduced only by the vision of perch.

Occurrence of sander summerlings did not affect the survival rate of *Pacifastacus* YOY. Occurrence of two years old sander reduce both the survival and growth of crayfish.

In conclusion, observations show the pike as the most performant predator independantly of its size, while the predation effectiveness in perch and sander require a sufficient difference in size between fish and crayfish. These results allow to suppose that

carnivorous fishes can reduce alien crayfish wild stocks. However the study of a *Procambarus* population during three years in a pond with numerous predators (pike, perch) shows a population stability over the time. Despite a pike estimated annual consumption above summer biomass of crayfish adults and a removal of the same biomass by summer trapping. *Procambarus* stock stability must be correlated to the high productivity and to a fast biomass turnover as it is a species with a short life span.

Key-words : *Pacifastacus leniusculus*, *Procambarus clarkii*, *Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Stizostedion lucioperca*, interactions, growth, survival rate, mesocosms, enclosures, ponds, Brittany, France.

INTRODUCTION

Le développement important d'écrevisses introduites par l'homme dans les eaux douces françaises pose le problème de leur intégration dans les écosystèmes. Au niveau, d'une part, de leur impact sur les différents compartiments, des transformations qu'elles peuvent a priori induire, d'autre part, au niveau des capacités de résistance des écosystèmes face à ces envahisseurs.

Dans certains milieux les écrevisses sont ou peuvent devenir des éléments importants du benthos en relation avec la taille qu'elles atteignent au niveau adulte et ainsi offrir aux prédateurs potentiels un élément de choix (MOMOT, 1995). Ce d'autant plus que la polyphagie des écrevisses permet une exploitation de plusieurs niveaux trophiques, en particulier la production primaire autochtone (macrophytes, algues) ou allochtone (débris organiques, feuilles, etc.), transférant ainsi une énergie normalement inaccessible aux poissons (MOMOT, 1995 ; RABENI *et al.*, 1995). Par ailleurs la prédation des écrevisses et leur simple présence (odeur) peut perturber certains réseaux trophiques, comme par exemple réduire le broutage du périphyton par les mollusques (TURNER *et al.*, 2000).

Dans une mise au point récente DORN et MITTELBAACH (1999) soulignent le manque de données concernant les relations poissons-écrevisses. En effet, si de nombreux auteurs soulignent la présence d'écrevisses dans les contenus stomacaux de certains poissons, il y a peu d'études sur les quantités et sur les autres interactions. Ce problème se pose d'autant plus que le développement (géographique et démographique) de certaines populations d'écrevisses introduites, offre aux prédateurs locaux une nouvelle source de nourriture. Parmi ceux-ci deux espèces sont considérées comme des prédateurs réguliers par divers auteurs : le brochet (*Esox lucius*) (MANN, 1976, 1978 ; WESTMAN, 1991 ; ELVIRA *et al.*, 1996) et la perche (MANN, op. cit. ; WESTMAN, op. cit. ; SVENSSON, 1992 ; BLAKE et HART, 1993 ; HOLDICH et DOMANIEWSKI, 1995). Par contre le sandre (*Stizostedion lucioperca*) ne semble être qu'un prédateur occasionnel y compris en Amérique du Nord (DORN et MITTELBAACH, 1999) ; dans sa synthèse concernant les prédateurs européens HOGGER (1988) ne le cite pas. Pour les Percidae le rapport entre la taille de leur ouverture buccale et celle des écrevisses peut être un facteur limitant signalé chez les Centarchidae (RABENI, 1992).

La présence de poissons peut aussi influencer sur le comportement des écrevisses et sur leur rythme d'activité, en particulier au niveau alimentaire, les mâles seraient plus affectés que les femelles (STEIN et MAGNUSON, 1976 ; STEIN, 1977 ; HILL et LODGE, 1994). BLAKE et HART (1993) montrent que les relations chimiques induites par la perche ou l'anguille réduisent l'activité de *Pacifastacus*, cette réduction provoquant un ralentissement de croissance (STEIN et MAGNUSON, 1976 ; RESETARITS, 1991 ; HILL et LODGE, 1998). Les écrevisses sont en effet capable de détecter l'odeur des prédateurs et leur état de satiété, donc les risques de prédation (APPELBERG *et al.*, 1993). Dans ces conditions la structure du substrat peut avoir un rôle important dans la mesure où elle peut influencer sur la protection contre la prédation, c'est en particulier le cas de *Pacifastacus* prédatée par la perche (BLAKE et HART, 1993).

Enfin le niveau de prédation peut changer sous l'influence des interactions entre les écrevisses, une espèce allochtone telle que *O. rusticus* est moins sensible à la prédation, mais elle oblige les espèces autochtones à vivre dans des zones plus accessibles aux prédateurs (GARVEY *et al.*, 1994 ; HILL et LODGE, 1998). Autrement dit dans ce cas les poissons favorisent l'espèce en expansion qu'est *O. rusticus* (MATHER et STEIN, 1993). C'est aussi le cas de *Pacifastacus* qui augmente la prédation sélective des poissons sur *Astacus astacus* en Suède (SÖDERBÄCK, 1994).

Face à l'introduction d'espèces étrangères principalement américaines (surtout *Procambarus clarkii* et *Pacifastacus leniusculus*) en pleine expansion dans les eaux françaises, il peut paraître nécessaire de s'interroger sur les capacités de régulation par les prédateurs locaux, en particulier par des prédateurs poissons, connus pour leur capacité à consommer les écrevisses. Le plus intéressant est a priori le brochet en relation avec sa taille, sa capacité à coloniser pratiquement tous les milieux aquatiques depuis les habitats lenticules complexes (comme les marais) où il peut rencontrer *Procambarus* jusqu'aux cours d'eau où il peut rencontrer *Pacifastacus*. L'autre prédateur efficace semble être la perche, mais sa répartition est plus limitée aux milieux ouverts (lotiques et lenticules) où elle peut rencontrer toutes les écrevisses américaines. Le cas du sandre semble moins intéressant, cependant son omniprésence dans bien des milieux aquatiques, sa taille, son comportement benthique et ses activités crépusculaires, peuvent a priori en faire un bon prédateur.

Mais, dans une analyse récente, HOLDICH *et al.* (1999), s'interrogeant sur les possibilités de lutte contre les écrevisses allochtones, envisagent l'utilisation de prédateurs poissons avec un certain scepticisme.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les mesures ont été effectuées sur des sites expérimentaux du laboratoire dans l'ouest de la France en Bretagne, près de la ville de Rennes. Les animaux utilisés sont issus d'étangs sur le même site. Trois espèces de poissons (*Esox lucius*, *Perca fluviatilis*, *Stizostedion lucioperca*) et deux espèces d'écrevisses (*Procambarus clarkii* : Pc et *Pacifastacus leniusculus* : Pl) ont été confrontées à différents stades de développement, mais la majorité des expériences a été effectuée avec des jeunes de l'année. Les analyses portent, pour la plupart, sur la comparaison entre un état final (en octobre-novembre) et un état initial (mai-juin). L'état final concerne donc des « estivaux », l'état initial des alevins de poissons et des juvéniles d'écrevisses : les différentes espèces vont donc grandir ensemble au cours du 1^{er} été.

Les conditions expérimentales ont été assez diversifiées, ce qui nécessite un exposé pour chaque espèce.

Le brochet

Pour cette espèce 4 séries d'expériences ont été effectuées allant de conditions très artificialisées jusqu'aux conditions naturelles.

Expérience n° 1

Des mésocosmes de 3 x 5 m, soit environ 10 m³ d'eau (eau de ville), pour 0.6 à 0.8 m de profondeur, ont été constitués à l'aide d'une bâche en PVC recouvrant une dépression dans le sol. Sur le fond quelques branchages et plantes aquatiques (*Elodea*) servent de refuges aux écrevisses. A la surface flotte un morceau de polystyrène d'environ 1 m², pour offrir une ombre sécurisante pour un brochet qui s'installe dessous la plupart du temps. Au cours de la période fin mai à fin décembre, 7 séries de mesures ont été effectuées, une série dure 15 jours et entre deux séries aucune intervention n'est effectuée. Une série consiste à mettre en place des écrevisses calibrées et/ou des

poissons fourrages (rotengles, *Scardinius erythrophthalmus*) face à 6 brochets de différentes tailles (de 16 à 46 cm de longueur) disposés chacun dans un mésocosme. Les écrevisses sont distribuées *ad libitum*. Après 15 jours les bassins sont contrôlés (vidange partielle, passage de filet) pour récupérer les animaux restant. Les deux premières séries consistaient uniquement en une alimentation en *Pc*, les séries 3 à 6 en une association de *Pc* et de jeunes rotengles, la dernière en *Pc* seules.

Expérience n° 2

Des enclos grillagés de 2 x 2 m (mailles de 1 mm) sont disposés sur le fond d'un étang de 1 000 m², avec les bords enfoncés d'environ 10 cm dans le sol pour éviter les fuites (très rares), la hauteur d'eau varie de 0.7 à 0.9 m. Ainsi tous les enclos sont constitués par de l'eau de même composition, pompée au départ dans une rivière voisine (nitrates : 30 à 40 mg/l, orthophosphate : 0.2 à 0.7 mg/l, pH : 7.2 à 7.6). Le début des expériences commence en avril-mai par la mise en eau, des juvéniles de *Pl* sont introduits après 3 à 4 semaines, puis en juin les brochets sont introduits avec éventuellement des poissons fourrages (ables, *Leucaspisus delineatus*). Le contrôle final est effectué par vidange à l'automne.

Expérience n° 3 et 4

Dans des étangs en terre de 100 ou 250 m² remplis en avril, avec une hauteur d'eau de 0.7 à 1 m, des *Pl* sont introduites après un séjour de l'eau de l'ordre de 3 semaines. Les brochets sont introduits plus tard au début juin, le contrôle des animaux s'effectue par vidange totale à l'automne.

La perche

L'expérimentation sur ce poisson s'est effectuée en enclos dans les mêmes conditions que l'expérience n° 2 pour le brochet. Une première série a opposé des alevins à des juvéniles de *Pl*, une deuxième série a opposé des perches 1+ à des juvéniles de *Pl* soit en accès total, soit un contact simplement visuel (éventuellement chimique) par une séparation des deux espèces par un filet horizontal ne permettant pas aux perches placées au dessus de capturer les écrevisses.

Le sandre

L'expérimentation s'est déroulée en enclos comme pour les brochets (exp. n° 2). Deux classes d'âge ont été testées, d'une part des 1+ et d'autre part des 2+, les poissons ayant accès totalement aux juvéniles de *Pl*.

L'analyse des animaux porte sur le dénombrement, la mesure des longueurs totales (pointe du rostre à l'apex du telson) et la détermination du sexe pour les écrevisses, de la longueur totale des poissons et éventuellement du poids chez les deux espèces.

Les données ont été analysées à l'aide de l'ouvrage de SCHERER (1984) sur la base du test de Student ou de Fisher pour la comparaison des tailles, du test U de Wilcoxon-Mann Whitney pour la comparaison des survies. Le seuil de signification a été fixé à 5 pour cent (notation : NS = non significatif, S = significatif).

RÉSULTATS

Le brochet

Cette espèce à forte croissance et à large ouverture buccale présente a priori les caractéristiques d'un prédateur efficace. Il reste à vérifier ses capacités en fonction de la taille des écrevisses et en fonction des conditions environnementales.

Expérience n° 1 - Brochet versus Pc adultes en mésocosmes

Les premières observations montrent que les brochets consomment régulièrement des *Pc* de mai à décembre. La comparaison entre les tailles des *Pc* introduites et celles non consommées permet d'établir une première relation entre la taille du prédateur et la taille maximum de sa proie. Sur 12 observations différentes la taille maximum des *Pc*, soit T_M (cm), est reliée à L (longueur totale du brochet) par $T_M = 3.87 \text{ Log } L - 6.21$ avec $r = 0.94$ (S). Un brochet de 10 cm consomme des *Pc* de 2-3 cm au maximum, un brochet de 50 cm des écrevisses de 8-9 cm, donc des adultes reproducteurs.

La 1^{ère} période montre une consommation intense des écrevisses lorsqu'elles sont offertes seules (Figure 1). La 2^{ème} période, où des rotengles sont associés aux écrevisses, montre une baisse de la consommation d'écrevisses pour 3 brochets, 1 seul maintient son niveau de prédation (le plus petit : A). Le choix pour les rotengles est variable : les brochets A et B consomment plus de rotengles que d'écrevisses, C encore plus, alors que le plus gros (D) continue une alimentation de base sur écrevisses. L'hiver, seules des écrevisses sont offertes : la consommation se poursuit alors mais au ralenti.

Le calcul de la biomasse moyenne consommée chaque jour montre que celle-ci est en rapport avec la taille des brochets tant pour les écrevisses que pour les rotengles, avec cependant pour ces derniers une faible capture par le plus gros brochet (Figure 2). La comparaison des coefficients de variation de cette biomasse $C = 100 \sigma/Q_1$, montre l'existence de deux grands types de comportement dans la capture (Tableau I). Les brochets 18-24-36 présentent une grande variabilité dans la consommation des écrevisses au cours de l'année avec une faible variabilité sur les rotengles. Le brochet 28 a une consommation relativement stable des deux proies, quant au plus grand (46) sa consommation d'écrevisses est stable et celle de rotengles variable. Au cours des périodes de mesures (152 jours) la consommation journalière des 4 plus grands brochets peut être estimée par : $Q_1 = 0.176 L_0 - 2.037$, L_0 étant la taille initiale des brochets en cm, Q_1 en gr/J avec $r = 0.999$ (S) pour $n = 4$.

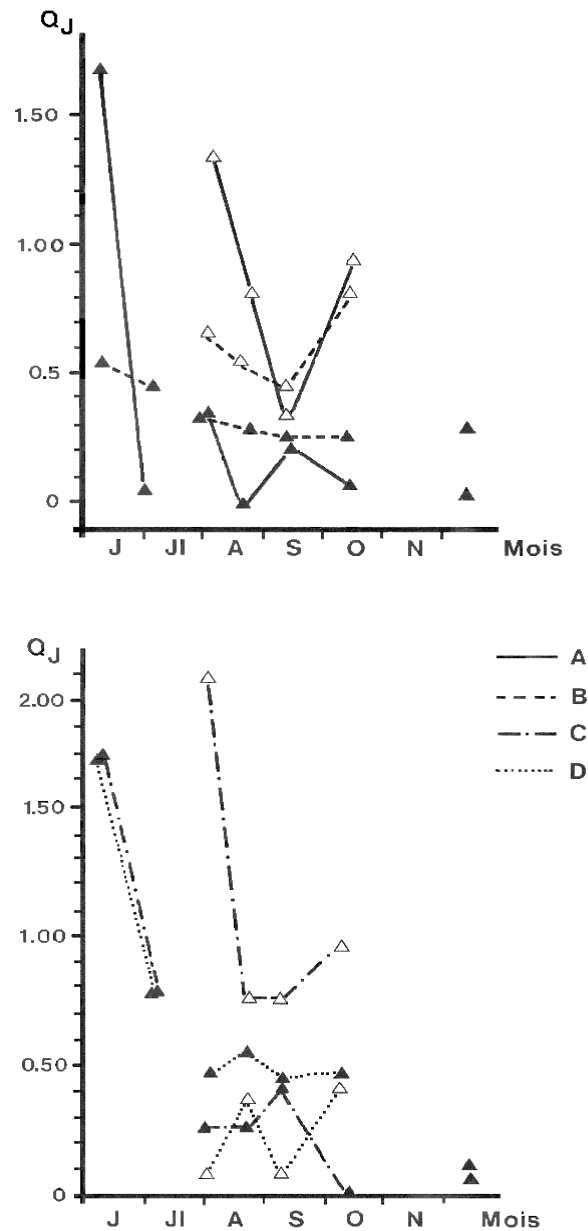


Figure 1

Nombre moyen (Q_j) d'écrevisses (*Procambarus*) et de rotengles consommés par les brochets au cours de 7 périodes d'observations de mai à décembre (les rotengles ne sont présents qu'au cours des périodes 4 à 6. Seuls les brochets les plus grands sont représentés par leur longueur totale : A = 24 cm, B = 28 cm, C = 36 cm, D = 46 cm. Les triangles noirs représentent les écrevisses, les triangles clairs les rotengles).

Figure 1

Mean number (Q_j) of crayfish (*Procambarus*) and rudd ingested by pike during 7 measure periods from May to December (rudd are not present during 4th to 6th periods. Only greatest pike are listed by their total length : A = 24 cm, B = 28 cm, C = 36 cm, D = 46 cm. Black triangles : white crayfish, clean triangles: rudd).

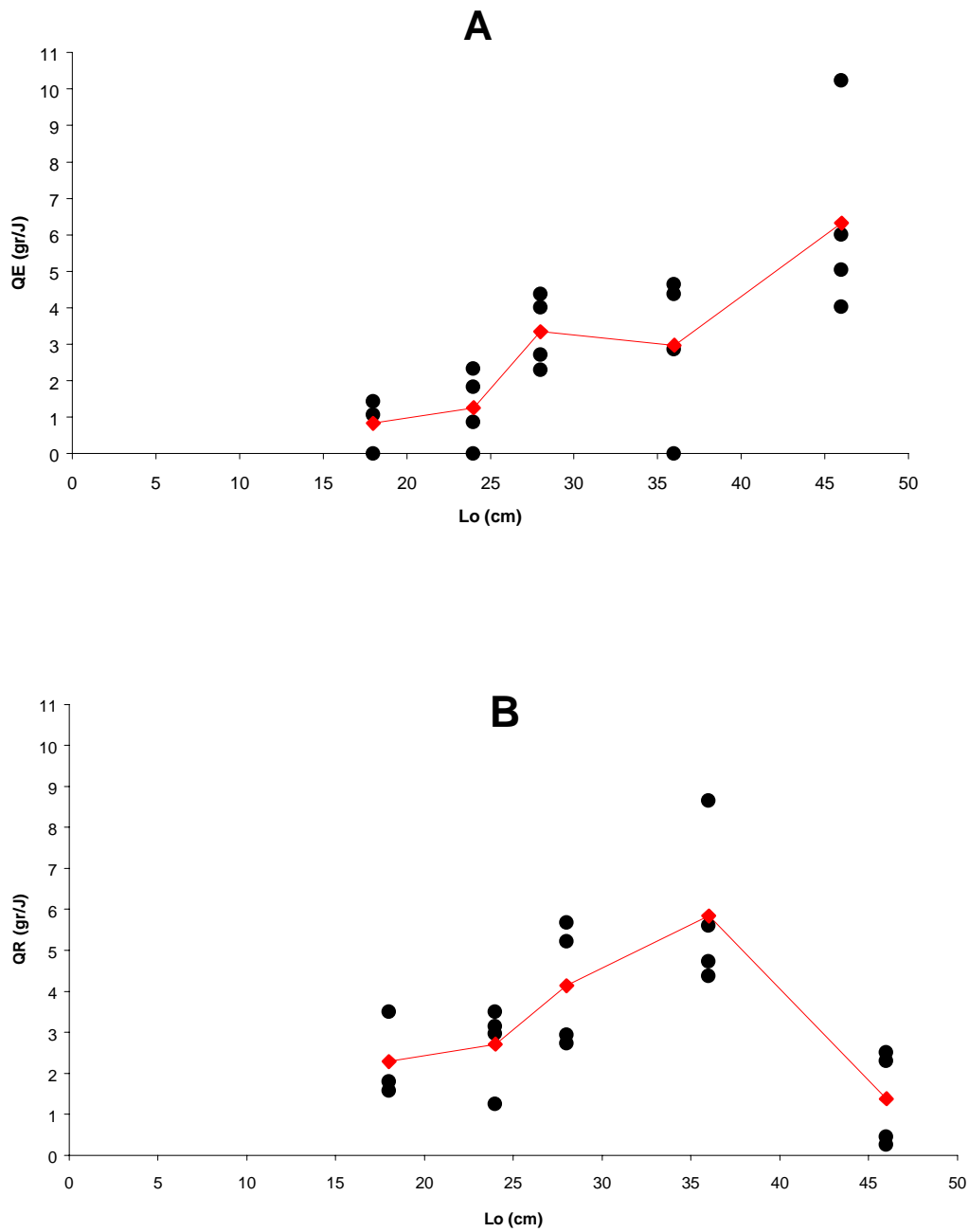


Figure 2
 Comparaison des biomasses journalières d'écrevisses *Procambarus* (Q_E) et de rotengles (Q_R) consommés par les brochetts (périodes 4 à 6 ; carrés : biomasse moyenne).

Figure 2
 Comparison between daily biomass of *Procambarus* crayfish (Q_E) and rudd (Q) ingested by pikes (periods 4th to 6th ; squares : mean biomass).

Tableau I

Biomasses journalières de *Procambarus* consommées par les brochets en fonction de leur taille initiale (Lo) (Q_1 : moyenne journalière en gr/J, σ : écart type, C : coefficient de variation).

Table I

Daily biomass of *Procambarus* ingested by pikes in relation to their initial size (Lo) (Q_1 : average daily consumption in mg/d, σ : standard deviation, C : variation coefficient).

	Lo en cm	Q1 en gr/j	σ_q	C = $100\sigma/Q_1$ en %
Ecrevisses	46	7.32	2.42	33
	36	2.98	2.17	73
	28	3.27	0.95	29
	24	1.05	0.81	77
	18	0.79	0.73	92
	Rotengles	46	1.39	1.19
36		5.75	1.59	28
28		3.54	1.27	36
24		2.68	1.00	37
18		2.33	1.12	48

L'étude de la consommation journalière spécifique, c'est à dire rapportée à la biomasse moyenne du consommateur au cours de la période d'étude, Q_2 étant alors en mg/gr/J (poids frais), montre une relative stabilité entre les brochets, même si le plus grand a tendance à moins consommer (Tableau II). Les variations interpériodes sont fortes (σ élevés) en liaison avec d'une part un choix sur rotengles de fin juillet à octobre (période 3 à 6) et d'autre part une corrélation avec la température, le coefficient de variation oscille entre 49 et 121 pour cent. Par contre la consommation moyenne de la population est stable au cours du temps à partir de juillet (période 3 à 7), le coefficient de variation oscille alors entre 33 et 85 pour cent.

Pour les 4 plus grands brochets, suivis de la fin mai à fin décembre, il est possible de calculer l'évolution temporelle de la consommation journalière d'écrevisses (q en gr/J), la dernière mesure étant effectuée à + 200 jours, soit $n = 7$ séries :

- pour Lo = 46 cm, $q = - 5.16 \text{ Log}t + 29.22$ avec $r = 0.96$ (S),
- pour Lo = 36 cm, $q = - 5.84 \text{ Log}t + 30.20$ avec $r = 0.97$ (S),
- pour Lo = 28 cm, $q = - 1.46 \text{ Log}t + 9.89$ avec $r = 0.98$ (S),
- pour Lo = 24 cm, $q = - 2.22 \text{ Log}t + 11.57$ avec $r = 0.83$ (S).

Tableau II

Variations temporelles de la consommation spécifique de *Procambarus* par 6 brochets de différentes tailles (Lo : taille initiale, B : poids initial, Q₂ : moyenne journalière en mg/g/j, σ : écart type, C : coefficient de variation).

Table II

Time variations of *Procambarus* specific consumption for 6 pikes of different sizes (Lo : initial length, B : initial weight, Q₂ : average daily consumption in mg/g/d, σ : standard deviation, C : variation coefficient).

Lo cm	B gr	Périodes							Q ₂ mg/g/J	σ mg/g/J	C %
		1 (J)	2 (Jl)	3 (Jl)	4 (A)	5 (S)	6 (O)	7 (D)			
46	826	25	11	7	12	6	5	2	9.71	7.50	77
36	404	50	23	7	11	4	0	2	14.85	17.20	114
28	189	34	32	21	23	14	12	7	20.43	10.14	49
24	147	63	7	12	0	16	10	12	17.14	20.83	121
18	68				0	16	21	26	15.75	11.26	71
16	40						6	18	12.00	8.48	70
Moyenne (mg/g/J)		43.00	18.25	11.75	11.50	12.60	9.00	11.16			
Ecart type (mg/g/J)		16.87	11.41	6.60	9.40	4.21	7.21	9.51			
C %		39	62	57	81	33	80	85			

La réduction de la consommation au cours du temps suit donc des décroissances très comparables pour les individus de taille proche (46 et 36 d'une part, 21 et 24 d'autre part). La décroissance plus rapide des plus petits est à relier avec la consommation plus forte de rotengles.

La température moyenne de l'eau a varié au cours de chaque série de mesures (respectivement : 24° - 22° - 23° - 21° - 22° - 15° - 6°C). Il est possible de relier la consommation moyenne d'écrevisses pour l'ensemble des brochets à ces variations thermiques :

$q = 0.528 e^{0.105\theta}$ q en gr/J, θ moyenne pour chaque série en degré, avec r = 0.84 (S) pour n = 7.

En se plaçant dans les conditions de stabilité thermique relative des périodes 3 à 6, il est possible d'estimer la consommation de rotengles associée à celle des écrevisses en fonction des tailles des brochets : en gr/J C = 0.187 Lo - 1.342 avec r = 0.97 (S) pour n = 5, le brochet Lo = 46 cm est exclu du calcul ne consommant pratiquement pas de

poisson. La consommation journalière de poissons est donc corrélée elle aussi à la taille des brochets.

Expérience n° 2 - Alevins de brochet versus juvéniles de PI en enclos

Chaque combinaison de facteurs est répétée 3 fois, soit au total 30 enclos avec comme densité initiale 40 juvéniles de *PI* obtenus à partir du début de leur indépendance (c'est à dire au moment de leur alimentation exogène). Certains enclos reçoivent 2 ou 4 alevins de brochet de 4 à 6 semaines (3 à 5 cm de longueur) associés ou non à des juvéniles d'ables. De même certains enclos présentent des refuges sous forme de 4 briques creuses.

La survie des écrevisses est comparable ($U > U\alpha$, NS) entre les enclos avec ou sans brique (Tableau III - Comparaison A/B). Face à 4 brochets, aucune écrevisse ne survit même avec des briques-refuges (E/F). En présence de 2 brochets, malgré une survie faible de ceux-ci (1 sur 2), quelques écrevisses survivent grâce aux abris (C/D). Par contre la comparaison A/J montre une influence négative des ables (densité : 17 - 75 - 300 pour les 3 enclos concernés) sur la survie des écrevisses ($U = U\alpha = 0$, S). En présence de poissons fourrages et d'écrevisses, la survie des brochets semble meilleure (comparaison G/H, $U = 0.5$, significatif à 7 %). L'absence de proies dans G donne une survie plus faible des brochets qu'en I où seuls les ables sont présents ($U = U\alpha = 0$, S). La comparaison E/I montre que les écrevisses ou les poissons suffisent aux brochets en donnant des survies comparables ($U > U\alpha$, NS).

Tableau III

Survie des jeunes *Pacifastacus* sous l'influence de jeunes brochets en enclos de 4 m² (No : densité initiale, Nf : densité finale ; écart type entre parenthèses).

Table III

Survival rate of *Pacifastacus* YOY under predation of pike YOY (No : initial density, Nf : final density ; standard deviation between brackets).

Série	Ecrevisses No	Brochets No	Abris	Ables	Ecrevisses Nf	Brochets Nf
A	40	0	0		18.6 (0.58)	0
B	40	0	4		19.3 (1.53)	0
C	40	2	0		0	1
D	40	2	4		5 (3.00)	1
E	40	4	0		0	2.67 (1.53)
F	40	4	4		0	2.0 (1.00)
G	0	4	0		0	0.33 (0.58)
H	40	4	0	+	0	2.33 (1.53)
I	0	4	0	+	0	1.67 (1.15)
J	40	0	0	+	8.8 (6.51)	0

Dans le cas où des écrevisses survivent, la comparaison de leur taille moyenne, au niveau des deux sexes, ne donne de différence significative ($t = 2.04$) qu'entre les femelles de A et de J (Tableau IV). Les écrevisses femelles sont plus petites en présence de poissons fourrages. La présence de brochets dans D a tendance à réduire la taille des femelles ($t = 1.90$, seuil 7 %) malgré les refuges. La comparaison des variances donne une différence significative pour les mâles entre A et B ($F = 2.28$, S). La taille des mâles est donc plus hétérogène en présence de refuges. Par contre la présence de brochets réduit cette hétérogénéité (comparaison B/D, $F = 5.19$, S). Les femelles réagissent moins, dans la mesure où généralement elles ont tendance à être plus hétérogènes que les mâles (pendant seule la différence entre sexes de A atteint le seuil de signification, $F = 2.14$).

Il faut remarquer que les brochets subissent l'influence de leur propre densité : si d est la densité par enclos et L_f la taille à la récolte, alors $L_f = - 3.44 \text{ Log}d + 21.89$ avec $r = - 0.847$ (S) pour $n = 36$. De même si la taille finale moyenne des brochets issus d'une densité initiale de 2 ($n = 6$, $L = 21.08$, $\sigma = 0.87$) est comparée à celle des brochets issus d'une densité de 4 ($n = 6$, $L = 22.08$, $\sigma = 1.13$) par un test de t ($t = 1.92$, seuil de 8 %), il semble y avoir une certaine influence d'un cannibalisme initial, puisque dans le 2^{ème} groupe les animaux sont un peu plus grands.

Tableau IV

Comparaison de la taille des écrevisses *Pacifastacus* survivantes à la fin de l'été dans des enclos de 4 m² (L_f : longueur totale moyenne en mm, σ : écart type, n : nombre d'individus).

Table IV

Size comparison of *Pacifastacus* summerlings surviving at the end of the first summer of their life in 4 sq.m. enclosures (L_f : total mean length in mm, σ : standard deviation, n : individuals number).

Série	Mâles			Femelles		
	L_f	σ	n	L_f	σ	n
A	50.18	5.87	22	51.12	8.59	34
B	52.00	8.87	22	50.61	7.64	38
D	48.50	3.89	6	45.40	6.06	9
J	48.70	5.48	10	46.24	6.69	17

Expérience n° 3 - Alevins de brochet versus juvéniles de PI en étang

Malgré l'absence d'abris artificiels au moment de la mise en eau, la structuration de l'espace devient plus complexe par la suite (en juillet) avec le développement de touffes de macrophytes (algues filamenteuses, élodées) qui permettent a priori une protection pour les écrevisses.

La survie des alevins de brochets varie de 16 à 46 % soit de 8 à 18 ind./100 m² (330 à 570 gr/100 m²). Ces densités suffisent à détruire toutes les écrevisses (Tableau V). La présence d'un seul brochet de 35 cm (soit environ 310 gr/100 m² au cours de l'été) dans l'étang n° 3 est suffisante pour détruire les écrevisses, alors que la survie est

normale (30 à 40 %) dans les témoins n° 4 et 7 sans brochet. Le développement macrophytique ne protège pas les écrevisses. Par contre la taille des rares écrevisses survivantes dans les bassins à brochets ne diffère guère de celle des témoins : une chute précoce de la densité aurait dû favoriser la croissance des survivantes.

Tableau V

Incidence de la prédation de brochets 0+ et 1+ sur la survie et la croissance des juvéniles de *Pacifastacus* au cours du 1^{er} été en étangs naturels de 100 m² (No, Lo : densité et taille initiales ; Nf, Lf : densité et taille finale, σ : écart type).

Table V

Impact of YOY and summerlings pikes predation on survival and growth of *Pacifastacus* YOY after the first summer of their life in 100 sq.m. natural ponds (No, Lo : initial density and length ; Nf, Lf : final density and length ; σ : standard deviation).

Série	Surface m ²	Brochets					Ecrevisses			
		No	Lo (cm)	Nf	Lf (cm)	σ	No	Nf	Survie %	Taille (σ) (mm)
1	100	50	5-7	8	21.06	4.37	500	2	0.4	45.52
2	100	25	5-7	10	19.03	2.31	500	1	0.2	53.00
3	100	2	28	1	35.00		500	1	0.2	52.00
4	100	0	-	-	-		500	200	40.0	M : 53.79 (7.63) F : 49.06 (8.34)
5	250	100	5-7	46	19.04	2.66	1000	1	0.1	51.00
6	250	70	5-7	18	23.47	3.84	1000	2	0.4	53.47
7	250	0	-	-	-		1000	300	30.0	M : 49.37 (8.15) F : 45.75 (9.07)

Expérience n° 4 - Brochets 1+ versus PI 1+ en étang

L'association porte sur la confrontation de 250 estivaux (1+) de *PI* ayant une taille de 40 à 50 mm à 5 brochets d'une part et 35 brochets d'autre part, ayant des tailles entre 13 et 15 cm.

La récolte des écrevisses en octobre est très faible (3 %) dans le bassin à forte densité de brochets, même si la densité finale de ceux-ci n'est que 49 % de leur densité initiale (Tableau VI). La taille des écrevisses dans l'étang à forte densité de brochets, a tendance à être plus faible. Au niveau de la maturité, 61.4 % des femelles de l'étang A avec peu de brochets ont des glandes cémentaires visibles, alors que les 6 femelles de l'étang B ne présentent pas de signe de maturation. Leur mise en élevage ne donnera aucune reproduction contrairement au premier groupe où les femelles seront grainées normalement en novembre. La présence d'une densité trop forte de brochet réduit donc la croissance et la maturation des quelques écrevisses survivantes.

Tableau VI

Incidence de la prédation de brochets 1+ sur la survie et la croissance de *Pacifastacus* 1+ au cours du 2^{ème} été en étangs naturels de 100 m² (No, Lo : densité et taille initiales ; Nf, Lf : densité et taille finales ; entre parenthèses : écart type).

Table VI

Effect of pike summerlings predation on survival and growth of *Pacifastacus* summerlings after the second summer of their life in 100 sq. m. natural ponds (No, Lo : initial density and length ; Nf, Lf : final density and length ; between brackets : standard deviation).

Série	Brochets					Ecrevisses				
	No	Lo (cm)	Nf	Survie %	Lf (cm)	No	Lo (mm)	Nf	Survie %	Lf (mm)
A	5	13-15	2	40	17-21	250	40-50	90	36	M 75.8 (6.51) F 75.9 (8.07)
B	35	13-15	17	49	13-22	250	40-52	8	3	M 72.5 (10.61) F 70.5 (5.39)

La perche

L'étude sur la perche s'est déroulée en deux étapes, d'une part en associant des juvéniles de l'année entre eux et, d'autre part en introduisant une dissymétrie entre des perches 1+ et des *PI*0+.

Expérience n° 1 - Alevins de perche versus juvéniles de *PI* en enclos

Les 50 juvéniles de *PI* sont installés 37 jours avant les alevins de perches (1.5 à 2 cm) dans les enclos avec 3 répétitions par traitement. La récolte en novembre montre une bonne survie des perches et des écrevisses (Tableau VII). La comparaison entre les enclos à perches et les enclos témoins n'indique pas de différence dans les survies des écrevisses ($U = 2 > U_{\alpha}$, NS). Ce résultat est lié à la taille finale faible des perches ($L = 5.94$ cm, $\sigma = 7.68$, $n = 36$).

Tableau VII

Incidence d'alevins de perches sur la survie et la croissance de juvéniles de *Pacifastacus* au cours du 1^{er} été en enclos de 4 m² (No : effectif initial, Nf : effectif final, Lf : taille moyenne à la récolte, σ : écart type, n : effectif mesuré ; entre parenthèses : valeurs calculées, explication dans le texte).

Table VII

Effect of perch YOY on survival and growth of *Pacifastacus* YOY during the first summer of their life in 4 sq.m. enclosures (No : initial density, Nf : final density, Lf : final average length, σ : standard deviation, n : individual numbers ; between brackets : estimated date, see explanations in text).

Série	Perches		Ecrevisses							
							Mâles			Femelles
	No	Nf	No	Nf	Lf	σ	n	Lf	σ	n
A	50	42	50	42	49.66 (49.24)	3.54	18	49.80 (48.77)	4.49	26
B	50	36	50	28	54.27 (52.95)	4.33	12	53.18 (52.53)	4.43	16
C	50	42	50	30	52.85 (52.37)	6.16	20	53.00 (51.94)	3.49	10
D	0	0	50	33	53.31 (51.50)	5.89	19	51.21 (51.19)	5.80	14
E	0	0	50	26	52.53 (53.52)	7.50	13	54.16 (53.23)	7.34	12

Au niveau de la croissance des écrevisses, la faible taille dans l'enclos A peut être liée à la forte survie. En effet une série d'enclos (n = 5), sans perche et chargés à différentes densités, montre une relation très étroite entre la survie finale et la taille des animaux. Pour les mâles $Lf = 90.43 Nf^{-0.161}$ avec $r = 0.98$ pour n = 5, pour les femelles $Lf = 90.83 Nf^{-0.104}$ avec $r = 0.98$ pour n = 5. Le rétrocalcul à partir de ces équations donne pour l'enclos A une bonne correspondance entre la valeur calculée et la valeur observée, il en est de même pour B et C. Mais ces derniers ayant des densités finales proches de D et E, il est possible de les utiliser dans des comparaisons sur l'incidence éventuelle des perches. Le test de Student appliqué entre B et D ou B et E ne donne pas de différences significatives (t = 1.05 et 0.70). Il en est de même avec C. Les perches n'influent donc pas sur la croissance des écrevisses.

Expérience n° 2 - Perches 1+ versus juvéniles de PI en enclos

Dans cette expérience la confrontation entre les perches et les écrevisses a été divisée en deux groupes : les perches les plus petites de 1+ an (6 à 7 cm) et les plus grandes (10 à 13 cm). Par ailleurs pour tester l'influence de la vision du prédateur sur les

écrevisses, des enclos sont divisés par un filet horizontal à maille de 1 cm avec les écrevisses en dessous, les perches au dessus.

La survie des écrevisses accessibles aux perches, quel que soit leur nombre ou leur taille, est nulle (Tableau VIII). Les lots sous filet ont une survie comparable aux témoins même si ceux-ci ont une survie faible par rapport aux autres années. La comparaison de l'ensemble des mâles G - H - I à celui de K - L - M, au niveau de la taille moyenne ne donne pas de différence significative ($t = 0.33$). par contre la comparaison des femelles montre que celles des enclos témoins ($L = 62.77$, $\sigma = 10.4$, $n = 9$) ont tendance à être plus grandes ($t = 1.82$, significatif à 8 %). La vision des perches au dessus des filets pourrait ralentir la croissance des femelles.

Tableau VIII

Action des perches 1+ sur les juvéniles de *Pacifastacus*. Comparaison de différentes densités, tailles et de la séparation spatiale par un filet en enclos de 4 m² (No : effectif initial, Lo : taille initiale, Nf : effectif final).

Table VIII

Effect of perch summerlings on *Pacifastacus* YOY. Comparison between various densities, sizes and spatial division by a net in 4 sq.m. enclosures (No : initial density, Lo : initial size, Nf : final density).

Série	Filet	Perches			Ecrevisses			
		No	Lo (cm)	Nf	No	Nf	Taille finale σ (mm)	
							Mâles	Femelles
A	-	10	6-7	8	40	0	-	-
B	-	10	6-7	5	40	0	-	-
C	-	10	6-7	10	40	0	-	-
D	-	4	10-13	2	40	0	-	-
E	-	4	10-13	3	40	0	-	-
F	-	4	10-13	4	40	0	-	-
G	+	4	10-13	4	40	4	66.6 (12.3)	54.8 (8.1)
H	+	4	10-13	5	40	8	62.5 (13.4)	45.0 (1.4)
I	+	4	10-13	4	40	8	56.5 (7.7)	59.5 (10.3)
K	-	0	-	-	40	9	58.0 (15.5)	67.0 (5.6)
L	-	0	-	-	40	7	53.3 (4.1)	66.6 (12.3)
M	-	0	-	-	40	6	65.1 (14.2)	57.7 (10.7)

Le sandre

De jeunes individus, de 8 à 9 cm (1+ an) d'une part et de 12 à 13 cm (2+ ans), d'autre part, ont été associés à des juvéniles de *Pi* dans des enclos selon deux densités de prédation (4 et 8 par enclos).

La survie des sandres 1+ est de 81 % avec une taille moyenne à la récolte (novembre) de 127.6 mm ($\sigma = 4.27$) la survie des sandres 2+ est plus faible (50 %) avec une taille finale de 159.5 mm ($\sigma = 15.11$).

Dans la 1^{ère} série (A - B - C - D) il n'y a pas de différence de survie entre enclos témoins et ceux avec sandres (Tableau IX). Au niveau de la croissance les plus grandes différences dans les tailles des mâles n'est pas significative ($t = 0.56$), il en est de même chez les femelles ($t = 1$). Les sandres 1+ n'influent pas sur la survie, ni sur la croissance des écrevisses.

Tableau IX

Incidence de sandres 1+ (A à D) et 2+ (E à K) sur la survie et la croissance de juvéniles de *Pacifastacus* en enclos de 4 m² (No : effectif initial, Lo : taille initiale, Nf : effectif final, Lf : taille moyenne à la récolte, σ : écart type, n : effectif mesuré, les faibles effectifs survivants de E à G et de I à K ont été regroupés pour le calcul des tailles moyennes finales).

Table IX

Effect of sander summerlings (A to D) and two years old sanders (E to K) on survival rate and growth of *Pacifastacus* YOY in 4 sq.m. enclosures (No : initial density, Lo : initial size, Nf : final density, Lf : final average length, σ : standard deviation, n : individual numbers ; small numbers of surviving crayfish in E to G and in I to K are gathered in size means).

Série	Sandres			Ecrevisses							
	No	Lo (cm)	Nf	No	Nf	Mâles			Femelles		
						Lf	σ	n	Lf	σ	n
A	8	8-9	7	40	25	52.46	6.30	13	53.27	8.28	25
B	8	8-9	6	40	32	54.33	9.52	18	51.57	5.86	14
C	0	-	-	40	33	53.31	5.89	19	51.21	5.80	14
D	0	-	-	40	26	52.53	7.50	13	54.16	7.34	12
E	4	12-13	2	40	2	54.83	4.30	6	52.75	7.27	4
F	4	12-13	2	40	3						
G	4	12-13	2	40	5						
I	0	-	-	40	9	61.07	11.28	13	62.77	10.39	9
J	0	-	-	40	7						
K	0	-	-	40	6						

La 2^{ème} série (E à K) avec des sandres plus grands montre une survie des écrevisses réduite à 45 % en présence des poissons, malgré une survie déjà faible des témoins. La différence est significative ($U = U\alpha = 0$, S). Le regroupement des tailles des survivants pour chaque traitement ne donne pas de différence entre celles des mâles ($t = 1.29$) ou celles des femelles ($t = 1.73$), en relation avec la survie générale faible et l'hétérogénéité des individus. Il existe cependant une tendance vers une taille plus faible des écrevisses en présence des sandres. Le test U appliqué à l'ensemble des mâles n'est pas significatif ($U = 27$, $U\alpha = 19$), pour les femelles la limite de 5 % est presque atteinte ($U = 6.5 > U\alpha = 6$). Les sandres suffisamment grands et associés dès le départ à des juvéniles d'écrevisses montrent globalement une action plutôt néfaste sur la survie et partiellement sur la croissance, mais bien moins forte que pour les perches de même âge.

DISCUSSION ET CONCLUSION

L'objectif de cette étude était de comparer et mesurer les potentialités d'exploitation des populations d'écrevisses allochtones par les carnassiers les plus communs des eaux douces françaises. Et ce d'autant plus que si la consommation des écrevisses par ces poissons était déjà signalée, les études sont généralement limitées à la description de contenus stomacaux. Or il est certain que la plus ancienne écrevisse introduite, *Orconectes limosus*, est devenue une proie régulièrement consommée par les prédateurs : l'observation directe d'estomacs de brochets, de perches dans des systèmes très divers, rivière de Bourgogne, de Charente, de Bretagne, étangs des Landes, etc... montre une occurrence souvent élevée de cette espèce depuis les années 60 (obs. pers., non publiées).

Aussi l'expérimentation s'est orientée vers l'analyse plus précise du comportement et des capacités de consommation du prédateur potentiellement le plus efficace, le brochet, en liaison avec son omniprésence dans de nombreux habitats. Les autres espèces telles que la perche et le sandre ont été moins étudiées. Par contre l'anguille, signalée souvent comme un prédateur efficace (SVARDSON, 1972 ; KNOEPFLER, 1979), n'a pu être utilisée, ce poisson posant quelques problèmes expérimentaux en liaison d'une part avec sa capacité de fuite et d'autre part avec un rythme d'alimentation capricieux (NEVEU, 1981).

Les résultats montrent que les brochets adultes capturent régulièrement toutes les tailles de *Pc* et cela proportionnellement à leur taille, les individus de plus de 50 cm peuvent consommer tous les stades y compris les écrevisses adultes. Les expériences montrent aussi qu'en période estivale, la distribution de poissons fourrages n'arrête pas la prédation sur les écrevisses, la majorité des individus s'installe dans un régime mixte. Certains peuvent se spécialiser plus sur l'une ou l'autre proie. En régime mixte la consommation des poissons augmente avec la taille du brochet parallèlement à celle des écrevisses. La prédation sur les écrevisses semble durer toute l'année. L'intensité de la prédation suit les lois de la bioénergétique à savoir une consommation proportionnelle à la taille et à la température en fonction des besoins métaboliques. Il est remarquable que, si l'ensemble des individus expérimentaux est considéré comme un échantillon d'une population, la consommation journalière rapportée à la biomasse de brochets (mg/gr/J) soit relativement stable de juillet à décembre, alors que l'intensité de prédation décroît pour chaque individu selon des modèles semblables, mais à pentes différentes. Ceci pourrait prédire dans la nature une prédation relativement régulière par biomasse de brochet.

Il est souvent observé que les juvéniles de poissons (ceux nés dans l'année : alevins ou estivaux) ne consomment que peu d'écrevisses, car limités par la taille de leur ouverture buccale (RABENI, 1992 ; DORN et MITTELBAACH, 1999). Or les résultats

obtenus montrent que l'association d'alevins de brochets et de juvéniles de *Pl* aboutit à la disparition de ces derniers au cours du 1^{er} été. Et cela malgré l'installation de refuges ou une complémentation par du poisson fourrage. Le comportement benthique des estivaux a été souvent négligé, or des brochets issus de fratries bien calibrées (pour éviter la dominance et le cannibalisme) peuvent grandir et atteindre des tailles normales au cours du 1^{er} été en ne consommant que des invertébrés (LE LOUARN, 2001). La présence d'écrevisses à forte densité dans les enclos ne supprime pas le cannibalisme des brochets et les effets densités dépendant. Les essais dans les conditions plus réalistes dans des étangs de 100 et 200 m² montrent que l'impact des jeunes brochets reste aussi fort sur les jeunes *Pl*, malgré un espace complexe (donc plus protecteur) lié aux macrophytes. De même la confrontation entre animaux plus âgés (brochet 1+ et *Pacifastacus* 1+) donne une survie moins drastique des écrevisses, mais, selon leur densité, les brochets peuvent réduire très fortement les subadultes et la fécondité des femelles.

Généralement il est admis que les écrevisses cherchent à se protéger des poissons en s'installant dans les substrats les plus complexes qui réduisent la prédation (MATHER et STEIN, 1993 ; HILL et LODGE, 1994) surtout au niveau des juvéniles grâce au couvert (CAPELLI et MAGNUSON, 1983). De même SAIKI et TASH (1979) montrent qu'une réduction de la végétation augmente la prédation sur des *Orconectes*. Dans le cas du brochet ce rôle de refuge protecteur des abris (briques, macrophytes) semble absent y compris en étang naturel (macrophytes).

Certaines études montrent une action indirecte des prédateurs sur le niveau d'activité des écrevisses, perturbation qui peut réduire la croissance (RESETARITS, 1991 ; HILL et LODGE, 1998). Ainsi BLAKE et HART (1993) montrent une action visuelle et chimique de la perche sur *Pacifastacus*. Les résultats obtenus vont dans ce sens dans la mesure où la tendance générale montre une réduction de la taille pour les écrevisses survivantes, réduction à mettre en corrélation avec une maturité retardée des femelles. Ces effets indirects ne concernent pas que les prédateurs, puisque dans le cas de la présence de poissons fourrages (ables) il peut y avoir aussi un impact sur la survie des écrevisses.

L'impact des perches peut être comparable à celui du brochet mais pas toujours car la taille de l'ouverture buccale peut être limitative. Ainsi les alevins de perche, dont la croissance s'effectue parallèlement à celle des juvéniles d'écrevisses, ne peuvent consommer ces derniers au cours du 1^{er} été de croissance. En effet à la fin de cette période les perches mesurent 13-14 cm, les *Pacifastacus* 4-7 cm, elles ne peuvent donc être capturées. Par contre si un avantage de taille préexiste comme entre les perches 1+ et des juvéniles d'écrevisses quittant leur mère, alors la prédation sera comparable à celle du brochet. Au cours du 1^{er} été les perches se développent en groupe avec une très bonne survie liée à leur régime omnivore, alors que le brochet pratique le cannibalisme.

Le sandre donne des résultats comparables à ceux obtenus avec la perche, mais la prédation est encore plus faible, même les sandres 2+ ne consomment que partiellement les écrevisses, malgré leur introduction à l'état de juvéniles. Ces observations peuvent expliquer que ce poisson est rarement signalé comme prédateur actif d'écrevisses. Ainsi HOGGER (1988) ne le signale pas comme prédateur en Europe, par contre DORN et MITTELBACH (1999) le signalent comme faible consommateur de *Cambarus* en Amérique du Nord. Ces résultats sont a priori étonnants : ce poisson étant plutôt benthique et crépusculaire, il devrait être un bon prédateur. Mais sa capacité réduite d'ingestion de poissons trop gros (ouverture oesophagienne trop faible) peut être une explication.

Pour conclure il est possible de s'interroger à deux niveaux sur le rôle des poissons prédateurs :

- quelle est leur capacité de régulation des populations d'écrevisses allochtones ?
Peuvent ils réduire leur densité et leur progression ?

- quel est leur impact sur la production d'écrevisses, en particulier en astaciculture d'étang ?

Il est facile de répondre à la 2^{ème} question, les résultats précédents montrent qu'il est indispensable d'éliminer tous les brochets en astaciculture. Il est possible de tolérer des associations perches-écrevisses au cours du 1^{er} été de leur croissance ou entre adultes d'écrevisses et jeunes perches. Mais globalement, si l'étang n'est pas vidangeable totalement et les populations contrôlables, il faut éviter d'associer les trois espèces de prédateurs avec les écrevisses.

La réponse à la 1^{ère} question est a priori plus complexe. Le brochet, compte tenu de son efficacité liée à sa morphologie buccale, est certainement un bon limiteur d'écrevisses quel que soit son âge. D'autant plus que même en présence de poissons fourrages il continue à consommer des écrevisses et ce toute l'année. Son autre intérêt réside dans son eurytopie et en particulier à sa capacité à vivre dans les marais où se développe *Procambarus*, contrairement aux Percidés, mais en association avec l'anguille dont la prédation est signalée comme efficace (SVARDSON, 1972).

Cependant il faut relativiser les mesures expérimentales face à la complexité des relations dans les conditions sauvages. Ainsi dans un étang de 2 500 m² avec une profondeur moyenne de 2 m, avec des rives boisées (nombreux abris dans les racines) et une zone colonisée par des nénuphars, le stock de *Procambarus* a pu être évalué au cours de trois années consécutives. En juillet de chaque année l'emploi de la méthode capture-marquage-recapture donne un stock le plus probable très stable pour les adultes reproducteurs : 1998 = 1074 ind. (28 kg), 1999 = 1036 ind. (26 kg), 2000 = 948 ind. (24 kg) ; l'extraction de la majorité des adultes (par nasses de août à octobre) a ensuite été effectuée avec pour les trois années, une récolte respectivement de 1037 ind. (26 kg), 970 ind. (24 kg), 495 ind. (12 kg). La reproduction se déroule de fin juillet à octobre, les adultes ont donc le temps d'assurer leur descendance, au moins partiellement, compte tenu de l'étalement des récoltes. La vidange de cet étang à la fin de l'été 2000 permet d'estimer le stock de poissons : 17 brochets (26.6 kg), 30 grosses perches (6 kg), 2000 perchettes 0+ et 1+ (4 kg), carpes communes (10 kg) environ 30 kg d'amour blanc et environ 50 kg de gardons, rotengles et ables.

Autrement dit les carnassiers représentent 29 % du stock avec 21 % en brochets, ce qui devrait donner un fort potentiel de prédation. En effet la taille moyenne des brochets est de 468 mm ($\sigma = 242$) ce qui est comparable au brochet de 46 cm de l'expérience n° 1 : il est donc possible d'utiliser les données concernant ce dernier pour estimer la prédation dans l'étang. Les résultats de l'expérience 1 donnent 925 gr d'écrevisses sur 150 jours (mai-décembre), donc pour le stock de l'étang 15.72 kg d'écrevisses adultes prédatées. Si ces chiffres sont globalement stables, cela représente pour l'année 37.7 kg de *Procambarus* adultes, c'est à dire plus que la biomasse estimée en juillet, sans oublier le stock éliminé à la nasse qui globalement correspond à la biomasse estimée.

La conclusion de ces observations est que malgré une forte prédation potentielle dans un espace naturel assez complexe (nombreux abris sur les rives, nénuphars, terriers des écrevisses) où le poisson fourrage est abondant, le brochet ne fait pas régresser la population de *Procambarus* malgré une prédation artificielle supplémentaire (= récolte à la nasse). Cette population est même d'une remarquable stabilité au cours des trois années. Mais il est fort probable que cette espèce d'écrevisse soit un cas particulier en liaison avec

son cycle de développement et sa croissance rapide (NEVEU, 1997). Et pour juger de l'impact réel des poissons il faudrait une approche au niveau de la productivité de la population d'écrevisses, son développement proche d'un insecte univoltin permet de prévoir un rapport P/B élevé, c'est à dire un taux de renouvellement annuel de la biomasse moyenne probablement de 3 à 5 (NEVEU *et al.*, 1979). Ce qui pourrait expliquer l'apparente contradiction des chiffres précédents concernant le niveau de la prédation. Il est possible de prédire que l'impact sur la dynamique d'une espèce à plus faible vitesse de croissance (comme *Pacifastacus*), à P/B faible (exemple *A. pallipes*, P/B annuel de 0.8, NEVEU, 1996), soit plus efficace et ce qui explique certains résultats de la littérature concernant la réduction de populations sous l'influence des poissons (SVARDSON, 1972, WESTMAN, 1991, SVENSSON, 1992) mais aussi les changements dans les densités respectives de populations d'écrevisses sympatriques si l'une est plus sensible à la prédation (GARVEY *et al.*, 1994 ; SÖDERBÄCK, 1994). Quelquefois l'écrevisse se développe malgré le prédateur pisciaire (HOLDICH et DOMANIEWSKI, 1995). Le scepticisme de HOLDICH *et al.* (1999) quant à envisager les poissons prédateurs comme moyen de lutte contre les écrevisses allochtones reste donc d'actualité.

BIBLIOGRAPHIE

- APPELBERG M., SÖDERBÄCK B., ODELSTRÖM T., 1993. Predator detection and perception of predation risk in the crayfish *Astacus astacus* L. *Nordic J. Freshw. Res.*, 68, 55-62.
- BLAKE M.A., HART J.B., 1993. The behavioural responses of juvenile signal crayfishes *Pacifastacus leniusculus* to stimuli from perch and eels. *Freshw. Biol.*, 29, 89-97.
- CAPELLI G.M., MAGNUSSON J.J., 1983. Morphoedaphic and biogeographic analysis of crayfish distribution in Wisconsin. *J. Crust. Biol.*, 3, 548-564.
- DORN N.J., MITTELBACH G.G., 1999. More than predator and prey : a review of interactions between fish and crayfish. *Vie et Milieu*, 49, 229-237.
- ELVIRA B., NICOLA G.C., ALMODOVAR A., 1996. Pike and red swamp crayfish : a new case of predator-prey relationship between aliens in Central Spain. *J. Fish. Biol.*, 48, 437-446.
- GARVEY J.E. STEIN R.A. THOMAS H.M., 1994. Assessing how fish predation and interspecific prey competition influence a crayfish assemblage. *Ecology*, 75, 532-547.
- HILL A.M., LODGE D.M., 1994. Diel changes in resource demand : competition and predation in species replacement among crayfishes. *Ecology*, 75, 2118-2126.
- HILL A.M., LODGE D.M., 1998. Replacement of resident crayfishes by an exotic crayfish : the roles of competition and predation. *Ecol. Appl.*, 9, 678-690.
- HOGGER J.B., 1988. Ecology, population biology and behaviour. In : HOLDICH D.M. and LOWERY R.S., (Eds.), *Freshwater crayfish, Biology, Management and Exploitation*, Croom Helm, London, 114-144.
- HOLDICH D.M., DOMANIEWSKI J.L.J., 1995. Studies on a mixed population of crayfish *Austropotamobius pallipes* and *Pacifastacus leniusculus* in England. *Freshwater Crayfish*, 10, 37-45.
- HOLDICH D.M., GYDEMO R., ROGERS N.D., 1999. A review of possible methods for controlling nuisance populations of alien crayfish. In : GHERARDI F. and HOLDICH D.M., (Eds.), *Crayfish in Europe as alien species*, Balkema, Rotterdam, 245-279.
- KNOEPFLER L.P., 1979. Essai d'élevage de l'écrevisse *Pontastacus leptodactylus* à l'échelle industrielle. *Freshwater crayfish*, 4, 299-304.
- LE LOUARN H., 2001. L'élevage sans poisson fourrage des brochetons estivaux. *Echo-système*, 33, 6-11.
- MANN R.H.K., 1976. Observations on the age, growth, reproduction and food of the pike (*Esox lucius*) in two rivers in Southern England. *J. Fish Biol.*, 8, 173-197.
- MANN R.H.K., 1978. Observations on the biology of the perch (*Perca fluviatilis*) in the River Stour, Dorset. *Freshwat. Biol.*, 8, 229-235.

- MATHER M., STEIN R.A., 1993. Direct and indirect effects of fish predation on the replacement of a native crayfish by an invading congener. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50, 1279-1288.
- MOMOT W.T., 1995. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems. *Rev. Fish. Sci.*, 3, 33-36.
- NEVEU A., 1981. Variations saisonnières et journalières de l'alimentation de l'anguille (*Anguilla anguilla* L.) dans des conditions naturelles. *Acta Oecologica Oecol. Applic.*, 2, 99-116.
- NEVEU A., 1996. Caractéristiques démographiques de stocks résiduels de l'écrevisse à pattes blanches, *Austropotamobius pallipes* (Astacidae) en Normandie. *Cybiurn*, 20, 75-93.
- NEVEU A., 1997. Comparaison de la croissance des différentes espèces d'écrevisses présentes en France en région Bretagne. *L'astaciculteur de France*, 51, 71-80.
- NEVEU A., LAPCHIN L., VIGNES J.L., 1979. Le macrobenthos de la basse Nivelle, petit fleuve côtier des Pyrénées Atlantiques. *Ann. Zool. Ecol. Anim.*, 11, 85-111.
- RABENI C.F., 1992. Trophic linkage between stream centrarchids and their crayfish prey. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49, 1714-1721.
- RABENI C.F., GOSSET M., Mc CLENDON D.D., 1995. Contribution of crayfish to benthic invertebrates production and trophic ecology of an Ozark stream. *Freshwater Crayfish*, 10, 163-173.
- RESETARITS W.J., 1991. Ecological interactions among predators in experimental stream communities. *Ecology*, 72, 1782-1793.
- SAIKI M.K., TASH J.C., 1979. Use of cover and dispersal to reduce predation by largemouth bass. *Amer. Fish. Soc. Spec. Publ.*, 6, 44-48.
- SCHERER B., 1984. Biostatistiques. MORIN (ed.), Boucheville, Québec, 850 p.
- SÖDERBÄCK B., 1994. Interactions among juveniles of two freshwater crayfish species and a predatory fish. *Oecologia*, 100, 229-235.
- STEIN R.A., 1977. Selective predation, optimal foraging and the predator prey interaction between fish and crayfish. *Ecology*, 58, 1237-1253.
- STEIN R.A., MAGNUSON J.J., 1976. Behavioral response of crayfish to a fish predator. *Ecology*, 7, 751-761.
- SVARDSON G., 1972. The predatory impact of the eel *Anguilla anguilla* on population of the crayfish *Astacus astacus*. *Rep. Inst. Freshw. Res. Drottningholm*, 52, 149-191.
- SVENSSON M., 1992. Predation by perch *Perca fluviatilis* L. and roach *Rutilus rutilus* L. on juvenile noble crayfish *Astacus astacus* in pond experiments. *Freshwater Crayfish*, 9, 333-344.
- TURNER A.M., BERNOT R.J., BOES C.M., 2000. Chemical cues modify species interactions : the ecological consequences of predator avoidance by freshwater snails. *Oikos*, 88, 148-158.
- WESTMAN, K., 1991. The crayfish fishery in Finland : its past, present and future. *Finn. Fish. Res.*, 12, 187-216.