

CONFRONTATION EXPÉRIMENTALE ENTRE DES POISSONS OMNIVORES AUTOCHTONES (11 ESPÈCES) ET DES ÉCREVISSSES ÉTRANGÈRES INTRODUITES (2 ESPÈCES).

A. NEVEU

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

Reçu le 17 mai 2001
Accepté le 06 août 2001

Received 17 May, 2001
Accepted 06 August, 2001

RÉSUMÉ

Les écrevisses sont une source de nourriture pour les poissons carnassiers, elles peuvent aussi faire partie du régime de certains poissons omnivores. Actuellement d'importantes populations d'écrevisses étrangères sont présentes en France, elles représentent une nouvelle source de nourriture pour les poissons locaux non prédateurs qui peuvent changer de régime. Peu de données sont présentes dans la littérature concernant l'impact des poissons omnivores sur les écrevisses, plus particulièrement sur le rôle de ces poissons vivant dans les mêmes habitats que les juvéniles.

La présente étude porte sur les relations entre 11 espèces locales de poissons omnivores et 2 espèces d'écrevisses introduites dans les eaux douces françaises (*Pacifastacus leniusculus* et plus secondairement sur *Astacus leptodactylus*). Les interactions ont été étudiées grâce à une approche expérimentale, soit en enclos de 4 m² dans un étang, soit directement dans de petits étangs de 100 m².

Les jeunes carpes (*Cyprinus carpio*) consomment la plupart des juvéniles d'écrevisse et réduisent la croissance des survivantes. De même des tanches (*Tinca tinca*) de 20 cm sont aussi efficaces, mais les très jeunes tanches ne peuvent capturer les juvéniles au cours du 1^{er} été.

Des gardons de deux étés (*Rutilus rutilus*) ont un effet modéré sur les juvéniles d'écrevisse au cours du 1^{er} été en enclos, la croissance et la survie sont faiblement réduites. Mais ces gardons en étang semblent avoir un effet positif sur ces mêmes paramètres, probablement en liaison avec une réduction des insectes prédateurs ou par un effet trophique.

Le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*) a un effet légèrement positif au cours du 1^{er} été d'association avec des juvéniles, mais des rotengles de deux étés réduisent un peu la croissance et la survie. La croissance des deux espèces est corrélée à la production primaire (surtout les algues) et la présence d'abris a un effet plus important au niveau de la compétition intraspécifique qu'interspécifique.

L'amour blanc (*Ctenopharyngodon idellus*) réduit la population de juvéniles d'écrevisses au cours de son 2^{ème} été de vie, mais par la suite il n'a plus d'action détectable, éventuellement une légère action positive sur la croissance grâce probablement aux détritux végétaux des fèces.

L'able de Heckel (*Leucaspis delineatus*) perturbe les jeunes écrevisses malgré sa petite taille, en relation avec son haut niveau d'activité. La survie, la croissance et l'hétérogénéité des tailles sont significativement réduites.

Le carassin (*Carassius carassius*) et la gambusie (*Gambusia affinis holbrooki*) n'ont pas d'effet visible sur les juvéniles. Aussi la production de poissons rouges avec des écrevisses est-elle possible.

En enclos les petits poissons prédateurs d'invertébrés des rivières tels que le goujon (*Gobio gobio*), la loche franche (*Nemacheilus barbatulus*) et le chabot (*Cottus gobio*) peuvent aussi consommer les jeunes stades d'écrevisses avec une réelle efficacité.

Tous ces résultats montrent que la carpe commune et la tanche sont des prédateurs d'écrevisses aussi efficaces que les carnassiers dans la limitation du développement des écrevisses allochtones. Pour cette raison ces poissons, et peut être aussi l'able, sont indésirables en astaciculture. Les autres espèces étudiées ne semblent pas avoir beaucoup d'influence sur les jeunes écrevisses dans les conditions de l'étude, mais il reste à vérifier sur le long terme l'incidence de faibles perturbations avec l'acquisition de nouvelles données démographiques.

Mots-clés : *Pacifastacus leniusculus*, *Astacus leptodactylus*, *Cyprinus carpio*, *Tinca tinca*, *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythrophthalmus*, *Ctenopharyngodon idellus*, *Leucaspis delineatus*, *Carassius carassius*, *Gambusia affinis holbrooki*, *Gobio gobio*, *Nemacheilus barbatulus*, *Cottus gobio*, interactions, croissance, survie, enclos, étangs, Bretagne, France.

EXPERIMENTAL CONFRONTATION BETWEEN RESIDENT OMNIVOROUS FISH (11 SPECIES) AND INTRODUCED ALIEN CRAYFISH (2 SPECIES).

SUMMARY

Crayfish are a food resource for carnivorous fishes but they can also form part of the diet of omnivorous fishes. Today numerous alien crayfish populations are present in France providing a new food resource for dietary switching by local fishes. Few data are present in literature on relations between omnivorous fishes and crayfish, especially on effects of the presence of these fishes in the same habitat as crayfish young of the year (YOY).

The present study focuses on relations between 11 omnivorous resident fish species and 2 alien crayfish species introduced into French freshwaters (*Pacifastacus leniusculus* and secondarily *Astacus leptodactylus*).

Species interactions were studied experimentally within enclosures (4 sq.m) in a pond, or directly in small ponds (100 sq.m).

Young carp (*Cyprinus carpio*) eat most YOY crayfish and reduce the growth of survivors. Tench (*Tinca tinca*) of 20 cm long are equally effective, but during the first summer young tench cannot swallow YOY crayfish.

Two summers old roach (*Rutilus rutilus*) have little effect on YOY crayfish during the first summer of their life in enclosures ; growth and survival are weakly reduced. On the

other hand these roach in a pond seem to have a positive effect, perhaps through catching predator insects or by a trophic effect.

The rudd (*Scardinius erythrocephalus*) has a weakly positive effect during the first summer, but two summer old rudd reduce growth and survival of crayfish juveniles. The growth of the two species is correlated with primary production (algae) and shelters have a stronger effect in intraspecific relations than in interspecies ones.

The grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*) during the second summer of life reduces crayfish young, after this period no effect is detected except perhaps a small positive action on crayfish growth in relation to macrophytic detritus in faeces.

The white aspe (*Leucaspilus delineatus*) disturbs crayfish in spite of its small size, through its high activity and liveliness. Crayfish survival, growth and size variability are reduced.

The crucian carp (*Carassius carassius*) and the mosquitofish (*Gambusia affinis holbrooki*) have no effect on YOY crayfish life. Thus goldfish can be raised in association with crayfish in aquaculture.

In enclosures small fish predators of lotic invertebrates like the gudgeon (*Gobio gobio*), the stone loach (*Nemacheilus barbatulus*), the sculpin (*Cottus gobio*) can also catch crayfish young with real efficacy.

These results show that the carp and the tench can be regarded with the same effectiveness as carnivorous fishes in the reduction of invading alien crayfish. For this reason the both species and perhaps also the white aspe, must be prohibited in crayfish cultures. Other species of this study have no important effect on crayfish juveniles, except perhaps some long-term demographic perturbations, which require further study.

Key-words : *Pacifastacus leniusculus*, *Astacus leptodactylus*, *Cyprinus carpio*, *Tinca tinca*, *Rutilus rutilus*, *Scardinius erythroptalmus*, *Ctenopharyngodon idellus*, *Leucaspilus delineatus*, *Carassius carassius*, *Gambusia affinis holbrooki*, *Gobio gobio*, *Nemacheilus barbatulus*, *Cottus gobio*, interactions, growth, survival rate, enclosures, ponds, Brittany, France.

INTRODUCTION

Généralement les relations entre les poissons et les écrevisses sont perçues comme des relations directes prédateur-proie, à condition que les poissons soient adaptés (en taille) à cette prédation, beaucoup plus rarement les interactions indirectes sont prises en compte. Ceci peut s'expliquer par la rareté des données sur le sujet et ce n'est pas l'analyse de la présence-absence d'écrevisses dans des estomacs qui permet de juger du degré d'interaction, même au simple niveau de la prédation. En se limitant à cet aspect, beaucoup de poissons ne figurent pas dans la liste des prédateurs d'écrevisses (entre autres parmi les cyprinidés). Généralement seuls les poissons ichtyophages sont considérés comme astacophages. C'est le cas dans la synthèse récente de DORN et MITTELBRACH (1999). De rares cyprins (carpe, tanche, barbeau, chevaine) figurent dans celle de HOGGER (1988). Cependant dans un peuplement piscicole la part des carnassiers est généralement réduite et la probabilité de rencontre des autres espèces est beaucoup plus grande. Or leurs relations aux écrevisses sont pratiquement méconnues, pourtant certaines espèces (carpes, tanches, gardons, rotengles, etc.) ont une ouverture buccale qui devient suffisante avec l'âge pour capturer au moins des juvéniles, sans oublier un comportement souvent benthique voir fouisseur, critères qui a priori devraient les inciter à prédater les écrevisses. C'est le cas de la carpe qui est parfois citée comme

prédatrice (Mc CRIMMON, 1968 ; ERENCIN et KÖKSAL, 1977), c'est le cas aussi de la tanche (SPITZY, 1973) du chevaie (MANN, 1976 ; KOSSAKOWSKI, 1979), ce dernier peut même consommer à partir d'une certaine taille pratiquement uniquement des *Orconectes limosus* dans certaines rivières (obs. pers.). Le gardon est rarement signalé sauf au niveau de la prédation des juvéniles par SVENSSON (1993) et comme consommateur occasionnel d'*Orconectes limosus* par JESTIN (1979) pour les plus gros individus. Parmi les petites espèces, le chabot est signalé comme prédateur par GREEN (1975). Il est étonnant que le goujon, la loche ou d'autres espèces plus lenticules (rotengle, brème, etc.) ne soient pas mentionnées. Surtout au niveau de la prédation des juvéniles qui compte tenu de leur taille et de leur inexpérience (sélection des odeurs de prédateurs) sont plus sensibles (STEIN et MAGNUSON, 1976).

En dehors d'une prédation directe, d'autres pressions peuvent se faire sentir au niveau populationnel. En effet de nombreuses expériences montrent que les écrevisses sont sensibles à la simple présence de prédateurs (STEIN et MAGNUSON, 1976 ; STEIN, 1977 ; APPELBERG *et al.*, 1993 ; BLAKE et HART, 1993 ; HILL et LODGE, 1999) et peuvent ralentir leurs activités, entre autres trophiques, ce qui se répercute sur leur croissance. Il est difficile de savoir si les écrevisses réagissent aussi aux poissons non prédateurs. Ainsi BLAKE *et al.* (1994) montrent un effet des ables (*Leucaspius delineatus*) sur *A. astacus* lié à l'agitation permanente de ce petit poisson. De même APPELBERG *et al.* (1993) signalent que le gardon n'est pas détecté comme dangereux par *A. astacus*, mais ses mouvements peuvent inciter les écrevisses à se cacher plus. Il est donc possible d'envisager que les activités des poissons non prédateurs perturbent celles des écrevisses et indirectement leur croissance. Sans oublier qu'en présence de petites espèces benthiques il peut se développer une compétition dans l'occupation de l'espace, au niveau des refuges (GUAN et WILES, 1997). Cette compétition peut aussi devenir alimentaire dans la mesure où les écrevisses consomment souvent plus de benthos que les poissons (RABENI, 1992 ; MOMOT, 1995).

Dans le cadre de l'envahissement de nombreux systèmes aquatiques par plusieurs espèces d'écrevisses allochtones, il est possible de s'interroger sur leur rôle dans le fonctionnement des écosystèmes surtout au niveau des relations avec tous les poissons présents. Si les poissons carnassiers peuvent être considérés a priori comme un moyen pour limiter leur développement (NEVEU, 2001), l'action des poissons omnivores reste floue. L'abondance de certaines de ces espèces eurytopes et euryphages permet un contact très rapide avec les envahisseurs. Il reste à savoir si ces espèces sont capables de changer leur régime (« switching ») vers ces nouvelles proies qui pourraient leur apporter un fort flux énergétique en rapport avec leur forte taille comparativement au reste du benthos.

Dans ce but une série d'expérimentations a été menée avec différentes espèces disponibles sur place à savoir :

→ les poissons eurytopes et polyphages

* les grosses espèces benthiques :

- la carpe commune (*Cyprinus carpio*)
- la tanche (*Tinca tinca*)

* les espèces moyennes benthopélagiques :

- le gardon (*Rutilus rutilus*)
- le rotengle (*Scardinius erythrophthalmus*)

→ les poissons des eaux stagnantes

- * les grosses espèces herbivores :
 - l'amour blanc (*Ctenopharyngodon idellus*)
- * les tailles moyennes polyphages :
 - le carassin (*Carassius carassius*)
- * les petites espèces polyphages :
 - l'able (*Leucaspis delineatus*)
 - la gambusie (*Gambusia affinis holbrooki*)

→ les petites espèces lotiques, benthiques et polyphages

- le goujon (*Gobio gobio*)
- la loche franche (*Nemacheilus barbatulus*)
- le chabot (*Cottus gobio*)

Ces poissons ont été confrontés à 2 espèces d'écrevisses introduites :

- * une américaine :
 - l'écrevisse californienne (*Pacifastacus leniusculus*)
- * une européenne :
 - l'écrevisse à pattes grêles (*Astacus leptodactylus*)

Les approches sont concentrées sur le rôle de ces poissons sur le stade juvénile des écrevisses et au cours du 1^{er} été de leur vie. L'objectif est de déterminer à quelle taille minimale les poissons ont une influence détectable.

Un autre aspect doit être considéré, à savoir dans quelle mesure la production de ces poissons peut être compatible avec celle des écrevisses et en particulier avec *A. leptodactylus* en étangs.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les mesures ont été effectuées sur des sites expérimentaux du laboratoire près de la ville de Rennes. Les animaux utilisés sont issus du même site à partir de population en étangs tant pour les poissons que pour les écrevisses. Les analyses portent sur la comparaison d'un état initial (mai-juin) à un état final au moment de la récolte (octobre-novembre). Dans le cas des jeunes de l'année l'état final concerne donc des « estivaux », l'état initial des alevins de poissons et des juvéniles d'écrevisses lorsqu'ils quittent les femelles.

La majorité des expériences a été conduite avec l'espèce américaine *Pacifastacus leniusculus* (Pl), quelques unes avec l'espèce européenne *A. leptodactylus* (Al). Les expériences se sont déroulées dans des enclos de 4 m² (grillage plastique à mailles de 1 mm) disposés dans des étangs de 1 000 m² avec la base enfoncée dans le sol pour éviter les fuites. Ceci permet d'avoir des conditions de milieu (physicochimie de l'eau) très proches entre les différentes combinaisons. Quelques expériences ont été conduites directement dans des petits étangs de 100 m² en terre.

Généralement la mise en eau des étangs s'est effectuée au cours du mois d'avril, les écrevisses étaient installées 3 à 4 semaines après et les poissons en juin. Les enclos ont été entretenus, en particulier les algues et macrophytes ont été enlevés, sauf exceptionnellement pour étudier leur influence.

Les différentes conditions expérimentales ayant varié selon les espèces, les points caractéristiques sont exposés au début de chaque résultat, comme par exemple la mise en place de briques creuses comme abris.

L'ensemble des animaux a été mesuré, éventuellement pesé à la récolte. Après dénombrement des effectifs, sexage des écrevisses, les longueurs totales ont été mesurées (de la pointe du rostre à l'apex du telson pour les écrevisses ; du museau à la pointe de la queue pour les poissons).

Les données ont été analysées à l'aide de l'ouvrage de SCHERRER (1984) sur la base du test de Student ou de Fisher pour les comparaisons sur les tailles, du test U de Wilcoxon-MannWhitney ou éventuellement du chi-carré pour la comparaison des densités. Le seuil de signification a été fixé à 5 pour cent (rédaction : NS pour non significatif, S pour significatif).

RÉSULTATS

Les espèces de poisson eurytopes et polyphages

Les grosses espèces benthiques

Ce sont des espèces a priori les plus dangereuses pour les écrevisses en relation avec une ouverture buccale suffisante, des mœurs benthiques, un comportement souvent fouisseur et des habitudes polyphages qui permettent une adaptation rapide aux opportunités alimentaires.

La carpe

La plus grosse des espèces, à forte capacité de fouissage et très benthique, la plus capable de capturer des écrevisses. L'observation directe en bassin montre sans ambiguïté cette capture d'écrevisses (petites et moyennes). Aussi le problème le plus intéressant est de savoir si même les individus de l'année sont capables d'interférer sur les jeunes écrevisses.

Dans des enclos de 4 m² des carpes 0+ de 5-6 cm sont associées à 40 juvéniles de *PI* selon plusieurs densités, plusieurs répétitions.

La survie de ces poissons est de 70 à 80 pour cent selon la densité initiale (Tableau I). Cette survie progresse avec la densité, alors que la taille finale (L_f) régresse : $L_f = 19.92 - 3.99 \text{ LogNC}_f$ avec $r = - 0.79$ (S) pour $n = 41$, NC_f étant le nombre de carpes récolté. Les résultats sur les écrevisses montrent une réduction très nette de la densité à la fin de l'été dans les enclos avec des carpes. Un test U montre que la survie dans A diffère de celle dans B ($U = U\alpha = 4$), B ne diffère pas de C mais est supérieure à D ($U < U\alpha = 1.6$) et C est semblable à D. Le nombre d'écrevisses survivantes (NE_f) est proportionnel à la densité finale des carpes : $\text{NE}_f = 19.04 - 3.62\text{NC}_f$ avec $r = - 0.82$ (S) pour $n = 20$.

Tableau I

Action de jeunes carpes communes sur des juvéniles de *Pacifastacus* en enclos de 4 m² (r : nombre de répétitions ; NC_o, NC_f : nombre initial et final des carpes, σ_c : écart type sur NC_f ; NE_o, NE_f : nombre initial et final des écrevisses, σ_e : écart-type sur NE_f ; m₁, m₂ : tailles moyennes des écrevisses à la récolte, σ_1 , σ_2 : écart-types, n₁, n₂ : nombre d'individus mesurés).

Table I

Effect of carp juveniles on *Pacifastacus* YOY in 4 sq.m. pond enclosures (r : replicate number ; NC_o, NC_f : initial and final carp density, σ_c : NC_f standard deviation ; NE_o, NE_f : initial and final crayfish density, σ_e : NE_f standard deviation ; m₁, m₂ : crayfish final mean lengths, σ_1 , σ_2 : length standard deviations ; n₁, n₂ : crayfish numbers).

Ref	r	Carpes			Ecrevisses								
		NC _o	NC _f	σ_c	NE _o	NE _f	σ_e	Mâles			Femelles		
								m ₁	σ_1	n ₁	m ₂	σ_2	n ₂
A	6	0	0	0	40	21.0	5.10	53.85	8.97	54	54.82	7.90	72
B	5	2	1.4	0.54	40	12.0	5.20	46.25	6.61	32	44.07	6.83	28
C	6	4	3.0	0.90	40	6.6	7.64	46.33	6.10	21	45.22	7.95	18
D	3	6	5.3	1.15	40	3.3	3.06	41.33	8.04	6	39.50	6.45	4

La croissance des écrevisses mâles est meilleure dans le témoin A qu'en présence de 2 carpes (t = 4.16, S), de 4 carpes (t = 3.53, S) ou de 6 carpes (t = 3.27, S). Il en est de même des femelles (A/B, t = 6.33 ; A/C, t = 4.60 ; A/D, t = 3.80 ; S).

L'action conjointe sur la survie et la croissance peut se traduire au niveau de la biomasse récoltée d'écrevisses (BEf, g/enclos) $BEf = 128.81e^{-0.664NCf}$ avec r = - 0.806 pour n = 20, cette biomasse étant reliée à celle des carpes récoltées (BCf) par $BEf = 142.75 - 0.56BCf$ avec r = - 0.848 pour n = 20.

La tanche

Le comportement benthique et fouisseur de cette espèce se rapproche de celui de la carpe, ceci en fait un prédateur potentiel des écrevisses.

Dans des enclos de 4 m² des tanches de 4 cm (1+) d'une part, des tanches de 20 cm (3+) d'autre part, sont mises en association avec 50 juvéniles de *PI* (Tableau II).

L'enclos avec 1 tanche de 20 cm en permanence n'a plus d'écrevisses à la récolte, celui où le même type de poisson a séjourné seulement un mois au début (juillet) présente une survie réduite à 24 % contre 56 et 70 % pour les témoins. L'enclos avec des tanches 1+ (E4) donne une survie comparable aux témoins (56 %). Les tanches de 20 cm ont une taille suffisante pour éliminer toutes les écrevisses au cours de l'été ; au cours du 1^{er} mois elle élimine les trois quarts du stock. Les tanches 1+ qui atteignent 10 à 12 cm à la fin de l'été n'ont pas capturé les écrevisses qui atteignent alors 4-5 cm.

Tableau II

Action de jeunes tanches de différentes tailles sur les juvéniles de *Pacifastacus* en enclos de 4 m² (N_o, L_o : densité et taille initiales ; N_f, L_f : densité et taille finales ; D : durée de l'expérience en mois ; m₁, m₂ : tailles moyennes des écrevisses à la récolte, σ_1 , σ_2 : écart types, n₁, n₂ : nombre d'individus mesurés).

Table II

Effect of tench juveniles of different sizes on *Pacifastacus* YOY in 4 sq.m. pound enclosures (N_o, L_o : initial density and size ; N_f, L_f : final density and size ; D : experimental period in months ; m₁, m₂ : crayfish final mean lengths, σ_1 , σ_2 : length standard deviation, n₁, n₂ : crayfish numbers).

Ref	Tanches					Ecrevisses							
	N _o	L _o (cm)	D (mois)	N _f	L _f (cm)	N _o	N _f	Mâles			Femelles		
								m ₁ (mm)	σ_1 (mm)	n ₁	m ₂ (mm)	σ_2 (mm)	n ₂
F3	1	20	4	1	22	50	0						
F4	1	20	1	1	25	50	12	47.20	8.42	4	36.13	8.18	8
E4	22	4	4	19	10-12	50	28	46.79	8.88	14	42.93	9.81	14
D3	-	-	4	-	-	50	35	47.10	3.53	19	44.90	5.30	16
C3	-	-	4	-	-	50	28	44.91	6.85	16	42.60	8.14	12

Les mâles d'écrevisses ne présentent pas de différence dans les tailles, par contre les femelles de F4 diffèrent de D3 ($t = 2.75$, corrigé pour variances inégales, $t\alpha = 2.23$, S). Les femelles survivantes à la tanche de 20 cm laissée seulement 1 mois sont donc plus petites que celle d'un des témoins, mais la différence n'est pas significative pour l'autre. Il ne s'agit donc que d'une tendance.

Les espèces moyennes benthopélagiques

Il s'agit du gardon et du rotengle donc la taille reste modérée et qui exploitent le zooplancton, le benthos et quelques plantes (algues filamenteuses). Ces poissons éclectiques dans leur choix ne sont pas des carnassiers, il ne doivent pas a priori être très néfastes pour les écrevisses. Il reste à le vérifier avec le stade le plus sensible : les juvéniles de l'année.

Le gardon

Expérience n° 1

Dans une 1^{ère} expérience des gardons de 103 mm ($\sigma = 8.5$) associés à des juvéniles de *Pl* à diverses densité sont placés dans des enclos de 4 m², certains ayant des abris pour les écrevisses sous la forme de 4 briques creuses (Tableau III).

Tableau III

Survie des juvéniles de *Pacifastacus* en présence de gardons selon différentes densités et en présence ou non d'abris (r = nombre de répétitions ; N_0 , N_f : densités initiales et finales).

Table III

Survival rate of YOY *Pacifastacus* associated with roach in various densities and with or without shelters (r = replicate numbers ; N_0 , N_f : initial and final density).

Lot	Briques	r	Etat initial (par enclos)		Etat final (par lot)			
			Gardons N_0	Ecrevisses N_0	Gardons N_f	Ecrevisses		
						Mâles N_f	Femelles N_f	Survie totale %
1	0	3	0	20	-	13	21	57
2	4	3	0	20	-	18	27	75
3	4	3	0	80	-	78	54	55
4	4	3	5	80	11	53	56	45
5	4	3	10	80	28	59	45	43
6	0	3	10	80	28	45	50	40

La survie des gardons varie de 73.3 à 93.3 % selon les enclos avec une taille moyenne de 139.8 mm ($\sigma = 8.23$, $n = 11$) pour le lot 4, de 127.5 mm ($\sigma = 7.04$, $n = 29$) pour le lot 5 et de 129.5 mm ($\sigma = 8.23$, $n = 28$) pour le lot 6. La comparaison de leurs tailles par un test de Student montre que le lot 4 diffère de 5 ($t = 4.54$, S) et de 6 ($t = 3.53$, S), par contre les lots 5 et 6 sont semblables ($t = 0.83$). Les gardons des lots 5 et 6 ont une croissance plus faible.

La survie des écrevisses ne présente pas de différence à l'intérieur de chaque lot quelle que soit la position spatiale (χ^2 entre 0.2 et 1.6, inférieurs à $\chi^2_{0.05} = 5.99$). Un test du χ^2 sur l'ensemble des résultats montre qu'il existe des différences entre lots ($\chi^2 = 43.74$, supérieur à $\chi^2_{0.05} = 27.59$) par contre il n'existe pas de différence globale entre les sexes ($U = 17.5 > U\alpha = 9$).

L'examen détaillé montre que le lot 1 tend à avoir une survie inférieure ($U = 1$, $p = 0.10$), c'est à dire que la présence de briques semble améliorer la survie. Le 3 tend à différer du 4 ($U = 1$, $p = 0.10$) et il diffère du 5 ($U = U\alpha = 0$) et du 6 ($U = U\alpha = 0$). La survie sans gardon est donc meilleure, mais la survie est comparable quel que soit le nombre de poissons (4 semblable à 5 ou 6, $U > U\alpha$). De même 5 et 6 ne diffèrent pas, les briques n'améliorent pas la survie sous pression de gardons. Enfin 2 diffère de 3 ($U = U\alpha = 0$). La survie à très faible densité d'écrevisses (20) est meilleure qu'à forte densité même avec des briques.

A faible densité la croissance des mâles est plus élevée que celles des femelles, à forte densité les différences sont rarement significatives (Tableau IV). Un test F sur les

variances ne donne pas de différences entre l'hétérogénéité des tailles dans chaque sexe (seules les femelles du 2 sont plus hétérogènes, ($F = 2.65 > 2.20$) en relation probable avec la présence de briques.

Tableau IV

Incidence de différentes densités de gardons sur la croissance et la production des juvéniles de *Pacifastacus* au cours du 1^{er} été en enclos de 4 m² (m_1, m_2 : tailles moyennes des écrevisses à la récolte, σ_1, σ_2 : écart-types, n_1, n_2 : nombre d'individus ; m_3 : biomasse moyenne par enclos, σ_3 : écart type sur la biomasse).

Table IV

Effect of various densities of roach on survival rate and production of YOY *Pacifastacus* during the first summer of life in 4 sq.m. enclosures (m_1, m_2 : crayfish final mean lengths, σ_1, σ_2 : standard deviations, n_1, n_2 : crayfish numbers ; m_3 : mean biomass in each enclosure, σ_3 : biomass standard deviation).

Lot		1	2	3	4	5	6
Gardons	N_0	0	0	0	5	10	10
Ecrevisses	N_0	20	20	80	80	80	80
Briques	N	0	4	4	4	4	0
Mâles Ecrevisses	n_1	13	18	78	53	59	45
	m_1	66.91	59.56	51.63	49.77	49.91	47.24
	σ_1	6.67	5.67	7.08	6.48	7.04	7.00
Femelles Ecrevisses	n_2	21	27	54	56	45	50
	m_2	55.52	53.63	50.92	46.52	48.69	47.36
	σ_2	6.59	9.23	7.00	7.77	7.32	6.93
Test t		4.88	2.43	0.57	2.36	0.86	0.08
Mâles > Femelles		+	+	0	+	0	0
Biomasse des Ecrevisses par enclos (g)	m_3	84.73	104.90	226.40	145.17	156.53	127.13
	σ_3	7.34	5.55	41.74	24.30	29.58	25.41
	(par m ²)	(21.20)	(26.20)	(56.60)	(36.20)	(39.10)	(31.70)

Compte tenu de ces différences de croissance il faut traiter les sexes séparément. Pour les mâles le lot 1 présente une meilleure croissance que le 2 ($t = 3.30, S$) en raison de la présence d'abris. Le lot 2 présente une croissance supérieure à celle du 3 ($t = 4.47, S$) en liaison avec la plus forte densité de ce dernier. Le lot 3 présente une croissance supérieure au 6 ($t = 3.32, S$), par contre il ne diffère pas ni de 4 ni de 5. Il y a donc peu

d'influence des gardons qu'ils soient 5 ou 10 par enclos lorsque des abris sont présents. La croissance dans le lot 5 est supérieure à celle de 6 ($t = 1.92 > t\alpha = 1.66$), ce qui laisse supposer qu'en présence de 10 gardons les abris ont un rôle protecteur. Pour les femelles la croissance est la même pour les lots 1 et 2 ($t = 0.79$, NS) de même qu'entre 2 et 3 ($t = 1.47$, NS) ce qui peut être lié à l'hétérogénéité des tailles en 2. Par contre la croissance dans le lot 3 est supérieure à celle du 4 ($t = 3.11$, S), à celle du 6 ($t = 2.60$, S), mais 4 ne diffère pas de 6 ($t = 1.43$, NS). Les femelles semblent donc moins sensibles aux changements de densité et aux abris, par contre elles sont plus sensibles à la présence de 5 gardons (malgré les abris). Les deux sexes étant sensibles à 10 gardons sur sol nu.

La biomasse d'écrevisses du lot 2 est plus grande que celle de 1 ($t = 3.79$, S), la présence de caches à faible densité augmente la production. La biomasse de 3 est plus élevée que celle de 2 ($t = 4.92$, S) en raison d'une charge initiale plus importante. La biomasse de 3 est aussi supérieure à celle de 4 ($t = 2.91$, S) : la présence de gardons réduit la production. Mais 3 diffère peu de 5 ($t = 2.36$, $p = 0.08$) mais significativement de 6 ($t = 2.52$, S). Autrement dit en présence de caches la présence de gardons se fait sentir dès 5 ind/enclos, l'augmentation à 10 gardons ne change rien, de même qu'à ce niveau la présence d'abris donne une biomasse supérieure, mais la différence 5/6 n'est pas significative ($t = 1.31$, NS).

Expérience n° 2

Dans des étangs de 100 m² deux charges de juvéniles de *Pi* sont associées ou non avec 50 gardons de même taille que précédemment. A la récolte les gardons présentent une survie de 100 % pour une taille moyenne de 138.5 mm ($\sigma = 7.58$) dans l'étang A, une survie de 90 % et une taille moyenne de 149.2 mm ($\sigma = 5.70$) pour l'étang B (Tableau V).

Tableau V

Incidence des gardons sur la survie, la croissance et la production de *Pacifastacus* au cours du 1^{er} été dans des étangs de 100 m² (N_o , N_f : densité initiale et finale ; m_1 , m_2 : tailles moyennes des écrevisses, σ_1 , σ_2 : écart types, n_1 , n_2 : nombre mesurés ; B : biomasse en g, \hat{p} : poids individuel moyen en g).

Table V

Effect of roach on survival rate, growth and production of *Pacifastacus* along the first summer of life in 100 sq.m. ponds (N_o , N_f : initial and final density ; m_1 , m_2 : crayfish mean length, σ_1 , σ_2 : standard deviations, n_1 , n_2 : crayfish numbers, B : production in g, \hat{p} : crayfish mean weight in g).

Ref	Gardons		Ecrevisses										
	N_o	N_f	N_o	N_f	Survie %	Tailles moyennes (mm)						B g	\hat{p} g
						Mâles			Femelles				
						m_1	σ_1	n_1	m_2	σ_2	n_2		
A	50	50	500	174	35	55.52	8.71	60	52.31	9.45	91	1 062	6.09
B	50	45	1 000	533	53	53.11	7.39	45	51.47	8.62	49	3 023	5.67
C	0	0	500	86	17	56.51	7.34	41	55.51	9.94	45	599	6.97
D	0	0	1 000	181	18	49.69	7.57	80	48.21	7.24	102	792	4.38

La survie des écrevisses est meilleure dans les étangs A et B avec des gardons quelle que soit la densité initiale, par contre la survie est plus forte en B qu'en A alors que les survies dans les étangs témoins B et C sont très proches malgré des densités de départ différentes.

La taille des mâles dans A est comparable à celle dans B ($t = 1.49$, NS) et dans C ($t = 0.49$, NS), elle diffère dans D ($t = 4.22$, S). La taille des mâles dans B diffère de celle dans C ($t = 2.13$, S) et dans D ($t = 2.44$, S), celle dans C diffère de celle dans D ($t = 4.73$, S). En présence de gardons et à densité finale comparable (A/D) ou non (B/D) la croissance est meilleure. La densité finale faible en C donne une croissance améliorée par rapport à D et même par rapport à B, où l'effet densité est plus fort que l'effet gardon. Pour les femelles, A est semblable à B ($t = 0.51$, NS) et C ($t = 1.82$, NS), mais diffère de D ($t = 3.40$, S). De même les tailles dans B diffèrent de C ($t = 2.11$, S) et de D ($t = 2.42$, S). Celles de C diffèrent de celles de D ($t = 5.00$, S). La plupart des différences sont comparables à celles des mâles. Globalement les femelles ont tendance à avoir des tailles plus hétérogènes que les mâles, ceci est très marqué dans les étangs C ($F = 1.83 > F\alpha = 1.73$) et B ($F = 1.88 > F\alpha = 1.50$).

Le rotengle

Expérience n° 1

Des alevins de rotengle ($n_0 = 50$) sont associés dans des enclos à 40 juvéniles de *PI*; La survie des rotengles à la fin du 1^{er} été est très bonne (97.3 %) et la taille moyenne de 56.2 mm ($\sigma = 4.26$) (Tableau VI).

Tableau VI

Incidence d'alevins de rotengles sur des juvéniles de *Pacifastacus* au cours du 1^{er} été en enclos de 4 m² (même légende que Tableau V).

Table VI

Effects of rudd larvae on YOY *Pacifastacus* along the first summer of life in 4 sq.m. (same captions as Table V).

Ref	Rotengles		Ecrevisses							
	N ₀	N _f	N ₀	N _f	Tailles moyennes (mm)					
					Mâles			Femelles		
					m ₁	σ_1	n ₁	m ₂	σ_2	n ₂
B3	50	50	40	26	57.30	8.41	14	50.33	9.35	12
E2	50	50	40	22	57.08	7.17	12	48.70	6.90	10
E3	50	46	40	20	56.77	7.63	9	48.18	8.31	11
B1	0	0	40	19	57.30	7.50	10	49.78	9.09	9
C2	0	0	40	14	53.00	8.03	7	47.00	6.63	7
D3	0	0	40	15	51.43	9.93	8	41.33	6.98	7

Sur l'ensemble des enclos la survie des écrevisses est meilleure en présence de rotengles (56.7 %) qu'en leur absence (40 %) ($U = U\alpha = 0$).

La taille des mâles pour les enclos à rotengles ($m_1 = 57.07$ mm, $\sigma_1 = 7.60$, $n_1 = 35$) ne diffère pas de celles des témoins ($m_2 = 49.12$ mm, $\sigma_2 = 8.10$, $n_2 = 25$, $t = 1.36$, NS). Il en est de même des femelles ($m_1 = 49.12$ mm, $\sigma_1 = 8.10$, $n_1 = 33$; $m_2 = 46.26$ mm, $\sigma_2 = 7.64$, $n_2 = 23$, avec $t = 1.28$ NS). La tendance reste dans le même sens pour les deux sexes : une taille un peu plus forte avec les rotengles malgré une densité plus forte des écrevisses. Il n'y a pas de différence de tailles interenclos pour les traitements avec ou sans rotengles.

Expérience n° 2

Devant cet effet plutôt positif des rotengles au cours du 1^{er} été une 2^{ème} série d'enclos a été chargée avec des rotengles 1+ (25/enclos) associés à 50 juvéniles de *Pl*. Ces rotengles passent de 3-4 cm au début du 2^{ème} été à 7-9 cm à l'automne. Différents facteurs ont été étudiés : rôle des abris (tôles d'éverite), apport de zooplancton (40-50 cm³/semaine/enclos de juillet à août), apport de granulés à poisson (30 % de protéines, flottant, 30 à 40 cm³/semaine/enclos de juillet à août), couverture des enclos par des bâches en plastique noir pour réduire fortement l'éclairement, donc la production primaire.

La survie du lot témoin A est supérieure à celle de E, l'absence de lumière réduit la densité des écrevisses, et à celle de I, la présence de rotengles 1+ et la distribution de granulés est néfaste (Tableaux VIIA et VIIB). La survie de D a tendance à être inférieure à A mais reste meilleure qu'en présence de poissons (I) (effet cumulatif de deux contraintes). La survie de B est supérieure à tous les autres lots (seuil de signification atteint pour C, D, E, G, I et J) c'est en fait un effet positif des abris sur la survie et de l'absence de poissons. Le lot C a une survie meilleure que E, G et I, l'apport de zooplancton a un effet positif. L'absence de lumière en E donne la survie la plus basse (différences significatives pour A, B, C, H, mais seulement avec $p = 0.10$ pour I). L'ensemble des enclos sans poisson donne un peu plus d'écrevisses (468) que l'ensemble des enclos avec rotengles (428). La présence de rotengles plus âgés a tendance à réduire la survie des juvéniles d'écrevisses malgré leur densité plus faible que dans l'expérience n° 1.

En l'absence de rotengle la croissance est ralentie par la réduction de la lumière (E) (Tableaux VIIIA et VIIB). Les abris améliorent la croissance, surtout chez les femelles (pour les mâles seuil de probabilité = 9 %).

Tableau VIIA

Incidence de rotengles adultes sur la survie estivale en enclos de 4 m² de juvéniles de *Pacifastacus* en fonction de différentes conditions expérimentales (nombre récolté dans chaque enclos, entre parenthèses : somme des captures par lot).

Table VIIA

Influence of rudd adults on survival rate of YOY *Pacifastacus* in 4 sq.m. enclosures according to various experimental conditions (crayfish number in each enclosure, between brackets : crayfish number in each lot).

	Témoin	Tôles d'évélite	Zooplancton	Granulés	Plastique noir
Sans rotengles					
A	40-30-28 (98)				
B		43-34-39 (116)			
C			33-32-33 (98)		
D				29-25-33 (88)	
E					27-21-20 (68)
Avec rotengles					
F	22-24-37 (83)				
G		24-31-27 (82)			
H			29-40-34 (103)		
I				25-23-26 (74)	
J					31-23-32 (86)

Tableau VIIB

Comparaison de la survie des écrevisses des différents lots du Tableau VIIA. Résultats du test U (les croix représentent les différences significatives au seuil 5 %).

Table VIIB

Comparison between crayfish survival in each lot of Table VIIA. U test results (crosses : significant differences at 5 % level).

	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
A		-	-	-	+	-	-	-	+	-
B			+	+	+	-	+	-	+	+
C				-	+	-	+	-	+	-
D					-	-	-	-	+	-
E						-	-	+	-	-
F							-	-	-	-
G								-	-	-
H									+	-
I										-

Tableau VIIIA

Incidence des rotengles sur la croissance des juvéniles de *Pacifastacus* au cours du 1^{er} été en enclos de 4 m² et selon différentes conditions expérimentales (cf Tableau VIIA) (analyse par lot pour le calcul des tailles moyennes des écrevisses).

Table VIIIA

Influence of rudd on the growth of YOY *Pacifastacus* along the life first summer in 4 sq.m. enclosures according to various experimental conditions (cf Tableau VIIA) (crayfish mean lengths are estimated in each lot).

Ref	Sans rotengle						Ref	Avec rotengles					
	Mâles			Femelles				Mâles			Femelles		
	m ₁	σ ₁	n ₁	m ₂	σ ₂	n ₂		m ₁	σ ₁	n ₁	m ₂	σ ₂	n ₂
A	51.62	8.04	49	49.14	8.45	49	F	56.97	6.62	32	52.70	6.02	51
B	54.28	7.55	49	52.40	8.46	67	G	54.49	6.67	38	54.92	6.75	40
C	52.11	7.50	45	51.35	6.92	54	H	48.87	7.35	46	49.38	7.55	57
D	52.74	6.95	35	49.36	6.67	52	I	47.19	6.75	31	45.48	7.05	43
E	45.05	7.75	33	43.52	7.68	35	J	41.37	5.47	40	39.54	5.35	48

Tableau VIII B

Comparaison par le test de t des différences entre les tailles moyennes des écrevisses soumises aux contraintes du Tableau VIII A (les croix correspondent aux différences significatives au seuil 5 %).

Table VIII B

Comparison with the student t test between mean length of crayfish under experimental constraints explained in Table VIII A (crosses : significant differences at 5 % level).

Ref	Mâles										Femelles									
	Sans rotengle					Avec rotengles					Sans rotengles					Avec rotengles				
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J
A		-	-	-	+	+	-	-	+	+		+	-	-	+	+	+	-	+	+
B			-	-	+	-	-	+	+	+			-	+	+	-	-	+	+	+
C				-	+	+	-	+	+	+				-	+	-	+	-	+	+
D					+	+	-	+	+	+					+	+	+	-	+	+
E						+	+	+	-	+						+	+	+	-	+
F							-	+	+	+							-	+	+	+
G								+	+	+								+	+	+
H									-	+									+	+
I										+										+

En présence des rotengles la croissance sur sol nu est supérieure aux autres combinaisons pour les deux sexes (NS pour le zooplancton H), la mise en place d'abris n'améliore pas la croissance (F/G). La distribution de nourriture, zooplancton ou granulés, réduit la croissance des deux sexes par rapport aux témoins avec ou sans abris. La réduction de croissance par les granulés est la plus forte surtout pour les femelles (H/I). L'effet réduction de la lumière reste néfaste dans tous les cas.

Comparativement aux enclos sans rotengles, ces derniers améliorent la croissance dans les témoins (F/A) mais pas en présence d'abris (B/G). La distribution de zooplancton associée aux rotengles (C/H) réduit la croissance des mâles alors que celle de granulés (D/I) agit sur les 2 sexes.

Dans chaque lot la taille des femelles diffère peu de celle des mâles, seuls les lots F et D ont une différence significative ($t = 3.02$, $t = 2.28$, S).

La taille des rotengles évolue avec le taux de recouvrement des enclos par des algues filamenteuses (en particulier sur les parois). Ainsi la longueur moyenne est de 60.30 mm ($\sigma = 6.60$, $n = 73$) pour les enclos sans algues, de 75.13 mm ($\sigma = 5.93$, $n = 69$)

lorsque les algues couvrent au plus 50 % de la surface des enclos, de 85.80 mm ($\sigma = 5.93$, $n = 174$) lorsque les algues couvrent au plus 75 % de la surface des enclos. Les différences étant toutes significatives, la croissance des rotengles dépend directement du niveau de la production primaire. Ce n'est pas le cas des écrevisses, sauf lors de la réduction de la lumière.

Les espèces lenticques

Il s'agit d'espèces normalement absentes des eaux courantes, présentes surtout dans les étangs et très généralement introduites par l'homme.

Les espèces herbivores

L'amour blanc

Expérience n° 1

Cette carpe chinoise est considérée comme consommatrice de macrophytes, donc comme herbivore strict sauf dans ses très jeunes stades où elle peut être consommatrice de zooplancton et de benthos (ZHONG LIN, 1980). La confrontation des jeunes carpes (âge 1+) avec des juvéniles d'*A* dans des étangs de 100 m² montrent une survie des poissons réduite à 50 % au cours du 1^{er} été avec un poids de 80 à 150 g (Tableau IX). La survie des estivaux d'*A* n'est que de 23.7 % en leur présence, contre 62.7 % dans le témoin. La croissance des mâles d'écrevisses est plus faible ($t = 7.82$), alors que la réduction de densité aurait du profiter à la croissance, il en est de même des femelles ($t = 7.82$) encore plus influencées.

Tableau IX

Incidence des carpes amour blanc 1+ sur les juvéniles d'*A. leptodactylus* et des carpes 2+ sur les juvéniles de *Pacifastacus* (même légende que Tableau V).

Table IX

Influence of grass carp 1+ on YOY *A. leptodactylus* and grass carp 2+ on YOY *Pacifastacus* (same captions as Table V).

Ref	Amours 1+		<i>A. leptodactylus</i> 0+							
	N ₀	N ₁	N ₀	N ₁	Tailles moyennes (mm)					
					Mâles			Femelles		
					m ₁	σ_1	n ₁	m ₂	σ_2	n ₂
A	10	5	1 000	237	52.90	4.36	43	52.67	3.80	39
B	0	0	1 000	626	56.81	6.65	83	60.19	5.40	83
	Amours 2+		<i>Pacifastacus</i> 0+							
C	4	4	1 000	277	52.25	7.04	55	49.29	8.73	55
D	0	0	1 000	244	47.38	6.54	62	49.25	7.53	63

Par ailleurs des carpes de 100 à 200 g (âge 2+) ont été associées à des juvéniles de *PI* dans les mêmes conditions (Tableau IX). Il n'y a pas alors d'influence sur la survie, la croissance des mâles est améliorée ($t = 3.87$), ce n'est pas le cas des femelles. Malgré une survie totale et une taille plus forte (400 - 700 g en fin d'été), ces carpes influent peu sur les estivaux d'écrevisses *PI*.

Expérience n° 2

Des carpes chinoises de 400 à 700 g (âge 3+) ont été placées dans des étangs de 100 m² avec des *AI* (Tableau X, série A). La comparaison des ensembles avec ou sans carpes ne donne pas de différences dans la survie ($U = 3 > U\alpha$). La faible survie de l'étang 2 est probablement liée à un apport régulier d'eau nécessité par une fuite. Cet apport a entraîné un fort développement de l'eutrophisation (algues, macrophytes) et une réduction d'oxygène. Sans ce bassin, le reste des étangs avec des carpes donne une survie meilleure des écrevisses ($U = 0 < U\alpha$). En regroupant les données des bassins ayant la même densité de carpes, il est possible de distinguer 3 groupes : G6, groupe 6 carpes - G5, groupe 5 carpes - G0, groupe sans carpe.

Tableau X

Incidence des carpes amour blanc 3+ (A) et 4+ (B) sur la survie et la croissance des juvéniles d'*A. leptodactylus* en étangs de 100 m² (même légende que Tableau V).

Table X

Influence of grass carp 3+ (A) and 4+ (B) on survival rate and growth of YOY *A. leptodactylus* in 100 sq.m. ponds (same captions as Table V).

Ref	Amours		Ecrevisses								
	N ₀	N _t	N ₀	N _t	Survie %	Taille moyenne (mm)					
						Mâles			Femelles		
						m ₁	σ_1	n ₁	m ₂	σ_2	n ₂
2A	6	6	500	185	37	56.82	6.86	53	54.70	7.75	48
4A	6	6	500	355	71	56.54	4.52	37	55.62	4.58	39
1A	5	5	500	340	68	64.24	7.70	72	59.26	7.26	75
3A	5	5	500	325	65	68.13	6.53	68	71.48	5.93	58
5A	0	0	500	285	57	61.62	6.65	43	61.00	8.30	47
6A	0	0	500	250	50	61.25	7.57	44	60.81	6.65	46
7A	0	0	500	245	49	60.13	7.44	55	54.39	6.78	60
1B	4	4	500	258	51.6	67.32	10.16	31	66.11	9.89	35
2B	0	0	500	261	52.2	67.24	6.45	25	66.08	7.03	35
3B	0	0	500	435	87	70.04	5.91	50	65.06	7.14	60
4B	1	1	1 000	904	90.4	58.45	7.52	54	54.03	7.86	59
5B	0	0	1 000	843	84.3	53.88	5.33	48	51.31	6.14	50
6B	0	0	1 000	772	77.2	49.95	6.65	73	47.70	5.39	65

Les écrevisses de G6 sont plus petites que celles de G0 (mâles $t = 4.63$, femelles $t = 3.46$). Celles de G5 sont plus grandes que celles de G0 (mâles $t = 6.11$, femelles $t = 7.58$). Par ailleurs celles de G5 sont plus grandes que celles de G6 (mâles $t = 10.44$, femelles $t = 10.46$). La faible croissance de G6 peut s'expliquer par l'absence totale d'abris dans les deux étangs, en particulier l'absence de végétation et la plus forte densité des carpes. Il y a aussi quelques différences dans les étangs, ainsi les femelles du 7 sont plus petites que les mâles ($t = 4.32$), il en est de même de celles du 1 ($t = 4.04$). Par ailleurs les écrevisses du 4 sont plus homogènes que celles du 2 ($F = 2.30$ pour les mâles, $F = 2.86$ pour les femelles, S).

Expérience n° 3

Une série a été consacrée à des carpes de 600 à 1 100 g (âge : 4+) dans des étangs de 100 m² avec des juvéniles d'AI à deux niveaux de densité (Tableau X, série B). Il n'y a pas d'influence significative des grosses carpes sur la survie des écrevisses ($U = 3 > U\alpha$). Si les données concernant la charge $N_0 = 500$ (1B, 2B, 3B) sont regroupées et comparées à celles de la charge $N_0 = 1 000$ (4B, 5B, 6B), la croissance à faible charge est toujours nettement plus forte (mâles $t = 17.67$, femelles $t = 17.95$). En comparant chaque étang, la croissance est la même pour 1B, 2B et 3B, les carpes n'ont pas d'influence. Par contre à forte charge, la présence d'une seule carpe améliore significativement la croissance des écrevisses (mâles : 4B/5B $t = 3.50$, 4B/6B $t = 6.73$; femelles : 4B/5B $t = 1.99$, 4B/6B $t = 5.27$), même si la croissance dans 5B est supérieure à celle dans 6B (mâles : $t = 3.43$, femelles $t = 3.35$).

Pour la densité 1000 les mâles de l'étang 4 sont plus hétérogènes que ceux de 5 ($F = 1.99 > F\alpha = 1.66$), les femelles de 4 sont plus hétérogènes que celles de 5 ($F = 1.64 > F\alpha = 1.58$) ou de 6 ($F = 2.12 > F\alpha = 1.53$). La présence d'une carpe augmente l'hétérogénéité des tailles chez les écrevisses.

Pour la densité 500 la comparaison de 1 à 2 montre que les écrevisses sont aussi plus hétérogènes avec les carpes ($F = 2.48 > f\alpha = 1.92$ pour les mâles ; $F = 1.97 > F\alpha = 1.76$ pour les femelles). De même la comparaison 1 à 3 donne des résultats équivalents malgré les différences de survie (mâles : $F = 2.95 > F\alpha = 1.69$; femelles : $1.92 > F\alpha = 1.62$).

Les espèces polyphages de taille moyenne

Le carassin

Ce cyprinidé est assez éclectique dans son alimentation, il se trouve souvent pour des raisons esthétiques dans les étangs, il peut y rencontrer des écrevisses. A priori le plus grand risque concerne les juvéniles, aussi des alevins de carassin de 1.2 à 1.7 cm (50 par enclos) ont été associés à des juvéniles de PI dans des enclos de 4 m².

La survie des écrevisses, relativement faible dans cette expérience, est la même en présence de carassins, qui atteignent 5 à 7.2 cm en fin d'été, qu'en leur absence ($U = 3.5 > U\alpha$) (Tableau XI). La comparaison des tailles moyennes ne montre pas d'influence des poissons sur la croissance des écrevisses ($t = 0.59$ et 0.05 selon les sexes). Ces carassins n'ont donc aucune influence au cours du 1^{er} été de la vie des PI.

Tableau XI

Impact des alevins de carassin sur la survie et la croissance des juvéniles de *Pacifastacus* en enclos de 4 m² (même légende que Tableau V).

Table XI

Effect of crucian carp larvae on survival rate and growth of YOY *Pacifastacus* in 4 sq.m. enclosures (same captions as Table V).

Ref	Carassins		Ecrevisses							
	N _o	N _f	N _o	N _f	Tailles moyennes (mm)					
					Mâles			Femelles		
					m ₁	σ ₁	n ₁	m ₂	σ ₂	n ₂
A	50	27	50	12	52.42	6.39	7	45.40	7.92	5
B	50	44	50	15	53.71	6.32	7	44.88	7.64	8
C	50	42	50	16	51.50	7.79	6	46.90	9.53	10
D	0	0	50	19	57.30	7.50	10	49.78	9.09	9
E	0	0	50	14	53.00	8.03	7	47.00	6.63	7
F	0	0	50	15	51.43	9.93	8	41.33	6.98	7

Des essais de productions associées d'A/ et de carassins dans des étangs de 500 et 1000 m² montrent que les écrevisses ne pâtissent pas de la présence de ce poisson. Aussi sur la base de 6 étangs avec des carassins, la croissance des écrevisses dépend uniquement de leur propre densité ($r = 0.96$), pour 4 étangs sans poisson cette liaison est encore plus forte ($r = 0.99$). La plus forte production de l'année est de 22.9 kg/500 m² pour les écrevisses avec 14.7 kg de poissons associés, soit l'équivalent de 752 kg/ha pour les deux espèces (données non publiées).

Les espèces polyphages de petite taille

L'able

L'able est un poisson fourrage idéal pour le brochet, dans certaines expériences avec cette espèce il a été associé aux écrevisses et il semble avoir une certaine action sur celles-ci (NEVEU, 2001).

Expérience n° 1

Dans des enclos de 4 m² différentes densités d'able ont été installées en compagnie de 40 juvéniles de *PI* (Tableau XII). Le nombre initial d'able est difficile à évaluer compte tenu de sa fragilité, les alevins (1 à 1.5 cm) ont été placés à différentes densités (10 - 20 - 50 - 100 - 500), mais des mortalités se produisent après leur installation, aussi seul le nombre final est connu avec précision en relation avec leur taille (5 à 6.5 cm).

Les résultats montrent une survie des écrevisses (NE) qui décroît avec le nombre d'ables (NA) :

$$NE = 18.56e^{-0.006NA} \text{ avec } r = -0.98, n = 7.$$

Tableau XII

Survie et croissance des juvéniles de *Pacifastacus* sous l'influence de différentes densités d'ables en enclos de 4 m² (N₀ : densité initiale ; N_f : densité finale).

Table XII

Survival and growth of YOY *Pacifastacus* in association with various densities of white aspe in 4 sq.m. enclosures (N₀ : initial density ; N_f : final density).

Expérience n° 1

Ables récoltés		2	3	5	6	17	75	302
Ecrevisses	N ₀	40	40	40	40	40	40	40
	N _f	19	19	19	21	15	9	3

Expérience n° 2

Ables	N ₀	0	0	0	10	20	30	50	60	80	100	125	125	150	200	200
	N _f	0	0	0	8	14	25	35	51	60	65	100	112	126	140	160
Herbiers		-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
Ecrevisses	N ₀	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40	40
	N _f	19	14	15	16	13	14	12	14	11	11	9	7	7	16	12
Tailles moyennes des Ecrevisses (mm)																
Mâles	m ₁	57.3	53	51.4	57.5	50.5	50.0	48.6	50.2	53.3	53.0	51.0	50.5	54.3	55.0	55.7
	σ ₁	7.5	8.0	9.9	2.1	3.8	3.7	6.7	6.5	5.9	7.3	4.2	7.7	7.6	6.6	7.4
	n ₁	10	7	8	7	7	7	6	6	6	5	5	4	3	8	7
Femelles	m ₂	49.8	47	41.3	48.8	47.6	47.2	45.0	46.3	48.2	49.3	45.5	46.0	48.5	49.3	46.2
	σ ₂	9.0	6.6	6.9	7.2	4.3	5.2	7.1	7.7	5.2	6.1	5.5	6.5	6.6	10.2	10.1
	n ₂	9	7	7	9	6	7	6	8	5	6	4	3	4	8	5

Expérience n° 2

Une 2^{ème} série de mesures a été entreprise en installant les ables avec le maximum de précautions pour augmenter leur survie (Tableau XII). Sur l'ensemble des données la survie est meilleure en présence de caches en particulier dans les 2 enclos où des touffes de Myriophylle ont été maintenues. Aussi en éliminant ces 2 enclos pour le calcul :

$$NE = 16.07e^{-0.006NA} \text{ avec } r = -0.94 \text{ pour } n = 13.$$

Ce modèle de réduction du nombre d'écrevisses est très proche du précédent, aussi l'ensemble des données des expériences 1 et 2 peut être réuni en un seul (Figure 1) :

$$NE = 16.79e^{-0.006NA} \text{ avec } r = -0.96 \text{ pour } n = 20.$$

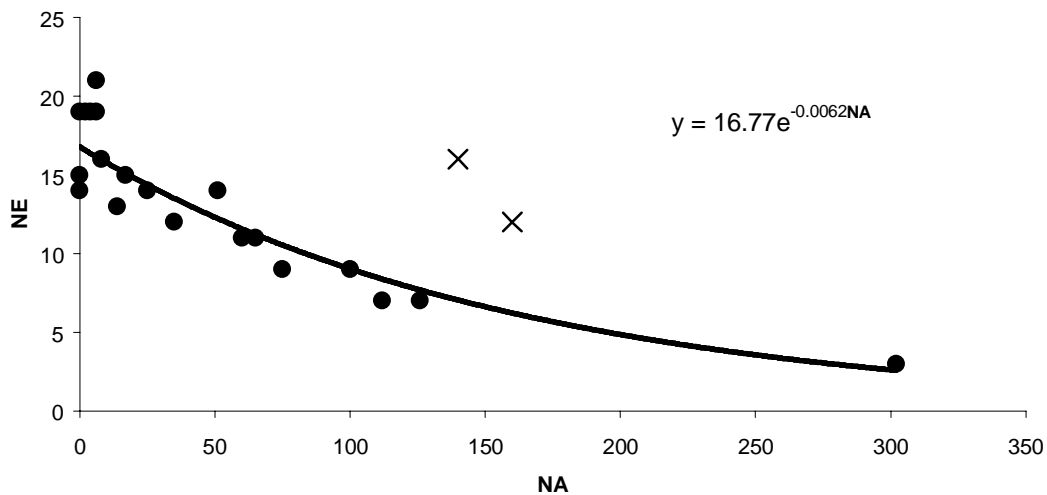


Figure 1

Correlation entre la densité finale des ables (NA) et la densité finale des *Pacifastacus* (NE), après le 1^{er} été passé ensemble dans des enclos de 4 m² (les croix correspondent aux deux enclos avec herbiers de myriophylles et ne sont pas prises en compte dans l'équation).

Figure 1

Correlation between final density of white aspe (NA) and final density of *Pacifastacus* (NE) after the first summer of life together in 4 sq.m. enclosures (crosses correspond to both enclosures with myriophyllum and are not taken into consideration in equation).

Cette relation permet d'estimer les densités théoriques des enclos ayant des myriophylles à 6 et 7, si ces derniers avaient été enlevés. La protection par ces herbiers augmente de 100 (+ 6) et 128 % (+ 9) la densité des écrevisses.

La croissance des écrevisses survivantes ne semble guère affectée (Tableau XII). La taille moyenne pour l'ensemble des enclos sans ables est de 54.22 mm ($\sigma = 8.46$, $n = 25$) pour les mâles. Elle peut servir de référence pour tester les différents niveaux de densité des ables (test t modifié pour des variances relativement inégales). La plus grande différence (NA = 35) n'est pas significative ($t = 1.73$), autrement dit l'incidence des poissons sur la croissance des mâles n'est pas significative quelle que soit la densité de ces derniers. Mais en comparant l'ensemble des enclos avec des ables (et sans herbiers), soit une taille moyenne pour les écrevisses de 51.00 mm ($\sigma = 5.45$, $n = 56$), à l'ensemble sans ables ($t = 2.06$, S), la différence est alors significative. Les mâles dans l'ensemble sont donc plus petits en présence des ables. Dans le cas des 2 enclos avec herbiers la taille moyenne est de 55.20 mm ($\sigma = 7$, $n = 15$), comparativement aux enclos à sol nu elle est plus élevée ($t = 2.49$, S). Toutes ces différences ne sont pas significatives chez les femelles, les mâles sont plus sensibles à la présence des ables.

Dans les enclos témoins les femelles ($m = 46.36$ mm, $\sigma = 7.64$, $n = 23$) sont significativement plus petites que les mâles ($t = 3.24$, S), ce n'est pas le cas pour les autres enclos. Dans certains enclos avec ables, l'hétérogénéité des tailles chez les mâles est différente de celle sans ables (NA = 8, F = 17.19, S ; NA = 14, F = 4.82, S ; NA = 25,

F = 5.22, S). A faible densité d'ables les tailles des mâles d'écrevisses sont plus homogènes (Figure 2). Pour les femelles la tendance est la même, mais aucune différence n'est significative au seuil de 5 %. L'ensemble des données mâles suit la relation $\sigma = 1.214 NA^{0.383}$ avec $r = 0.81$ (S) pour $n = 10$.

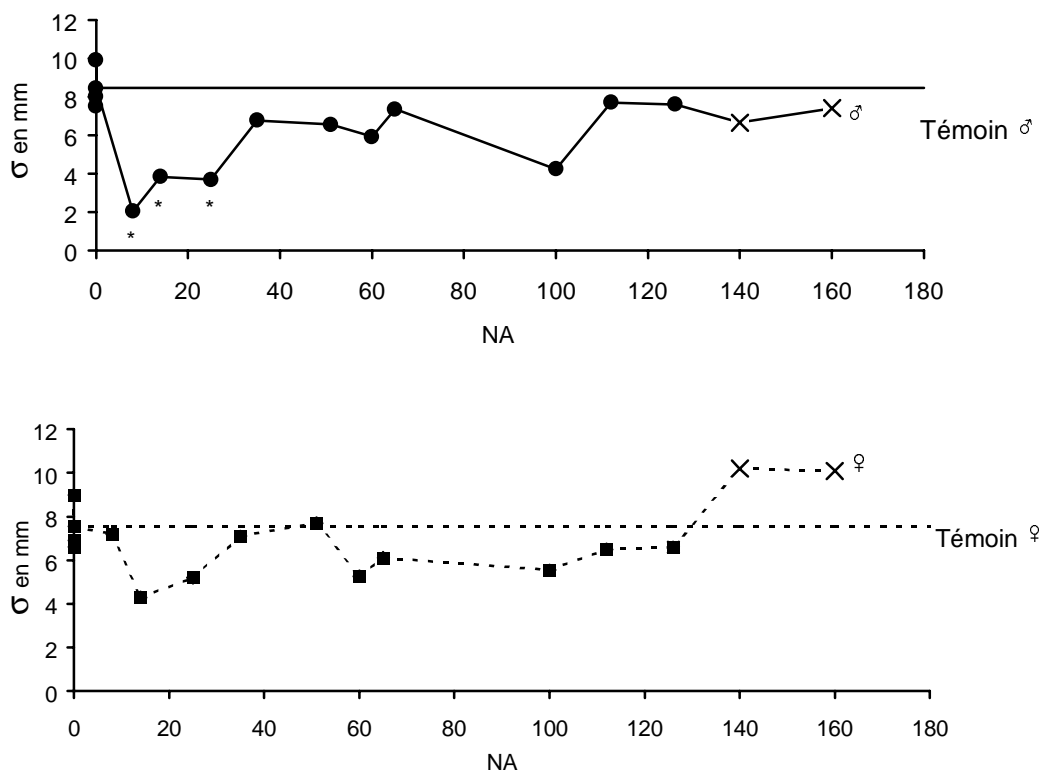


Figure 2

Variabilité de la taille moyenne finale chez les *Pacifastacus* ayant séjournées au cours du 1^{er} été en compagnie de différentes densités d'ables dans des enclos de 4 m² (σ : écart type sur la taille moyenne des écrevisses, NA : nombre d'ables récolté par enclos. Les lignes horizontales correspondent aux valeurs de σ pour l'ensemble des enclos sans poisson ; les croix correspondent aux deux enclos avec des myriophylles).

Figure 2

Final mean size variability of *Pacifastacus* after the first summer of life associated with various densities of white aspe in 4 sq.m. enclosures (σ : crayfish length standard deviation, NA : final white aspe number in each enclosure. Horizontal lines correspond to values of σ for all enclosures without fish ; cross correspond to both enclosures with myriophyllum).

Si la présence de refuges (myriophylles) n'a pas d'influence sur la structure en tailles des mâles, par contre les femelles présentent des tailles plus hétérogènes dans les enclos avec des herbiers. La différence n'atteint pas le seuil de signification par rapport aux témoins sans able, mais par rapport aux enclos à sol nu ayant les densités en ables les plus proches (NA = 112 et 126 ; F = 2.46 et 2.48).

Expérience n° 3

Dans les 2 expériences précédentes les ables étaient introduits à l'état d'alevins, dans une nouvelle expérimentation des ables d'un an ont été associés à 40 juvéniles de *Pl* en enclos. A priori l'ouverture buccale devait permettre une capture des juvéniles au départ.

La survie des écrevisses sous la pression des ables, sans abris (D, E, F), est significativement inférieure à celle des témoins (A, B, C) ($U = U\alpha = 0$; Tableau XIII). La survie avec des abris (G, H) en présence d'ables est supérieure ($U = U\alpha = 0$) à celle avec des ables, sans abris (D, E, F). Par contre l'enclos avec des briques envasées (I) donne une survie semblable, les abris n'étant pas disponibles pour les écrevisses. A densités égales il n'y a pas de différence dans l'action des ables 0+ et des 1+ ($U = 2 > U\alpha$). La taille finale des ables 0+ est de 50 à 65 mm, celles des ables 1+ de 60-65 mm. L'absence de différence dans l'impact laisse supposer qu'il n'y a pas de prédation.

Tableau XIII

Survie et croissance des juvéniles de *Pacifastacus* sous l'influence de différentes densités et âges des ables. Rôle des abris en enclos de 4 m² (même légende que Tableau V) (regroupement par traitement pour le calcul de la taille moyenne).

Table XIII

Survival and growth of YOY *Pacifastacus* in association with various densities and ages of white aspe. Role of shelters in 4 sq.m. enclosures (same captions as Table V) (mean length is estimated by summation of enclosures in each grouping).

Ref	Briques	Ables			Ecrevisses							
		N _o	Age	N _i	N _o	N _i	Taille moyennes (mm)					
							Mâles			Femelles		
							m ₁	σ ₁	n ₁	m ₂	σ ₂	n ₂
A	0	0	-	-	40	19	54.22	8.46	25	46.36	7.64	23
B	0	0	-	-	40	14						
C	0	0	-	-	40	15						
D	0	60	1+	48	40	12	50.88	6.11	16	45.64	5.41	16
E	0	60	1+	52	40	10						
F	0	60	1+	40	40	10						
G	4	60	1+	51	40	24	55.23	6.64	21	52.19	6.43	22
H	4	60	1+	50	40	19						
I	4*	60	1+	45	40	10	59.75	5.56	4	52.50	9.95	6
J	0	60	0+	51	40	14	52.11	6.36	17	47.74	6.47	19
K	0	80	0+	65	40	11						
L	0	80	0+	65	40	11						

Au niveau de la croissance des écrevisses la présence d'ables 1+ ne change pas la croissance (mâles : $t = 1.36$, femelles : $t = 0.32$, NS). Par contre la protection des briques est efficace, les tailles de G et H sont supérieures à celles de D, E, F (mâles : $t = 2.04$, femelles : $t = 3.30$, S). Les tailles dans l'enclos avec ables et briques envasées donne une taille supérieure à ceux sans briques (mâles : $t = 2.63$, femelles : $t = 2.08$, S). Ceci laisse supposer que les survivants utilisent partiellement les briques en creusant (à la vidange quelques trous semblaient avoir été dégagés pour leur accès). Les tailles tendent à être plus homogènes avec les ables (D, E, F) que sans (A, B, C) (mâles : $F = 1.91 < 2.24$, femelles : $F = 1.99 < 2.08$, NS). Il n'y a pas de différences de croissance des écrevisses associés à des ables 1+ comparativement à celles avec des ables 0+.

La gambusie

La gambusie est un poisson pélagique vivant dans les eaux peu profondes. Le dimorphisme sexuel est important et seule une éventuelle action des femelles est envisageable, vis à vis des juvéniles de *Pl*. Dans des enclos de 4 m² sont associées 50 gambusies et 40 *Pl*.

La taille des gambusies est de 0.8 à 1.2 cm à leur mise en place dans les enclos, elle est de 4.5 à 4.7 cm pour les femelles à la récolte et de 1.5 à 1.8 pour les mâles.

La survie des écrevisses n'est pas influencée par les gambusies ($U = 1.5 > U\alpha = 0$), il y a une faible tendance à une survie plus faible (Tableau XIV). De même les tailles des écrevisses mâles ont tendance à être un peu plus faibles avec les gambusies ($t = 1.53$, NS).

Tableau XIV

Incidence des gambusies sur la survie et la croissance des juvéniles de *Pacifastacus* au cours du 1^{er} été en enclos de 4 m² (même légende que Tableau V).

Table XIV

Influence of mosquitofish on the survival and growth of YOY *Pacifastacus* during the first summer of life in 4 sq.m. enclosures (same captions as Table V).

	Gambusies			Ecrevisses							
	N _o	N _f		N _o	N _f	Tailles moyennes (mm)					
		♂	♀			Mâles			Femelles		
						m ₁	σ ₁	n ₁	m ₂	σ ₂	n ₂
Ecrevisses + gambusies	50	20	8	40	12	50.81	6.13	21	47.35	7.15	19
	50	14	25	40	13						
	50	17	15	40	15						
Ecrevisses seules	0	-	-	40	14	54.22	8.46	25	46.36	7.64	23
	0	-	-	40	15						
	0	-	-	40	15						

Les espèces lotiques, benthiques et polyphages

Il s'agit de trois petites espèces très benthiques (goujon, loche franche, chabot) consommatrices de macrobenthos qui pourraient être a priori des consommateurs de juvéniles.

Le goujon

Très polyphage, il lui arrive de consommer des algues filamenteuses, des insectes benthiques et aériens (obs. pers.) et sa taille est plus élevée que celle des 2 autres espèces. Des goujons 2+ (série A, de 9 à 10 cm) et des goujons 1+ (série B, de 5 à 6 cm) ont été placés dans des enclos à différentes densités, associés à 50 A/ juvéniles. A la récolte la taille est de 11 à 12 cm pour les 2+ et de 8 à 10 cm pour les 1+ (Tableau XV).

Tableau XV

Incidence sur la survie et la croissance des juvéniles d'*A. leptodactylus* au cours du 1^{er} été et en enclos de 4 m² de différentes petites espèces de poissons des eaux courantes : goujon (A et B), loche franche (C), chabot (D) (même légende que Tableau V).

Table XV

Influence of various small fishes of lotic waters on the survival and growth of YOY *A. leptodactylus* during the first summer of life in 4 sq.m. enclosures : gudgeon (A and B), stone loach (C), sculpin (D).

Série	Poissons		Ecrevisses							
	N ₀	N _i	N ₀	N _i	Tailles moyennes (mm)					
					Mâles			Femelles		
					m ₁	σ ₁	n ₁	m ₂	σ ₂	n ₂
A	10	8	50	6	56.6	6.65	3	56.0	9.64	3
Goujons (9-10 cm)	5	5	50	11	44.50	4.46	6	37.8	4.08	5
	3	3	50	36	49.06	4.28	18	45.8	5.01	18
	3	3	50	22	50.21	7.50	14	46.62	6.09	8
B	10	7	50	49	46.8	3.79	26	43.13	6.29	23
Goujons (5-6 cm)	5	5	50	33	48.30	5.38	19	45.71	5.55	14
	5	4	50	31	48.46	5.49	16	48.3	6.78	15
C	34	7	50	5	60.5	5.80	4	62	0	1
Loches (6-7 cm)	12	0	50	28	48.81	6.38	26	46.93	6.29	30
	12	0	50	29	50.54	6.23	11	48.83	3.77	18
D	3	0	50	20	52.77	8.28	9	56.72	5.21	11
Témoins sans poisson	0	0	50	43	49.04	5.66	23	48.40	5.93	20

La densité des écrevisses est réduite proportionnellement à la densité finale des goujons 2+ (NG) (série A) :

$$NE = 51.05e^{-0.265NG} \text{ avec } r = 0.95 \text{ (S) pour } n = 5.$$

L'incidence sur la taille des survivantes est significative pour les deux extrêmes (8/0) avec une augmentation de la taille des mâles corrélée à la forte réduction de la densité ($t = 2.14$, S) non significative pour les femelles ($t = 1.91$, NS). La réduction de la taille est significative entre la densité 8 et 5 (mâles : $t = 3.30$, femelles : $t = 3.84$, S) elle l'est aussi entre 3 et 5 (mâles : $t = 2.33$, femelles : $t = 3.62$, S). Les mâles de 5 ne diffèrent pas du témoin ($t = 1.81$, NS), les femelles sont plus petites ($t = 3.75$, S). Ces résultats variables montrent a priori une faible action stressante sur les écrevisses survivantes, l'enclos 5 présente une chute de croissance liée à un état inexpliqué.

La série B (petits goujons) donne une survie stable, semblable au témoin. La taille des mâles et de la plupart des femelles (seules celles de la plus forte densité différent, $t = 2.81$, S) sont comparables à celles du témoin.

La loche franche

Des loches de 6-7 cm ont été introduites dans des enclos avec 50 juvéniles d'AI, à la récolte elles mesurent 8-9 cm mais la survie est difficile dans les conditions de l'expérience. La plus forte densité (34) n'a donné que 7 survivants à l'automne, les autres enclos aucune survie (Tableau XV). Malgré cette forte mortalité au cours de l'été la plus forte densité a eu le temps de réduire le stock de juvéniles d'écrevisses à 10 %, la réduction pour les autres enclos est plus faible (56 à 58 % de survie) mais plus forte que dans le témoin (86 % de survie).

La forte croissance des écrevisses dans l'enclos où les loches étaient nombreuses s'explique par l'effet réduction de la densité. Pour les autres enclos il n'y a pas de différence avec le témoin.

Le chabot

3 chabots de 5 à 7 cm ont été placés dans un enclos avec 50 juvéniles d'AI, mais leur survie n'a pas dépassé le mois d'août. Malgré cela les écrevisses semblent avoir été prédatées au cours de juillet (survie 40 %) (Tableau XV). La croissance des écrevisses femelles est améliorée par la réduction de la densité par rapport à celle du témoin ($t = 3.89$, S), celle des mâles est aussi meilleure, mais la différence n'est pas significative ($t = 1.47$, NS).

DISCUSSION ET CONCLUSION

Malgré l'absence de données permettant de montrer le rôle des poissons omnivores sur les écrevisses, les résultats expérimentaux obtenus en enclos mais aussi en étangs indiquent que certaines espèces sont prédatrices au moins de jeunes individus. Généralement la plupart des espèces sont capables de s'adapter à cette nouvelle nourriture à partir du moment où l'ouverture buccale est suffisante pour capturer les écrevisses, d'où l'intérêt d'avoir focalisé les études sur l'impact précoce au niveau des juvéniles. Par ailleurs comme dans une étude précédente sur les carnassiers (NEVEU, 2001) des effets indirects (réduction de la croissance) sont mis en évidence sous l'action de la présence des poissons et d'une certaine compétition alimentaire qui serait à préciser. Les réponses sont donc diverses en fonction du comportement alimentaire du poisson, de sa taille, mais aussi de son niveau d'activité.

La carpe commune est connue pour être un omnivore fouisseur et consommateur occasionnel. La confrontation des plus jeunes stades entre eux au cours du 1^{er} été montre une action prédatrice des carpeaux sur les estivaux d'écrevisses et un ralentissement de la croissance des survivantes qui ne profitent pas de la réduction de leur densité, ce qui indique une action indirecte stressante de la présence de ce poisson.

La tanche est un omnivore consommateur de mollusques, de larves d'insectes et de crustacés tels que Gammarus ou Aselles (WINFIELD et NELSON, 1991). Quelques observations de contenus digestifs de tanches de 750 à 1 400 g capturées en Bourgogne montrent la présence régulière d'*Orconectes limosus* (obs. pers.). SPITZY (1973) signale aussi la présence d'écrevisses dans certains cas, HOGGER (1988) classe la tanche dans les prédateurs. Par contre BACHASSON (1994) la considère comme consommatrice de mollusques, d'insectes, mais ne signale pas d'écrevisses y compris dans la littérature. Mais il montre que le diamètre de sa bouche est environ 6 % de sa longueur totale, c'est à dire qu'une tanche de 20 cm présente une bouche de 12.5 mm. Même s'il faut compenser par le coefficient d'ouverture de RUBZINSKY (1961, in BACHASSON, op. cit.) qui est de 0.87, la bouche reste assez grande pour capturer les juvéniles, ce qui explique l'efficacité obtenue dans les enclos. Par contre les alevins de tanche ont une bouche de 2.5 à 3 mm, trop petite pour capturer même des juvéniles et à la fin de l'été si la bouche atteint 5-6 mm, les écrevisses font alors 5 à 6 cm de long, ceci explique l'absence de prédation à ce stade. Comme pour les carpes il y a une action indirecte sur la croissance des survivants.

Le gardon est une espèce omnivore, plus ou moins pélagique, et d'une taille inférieure aux espèces précédentes. SVENSSON (1993) signale un effet néfaste des gardons de 10 à 14 cm sur les juvéniles d'écrevisses. En effet les résultats en enclos montrent une survie inférieure en présence de gardons, mais indépendante de leur densité, les abris n'ayant aucun rôle de protection contrairement à une situation sans poisson. Par contre même si la croissance des survivants est peu contrariée, les abris améliorent celle-ci. Si les femelles d'écrevisses paraissent un peu moins sensibles, globalement la production est réduite par les gardons. Mais une expérience en étang ou l'espace est plus complexe, montre un effet positif des gardons sur la survie et la croissance des écrevisses. L'explication de cette amélioration peut être une réduction, dès leurs jeunes stades, des insectes prédateurs (hétéroptères, odonates, dytiscidés, ...) ce qui améliore la survie. Par contre l'amélioration de la croissance est plus liée à une action trophique des poissons, en particulier au niveau de leurs fèces qui peuvent rendre plus accessibles au jeunes écrevisses de l'énergie résiduelle issue de la consommation d'algues filamenteuses.

Le rotengle a une tendance plus herbivore que le gardon (PREJS, 1984 ; WINFIELD et NELSON, 1991), il n'est pas signalé comme prédateur d'écrevisses. Les résultats montrent que la survie des écrevisses peut être améliorée au cours du 1^{er} été par de jeunes rotengles comme dans le cas des gardons. Mais d'autres résultats avec des rotengles plus âgés montrent une certaine compétition pour la production primaire. La réduction de la photosynthèse réduit la croissance des écrevisses d'autant plus fortement que les rotengles sont présents. Les abris ont un rôle plus important en l'absence de rotengle, par réduction de la compétition intraspécifique, qu'en leur présence qui a tendance à augmenter la croissance. Par contre la distribution d'aliments supplémentaires est néfaste en présence de rotengles, probablement en relation avec l'activité plus élevée de ces derniers et/ou un effet néfaste de déchets plus abondants.

La carpe chinoise « Amour blanc » est considérée comme phytophage strict, mais ZHONG LIN (1980) montre que les alevins consomment du zooplancton, quelques insectes et qu'en élevage elle peut consommer de nombreuses matières animales. Cette carpe très efficace dans le désherbage des étangs peut aussi avaler de jeunes stades d'écrevisses à cette occasion. Les résultats montrent du reste une réduction très nette des jeunes écrevisses au cours du 2^{ème} été de vie de ces poissons avec un impact sur la

croissance des survivants certainement sous l'influence de substances d'alarme (APPELBERG *et al.*, 1993). Par contre pour les carpes plus âgées il n'y a pas d'effet sur les écrevisses, quelquefois même une amélioration de leur production en relation probablement avec une nourriture supplémentaire représentée par les fèces constitués de végétaux plus ou moins digérés. Par contre la présence des carpes tend à augmenter l'hétérogénéité des tailles.

Le carassin est un polyphage assez éclectique (WINFIELD et NELSON, 1991). Cette espèce n'a pas d'action visible sur les écrevisses il est même possible de l'employer en polyculture.

L'able est une petite espèce omnivore qui consomme des insectes, du zooplancton, éventuellement un peu d'algues filamenteuses (BOIKOVA, 1986 ; WINFIELD et NELSON, 1991), il peut même s'attaquer aux insectes aériens (BIALOKOZ *et al.*, 1978). Dès 1994 BLAKE *et al.* remarquent que cette petite espèce réduit l'activité des écrevisses et leur survie, et que des abris augmentent la survie. Mais il n'existe aucune preuve visible d'attaques sur les écrevisses et les auteurs précédents montrent que les mouvements incessants de ce poisson augmente l'agressivité des écrevisses. Les nouveaux résultats obtenus dans les enclos confirment cette action néfaste, qui est proportionnelle à la densité des poissons. Les mâles d'écrevisses semblent plus sensibles et les herbiers ont un rôle protecteur. A faible densité d'ables les tailles des écrevisses sont plus homogènes, l'hypothèse explicative pourrait être celle d'une diminution des interactions intraspécifiques chez les écrevisses sous la pression interspécifique liée aux poissons. Mais plus celle-ci augmente plus la survie diminue et des hiérarchies s'installent dans les survivantes ce qui expliquerait l'augmentation de l'hétérogénéité des tailles qui retrouve à forte densité d'ables (faible densité d'écrevisses) le même niveau que dans le témoin sans able (forte densité d'écrevisses). Ce phénomène étant plus sensible chez les mâles (plus territoriaux) que chez les femelles. Par contre chez ces dernières la diversification de l'espace par des herbiers augmente la diversification des tailles.

La gambusie est une petite espèce pélagique, insectivore plutôt de surface. Ce poisson n'a pas d'action visible sur les écrevisses.

Le goujon est une espèce benthique polyphage, il consomme surtout des invertébrés dont certains atteignent la taille des juvéniles d'écrevisses, tels que les trichoptères ou les gammares (NEVEU, 1981). Aussi son association aux juvéniles montre une réduction de la survie de ces derniers sous l'influence des plus gros goujons. L'ouverture buccale des individus de un an est insuffisante et la survie des juvéniles est normale.

La loche franche a des mœurs semblables au goujon, elle consomme des invertébrés (Gammars) y compris des œufs de poissons (SAUVONSAARI, 1971 ; NEVEU, 1981) et son activité est essentiellement nocturne, c'est à dire lors du maximum d'activité des écrevisses. Il n'est donc pas surprenant qu'elle réduise la survie des juvéniles, mais compte tenu de la réponse positive de la croissance il y aurait peu d'action indirecte due au stress, surtout avec la réduction estivale du nombre de loches.

Le chabot est un benthivore strict, la large ouverture buccale est a priori favorable à l'ingestion de juvéniles. Malgré leur vie écourtée dans les enclos expérimentaux en eaux stagnantes, leur séjour a été suffisant pour réduire les juvéniles. Cette réduction ayant été favorable à la croissance comme pour les loches, cela suppose une absence d'action indirecte (stress) qu'aurait pu induire leur présence même limitée au début de l'été.

Les résultats ont porté avant tout sur le stade juvénile le plus sensible à la prédation, mais au cours de l'expérimentation la croissance n'est pas négligeable puisqu'en fin d'été les écrevisses atteignent 5 à 6 cm. Aussi dans plusieurs cas elles deviennent rapidement

incapturables et la plupart des réductions de densité doit se produire au début de la confrontation interspécifique.

L'action résultante de la présence de poissons permet de classer ceux-ci en 5 groupes des plus efficaces aux moins efficaces :

G1 : constitué par les espèces de grande taille qui, dès que leur bouche est assez grande, consomment des juvéniles (carpe commune, tanche).

G2 : constitué par des petites espèces aux mœurs benthiques, plutôt nocturnes, consommatrices d'invertébrés et qui consomment des juvéniles dès que leur taille le permet (goujon, loche, chabot), mais la croissance rapide des écrevisses les protège rapidement.

G3 : ce sont les petites espèces à action indirecte et perturbatrice. C'est le cas de l'able qui par, son agitation stresse les écrevisses et augmente la compétition intraspécifique, voir le cannibalisme (BLAKE *et al.*, 1994).

G4 : il s'agit des espèces ayant peu d'action sur les écrevisses ou un impact soit légèrement négatif, soit légèrement positif selon les circonstances. C'est le cas du gardon, du rotengle dont il faudrait plus étudier les relations trophiques avec les écrevisses. Par contre la réduction de survie par cannibalisme remarquée par SVENSSON (1993) n'a pas été retrouvée. Il s'agit aussi de l'amour blanc qui peut être nuisible dans son 2^{ème} été de vie, mais avoir un effet éventuellement positif ensuite.

G5 : il s'agit des espèces sans action mesurable sur les écrevisses. C'est le cas de la gambusie qui n'a pas d'action en relation avec sa vie proche de la surface et ses mouvements relativement réduits. C'est aussi le cas du carassin qui malgré une croissance rapide, une bouche assez grande, ne semble pas s'intéresser aux juvéniles. La polyculture est même possible, mais il faudrait analyser le niveau des relations trophiques entre les deux espèces. L'absence d'effet indirect sur la croissance peut être liée au comportement paisible et souvent de surface de ce poisson.

Pour conclure les groupes 1 et 2 peuvent être considérés comme des limitateurs démographiques des espèces introduites d'écrevisses et sont à déconseiller dans les étangs de production. Les groupes 3 et 4 n'ayant guère d'action peuvent être associés en polyculture, mais surtout le groupe 5. Il reste cependant nécessaire de maintenir des différences de tailles pas trop importantes entre ces poissons et les jeunes écrevisses, et une approche plus détaillée reste à effectuer sur les interactions trophiques éventuellement limitatives pour l'écrevisse (compétition alimentaire).

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.
- BACHASSON B., 1994. La tanche. Morphologie, biologie et pisciculture. Thèse Univ. Lyon I, 255 p.
- BIALOKOZ W., KRZYWOCZ T., ZACHWIEJA K., 1978. Rate of growth, food consumption and feeding coefficient for *Leucaspis delineatus* Heckel, from lake Piecak. *Rocz. Nauk rol.*, 98, 9-24.
- BLAKE M.A., HART P.J.B., 1993. The vulnerability of juvenile signal crayfish to perch and eel predation. *Freshwater Biology*, 33, 233-244.

- BLAKE M.A., NYSTRÖM P., HART P., 1994. The effect of weed cover on juvenile signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*, DANA) exposed to adult crayfish and non predatory fish. *Ann. Zool. Fennici*, 312, 297-306.
- BOIKOVA O.S., 1986. Feeding of fish in lake Glubokoe. *Hydrobiologia*, 141, 95-111.
- DORN N.J., MITTELBACH, G.G., 1999. More than predator and prey : a review of interactions between fish and crayfish. *Vie et Milieu*, 49, 223-237.
- ERENCIN Z., KÖKSAL G., 1977. On the crayfish *Astacus leptodactylus* in Anatolia. *Freshw. Crayfish*, 3, 187-193.
- GREEN G.P., 1975. In : HOLDICH D.M. and LOWERY R.S., 1988. Food and production of the bullhead *Cottus gobio* in the River Lambourn. Ph. D. Thesis, Université of Reading, UK.
- GUAN R.Z., WILES P.R., 1997. Ecological impact of introduced crayfish on benthic fishes in a British lowland river. *Conserv. Biol.*, 11, 641-647.
- HILL A.M., LODGE D.M., 1999. Displacement of resident crayfishes by an exotic crayfish : the roles of competition and predator. *Ecolog. Applic.*, 9, 678-690.
- HOGGER J.B., 1988. Ecology, population biology and behaviour in HOLDICH D.M. and LOWERY R.S., Eds., *Freshwater crayfish*, Crom Helm, London, 498 p.
- JESTIN J.M., 1979. Techniques d'échantillonnage, croissance et production de l'écrevisse, *Orconectes limosus* Raf. du lac de Créteil. Thèse Univ. P. et M. Curie, Paris, 128 p.
- KOSSAKOWSKI J., 1979. The freshwater crayfish in Poland. *Freshw. Crayfish*, 1, 17-26.
- 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, 179-197.
- MC CRIMMON H.R., 1968. Carp in Canada. *Fish. Res. Bd Can., Bull.* 165, 94 p.
- MOMOT W.T., 1995. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems. *Rev. Fish. Sci.*, 3, 33-63.
- NEVEU A., 1981. Rythme alimentaire et relations trophiques chez l'anguille (*Anguilla anguilla* L.), la loche franche *Nemacheilus barbatulus* L., le vairon (*Phoxinus phoxinus* L.) et le goujon (*Gobio gobio* L.) dans les conditions naturelles. *Bull. Cent. Etud. Rech. Sci. Biarritz*, 13, 431-444.
- NEVEU A., 2001. Les poissons carnassiers locaux peuvent-ils contenir l'expansion des écrevisses étrangères introduites ? Efficacité de 3 espèces de poissons face à 2 espèces d'écrevisses dans des conditions expérimentales. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 361, 683-704.
- PREJS A., 1984. Herbivory by temperate freshwater fishes and its consequences. *Environ. Biol. Fishes*, 10, 281-296.
- RABENI C.F., 1992. Trophic linkage between stream centrarchids and their crayfish prey. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49, 1714-1721.
- RUBSINSKY, 1961 in BACHASSON B., 1994. (Vergleichende Untersuchungen über der Wildkarpfen der Donau und den Teichkarpfen. *Zs. Fishcherei*, 10, 1-2).
- SAUVONSAARI J., 1971. Biology of stone loach (*Nemacheilus barbatulus* L.) in the lake Päijänne et Pälkänevesi southern Finland. *Ann. Zool. Fennici*, 8, 187-193.
- SCHERRER B., 1984. Biostatistique. Morin G. Ed. Boucherville, Québec, 850 p.
- SPITZY R., 1973. Crayfish in Austria : history and actual situation. *Freshw. Crayfish*, 1, 10-14.
- 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*, 57, 751-761.
- SVENSSON M., 1993. Predations by perch *Perca fluviatilis* and roach *Rutilus rutilus* on juveniles noble crayfish *Astacus astacus* in pond experiments. *Freshw. Crayfish*, 9, 333-344.
- WINFIELD I.J., NELSON J.S., 1991. Cyprinid fishes. Systematics, Biology and Exploitation. Chapman et Hall, 667 p.
- ZHONG LIN, 1980. Pond fish culture in china. *Rept. Pearl River Fish. Res. Inst.*, trad. FAO, 136 p.

