

**Introduction d'espèce exogène :
interactions avec les espèces autochtones :
cas du Saumon de fontaine (*Salvelinus fontinalis*)
dans les zones humides de la Réserve Nationale
de Chasse et de Faune Sauvage d'Orlu (Ariège)**



Participants

Jean-Christophe Aymes
Régis Géréghino
Jennifer Horn
Sylvain Mastrorillo

Coordinateur

Fred Santoul



Participants

Daniel Bacqué
Laurent Baraillé
Sylvain Bonifait
Michel Bonnet
Sabrina Cano
Laurent Caylus
Leslie Campourcy
Jean-Marc Cugnasse
Guillaume Doukhan
Patrick Durrieu
Brice Estieu
Marie Fuziès
Roger Gourceaux
Amélie Huet
Marie-Jeanne Lacan
Jean-Pierre Larvol

Jean Leduc
Loïc Le Run
Pierre Marty
Pierre Menaut
Anne Paris
Gilles Privat
Jérôme de Reinach Hirtzabach
Isabelle Rivault
Jacques Rived
Valérie Ropars
Anaïs Zimmerlin

Coordinateur

Pierre Defos du Rau



Rédacteurs

Laurent Baraillé
Fred Santoul
Pierre Defos du Rau
Sylvain Bonifait
Pierre Marty

S O M M A I R E

Introduction.....	2
Objectifs.....	3
A) Euprocte des Pyrénées	4
Présentation de l'euprocte des Pyrénées (annexe 1).....	5
Présentation du site d'étude	7
Méthodes.....	9
Répartition de l'euprocte et du saumon de fontaine à l'échelle du paysage.....	9
Répartition de l'euprocte et du saumon de fontaine à l'échelle du réseau hydrographique	10
Répartition de l'euprocte et du saumon de fontaine à l'échelle du cours d'eau	10
Démarche qualité	11
Résultats.....	12
Répartition de l'euprocte et du saumon de fontaine à l'échelle du paysage.....	12
Répartition de l'euprocte des Pyrénées à l'échelle du réseau hydrographique (échelle intermédiaire).....	20
Répartition de l'euprocte des Pyrénées à l'échelle du microhabitat.....	21
Conclusions.....	22
B) Truite commune	23
État des lieux des populations de salmonidés en place.....	24
Reproduction des deux salmonidés.....	28
Étude trophique chez le saumon de fontaine (SDF) et la truite commune (TRF)	32
Proies consommées par TRF	32
Proies consommées par SDF	32
C) Invertébrés.....	35
Impact sur la communauté d'invertébrés (annexe 6).....	35
Odonates (annexe 7).....	36
Conclusion	40
Recommandations.....	41
Références.....	43

INTRODUCTION

L'introduction d'espèces exogènes est actuellement considérée comme l'une des principales causes de perte de biodiversité après la dégradation des habitats naturels (e.g. Simberloff 2005, Courchamp et al. 2003, Beebee & Griffiths 2005, Clavero & García-Berthou 2005, Rodriguez et al. 2005). Le plus souvent, les espèces introduites s'éteignent rapidement ou s'intègrent sans dommages importants aux biocénoses locales (Williamson & Fitter 1996, Hochberg & Gotelli 2005). Cependant leur installation durable (acclimatation et/ou naturalisation) dans un écosystème peut affecter les espèces indigènes de diverses manières : prédation, compétition, pollution génétique, transmission de parasites ou pathogènes, destruction de l'habitat, modification de la structure des biocénoses et chaînes trophique, etc. (Parker et al, 1999, UNEP/CBD/SBSTTA/6/INF/9 2000, Simberloff 2001, Beebee & Griffiths 2005). De nombreux taxons constituent ainsi des menaces potentielles pour la santé économique et environnementale des milieux d'accueil et peuvent notamment accélérer la disparition des espèces autochtones jusqu'à l'éradication totale.

Un exemple spectaculaire est la disparition de 210 espèces de poissons Cichlidés du lac Victoria (Afrique de l'Est) suite à l'introduction de la perche du Nil, *Lates niloticus* (Moyle et Light, 1996). La FAO (Food and Agricultural Organisation) répertorie plus de cent soixante espèces de poissons exotiques dans cent vingt pays, ce qui met en évidence l'ampleur du problème (Allan et Flecker, 1993). Toutefois, certaines espèces exotiques peuvent s'intégrer à la faune native sans causer de perturbations majeures (Moyle et Light, 1996). Les salmonidés sont largement introduits à travers le monde pour la pêche sportive notamment et souvent sans préoccupation ni évaluation de leurs effets sur la faune native. Suite à ces introductions, de nombreuses combinaisons sympatriques artificielles se sont formées entre diverses espèces, certaines mettant en jeu des interactions fortes avec les espèces autochtones (Fausch, 1988 ; Dunham, 2000) telles que la compétition, la prédation, l'hybridation ou le transfert de nouveaux parasites et de pathogènes (Moyle *et al.*, 1986, Crowl *et al.* 1992, Dunham *et al.* 2002, Weigel *et al.*, 2003, Hasegawa *et al.* 2004, Peterson *et al.*, 2004).

Des salmonidés exogènes ont été fréquemment introduits dans les Pyrénées françaises pour la pêche (Delacoste *et al.*, 1997). C'est notamment le cas dans la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) d'Orlu (Ariège) pour plusieurs salmonidés exotiques et des souches exogènes de truite commune en renforcement des populations autochtones.

L'omble de fontaine ou saumon de fontaine (Mitchill, 1810) *Salvelinus fontinalis* (photo 1) est un salmonidé importé d'Amérique du nord. Il vit dans les eaux fraîches (température inférieure à 20°C) et bien oxygénées. En France, aucune population anadrome n'a été encore décrite. L'omble de fontaine affectionne tout particulièrement les torrents et les ruisseaux, ainsi que les lacs de montagne toute l'année. Lorsque la maturité sexuelle est atteinte, c'est-à-dire autour de l'âge de 2 ou 3 ans, les adultes regagnent les parties amont des cours d'eau pour se reproduire entre les mois d'août et de novembre (Keith et Allardi, 2001). Les premières introductions dans les Pyrénées datent des années 1930 à 1934. Cependant, l'implantation de cette espèce dans la RNCFS d'Orlu est très peu documentée. Nous n'avons pu connaître avec précision la date des premières introductions dans l'Oriège et ses affluents mais elle est probablement comprise entre 1945 et 1960. Haffner (in Maurin, 1994) fait état d'une régression sensible de l'euprocte des Pyrénées *calotriton asper* (Garcia-Paris et al., 2004) et la fait correspondre, entre autre, aux introductions de Salmonidés (dont le saumon de fontaine) dans les Pyrénées. Cependant, aucune étude scientifique n'a actuellement pu démontrer un impact direct ou indirect des Salmonidés sur cette amphibien à forte valeur patrimoniale (Maurin, 1994).



Photo 1 : saumon de fontaine © P. Menaut

OBJECTIFS

Évaluer l'impact du salmonidé introduit *Salvelinus fontinalis* sur la faune aquatique autochtone de l'Oriège et notamment

- l'euprocte des Pyrénées
- la truite commune
- les invertébrés

A) EUPROCTE DES PYRENEES

L'euprocte des Pyrénées est un amphibien urodèle rhéophile endémique du massif pyrénéen. L'objectif de ce travail à terme était d'estimer l'impact de prédation ou de compétition pour une ressource spatiale ou trophique des salmonidés (saumon de fontaine, *Salvelinus fontinalis*, et truite commune, *Salmo trutta*) sur les populations d'euproctes dans les cours d'eau de la RNCFS d'Orlu. Ce travail apportera de nouvelles connaissances sur l'écologie et la biologie de cette espèce très discrète, méconnue et peu étudiée (Guillaume, 2000, 2001, 2002 ; voir aussi Lecis & Norris, 2003 et 2004 sur *Euproctus patycephalus*).

L'introduction de poissons exogènes dans les sites de reproduction et de ponte d'amphibiens entraîne généralement une baisse de la diversité et/ou de l'abondance d'Anoures et/ou d'Urodèles (Resetarits, 1995 ; Hecnar *et al.*, 1997 ; Knapp & Matthews, 2000 ; Gillespie, 2001 ; Matthews *et al.*, 2001 ; Knapp, 2004 ; Lowe, 2004 ; Knapp *et al.* 2005). Cependant, peu d'études sur le sujet ont été menées sur les lacs ou les rivières de hautes montagnes (Delacoste *et al.*, 1997 ; Tyler *et al.*, 1998 ; Pilliod & Peterson, 2001 ; Bosch *et al.*, 2006) et aucune n'a concerné exclusivement l'euprocte des Pyrénées pourtant particulièrement vulnérable car endémique de la chaîne pyrénéenne. De fait, Haffner classe l'euprocte des Pyrénées dans la catégorie « Rare » de l'Inventaire de la Faune Menacée en France (Maurin, 1994) et mentionne l'introduction de poissons carnivores (exogènes) comme menace pour cette espèce endémique Franco-Espagnole.

L'objectif général initial était de comparer le statut et la dynamique de populations d'euprocte en sympatrie et en allopatrie avec le saumon de fontaine. En dépit de recherches intensives sur l'ensemble de la réserve, il n'a pas été possible d'identifier une population d'euprocte en sympatrie avec des effectifs significatifs de saumon de fontaine. Une telle situation était inattendue et pourrait être due à trois causes non exclusives

- le hasard,
- des exigences d'habitats respectivement distinctes des 2 espèces,
- un processus d'exclusion amorcé à la suite de l'implantation du saumon de fontaine au milieu du siècle dernier.

L'effort d'analyse a donc porté sur la caractérisation des habitats des deux espèces afin d'essayer de trancher entre ces trois causes et notamment de tester un éventuel effet négatif de la présence du saumon de fontaine sur la présence de l'euprocte.

La répartition (ou la distribution) des euproctes et des salmonidés a été étudiée à trois échelles spatiales différentes :

- à l'échelle du paysage de la Réserve Nationale de chasse et de Faune Sauvage d'Orlu,
- à l'échelle du réseau hydrographique (mésos-habitat) sur 18 tronçons (stations),
- à l'échelle du cours d'eau (micro-habitat).

Présentation de l'euprocte des Pyrénées (annexe 1)

L'euprocte des Pyrénées est un urodèle (photo 2) endémique des Pyrénées aux mœurs nocturnes appartenant à la famille des Salamandridés. La couleur de fond varie du gris clair au brun foncé avec généralement un motif vertébral jaune ou orangé irrégulier (succession linéaire de taches ou ligne continue) se prolongeant sur la queue. Le ventre est fréquemment orange ou rouge parsemé de taches sombres. Certains individus peuvent présenter cependant une robe grise uniforme. Il diffère des tritons européens (genre *Lissotriton*) non seulement par certains caractères morphologiques (tels qu'une tête aplatie, une peau rugueuse, une queue généralement plus épaisse à sa base et l'absence de crête chez les mâles lors de la période de reproduction), par ses mœurs rhéophiles, mais aussi par son mode d'étreinte (amplexus, photo 3) dans l'accouplement.



Photo 2 : euprocte des Pyrénées © P. Menaut

Cet amphibien, emblématique des Pyrénées, bénéficie d'un statut de protection : il est inscrit à l'annexe II de la convention de Berne et dans l'annexe IV de la directive habitats. Il est protégé et classé parmi les espèces « rares » (quasi-menacées) dans le livre rouge des vertébrés de France (MNHN, 1994). La grande majorité des populations du versant français est présente dans les cours d'eau et lacs d'une altitude supérieure à 500-1000 m et inférieure à 2500m (Martínez-Rica & Clergue-Gazeau, 1977). Côté espagnol, certaines populations sont présentes à des altitudes inférieures à 150m.



Photo 3 : amplexus de l'euprocte des Pyrénées © P. Marty

Comme la majorité des Salamandridés, les euproctes sont amphibiotiques, c'est-à-dire que le cycle d'activité des adultes est bi-phasique (figure 1 & annexe 1). Il est composé d'une phase aquatique et d'une phase terrestre, la phase aquatique étant généralement prédominante. Quatre à six ans après leur métamorphose, les euproctes atteignent la maturité sexuelle. Au printemps, après la fonte des neiges, dès que l'eau atteint une température comprise entre 6 et 8°C, les adultes reproducteurs rejoignent les sources, ruisseaux, torrents et autres rivières bien oxygénées pour se reproduire. L'accouplement est précédé d'une parade nuptiale. Le mâle, en état d'excitation, lève la queue à la verticale presque en angle droit par rapport au corps. Les animaux peuvent rester plusieurs heures dans cette posture. Les femelles attirées par cette danse nuptiale, sont alors enlacées par la queue du mâle. C'est l'amplexus (Photo 3). Les cloaques étant accolés, la fécondation est interne contrairement à celle des anoues. La femelle va pondre de 10 à 40 œufs de couleur claire et de 2 à 3 mm de diamètre. Ils sont déposés un à un ou par petits amas entre les galets qui jonchent le fond du cours d'eau. Quelques jours après l'accouplement, les œufs éclosent, libérant des larves peu mobiles. Le développement larvaire s'effectue dans son intégralité en milieu aquatique. La durée du développement est étroitement liée à la température du cours d'eau. Il est fréquent qu'il s'étale sur une ou deux années successives. Au cours de l'automne, les adultes regagnent le milieu terrestre principalement composé de zones boisées, d'affleurements rocheux et de pâturages. Les durées des phases aquatiques et terrestres vont dépendre des conditions environnementales extérieures (altitude, températures de l'air, de l'eau, précipitations, etc.).

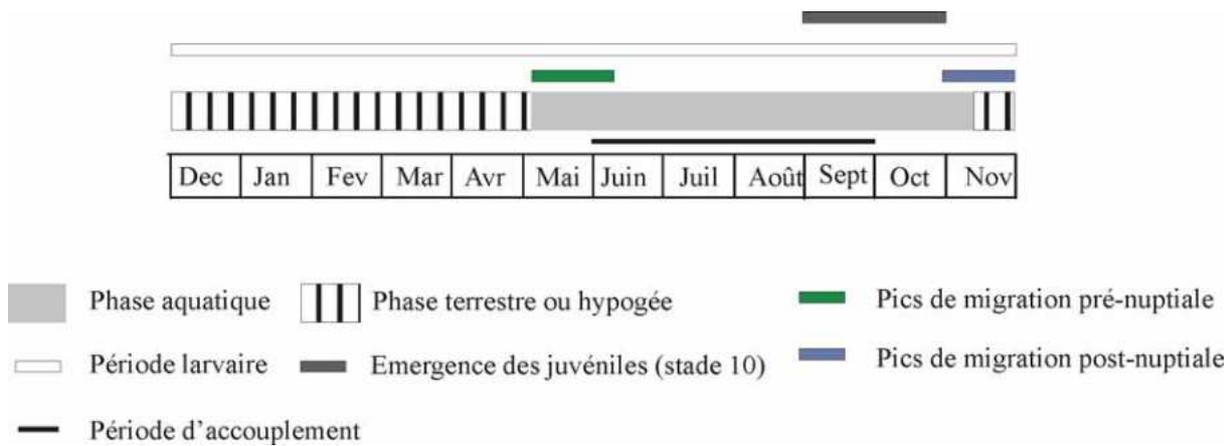


Figure 1 : phénologie du cycle annuel de l'euprocte des Pyrénées sur En Gaudu à Orлу

Présentation du site d'étude

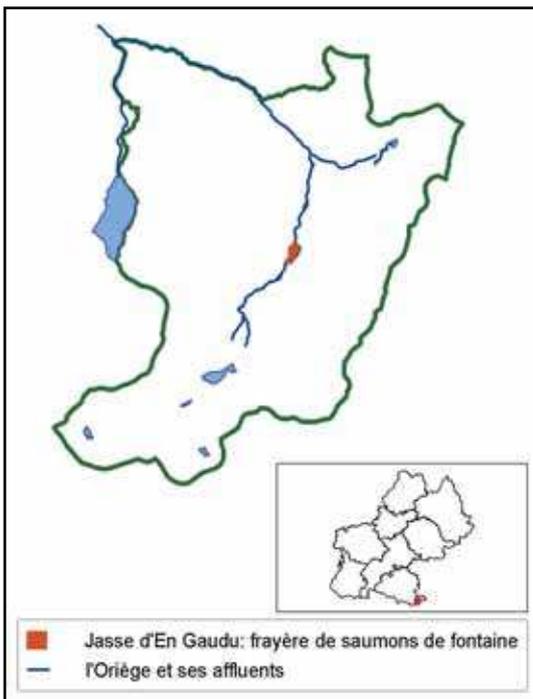


Figure 2 : Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage d'Orлу

La réserve d'Orлу (figure 2), créée en 1943 est aujourd'hui une Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage (RNCFS) gérée par l'Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage. Elle est située au sud-est de l'Ariège, dans le canton d'Ax-les-Thermes et s'étend sur 4 248 ha de haute montagne de 930 à 2765 m d'altitude. Le réseau hydrographique est composé d'une rivière principale, l'Oriège, alimentée par de nombreux ruisseaux. Le régime hydrique est très variable, avec une crue annuelle printanière due à la fonte des neiges et des crues occasionnelles lors des orages estivaux. Les étangs se trouvent principalement entre 1900 et 2400 mètres. Ils sont gelés en hiver et la majeure partie du printemps. 3 zones en particulier ont

été scindées en 18 tronçons où la présence et les effectifs d'euproctes et de salmonidés ont été suivis régulièrement et fréquemment (figure 3 & tableau 1). L'euprocte s'est avéré présent sur une seule de ces 3 zones, dans la Jasse d'En Gaudu en bordure de l'Oriège, choisie pour ses densités minimales ou nulles en salmonidés.

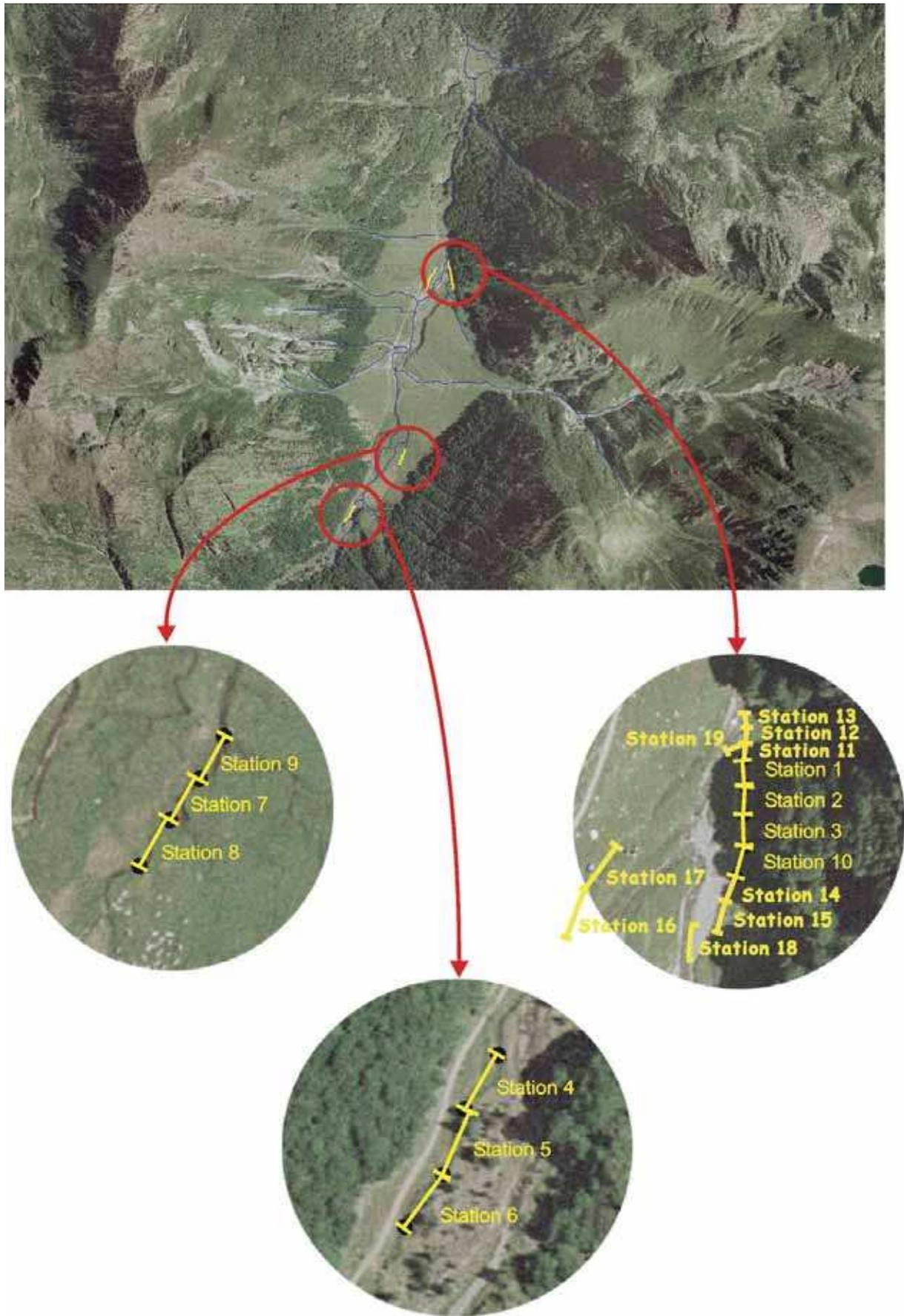


Figure 3 : localisation des 18 tronçons d'étude de l'euprocte sur la RNCFS d'Orlu

Cours d'eau	1										2			3			4	
tronçon	13	12	19	11	1	2	3	10	14	15	4	5	6	9	7	8	17	16
Longueur (m)	11.7	9.8	13.5	9.6	16.3	16.6	15.3	14.8	20	25.7	35.7	28.9	39.6	16.9	20.5	18.6	29.5	32.1
Largeur moyenne (m)	3.37	3.20	0.63	3.77	2.14	2.10	1.68	1.49	1.76	1.59	0.79	1.03	1.09	1.35	1.35	1.16	0.98	1.24
Surface (m²)	39.39	31.36	8.44	36.16	34.84	34.86	25.63	22.02	35.25	40.94	28.31	29.62	43.07	22.82	27.68	21.62	28.76	39.92
saumon	+	+	-	-	+	+	-	-	-	-	++	++	+++	+++	+++	+++	+	-
truite	++	+++	-	+	++	++	+	+	+	+	+	+	++	-	+	-	++	+

Tableau 1 : principales caractéristiques des tronçons de suivi des effectifs d'euproctes et de salmonidés

Méthodes

Les exigences d'habitat aquatique de l'euprocte ont été analysées selon trois échelles spatiales : à l'échelle du paysage de la RNCFS, à l'échelle intermédiaire du réseau hydrographique (mésos-habitat) et à l'échelle du cours d'eau (micro-habitat).

Répartition de l'euprocte et du saumon de fontaine à l'échelle du paysage

La totalité des cours d'eau et plans d'eau de la RNCFS d'Orlu a été prospectée à 3 reprises et de façon standardisée de juin à octobre 2005. Au cours de cet inventaire, la présence ou l'absence d'amphibiens (dont l'euprocte des pyrénées) a été notée ainsi que la présence ou l'absence de salmonidés (dont le saumon de fontaine). De plus, des paramètres d'habitats ont été relevés.

Pour chacun des 106 points au total prospectés, ont été notés :

- l'altitude,
- la nature courante ou stagnante du milieu,
- la distance à la forêt,
- la distance au premier abri terrestre (pour les amphibiens),
- le substrat (blocs, galets, gravier, sable, vase, débris végétaux, végétaux),
- l'exposition,
- la pente moyenne,
- la météo,
- la profondeur,
- la présence ou l'absence d'amphibiens ainsi que les stades (adultes, juvéniles, larves) et les effectifs « approximatifs » observés,
- la présence et l'absence de salmonidés.

Ces données ont été analysées par comparaison de modèles de capture-recapture estimant les probabilités de détection et de présence et intégrant les variables d'habitats choisies (Mackenzie et al, 2002).

Répartition de l'euprocte et du saumon de fontaine à l'échelle du réseau hydrographique

Cette analyse a porté sur les effectifs d'euproctes capturés sur les 18 tronçons suivis régulièrement (figure 3). A cinq reprises dans l'été 2005, des relevés de méso-habitats (Delacoste et al., 2002 ; Malavoi et al., 2002) ont été réalisés ainsi que des mesures de débits pour chacun des 18 tronçons. Quatre campagnes de pêches électriques en 2005 (juin, juillet, août et octobre) ont permis d'estimer les effectifs (Carl et Strub, 1978) et les densités de salmonidés (*Salvelinus fontinalis* et *Salmo trutta fario*) dans ces tronçons. Cette analyse est néanmoins entachée d'un problème de pseudo-réplication puisque plusieurs des stations sont très proches dans l'espace. Nous avons choisi d'adopter le concept d'unité morphologique (Malavoi et Souchon, 2002 ; Malavoi, 1989) afin de caractériser l'habitat diurne de l'espèce dans ces tronçons. Cinq unités hydro-morphologiques ont été retenues. Leurs principales caractéristiques sont résumées dans le tableau 2. Chacune des stations est alors caractérisée par les variables suivantes : surface, distance à la source, effectifs d'euproctes capturés, médianes des densités et des biomasses de salmonidés (saumon de fontaine et truite commune), débits moyens, pourcentage de recouvrement de chaque unité hydro-morphologiques.

Appellation	Vitesse moyenne (m/s)	Profondeur moyenne (cm)	Turbulences de surface
Plat	0,7	5,2	Aucunes
Plat courant	4,6	6,6	Faibles
Courant	20,1	10	Fortes
Seuil	12,6	6,7	Fortes
Bordure de courant	3,3	5,5	variables

Tableau 2 : principales caractéristiques des méso habitats

Répartition de l'euprocte et du saumon de fontaine à l'échelle du cours d'eau

Au cours de l'été 2004, 330 points d'échantillonnage ponctuel de présence ont été relevés sur différents affluents de l'Oriège où l'euprocte est présent. Chaque point d'échantillonnage correspond à un carré (quadrat) de 20 cm de coté à l'intérieur duquel nous avons relevé différents paramètres :

- l'unité hydro-morphologique,
- la profondeur,
- la vitesse du courant,
- la largeur du cours d'eau,
- la distance à la berge,
- la granulométrie,
- la présence ou l'absence d'euprocte.

La granulométrie a été relevée en estimant visuellement la proportion des différentes fractions du substrat :

- VASE : < 0,2 mm,
- sable : 0,2-2 mm,
- gravier : 2-20 mm,
- galets : > 20-<200 mm,
- blocs : >200 mm, et offrant un interstice entre le bloc et le fond de la rivière,
- dalle : >200 mm n'offrant pas d'interstice entre le bloc et le fond de la rivière,
- débris végétaux.

Dans un premier temps, une analyse compositionnelle (Aebischer et al., 1993 ; Leban, 2002), a été conduite pour rechercher une éventuelle utilisation non aléatoire des micro-habitats. A moins de conduire une analyse de micro-habitat similaire pour les salmonidés, cette échelle d'analyse au microhabitat n'est pas appropriée pour étudier les relations euprocte / saumon de fontaine (un point d'échantillonnage correspond à un quadrat de 20 cm de côté). En revanche, la comparaison des micro-habitats des deux espèces pourrait permettre d'examiner les éventuels facteurs affectant la présence d'euprocte et confondant avec la présence de salmonidés.

Estimation des effectifs d'euproctes dans les 18 tronçons de réseau hydrographique

Le marquage individuel est nécessaire pour estimer la taille des populations d'euproctes et d'amphibiens en général (Blomberg & Shine, 1996). L'effort de capture a été standardisé sur la base de 1h30 de prospection pour 30m² de cours d'eau. Tous les animaux capturés ont été relâchés précisément sur ce même lieu de capture. Les captures et manipulations ont fait l'objet d'une autorisation administrative conformément à la réglementation sur les espèces protégées.

Mesures et double marquage effectués sur les animaux

Tout les euproctes (adultes, juvéniles et larves) capturés sont ensuite anesthésiés dans une solution aqueuse de phénoxy-éthanol à 0,5 ml/L afin d'être sexés, mesurés, pesés, marqués (adultes uniquement) et photographiés. Après dissipation des effets de l'anesthésique, les animaux sont relâchés sur leur lieu de capture.

Le « toe clipping » consiste à amputer d'au moins un doigt chaque individu capturé après l'avoir anesthésié. L'ablation correspond à un code numérique propre à chaque individu. Ce type de marquage décrit par Hero (1989) est peu coûteux, mais peut engendrer un stress chez l'animal marqué et disparaît avec le temps puisque les doigts des urodèles repoussent.

La pose de transpondeur passif est réalisée après anesthésie : une puce magnétique de 0,1g est implantée dans la cavité péritonéale de l'animal à l'aide d'une aiguille creuse stérile. Chaque puce comporte un code magnétique unique. La puce est lue grâce à un récepteur électronique que l'on approche à moins de 5cm de l'animal marqué.

Les effectifs sont estimés à partir des 141 individus marqués en 2005 et sur la base du meilleur modèle probabiliste de capture-recapture de population close (Williams et al. 2002)

Démarche qualité

Afin de valider les compétences de l'ONCFS mobilisées sur les interactions salmonidés-euprocte et afin d'évaluer le travail effectué, l'ONCFS a fait appel sur fonds propres à des consultants extérieurs. En 2004, l'Université Paul Sabatier (annexe 2) et en 2005, l'association ECODIV (annexe 3) ont effectué des prestations de formation et d'évaluation. Leurs recommandations ont été prises en compte dans la mesure du possible. En particulier, l'association ECODIV a dispensé une formation sur la détection de toutes les espèces d'amphibiens présentes pour optimiser l'efficacité de l'inventaire « amphibiens » des zones humides de la RNCFS.

Résultats

Répartition de l'euprocte et du saumon de fontaine à l'échelle du paysage

Un total de 106 sites (figure n°4) a été prospecté pour inventorier les espèces d'amphibiens (figure n° 5) et de salmonidés en 2004 et 2005. Les espèces de salmonidés rencontrées sont : la truite commune (*Salmo trutta*, Linné, 1758), l'omble ou saumon de fontaine (*Salvelinus fontinalis*, Mitchill, 1815), la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*, Richardson, 1836), l'omble chevalier (*Salvelinus alpinus*, Linné, 1758) et le cristivomer (*Salvelinus namaycush*, Walbaum, 1794). 50 % des sites prospectés abritent une population de salmonidés et 30 % (soit 32 sites) sont « colonisés » par les saumons de fontaine (figure 6). 4 sites sont concernés par les autres espèces exogènes que sont la truite arc-en-ciel, l'omble chevalier et le cristivomer (figure 7).

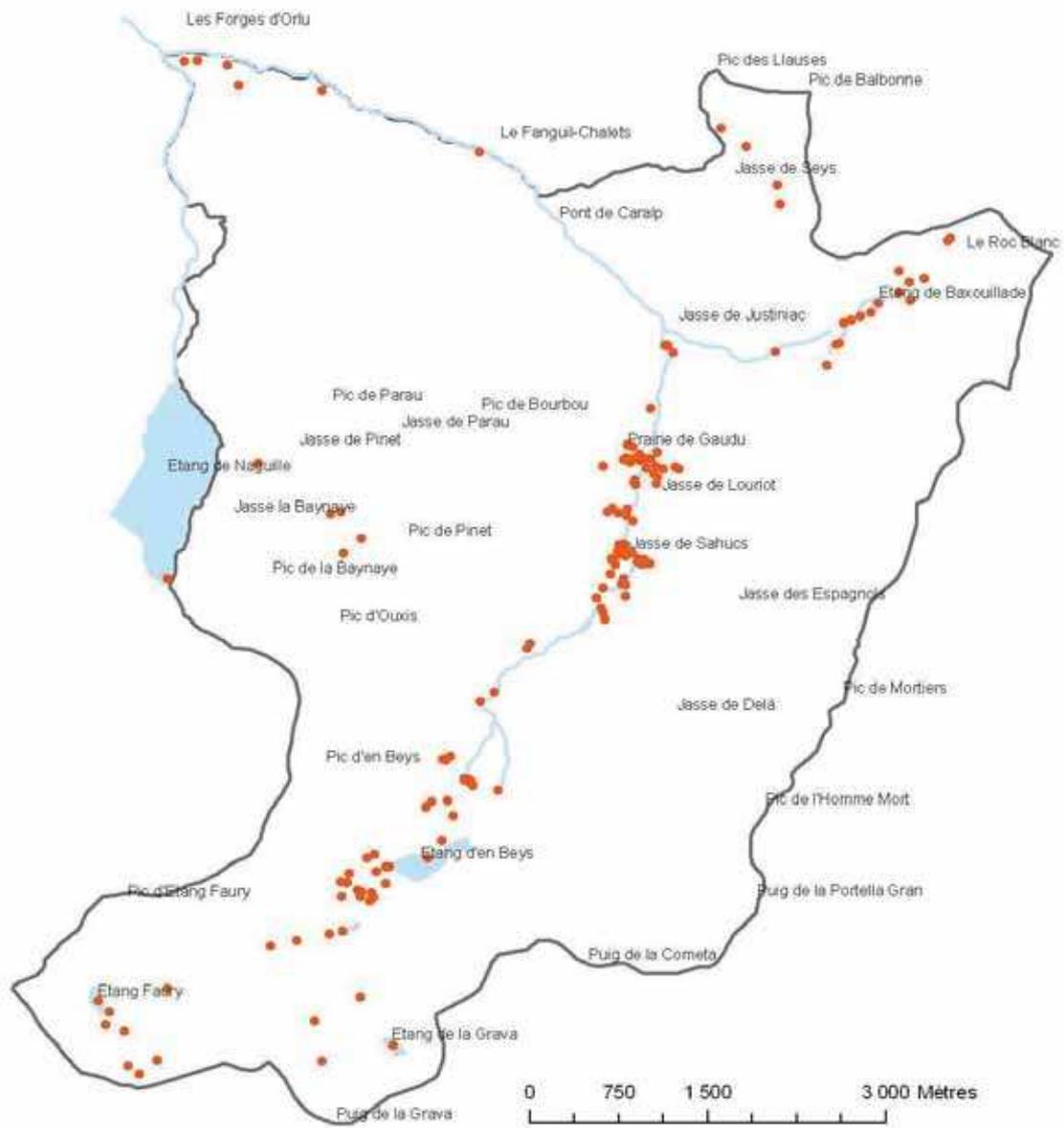


Figure 4 : les 106 zones humides prospectées sur la RNCFS d'Orlu

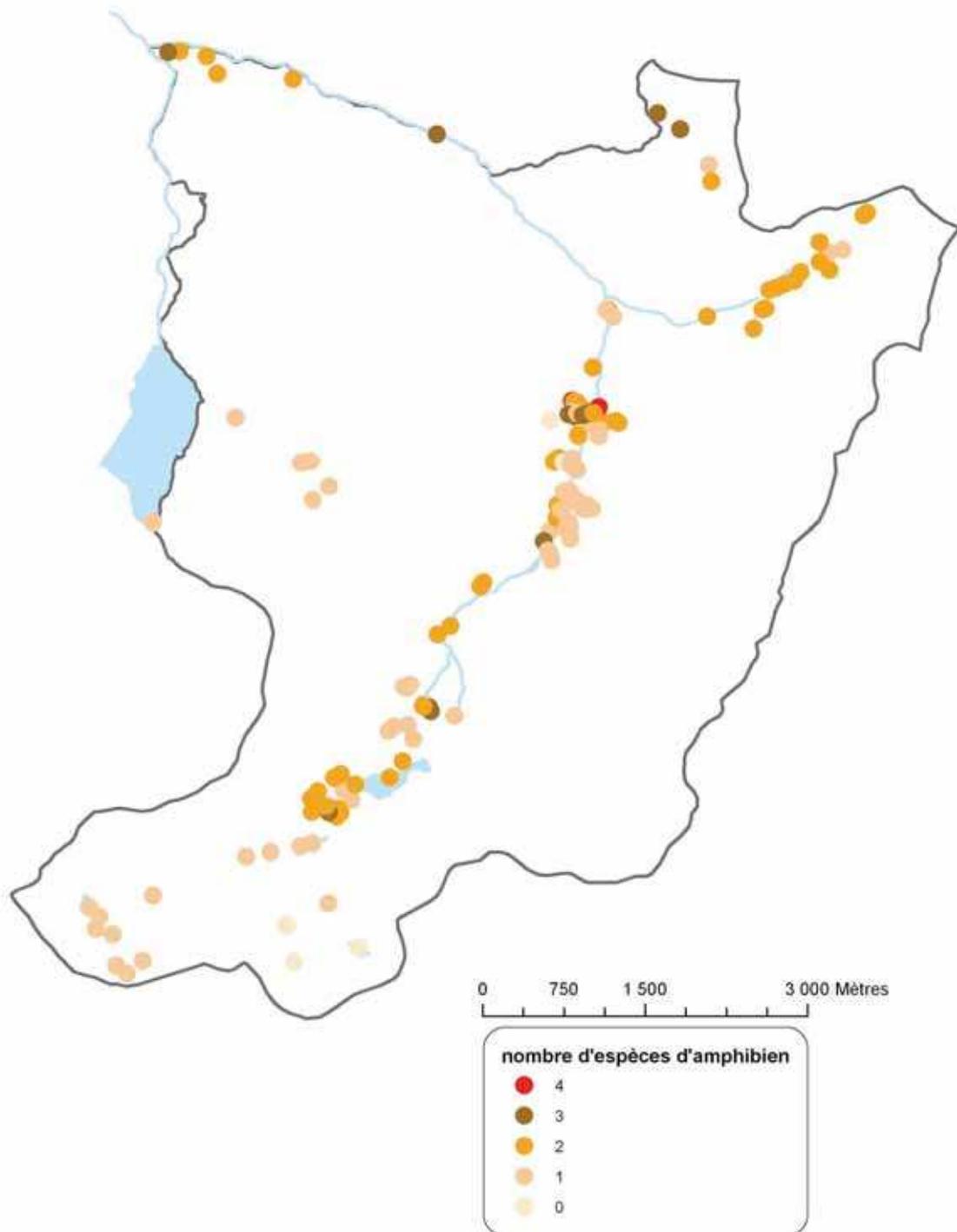


Figure 5 : la communauté d'amphibien de la RNCFS d'Orlu

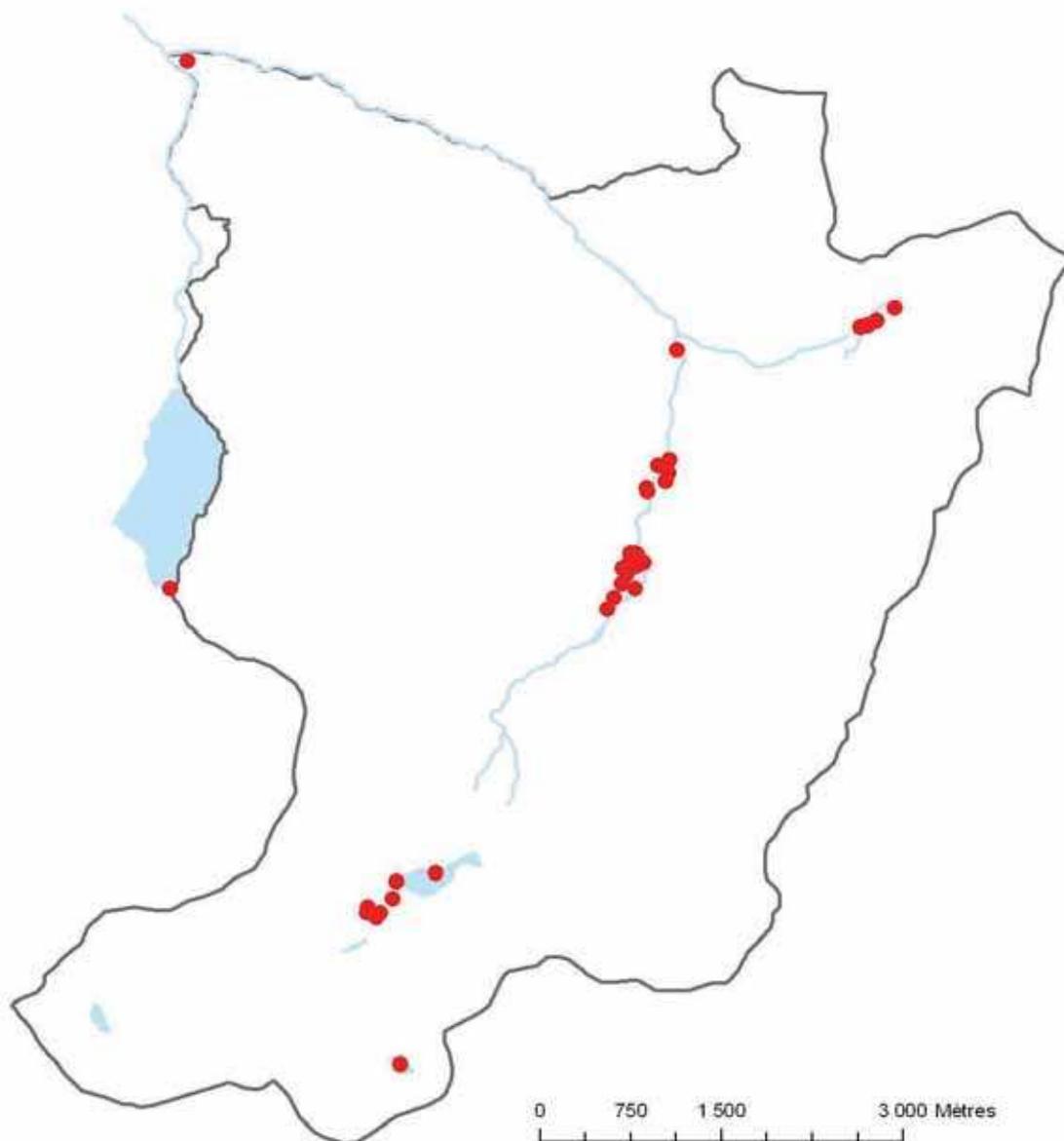


Figure 6 : les populations de saumon de fontaine de la RNCFS d'Orlu

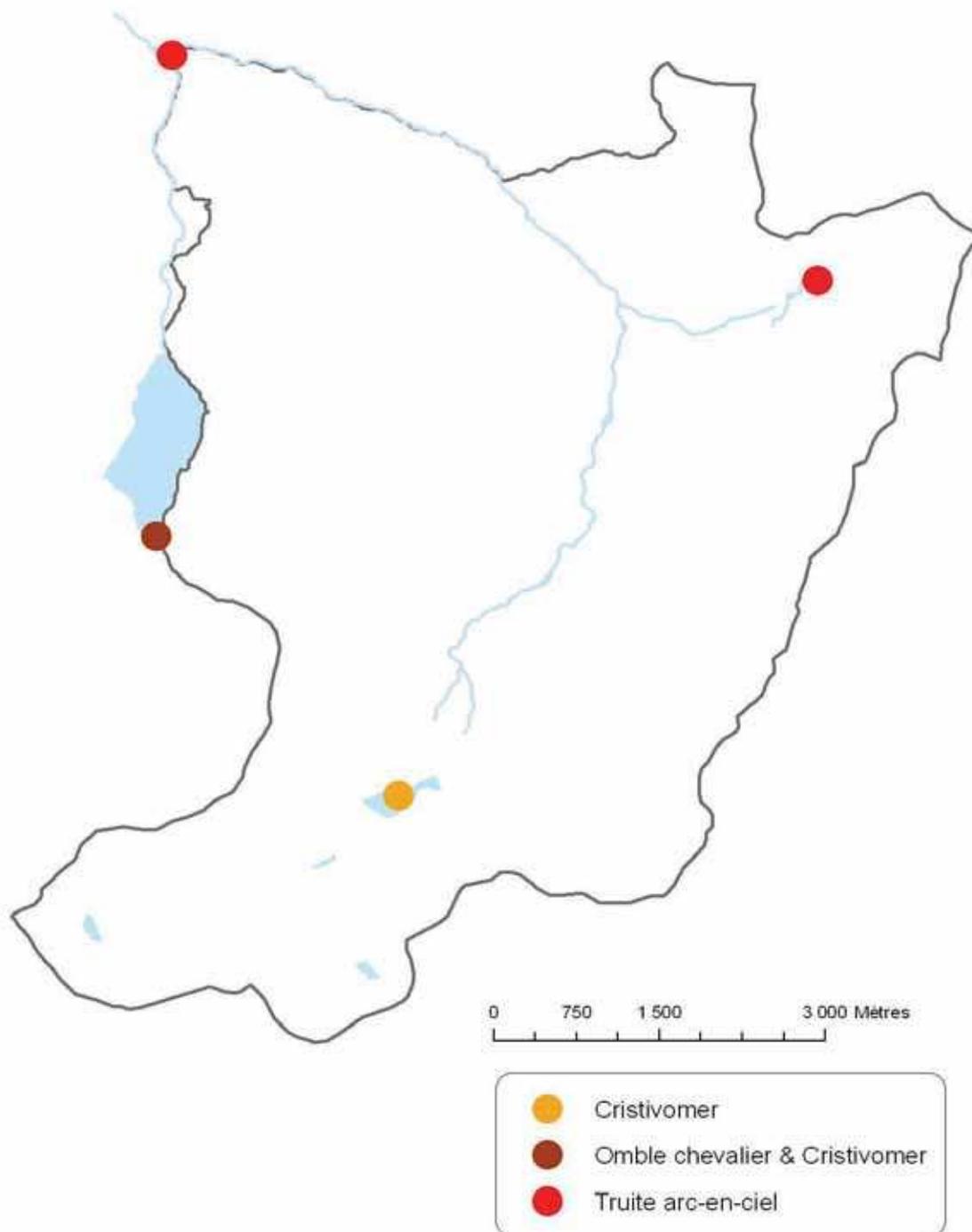


Figure 7 : salmonidés exogènes autres que saumon de fontaine sur la RNCFS d'Orlu

Sur les 106 sites prospectés, 95 % (soit 101 sites) présentent au moins une espèce d'amphibiens (figure 8).

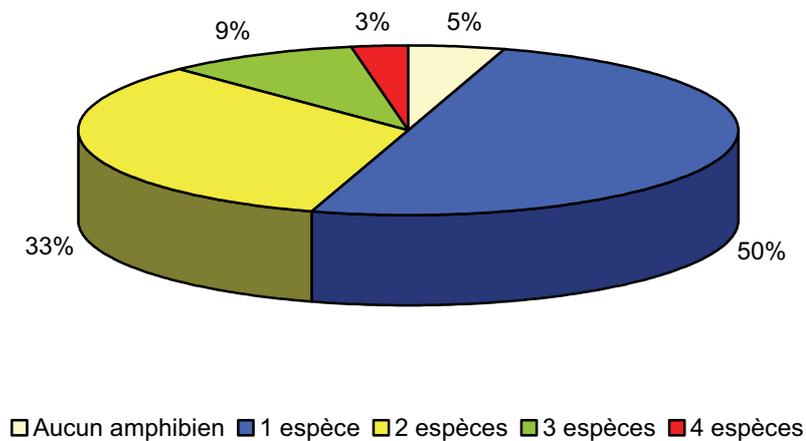


Figure 8 : pourcentage de sites prospectés en fonction de la diversité spécifique en amphibiens

Quatre espèces d'amphibiens sont présentes sur la RNCFS d'Orlu en plus de l'euprocte des Pyrénées : deux Urodèles (le Triton palmé, *Lissotriton helveticus*, Razounowsky, 1789 et la Salamandre tachetée, *Salamandra salamandra*, Linné, 1758) et deux Anoures (le Crapaud commun, *Bufo bufo*, Linné, 1758 et la Grenouille rousse, *Rana temporaria*, Linné, 1758). L'euprocte des Pyrénées est présent sur 17 sites (figure 9).

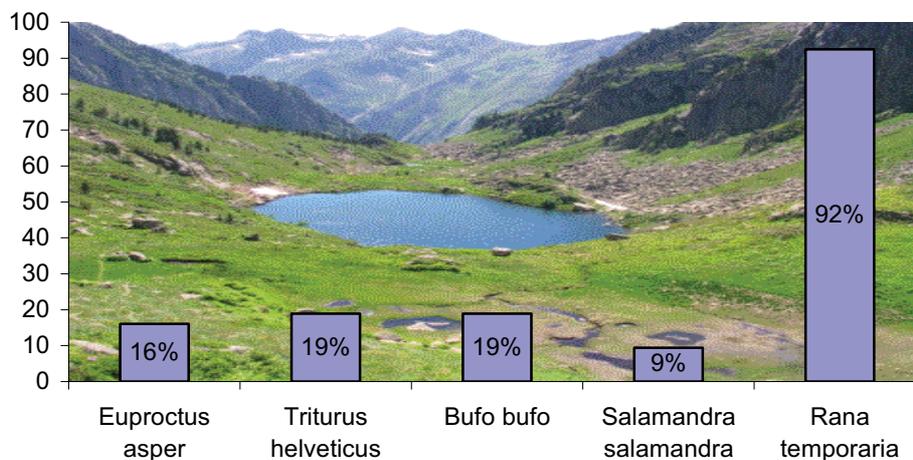


Figure 9 : pourcentage de sites de présence de l'espèce correspondante

L'euprocte des Pyrénées est essentiellement localisé au niveau des affluents de l'Oriège situés dans la Jasse d'En Gaudu (figure 10) mais aussi dans les secteurs suivants : forges d'Orlu (« Parc des Loups »), Naguille (vers Pinet) et Pas de Balussière (en amont de la jasse de Sahucs). Au total, 4 noyaux de population d'euprocte au moins sont présents sur Orлу. Ces populations d'euproctes semblent déconnectées les unes des autres. Cet isolement apparent des populations d'euprocte (par exemple entre les populations d'En Gaudu et de Balussière) ne s'explique pas par l'absence de milieux favorables. Il pourrait s'avérer intéressant de tester l'hypothèse selon laquelle les populations denses de salmonidés (et de saumon de fontaine) pourrait constituer une barrière aux flux d'euproctes. L'euprocte et le saumon de fontaine sont amenés à coexister uniquement dans 4 sites au niveau des affluents de l'Oriège du secteur de la Jasse d'En Gaudu (figure 10).

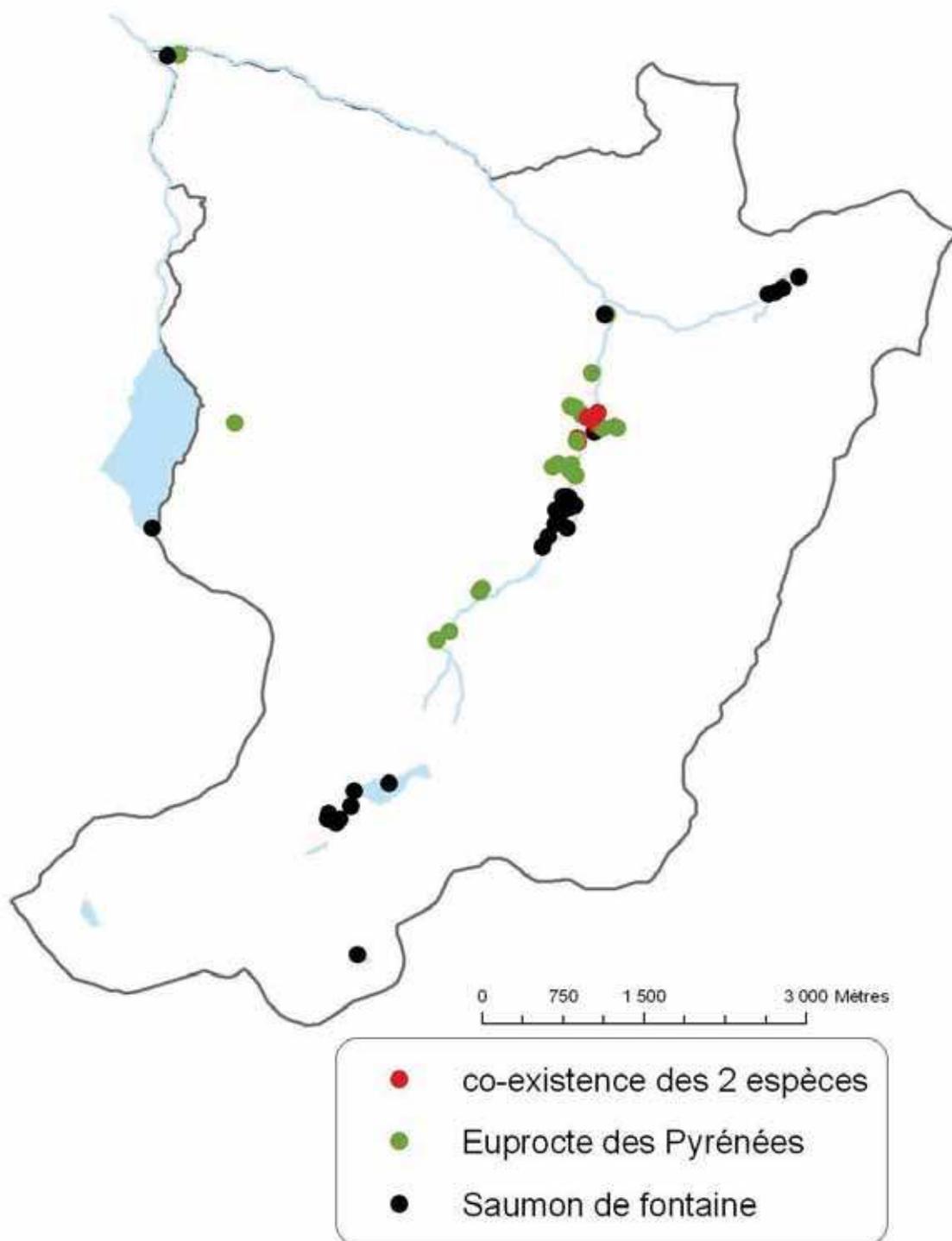


Figure 10 : les populations de saumons et d'euproctes sur la RNCFS d'Orlu

La qualité de l'inventaire effectué sur les salmonidés et l'euprocte a été évaluée en estimant les erreurs de détection et les préférences d'habitat de ces trois espèces.

1. Habitat du saumon de fontaine :

Le saumon de fontaine semble lié aux substrats de gravier et de sable ainsi qu'aux débris végétaux. La proportion estimée de sites occupés par le saumon de fontaine (0,2852) est très proche de la proportion observée (0,2830), ce qui indique que l'inventaire du saumon sur la RNCFS d'Orlu a été fiable.

2. Habitat de la truite commune :

De même, la truite commune semble liée aux substrats de gravier et de sable ainsi qu'aux débris végétaux ; elle semble éviter les pentes trop fortes. La proportion estimée de sites occupés par la truite commune (0,3441) est très proche de la proportion observée (0,3396), ce qui indique que l'inventaire de cette espèce sur la RNCFS d'Orlu a été fiable.

Par conséquent, la cartographie de distribution des salmonidés est efficace, actualisée et fiable, ce qui permet de tester la présence/absence de saumon de fontaine et de truite commune en tant que facteurs déterminants susceptibles d'affecter la répartition de l'euprocte des Pyrénées.

3. Habitat de l'euprocte des Pyrénées :

Le meilleur modèle d'habitat identifié par intégration de modèles capture-recapture de détectabilité et de modèles logistiques d'habitat lie la probabilité de présence de l'euprocte aux variables de substrat que sont les galets et le gravier et à la pente du cours d'eau (corrélations positives). Il s'avère que la détection de l'euprocte est relativement peu performante, en raison du caractère cryptique de l'espèce puisque l'espèce n'est observée que sur 16% des sites alors qu'elle est prédite sur 27% des sites par ce modèle d'habitat. Cela signifie que le modèle prédit la présence d'euprocte dans 29 sites contre les 17 sites où il a été observé au cours de l'inventaire.

Ensuite, nous avons restreint les analyses à l'ensemble des sites présentant du gravier. En effet, la présence de gravier semble constituer une exigence d'habitat pour le saumon de fontaine et l'euprocte. Par conséquent, le substrat gravier est favorable aux deux espèces.

Or, que ce soit sur les sites avec gravier, favorables aux salmonidés et aux euproctes, ou bien sur les 106 sites de l'échantillon total, les facteurs présence de salmonidés, de truite ou de saumon ne semblent pas être impliqués dans le déterminisme de la répartition de l'euprocte. Aucune analyse ne nous a permis de mettre en évidence une quelconque corrélation entre la présence/absence d'euproctes et la présence/absence de saumon de fontaine.

Cependant, sur l'ensemble des sites présentant du gravier, un test du χ^2 permet de déceler l'existence d'une exclusion de saumon de fontaine et euprocte (χ^2 (dl=1) =4,03 ; $p=0,0448$) : les deux espèces co-habitent à une fréquence significativement inférieure à celle qui serait prédite par le hasard. Autrement dit, les deux espèces co-habitent très rarement mais, encore une fois, cette exclusion apparente n'éclaire pas sur les processus en cause qui conduisent à cette observation. Les modèles d'habitats décrits semblent plutôt attribuer les différences observées de distribution à des facteurs de substrat et de dénivelé qu'à une réelle interaction inter-spécifique, sans là non plus en apporter la preuve.

Répartition de l'euprocte des Pyrénées à l'échelle du réseau hydrographique (échelle intermédiaire)

Sur les 18 stations de suivi des effectifs d'euproctes et de salmonidés, on constate que les plus fortes densités d'euproctes capturés correspondent aux plus faibles biomasses de saumon de fontaine (figure 11).

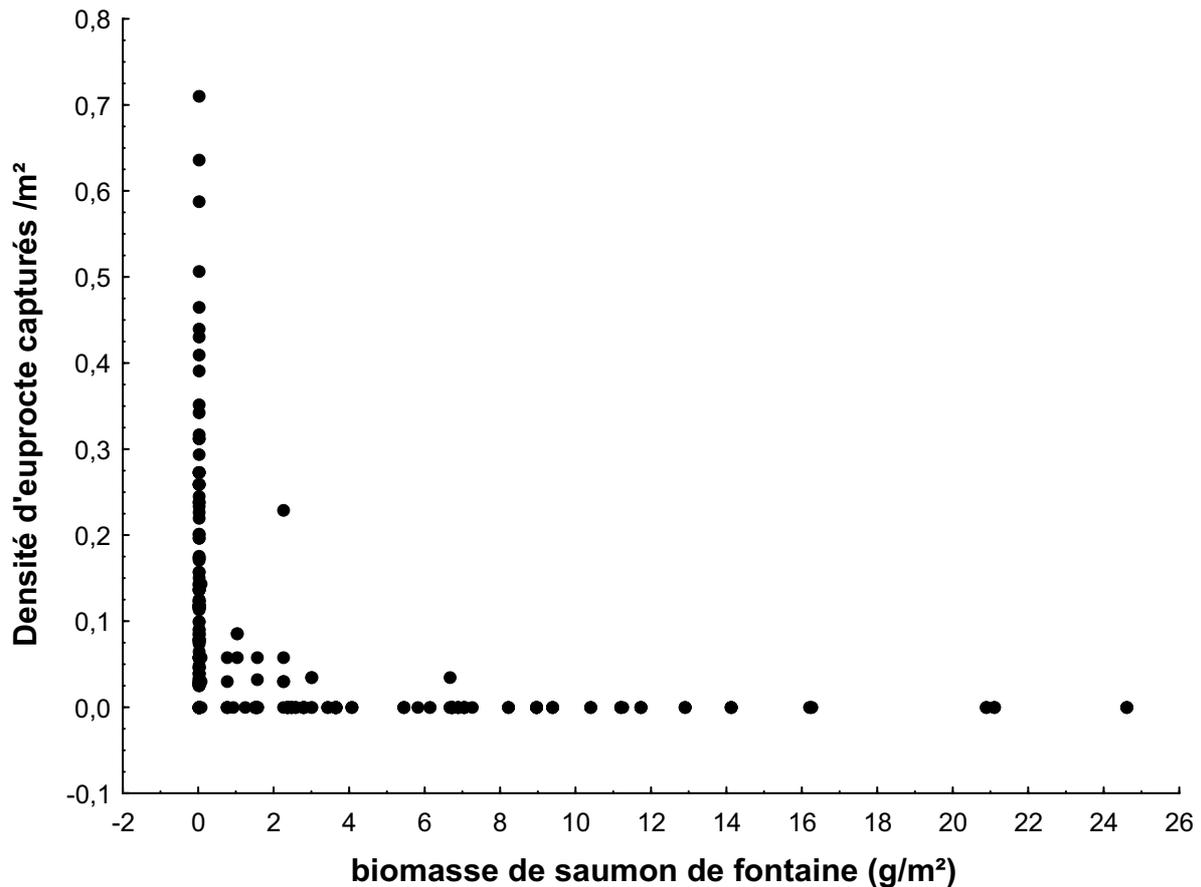


Figure 11 : densités d'euproctes capturés en fonction de la biomasse de saumons de fontaine

En revanche, cette tendance est moins nette (figure 12) pour les densités d'euproctes capturés en fonction de la biomasse de truites communes. Il faut noter que ces analyses sont handicapées par un problème de pseudo-réplication puisque la plupart des stations sont très proches dans l'espace.

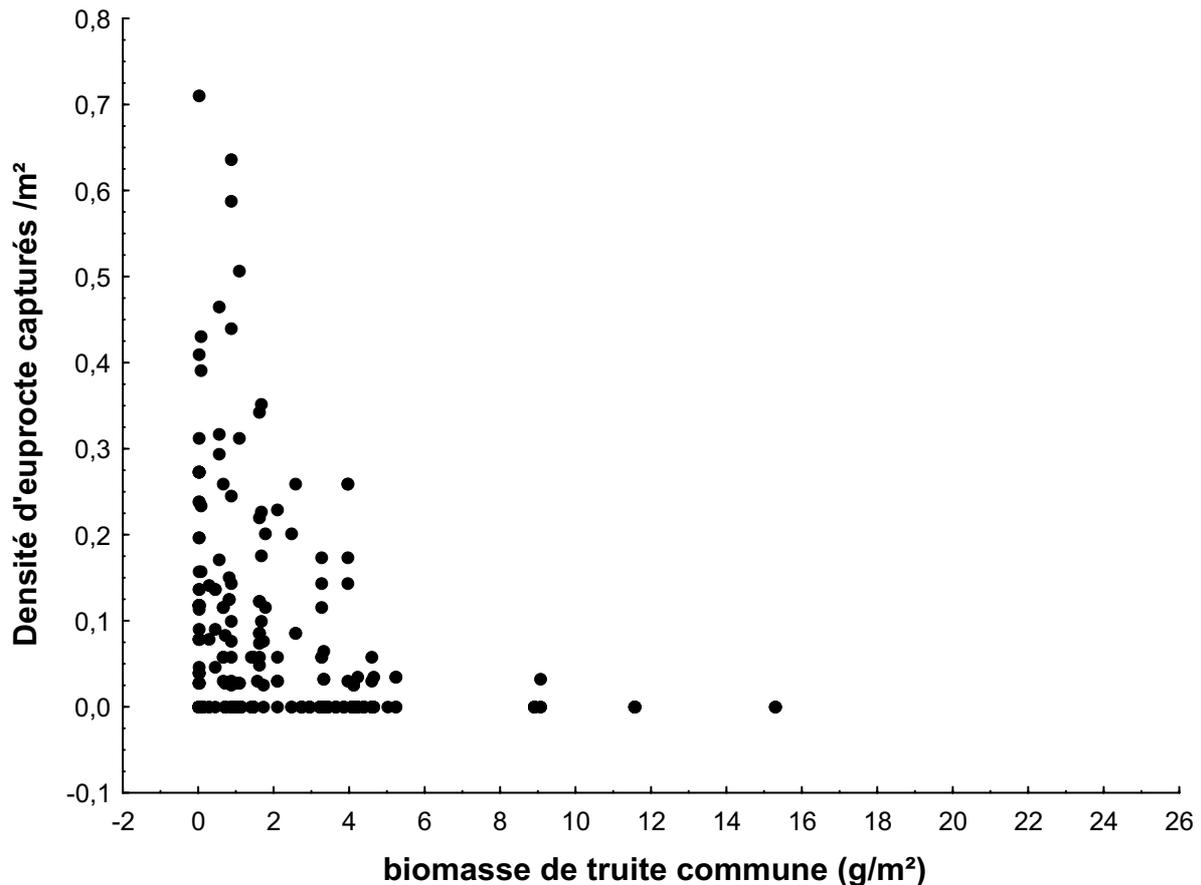


Figure 12 : densités d'euproctes capturés en fonction de la biomasse de truites communes

A l'échelle du réseau hydrographique, le modèle décrivant le mieux le jeu de données lie négativement l'effectif maximum d'euproctes capturés (pour une station donnée) à la distance à la source et à la médiane des biomasses de saumon de fontaine. Le meilleur modèle ne prenant pas en compte le facteur « présence du saumon de fontaine » présente une adéquation nettement moins satisfaisante avec les données de terrain que le meilleur modèle intégrant la présence du saumon. (« meilleur modèle avec saumon » : AIC= 59,6 vs « meilleur modèle sans saumon » : AIC=104,7). Par conséquent, la présence du saumon de fontaine semble avoir un impact négatif sur les effectifs d'euprocte. Cependant, là encore, cette relation reste fragile car basée sur seulement 18 sites échantillons et susceptibles de s'avérer pseudo-répliqués. L'échantillonnage devrait donc en théorie porter sur davantage de sites dans davantage de zones de la réserve ou de la région, où coexistent, même temporairement, euprocte et saumon de fontaine. Malgré nos efforts en 2004 et 2005, il nous a été impossible de trouver d'autres stations de ce type.

Répartition de l'euprocte des Pyrénées à l'échelle du microhabitat

En 2004, 330 points d'échantillonnage ponctuel de présence ont été relevés dont 116 avec présence d'euprocte. L'analyse compositionnelle montre que la répartition des euproctes dans les différents méso-habitats n'est significativement pas aléatoire ($\chi^2 = 37,2511$; $P < 0,0001$). Les méso-faciès utilisés préférentiellement sont les « plats » et les « bordures de courant ». Le meilleur modèle logistique prédicteur de la présence d'euproctes intègre les effets négatifs de la largeur du cours d'eau, de la vitesse du courant et de la distance à la berge, et les effets positifs de la présence de galets et de blocs. L'effet de la présence de salmonidés n'est pas testé car son analyse n'est pas pertinente à cette échelle de micro-habitat.

Résultats acquis sur la démographie de l'euprocte

En dépit de l'impossibilité constatée de comparer les densités de populations en allopatrie et en sympatrie avec le saumon de fontaine, de nombreux résultats nouveaux ont été acquis sur la démographie de l'euprocte

- Une densité est estimée pour la première fois sur cette espèce
N mâles : 189 [170-220] N femelles : 141 [126-166]
Soit une population de 330 euproctes pour 378m² de torrent, soit une densité de 9 euproctes pour 10 m² de cours d'eau.
- Le sex ratio est légèrement déséquilibré en faveur des mâles, comme c'est le cas pour plusieurs espèces d'amphibiens (mais peut-être pas pour les urodèles d'altitude).
- Les probabilités de capture sont croissantes puis décroissantes au cours de l'été, mimant la phénologie de la phase aquatique des adultes.
- Il semble que les euproctes capturés soient recapturés de moins en moins fréquemment au cours de l'été, ce qui peut être indicateur d'un traumatisme lié à la capture ou bien du caractère temporaire du passage de chaque individu en phase aquatique dans l'été, limitant les fréquences de recaptures successives par rapport aux fréquences de capture.
- Cet effet de raréfaction à la recapture semble différent entre mâles et femelles, ce qui tendrait à indiquer plutôt un comportement lié à la phénologie de l'espèce qu'un effet traumatisant dû à la première capture.

Conclusions

Aucun impact négatif du saumon de fontaine sur l'euprocte n'a pu être mis en évidence de façon fiable sur la RNCFS d'Orlu. A l'échelle du paysage et d'un réseau hydrographique, et en dépit d'un relatif chevauchement des préférences d'habitat, des situations d'allopatrie sont clairement observées (les populations d'euproctes se situent sur des zones d'absence complète ou quasi-complète de saumon de fontaine) sans qu'il soit possible de distinguer entre un effet du hasard ou d'une réelle interaction négative entre les deux espèces. De manière générale, cette question aurait pu être tranchée, comme escompté au cours de ce travail, si les populations d'euproctes avaient été plus fréquentes sur la RNCFS d'Orlu. Il s'avère, et c'est un apport concret du présent travail, que seule une manipulation expérimentale permettra de répondre à cette question et de comprendre si la répartition actuellement observée des deux espèces sur la RNCFS d'Orlu résulte du hasard ou d'une interaction passée ou peut-être encore en cours entre les deux espèces. A cet égard, l'alevinage relativement cryptique des salmonidés sur la RNCFS d'Orlu constitue au moins une lacune majeure de communication entre les acteurs concernés, sinon, une menace pour les autres amphibiens se reproduisant sur la RNCFS pour lesquels il est clairement établi par les connaissances scientifiques disponibles que les introductions de salmonidés représentent une menace majeure (Hecnar & M'Closkey, 1997 ; Knapp & Matthews 2000). Cette activité d'alevinage doit être examinée à la lumière des objectifs du programme Natura 2000 qui concerne la RNCFS d'Orlu.

B) TRUITE COMMUNE

Dans ce chapitre trois principaux thèmes sont abordés et visent à mieux préciser les relations entre le saumon de fontaine et les autres compartiments biotiques du système (notamment truite commune et peuplement d'invertébrés).

- Structure du peuplement de salmonidés

Cette première partie a comme objectif de décrire les populations des deux espèces de salmonidés sur la réserve. Les situations de sympatrie et d'allopatrie sont ainsi précisées en terme de répartition des espèces, de densité et de classe de taille.

- Reproduction des deux salmonidés

Afin de pouvoir mettre en évidence une compétition éventuelle sur les zones de reproduction, un suivi précis de cette période est réalisé. En effet après avoir précisé les périodes de reproduction des espèces, une analyse plus fine des stratégies de reproduction est présentée (observations comportementales, habitat...).

- Relations trophiques

Ce dernier volet aborde l'aspect trophique des salmonidés en situation de sympatrie et d'allopatrie ; les contenus stomacaux analysés (et les analyses isotopiques en cours) permettront de mieux caractériser les régimes alimentaires des espèces en place et de pouvoir *in fine* préciser les interactions (type compétition, ségrégation) impliquées.

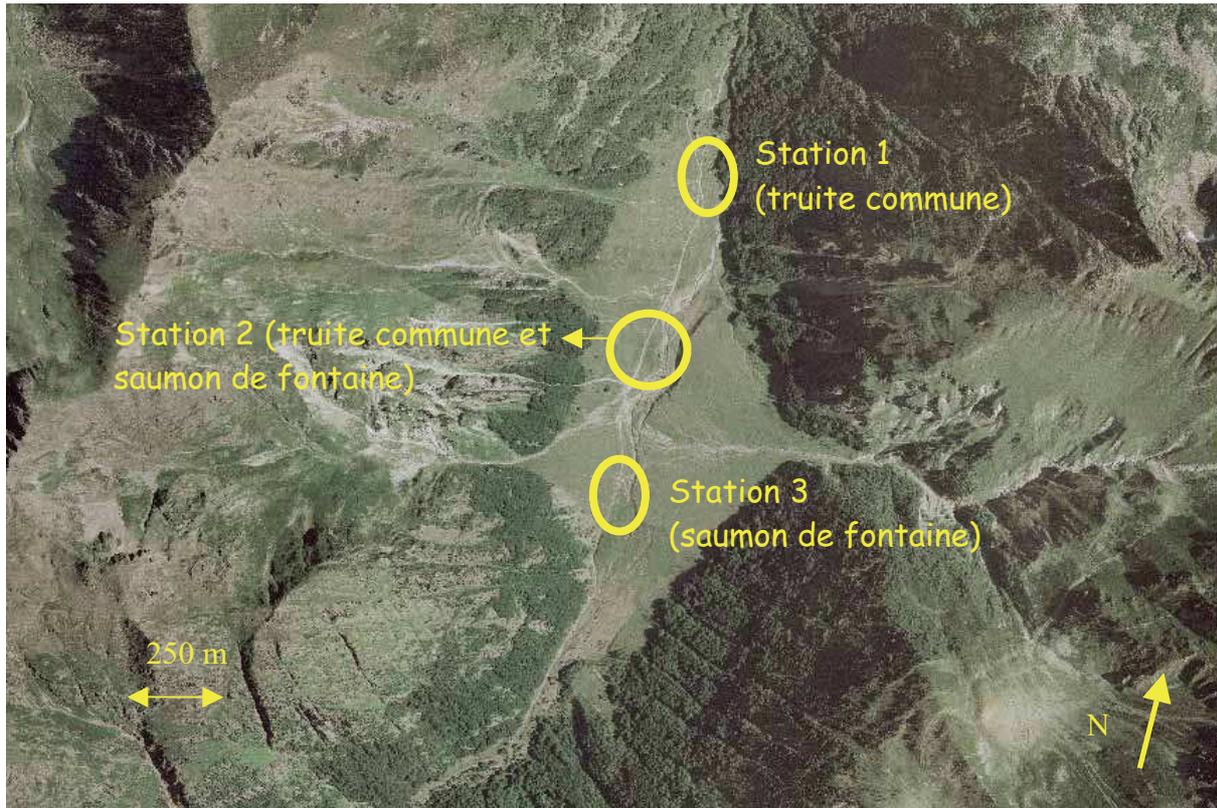


Figure 13 : localisation des 3 stations d'échantillonnage sur la Jasse d'en Gaudu.

État des lieux des populations de salmonidés en place

Des pêches électriques ont été réalisées sur les stations de référence de l'étude (annexe 4 & figure 13) :

- Station 1 : Station truite commune = Station TRF,
- Station 2 : Station truite commune/saumon de fontaine = Station TRF/SDF,
- Station 3 : Station saumon de fontaine (divisée en deux parties en raison de l'hétérogénéité du milieu, une partie lotique (Station SDF 1) une zone plus lenticque (Station SDF 2, cette zone plus difficile à échantillonner à fait l'objet de trois pêches successives contre deux pour les autres stations)

Les niveaux d'eau assez bas ont permis de réaliser des pêches dans de bonnes conditions d'efficacité entre 88 et 94% (tableau 3). Concernant les densités estimées sur les différentes stations, les chiffres des stations TRF et TRF/SDF sont assez proches avec respectivement $0,1487 \text{ ind/m}^2$ et $0,1505 \text{ ind/m}^2$. Les densités estimées pour la Station SDF sont plus élevées ($0,7888$ et $0,9432 \text{ ind/m}^2$). Ces premiers résultats sont intéressants, le saumon de fontaine est une espèce qui en situation d'allopatrie semble moins gouvernée par des mécanismes de densité-dépendance que la truite commune. En situation de sympatrie, compte tenu de l'homogénéité des stations TRF et TRF/SDF, ces mécanismes paraissent également prépondérants.

resultats Station TRF	resultats Station SDF 1
nb poissons pêchés	nb poissons pêchés
31	65
10	17
aire tot echantillonnee	aire tot echantillonnee
295,8	110,284
nb peches	nb peches
2	2
total poissons	total poissons
41	82
densité min. par m ²	densité min. par m ²
0,1386	0,7435
estimation Carle Strub	estimation Carle Strub
44	87
efficacite	efficacite
93	94
probabilite	probabilite
0,7192	0,7522
intervalle de confiance à 5%	intervalle de confiance à 5%
5,5	7,2
densite estime au m ²	densite estime au m ²
0,1487	0,7888
intervalle de confiance à 5%	intervalle de confiance à 5%
1,80E-02	6,53E-02
resultats Station TRF/SDF	resultats Station SDF 2
nb poissons pêchés	nb poissons pêchés
25	79
10	41
aire tot echantillonnee	20
259	aire tot echantillonnee
nb peches	168,56
2	nb peches
total poissons	3
35	total poissons
densité min. par m ²	140
0,1351	densité min. par m ²
estimation Carle Strub	0,83056
39	estimation Carle Strub
efficacite	159
89	efficacite
probabilite	88
0,6603	probabilite
intervalle de confiance à 5%	0,5035
7,1	intervalle de confiance à 5%
densite estime au m ²	17,2
0,1505	densite estime au m ²
intervalle de confiance à 5%	0,9432
2,77E-02	intervalle de confiance à 5%
	1,02E-01

Tableau 3 : récapitulatif des caractéristiques de pêches (stations TRF, TRF/SDF et SDF 1 et 2)

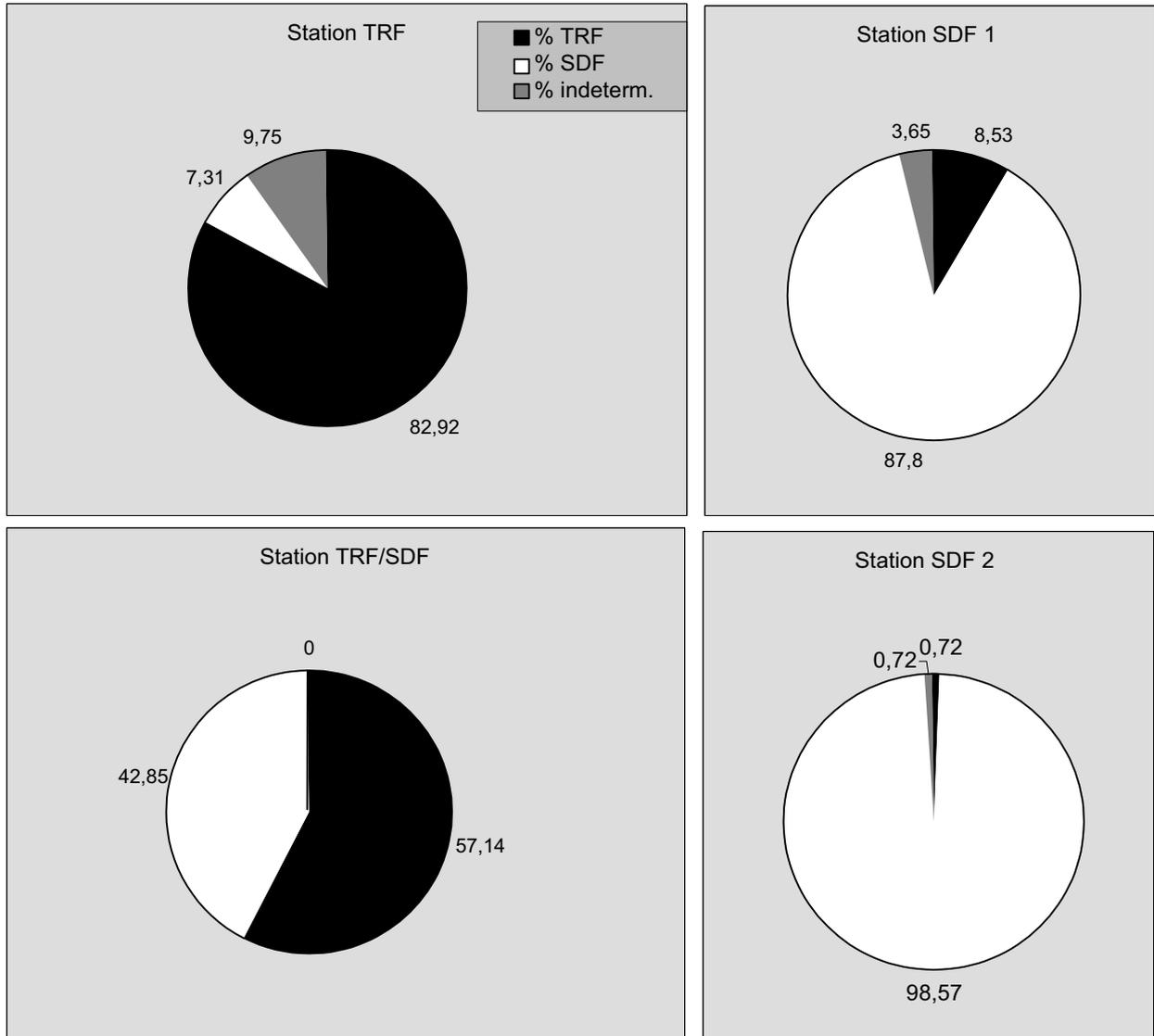


Figure 14 : diagrammes de répartition des deux espèces de salmonidés selon les stations échantillonnées (allopatrie truite commune : station TRF, allopatrie saumon de fontaine : station SDF 1, station SDF 2, sympatrie truite commune-saumon de fontaine (station TRF/SDF)

Les résultats des pêches (figure 14) mettent bien en évidence les situations de sympatrie et d'allopatrie (43% SDF, 57% TRF). Les trois situations différentes (TRF, TRF/SDF et SDF) sont bien marquées sur les station échantillonnées. Celles-ci sont cependant relativement proches dans l'espace.

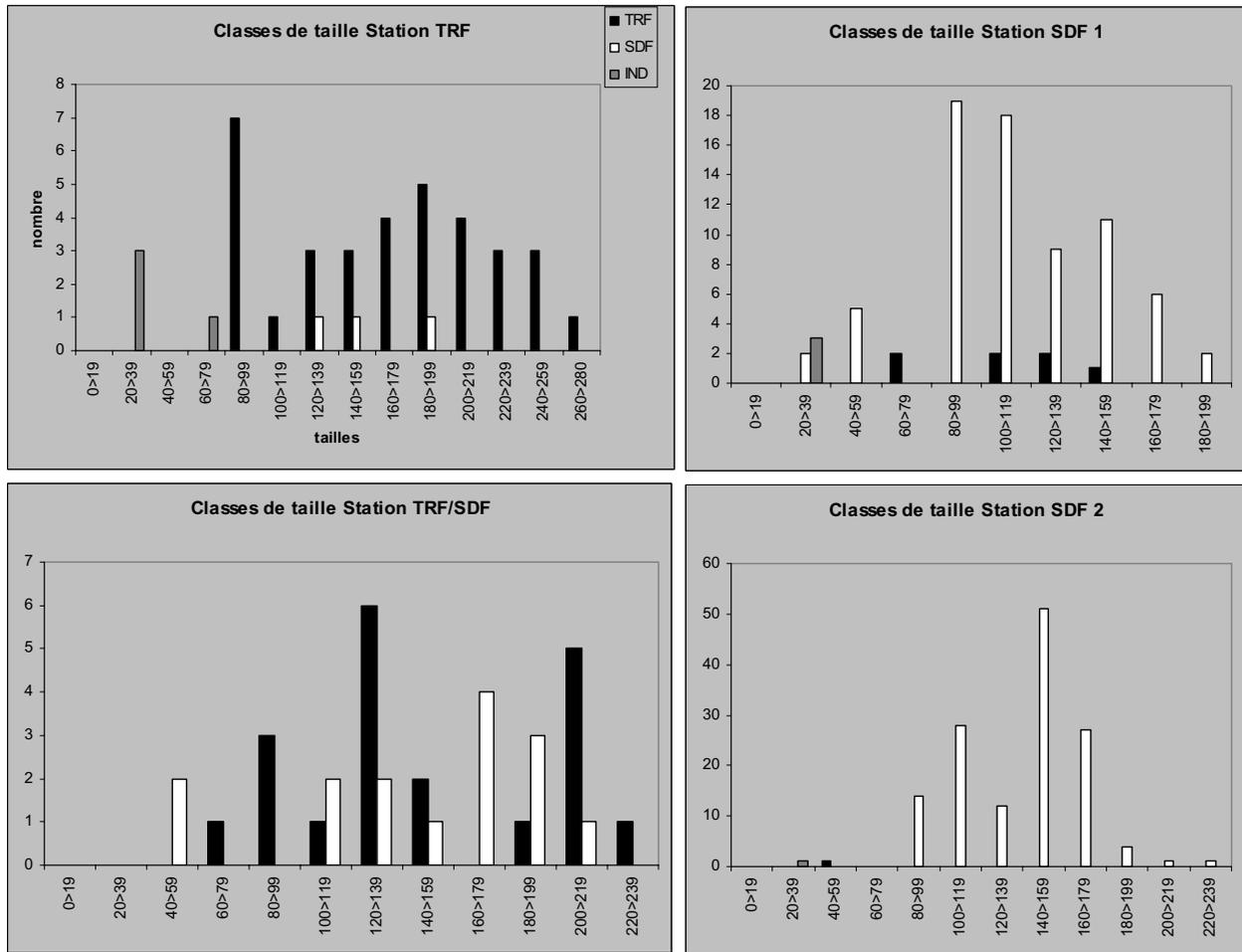


Figure 15 : histogrammes de la répartition en classe de taille des deux espèces selon les stations échantillonnées (allopatrie truite commune : station TRF, allopatrie saumon de fontaine : station SDF 1, station SDF 2, sympatrie truite commune-saumon de fontaine (station TRF/SDF)

Concernant l'analyse des classes de taille (figure 15), quelle que soit la situation nous retrouvons des histogrammes équilibrés. Toutes les classes de taille sont représentées, signe d'une population équilibrée avec un recrutement effectif tout du moins pendant la période suivie. La zone SDF 2 (milieu lentique, petite « piscine ») est constituée à presque 99 % de SDF et possède la densité la plus élevée 0,9432 ind/m². Ce milieu très pauvre en habitat de cache n'abrite quasiment aucune truite.

Reproduction des deux salmonidés

La reproduction des deux salmonidés a été suivie très régulièrement tout au long de la période d'activité de fraie des poissons (figure 16). La reproduction du saumon de fontaine débute fin octobre (20/10/2005) et se termine mi-décembre (13/12/2005). L'activité la plus intense étant observée début novembre. Concernant la truite commune, la période de fraie débute de manière plus tardive (04/11/2005) et se poursuit jusqu'en janvier, la période la plus active correspondant à début décembre. La période de recouvrement des deux espèces en reproduction est donc assez importante et correspond à environ un mois. (Ces chiffres correspondent également aux observations de l'année 2004).

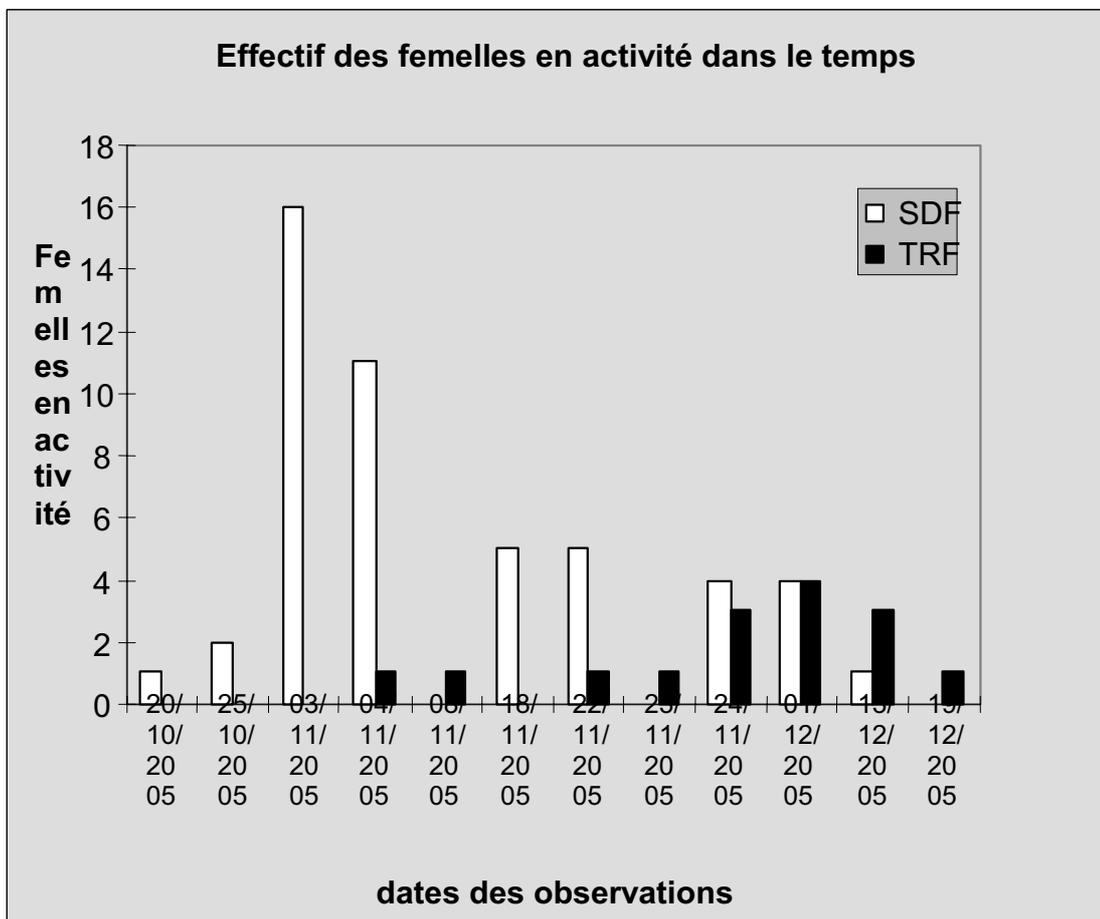


Figure 16 : suivi des effectifs de femelles de saumon et de truite en activités

Cette superposition temporelle de l'activité de fraie entraîne des répercussions sur la nature des couples en activité, en effet près de 10% des couples observés sont constitués par des individus TRF et SDF (couple mixte – figure 17).

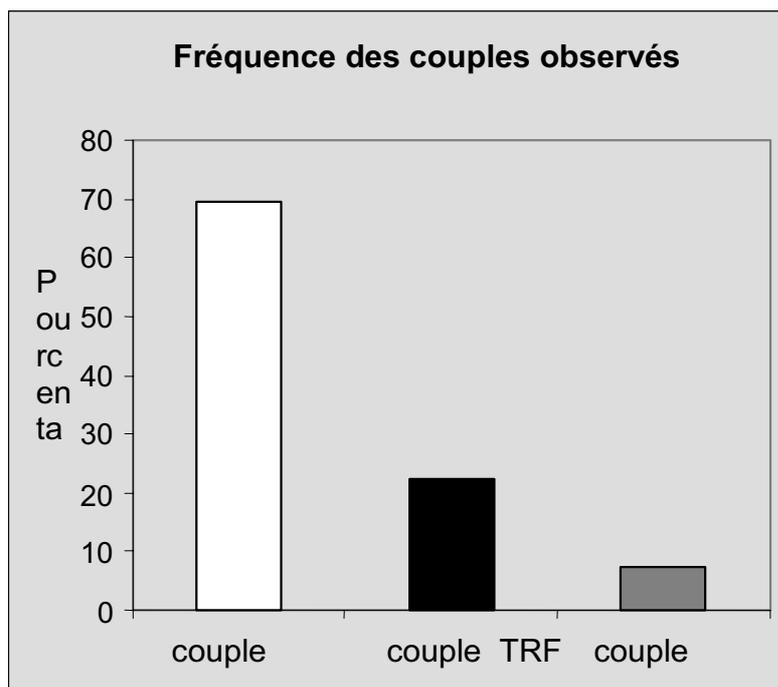


Figure 17 : fréquence relative des appariements observés de salmonidés sur Orly

Une caractérisation plus fine de la composition de ces couples rend compte du rôle important joué par les mâles satellites (jeunes mâles pouvant participer à la reproduction – figure 18). Ils doivent être pris en considération dans l’analyse des couples en activité. Cinq situations sont alors rencontrées allant du couple seul au couple entouré de quatre mâles satellites. Ces différents cas de figures sont observés à la fois chez les couples TRF/TRF, SDF/SDF et également chez les couples mixtes (TRF/SDF).

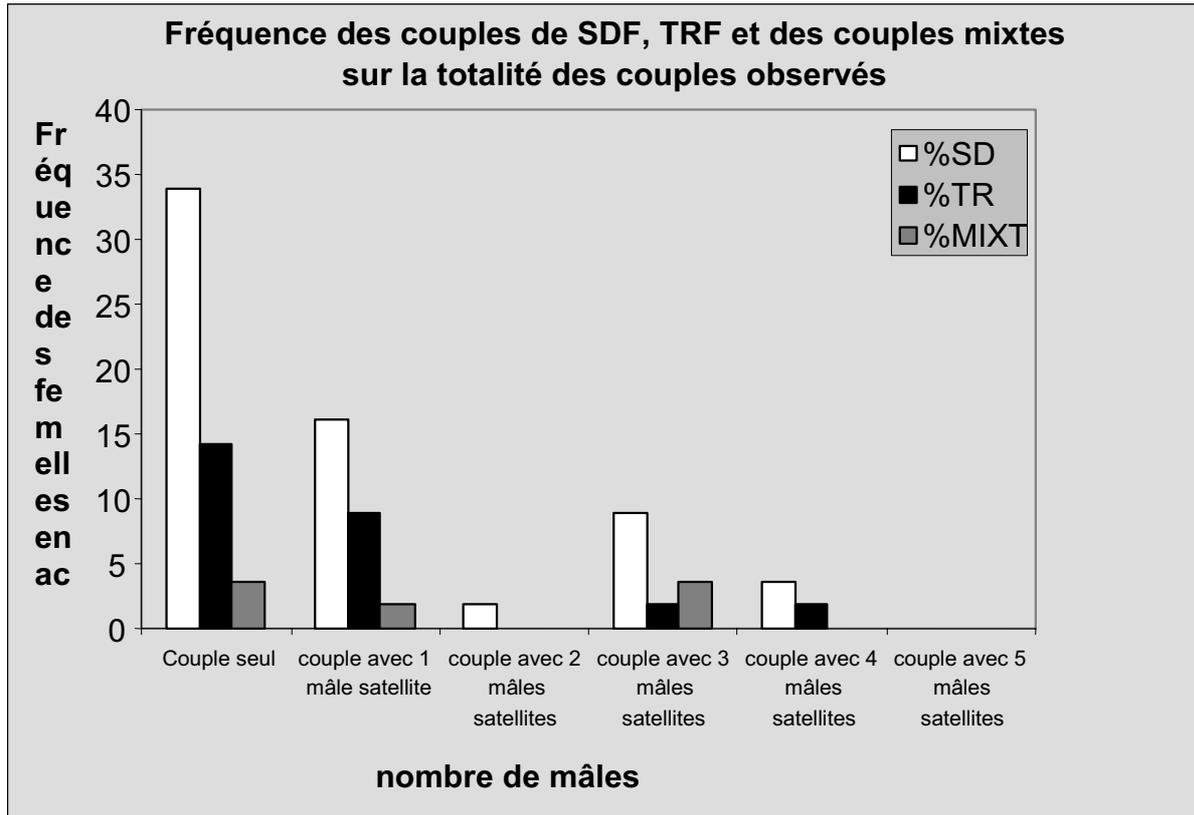


Figure 18 : fréquence relative des appariements observés en fonction de la présence de mâles satellites

Ces situations de mixité entraînent des possibilités d’hybridation. La capture d’une truite tigrée (tiger trout - hybride entre un mâle de saumon de fontaine et une femelle de truite commune) par pêche électrique a mis en évidence ce phénomène. Cette découverte a fait l’objet d’une publication scientifique soumise (annexe 5). Les caractéristiques morphométriques de ce poisson ont été relevées (ex longueur opercule-orbite, longueur dorsale-bout de la tête...). Parallèlement 20 truites communes et 20 saumons de fontaine ont fait l’objet de ces mêmes mesures morphométriques. La truite tigrée (TH) s’avère morphométriquement plus proche de la truite commune (figure 19). Ces éléments pourront servir de base à des études futures sur l’hybridation entre ces deux espèces.

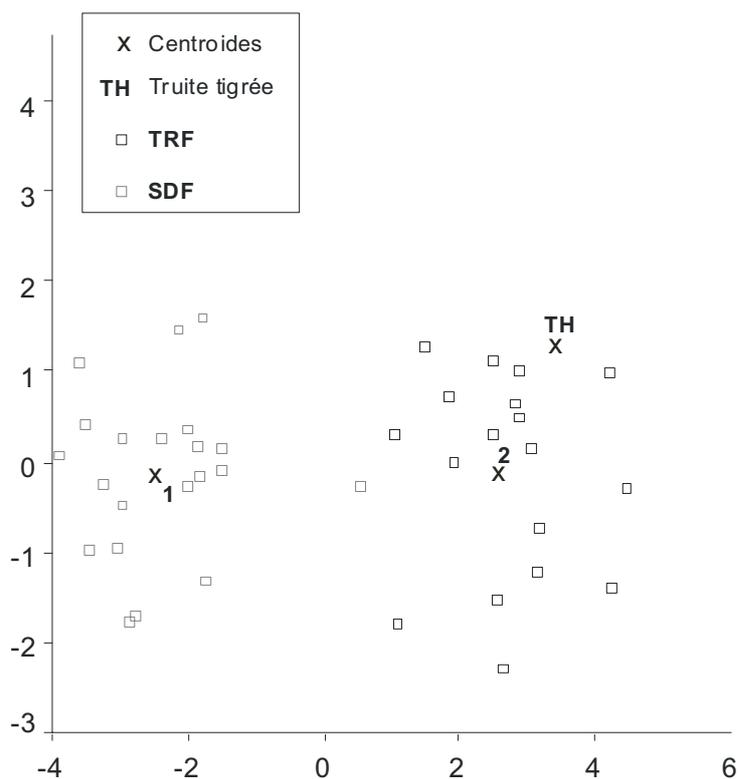


Figure 19 : projection bivariée des deux principaux facteurs de l'analyse discriminante des mesures morphométriques des saumons, truite et de leur hybride

Une analyse discriminante (figure 19) fait ressortir deux groupes bien distincts entre saumon de fontaine et truite commune (centre des groupes – centroïdes). La truite tigrée (TH) se situant morphologiquement près du groupe « truite commune »).

Étude trophique chez le saumon de fontaine (SDF) et la truite commune (TRF)

Ce volet a fait l'objet d'études approfondies (annexe 4). Les contenus stomacaux de 85 truites et 85 saumons anesthésiés ont été prélevés et analysés ; les poissons ont ensuite été relâchés sur les zones de capture. Plus de 10000 proies invertébrées ont été identifiées.

Il semble que le comportement trophique de l'espèce native (truite commune) ne varie pas entre les situations de sympatrie et d'allopatric alors que l'espèce exotique (saumon de fontaine) modifie son comportement trophique en sympatrie. Cette modification de comportement du saumon de fontaine peut être due à une compétition trophique potentielle entre les 2 espèces. L'espèce native pourrait être dominante car son comportement trophique ne semble pas modifié en présence de l'espèce exotique. Le recouvrement des niches trophiques est fort entre les deux espèces mais les changements de comportement observés chez le saumon de fontaine (activité importante l'après midi, consommation importante de proies terrestres – tableau 4 & figure 20) pourrait réduire la compétition. Une ségrégation écologique apparaît en sympatrie, le saumon de fontaine occupant une niche différente de la truite commune. Cette ségrégation pourraient favoriser la coexistence des 2 espèces native et exotique dans notre site d'étude, de plus la plasticité comportementale et trophique de l'espèce exotique pourrait permettre cette coexistence.

Proies consommées par TRF

Allopatric : Les proies les plus fréquentes (>5%) pour TRF le matin sont les Baetidae, les Homoptères, Heptageniidae, les Chironomidae et les Leuctridae. L'après-midi, le pourcentage des Simulidae augmente fortement, les Baetidae restent un groupe fréquent avec les Homoptères, les Heptageniidae et les Chironomidae.

Sympatrie : Les proies les plus fréquentes (>5%) pour TRF le matin sont les Baetidae, les Nemouridae, les Simulidae, les Leuctridae et les Heptageniidae. L'après-midi, Baetidae, Simulidae et Nemouridae restent des groupes fréquents.

Proies consommées par SDF

Allopatric : Les proies les plus fréquentes (>5%) chez SDF le matin sont les Baetidae, les Simulidae, les Trichoptères adultes, les Chironomidae, les Limnephilidae et les Diptères terrestres. L'après-midi, le pourcentage des Chironomidae augmente fortement ce qui est en rapport avec l'augmentation de leur proportion dans la dérive.

Sympatrie : Les proies les plus fréquentes (>5%) chez SDF l'après-midi sont les Baetidae, les Simulidae, les Nemouridae, les Leuctridae et les Heptageniidae. Ce sont exactement les mêmes groupes que pour TRF. Aucun groupe terrestre ne dépasse 0,05 de fréquence. L'après-midi, les groupes les plus fréquents sont les Simulidae, les Baetidae et le groupe terrestre des Homoptères. Ce dernier est relativement fréquent dans les contenus stomacaux (>7%).

		st1	st2		st3
		TRF	TRF	SDF	SDF
Nombre moyen de proies terrestres	AM	7,54 ± 1,61	4,50 ± 2,53	3,31 ± 0,60	4,73 ± 1,47
	PM	6,48 ± 1,89	1,63 ± 0,52	21,21 ± 4,47	4,37 ± 0,79
Pourcentage moyen des proies terrestres	AM	21,29 ± 3,37	15,76 ± 5,38	11,40 ± 2,97	25,90 ± 4,26
	PM	22,78 ± 4,90	10,64 ± 2,40	32,96 ± 5,81	42,13 ± 5,73
Poids sec moyen des contenus stomacaux (mm)	AM	29,78 ± 4,27	49,72 ± 14,35	35,8 ± 7,74	34,60 ± 6,55
	PM	20,17 ± 5,20	18,83 ± 5,24	119,56 ± 22,64	25,03 ± 7,27

Tableau 4 : nombre moyen (\pm ES) de proies terrestres, pourcentage du régime alimentaire occupé par celles-ci et poids sec moyen des contenus stomacaux pour chaque espèce en allopatrie et en sympatrie, le matin (AM) et l'après midi (PM).

Concernant l'étude de la compétition trophique entre salmonidés en parallèle de l'analyse des contenus stomacaux (annexe 4), une étude des isotopes stables des deux salmonidés est en cours. Ce volet permettra de mieux déterminer la position trophique à l'échelle inter-populationnelle.

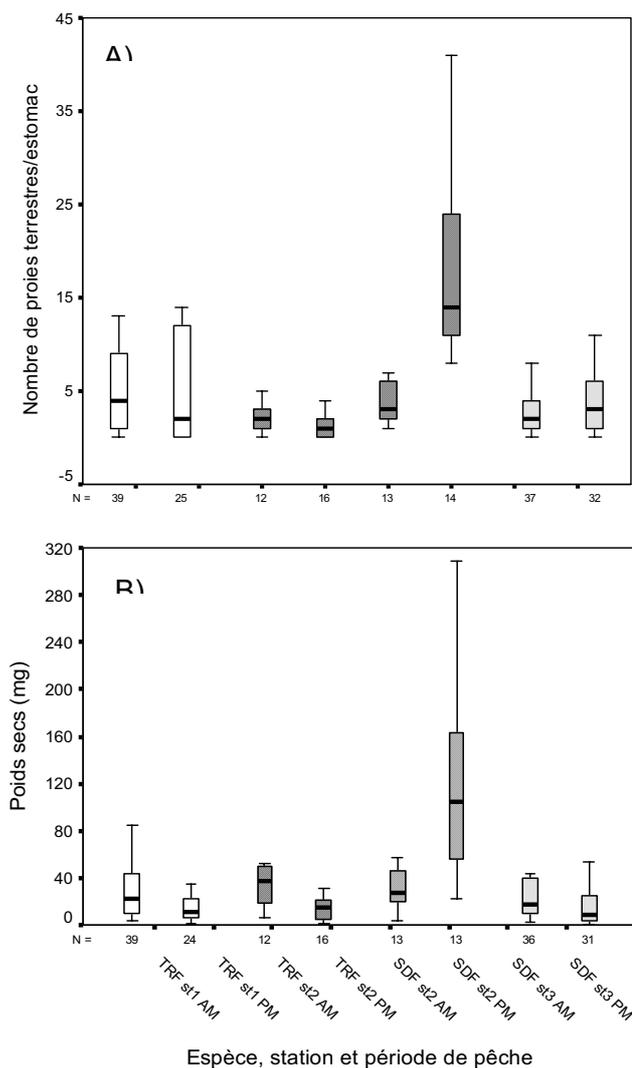


Figure 20 : A) nombre de proies terrestres par estomac selon les espèces et les demi-journées
 B) poids secs des contenus stomacaux selon les espèces et les demi-journées

C) INVERTEBRES

Deux études distinctes, une sur la communauté d'invertébrés aquatiques (odonates exceptés) et une sur la communauté d'odonates, ont porté sur la recherche d'un impact éventuel du saumon de fontaine et des salmonidés en général.

Impact sur la communauté d'invertébrés (annexe 6)

Des substrats artificiels ont été utilisés pour étudier la colonisation de nouveaux habitats par les invertébrés aquatiques (à l'exception notable des odonates). Ces substrats ont été placés dans des cages dans différentes configurations : avec ou sans poissons, avec des poissons natifs (truite commune) ou exotiques (saumon de fontaine) et avec des densités variables d'une cage à l'autre. Plusieurs réplicats ont été réalisés afin de valider les résultats.

Aucune différence significative n'a été détectée entre les cages avec espèce native ou exotique, suggérant ainsi une réponse identique des invertébrés à la présence de l'une ou de l'autre des espèces. Ceci impliquant qu'il n'existe pas de différences fortes entre l'impact de l'espèce exotique et l'espèce native sur la communauté native d'invertébrés.

En présence de poissons prédateurs, la densité d'invertébrés est corrélée à la matière organique, en l'absence de prédateurs, ces deux facteurs ne sont pas corrélés. Ces résultats suggèrent que lorsque les prédateurs sont présents, le comportement de dérive des invertébrés aquatiques est fortement lié à la quantité de matière organique (source importante de nourriture pour les invertébrés), alors qu'en l'absence de prédateurs, le comportement de dérive des invertébrés (odonates exceptés) pourrait être influencé par d'autres facteurs comme le type de substrat ou le risque de prédation par les prédateurs invertébrés.



Substrat artificiel (10x10 cm)



Cage test (75x75x30 cm)

Odonates (annexe 7)

Les salmonidés comme le saumon de fontaine, *Salvelinus fontinalis* peuvent entraîner des modifications de la structure des communautés d'invertébrés. Ainsi, les écosystèmes colonisés montrent une diminution des taxons de grande taille tels que les éphéméroptères et trichoptères, et une augmentation des densités d'invertébrés plus petits comme les diptères (Bechara *et al.*, 1992 ; Knapp *et al.*, 2005 ; Meissner & Muotka 2006). Les odonates peuvent également être affectée par la présence du saumon de fontaine. En effet, certaines espèces sont sensibles à la présence, et tout particulièrement à la surabondance, de poissons (Wiseman *et al.*, 1993 ; McPeck 1998 ; Heidemann & Seidenbusch, 2002). L'intérêt des odonates dans les études sur les écosystèmes aquatiques réside, d'une part dans le statut patrimonial de certaines espèces, et d'autre part dans leur qualité de descripteurs biologiques de fonctionnement des hydrosystèmes (intégration des caractéristiques environnementales). Ils sont généralement considérés comme des bio-indicateurs (*s.l.*) de la qualité générale et de l'évolution des habitats (*e.g.* Bulánková, 1997 ; Chovanec & Raab 1997 ; Sahlén & Ekestubbe, 2001 ; Masselot & Nel, 2003). En effet, du fait de leur position au sommet des chaînes alimentaires, leur présence est définie par des paramètres environnementaux (physico-chimie, végétation, *etc.*), mais aussi par l'évolution des chaînes trophiques (assemblages d'espèces proies et éventuellement prédatrices). Dans ces conditions, le saumon de fontaine est donc susceptible d'influencer la structure de l'odonatofaune locale de manière directe en se nourrissant des larves ou indirecte en modifiant la structure des communautés d'invertébrés proies (Bechara *et al.* 1992 ; Jackson & Harvey, 1993, Knapp *et al.*, 2005, Meissner & Muotka, 2006). L'objectif de cet volet odonatologique était d'explorer les modalités de cohabitation avec le saumon de fontaine sur la RNCFS d'Orlu.

Les odonates ont été systématiquement inventoriés en se focalisant sur les indices d'activité reproductive, afin d'évaluer le caractère autochtone de chaque espèce. Les exuvies, et occasionnellement les larves ont donc été recherchées pour valider le succès reproducteur. Les imagos ont été identifiés à vue ou capturés puis relâchés. Le statut des espèces a été estimé selon l'échelle suivante :

- 0 : espèce absente ;
- 1 : espèce accidentelle ou présence marginale : observation isolée, sans indice de reproduction ou dans un milieu défavorable ;
- 2 : reproduction probable : observations régulières en milieu favorable, comportement territorial, accouplement, ponte, individus récemment émergés ;
- 3 : reproduction certaine (larve, exuvie, imago émergeant ou très frais incapable de voler).

19 espèces d'odonates ont été inventoriées dans la RNCFS d'Orlu (tableau 5). Ils ne se reproduisent qu'exceptionnellement dans les sites fréquentés par le saumon ($G=11,85$; $P=0,001$), et que rarement dans ceux fréquentés par la truite ($G=4,52$; $P=0,035$; figure. 21).

Sympetrum fonscolombii
Calopteryx xanthostoma
Orthetrum coerulescens
Ishnura pumilio
Coenagrion mercuriale
Sympetrum flaveolum
Libellula depressa
Platynemesis pennipes
Cordulegaster bidentata
Cordulegaster boltonii
Coenagrion puella
Pyrrhosoma nymphula
Libellula quadrimaculata
Coenagrion hastulatum
Aeshna juncea
Leucorrhinia dubia
Somatochlora metallica
Enallagma cyathigerum
Platynemesis latipes

Tableau 5 : les espèces d'odonates recensées sur la RNCFS d'Orlu

L'inventaire des milieux humides de la RNCFS d'Orlu montre une diversité odonatologique assez importante entre les sites échantillonnés. Contrairement aux habitats lotiques et bien qu'ayant des caractéristiques assez variables, les milieux stagnants de la réserve sont relativement homogènes pour les assemblages d'odonates. Les laquettes et mares peu profondes et végétalisées peuvent accueillir de fortes abondances d'odonates, avec jusqu'à une dizaine d'espèces inventoriées dans les sites les plus favorables. D'une manière plus générale, la richesse de ces milieux ainsi mise en évidence par l'examen des peuplements odonatologiques, se révèle également par la présence d'une faune et d'une flore diversifiée, parfois d'intérêt patrimonial, ainsi que de microhabitats particuliers (tremblants, rives de sphaignes, fonds sableux à *Isoetes*, etc.). Dans la RNCFS d'Orlu, la richesse d'odonates dans les milieux stagnants apparaît donc indicatrice de la qualité écologique des habitats.

Le principal résultat de ce travail est la discrimination spatiale apparente entre odonates et salmonidés (figure. 21). Peu de sites sont à la fois occupés par les salmonidés et les odonates en reproduction (bien que la truite fario soit présente dans 12 sites utilisés de manière certaine ou probable par les odonates pour leur reproduction). Il est intéressant de noter que le seul site de co-existence de saumons de fontaine et d'odonates reproducteurs abrite une population d'Agriion de Mercure *Coenagrion mercuriale*, inscrit en annexe II de la Directive Habitat. Ce site représente donc un enjeu de gestion et de conservation majeur, notamment dans le cadre du Document d'Objectif Natura 2000 qui intègre la RNCFS d'Orlu.

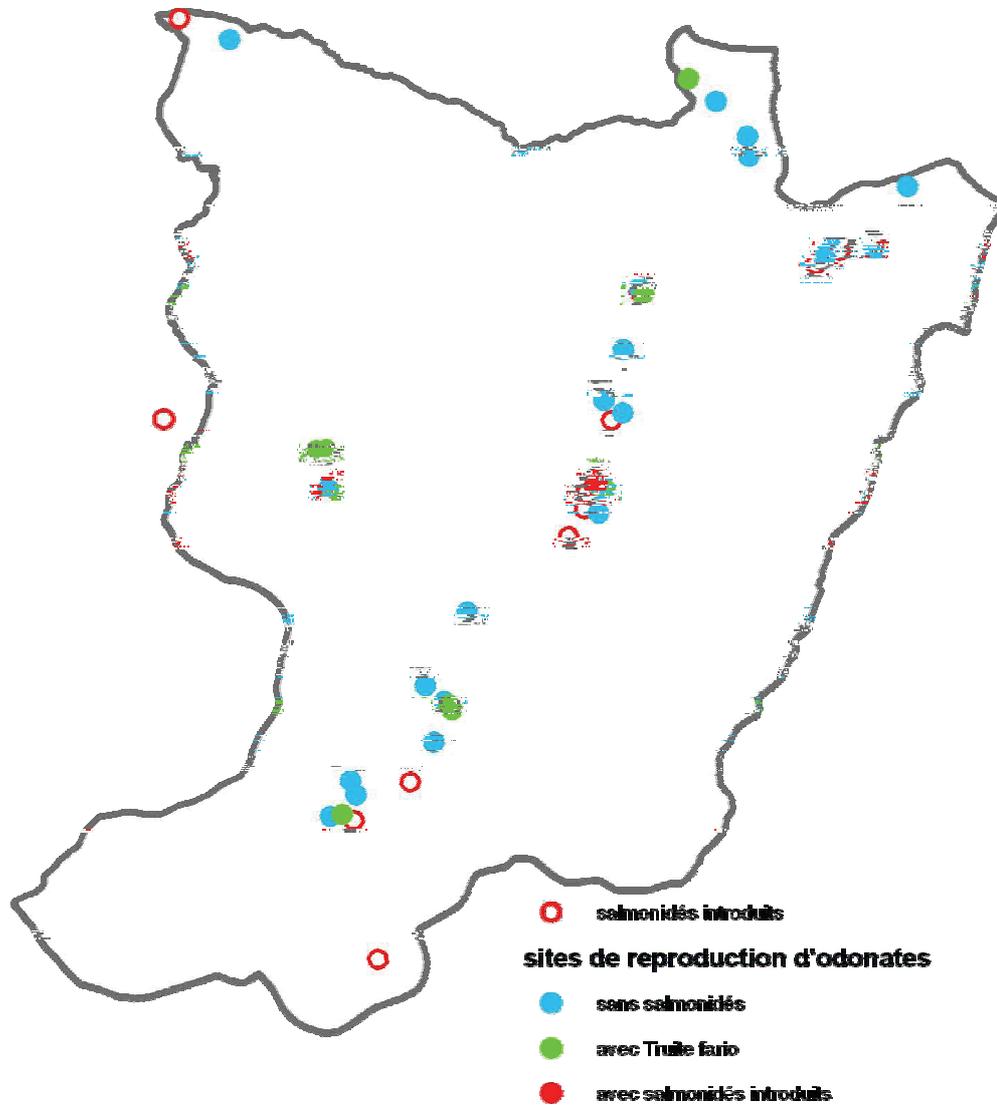


Figure 21 : les peuplements de salmonidés et d'odonates reproducteurs sur la RNCFS d'Orlu

L'hypothèse d'un impact, de prédation notamment, du saumon de fontaine sur les odonates reste donc pertinente mais nécessite d'être validée en l'absence d'analyses comparatives des niches écologiques ou des préférences d'habitat de chaque taxon. Les habitats utilisés par le saumon de fontaine dans la RNCFS d'Orlu sembleraient a priori favorables à la reproduction des odonates. Il conviendrait alors de tester l'hypothèse d'exclusion par compétition par une manipulation expérimentale simple.

Si, en règle générale, les poissons semblent affecter négativement les odonates, les modalités de réponse sont susceptibles de varier en fonction de l'habitat et des espèces présentes (McPeck, 1998). Ainsi, dans la RNCFS d'Orlu, il semble que les odonates, en particulier l'assemblage des laquettes et mares, puissent supporter dans une certaine mesure la présence de salmonidés (les deux sites présentant les plus fortes abondances accueillent également la truite fario). En revanche, la quasi-absence de cohabitation entre le saumon de fontaine et les odonates ne permet pas actuellement d'évaluer l'impact du saumon. Ces résultats concordent avec l'hypothèse d'un effet négatif du saumon de fontaine sur les odonates, mais ils ne sont pas suffisants pour le confirmer. Il est complexe de tester les relations directes entre espèces introduites et autochtones et notamment de s'assurer que les patrons de distribution observés (temporels ou, comme ici, spatiaux) sont bien le fruit de l'impact direct ou non des espèces introduites sur les espèces indigènes. Il est possible en effet que ces patrons résultent, au moins en partie, de processus environnementaux ou spécifiques sous-jacents, non directement liés aux espèces introduites, même si ces dernières en bénéficient (*cf* Crowl *et al.* 1992, Dunham *et al.* 2002, Peterson *et al.*, 2004). Pour cela, une approche expérimentale, en étudiant la cohabitation des espèces étudiées à l'échelle de mésocosmes par exemple, semble préférable (Meissner & Muotka, 2006).

CONCLUSION

Ces deux années d'étude, dans la Réserve Nationale de Chasse d'Orlu, ont permis de réunir plusieurs éléments nouveaux sur les interrelations entre saumon de fontaine et les communautés aquatiques autochtones :

- Un inventaire faunistique approfondi des zones humides de la RNCFS d'Orlu
Il faut tout d'abord souligner l'important travail d'état des lieux des populations en jeu. Ainsi, la communauté d'invertébrés de la Réserve est à présent décrite de manière assez fine (groupes taxonomique, densité...). En particulier, la communauté d'odonates est décrite et cartographiée avec une relative exhaustivité. La communauté d'amphibiens est également décrite avec le même souci d'exhaustivité. Les noyaux de présence d'euprocte des Pyrénées sont également identifiées au nombre de 4. Une population estimée à 330 individus a été plus particulièrement suivie. Les populations salmonicoles sont également cartographiées, la répartition et les densités de truite commune et de saumon de fontaine sont à présent connues. Les proies des deux espèces sont également décrites et analysées d'un point de vu spatial et temporel. Ces éléments pourront servir de base à des études futures sur ce site ou à plus large échelle.
- Les principales découvertes, pour la plupart inattendues, ont été la présence de plusieurs espèces de salmonidés exogènes, de plusieurs populations de saumon de fontaine, et enfin les allopatries quasi-parfaites de ces salmonidés exogènes avec les euproctes et les odonates reproducteurs de la RNCFS d'Orlu.
- En raison de la complexité des processus en cause et des distributions actuelles, notamment allopatrique, des espèces impliquées, il n'a pas été possible, pour des raisons techniques essentiellement, de mettre en évidence un impact négatif du saumon de fontaine sur les éléments à valeur patrimoniale de la biodiversité des zones humides de la réserve d'Orlu. Seule une démarche expérimentale, relativement simple, pourra apporter la preuve fiable d'un effet négatif du saumon de fontaine. Cette analyse ne préjuge pas d'une prédation ancienne ayant pu conduire à une allopatrie complète entre le saumon et une espèce proie.
- Aucune proie à forte valeur patrimoniale n'a été, pour l'instant, détectée dans les régimes alimentaires des salmonidés échantillonnés.
- Il est néanmoins probable que la truite commune ne subit pas d'impact négatif majeur de la présence du saumon de fontaine. La coexistence des deux espèces pourrait être favorisée par la plasticité comportementale et trophique de l'espèce exotique. En termes d'habitat, l'absence de cache est un facteur limitant pour les populations de truites communes. Les milieux relativement lentiques au niveau de la jasse d'En Gaudu possèdent très peu d'habitats de cache et sont peu colonisés par les truites. Ces niches écologiques ainsi vacantes sont occupées par le saumon de fontaine. En aval de ces milieux des zones assez courtes de sympatrie sont observées mais l'aire de répartition du saumon se restreint assez rapidement. La compétition (et notamment trophique) avec la truite semble s'ajouter aux processus structurant ces populations de saumon de fontaine. Ainsi, les conditions d'installation du saumon de fontaine sont très précises et assez réduites à la fois sous l'influence de facteurs biotiques et abiotiques.
- L'hypothèse d'un impact négatif, de prédation notamment, du saumon de fontaine sur l'euprocte des Pyrénées et sur les odonates reste valide mais non démontrée. Une situation d'allopatrie est clairement mise en évidence sans que les processus en cause puissent être identifiés.

- L'hypothèse d'un impact négatif, de compétition alimentaire, du saumon de fontaine sur le Desman des Pyrénées n'a pas été testée ; néanmoins, le bon état écologique des zones humides de la RNCFS d'Orlu et la forte abondance des invertébrés proies des deux espèces sont deux facteurs qui fragilisent a priori cette hypothèse. De plus, les tests de colonisation effectués sur la réserve (annexe 6) ne laissent pas entrevoir une influence spécifique du saumon de fontaine sur les communautés d'invertébrés (odonates exceptés).

RECOMMANDATIONS

- Priorités de gestion de l'écosystème de l'Oriège :
 1. Mettre en place un dispositif expérimental de test de l'impact du saumon de fontaine sur l'euprocte au moyen de mésocosmes,
Cet impact pourrait être direct (prédation de larves) ou indirect (croissance ralentie des larves coexistant avec les saumons). Une expérimentation similaire a été réalisée en Amérique du nord et a mis en évidence un fort effet négatif des saumons de fontaine sur les larves de la salamandre aquatique américaine *Gyrinophilus porphyriticus* (Resetarits, 1995).
 2. Suivre l'évolution des effectifs et de l'aire de distribution de la population de saumon de fontaine de la jasse d'En Gaudu.
- Priorités d'action Natura 2000 :
 1. Cartographier finement et suivre la population d'Agrion de Mercure de la jasse d'En Gaudu.
 2. Analyser le régime alimentaire du desman selon les mêmes modalités d'échantillonnage que celles employées dans ce travail pour les salmonidés.
- Priorités de suivi de l'écosystème de l'Oriège :
Analyse génétique et démographique par capture-marquage-recapture des flux entre les populations d'euprocte de Gaudu et de Balussière et datation d'une isolation éventuelle. Ces deux populations d'euprocte sont séparées par la jasse d'En Gaudu qui abrite la plus importante population de saumon de fontaine. Cette dernière peut-elle constituer une barrière aux flux démographique et génétique interpopulationnels d'euproctes. Le suivi démographique de l'euprocte entrepris en 2004 sur Orлу est à notre connaissance unique en terme de performance d'échantillonnage et de potentiel d'analyse. Par ailleurs, il est éthiquement souhaitable que le marquage des 287 individus :
 - soit valorisé au mieux donc pour les 5 prochaines années pour en maximiser l'intérêt,
 - soit amélioré pour en atténuer le caractère perturbant/vulnérant : l'idée est de tester l'identification individuelle des euproctes par photographie numérique du patron ventral. Plusieurs années de données sont nécessaires pour tester si cette méthode d'identification est efficace, c'est-à-dire pour voir le patron ventral ne se modifie pas au cours de la vie de l'euprocte. Dans le cas d'une validation de cette méthode, il serait alors possible de la substituer au toe-clipping qui peut entraîner une diminution du taux de survie et altérer le comportement des amphibiens (May, 2004). Au cours de cette année d'étude 2005, nous avons photographié la face ventrale de chaque individu capturé (par photo numérique).

- Propositions d'orientations des objectifs et des conditions d'alevinage sur l'Oriège :
 1. Les alevinages ou lâchés de saumon de fontaine dans des parties inférieures du cours d'eau (souvent peuplées par la truite commune) n'ont pas ou peu d'intérêt halieutique (probabilité d'installation d'une nouvelle population quasi-nulle en raison de la présence de truite, dominante en sympatrie - capturabilité très forte)
 2. Engager un dialogue avec les acteurs locaux et les partenaires institutionnels pour protéger strictement les zones encore vierges de salmonidés introduits et limiter les alevinages actuels sur la RNCFS aux sites déjà alevinés.
- Valorisation :
 - 2 posters ont été présentés en 2006 :
 - Annexe 8 : Paris, A., Defos du Rau, P., Castel, J.L., Menaut, P. & Ménoni, E. Perspectives de conservation des quelques espèces d'intérêt communautaire sur le site Natura2000 FR7300831 de Quérigut-Orlu (Ariège). Forum des gestionnaires : "Natura 2000, un outil de gestion du patrimoine naturel". Paris, mars 2006.
 - Annexe 9 : Aymes J.C., Santoul F., Mastrorillo, S. & Cereghino, R. Interactions trophiques entre salmonidés : comportements et stratégies alimentaires d'une espèce indigène (*Salmo trutta*) et d'une espèce exogène (*Salvelinus fontinalis*) en situations d'allopatrie et de sympatrie. 2nd International Symposium on the Ecology of Stream Fish. Leon, Juin 2006 (Espagne).
 - Une publication est d'ores et déjà soumise au journal « Aquatic conservation » (annexe 5) :
 - Aymes J.C., Santoul F., Mastrorillo, S. & Cereghino, R. First record of natural hybrid (tiger trout) of native *Salmo trutta* L. and exotic *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) in Europe.
 - 4 autres sont en préparation :
 - Aymes J.C., Santoul F., Mastrorillo, S. & Cereghino, R. Trophic interactions between native and exotic salmonids in a Pyrenean stream (France).
 - Aymes J.C., Santoul F., Horn, J., Mastrorillo, S. & Cereghino, R. Aquatic invertebrate colonisation in the presence of exotic or native fish species : a case study in a Pyrenean stream.
 - Aymes J.C., Santoul F., Horn, J., Mastrorillo, S. & Cereghino, R. Behaviour of native and exotic salmonids species during the reproduction season in a Pyrenean stream.
 - Bonifait, S & Defos du Rau, P. Espèces introduites et autochtones : distribution des odonates et des salmonidés indigènes et exogènes sur la réserve d'Orlu (Ariège, France).

INDICATEURS DE REALISATION PREVISIONNELS

- Nombre de salmonidés échantillonnés : plus de 2000 individus dont 170 contenus stomacaux analysés
- Nombre d'espèces proies identifiées : plus de 10000 individus
- Nombre de personnes et de structures impliquées, contactées et/ou informées : 12
- Nombre d'étudiants encadrés : 12
- Nombre d'articles scientifiques publiés dans des revues à comité de lecture : 5 en préparation

REFERENCES

- Aebischer, N. J., Robertson, P. A. & Kenward, R. E. 1993. Compositional analysis of habitat use from animal radio-tracking data. *Ecology*, 74: 1313-1325.
- Blomberg S. & Shine R., 1996 Reptiles in Sutherland, W.J. (Ed) Ecological census techniques: a handbook. Cambridge University Press
- Bonifait S., 2004. Etude préliminaire des relations entre le saumon de fontaine et les odonates. Maîtrise de Biologie des Populations et des Ecosystèmes. Université de Poitiers. 28 pages+annexes
- Bosch J., Rincón P. A., Boyero L., Martínez-Solano I., 2006. Effects of introduced salmonids on a montane population of iberian frogs. *Conservation Biology* 20 (1), 180-189.
- Delacoste M., Baran P., Lascaux J.-M., Abad N. & Besson J.-P., 1997. Bilan des introductions de salmonidés dans les lacs et ruisseaux d'altitude des Hautes-Pyrénées. Les introductions d'espèces dans les milieux aquatiques continentaux en métropole. Enjeux, conséquences et recommandations. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*. 344-45 : 205-219.
- Delacoste M., Baran P., Lek S., Lascaux J.M. 2002. Classification et clé de détermination des faciès d'écoulements en rivières de montagne. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 337-338-339 : pp.149-156
- ECODIV (Muratet J.), 2005. Etude batrachologique sur la Réserve Nationale de Chasse et de Faune Sauvage d'Orlu (09).
- García-París M., A. Montori & P. and Herrero, 2004, Amphibia: Lissamphibia. *Fauna Iberica* Vol.24. Madrid: Museo Nacional de Ciencias Naturales and Consejo Superior de Investigaciones Científicas.
- Gillespie G.R., 2001. The role of introduced trout in the decline of the spotted tree frog, (*Litoria spenceri*) in south-eastern Australia. *Biological Conservation* 100 (2), 187-198.
- Guillaume, O. 2000. Importance des communications chimiques dans le comportement social des urodèles cavernicoles. Thèse, Université Claude Bernard Lyon I.
- Guillaume O., 2001. Données et hypothèses sur la chronologie de l'enfouissement et l'isolement des populations souterraines d'euprocte des Pyrénées (*Euproctus asper*) en Ariège. *Mémoires de Biospéléologie (International Journal of Subterranean Biology)*, Tome XXVIII, 79-83.
- Guillaume O., 2002. Importance des communications chimiques dans le comportement social des urodèles cavernicoles. Comparaison entre un cavernicole strict (*Proteus anguinus* L., proteidae) et un cavernicole facultatif (*Euproctus asper* D., salamandridae). *Bull. Soc. zool. Fr.* 127 (3), 263-272.
- Haffner P., 1994 Amphibiens in Museum National d'Histoire Naturelle Inventaire de la Faune Menacée en France. Livre Rouge WWF, Nathan, 175p.
- Hecnar S. J., M'Closkey R.T., 1997. The effects of predatory fish on amphibian species richness and distribution. *Biological-Conservation*. 79 (2-3): 123-131.
- Hero J.-M., 1989. A simple code for toe clipping anurans. *Herpetological Review* 20, 66-67.
- Hoskonen P., Pirhonen J., 2004. Temperature effects on anaesthesia with clove oil in six temperate-zone fishes *Journal-of-fish-biology*; 64 (4) : 1136-1142
- Keith, P, Allardi J., 2001. Atlas des poissons d'eau douce de France. Patrimoines naturels, 47: 387 p. Paris: MNHN.
- Knapp R.A., Matthews K. R., 2000. Non-native fish introductions and the decline of the Mountain Yellow-legged frog from within protected areas. *Conservation Biology* 14, 428-438.
- Knapp R. A., 2004. Effects of nonnative fish and habitat characteristics on lentic herpetofauna in Yosemite National Park, USA. *Biological Conservation* 121, 265-279.
- Leban, F. 2002. Resource Selection Analysis Software for Windows.
<http://www.msu.edu/course/fw/424/Fred%20Leban/Resource%20Selection/>
- Lecis R., Norris K., 2003. Habitat correlates of distribution and local population decline of the endemic Sardinian newt *Euproctus platycephalus*. *Biological conservation* 115, 303-317.
- Lecis R., Norris K., 2004. Population genetic diversity of the endemic Sardinian newt *Euproctus platycephalus* : implications for conservation. *Biological Conservation* 119, 263-270.
- Lowe W. H., Nislow K. H., Bolger D. T., 2004. Stage-specific and interactive effects of sedimentation and trout on a headwater stream salamander. *Ecological Applications* 14(1), 164-172.
- MacKenzie, D. I., J. D. Nichols, G. B. Lachman, S. Droege, J. A. Royle and C. A. Langtimm. 2002. Estimating site occupancy rates when detection probabilities are less than one. *Ecology* 83(8): 2248-2255.

- Malavoi J.R., 1989. Typologie des faciès d'écoulement ou unités morphodynamiques des cours d'eau à haute énergie. Bull. Fr. Pêche Piscic., 15.
- Malavoi J.R. , Souchon Y. 2002. Description standardisée des principaux faciès d'écoulement observables en rivière : clé de détermination qualitative et mesures physiques. Bull. Fr. Pêche Piscic., 365-366 : pp. 357-372
- Martínez-Rica J. P. & Clergue-Gazeau M., 1977. Données nouvelles sur la répartition géographique de l'espèce *Euproctus asper* (Dugés). Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse, 113 (3-4): 461-471.
- Marty P. 2004 Étude préliminaire des populations d'euprocte des Pyrénées (*Euproctus asper*) de la réserve de chasse d'Orlu : autoécologie et relations avec les Salmonidés
- Matthews K. R., Pope K. L., Preisler H. K., Knapp R. A., 2001. Effects of nonnative trout on pacific treefrogs (*Hyla regilla*) in the Sierra Nevada. Copeia 4, 1130-1137.
- Maurin, H. 1994 Le livre rouge: inventaire de la faune menacée en France; Ed. Nathan, Muséum National d'Histoire Naturelle & Fond Mondial pour la Nature. 176p.
- May R.M., 2004. Ethics and Amphibians. Nature 431, 403.
- Miaud C., 1990. La dynamique des populations subdivisées : étude comparative chez trois espèces d'amphibiens Urodèles (*Triturus alpestris*, *T. helveticus* et *T. cristatus*). Thèse
- Parker, I. M., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, K. Goodell, M. Wonham, P. M. Kareiva, M. H. Williamson, B. Von Holle, P. B. Moyle, J. E., Byers, and L. Goldwasser. 1999. Impact: toward a framework for understanding the ecological effect of invaders. Biological Invasions 1: 3–19
- Pilliod D. S., Peterson C. R., 2001. Local and landscape effects of introduced trout on amphibians in historically fishless watersheds. Ecosystems 4, 322-333.
- Pirhonen J., Schreck C.B., 2003. Effects of anaesthesia with MS-222, clove oil and CO₂ on feed intake and plasma cortisol in steel head trout (*Oncorhynchus mykiss*) Aquaculture-Amsterdam; 220 (1-4) : 507-514.
- Resetarits W.J., 1995. Competitive asymmetry and coexistence in size-structured populations of brook trout and spring salamanders. Oikos 73: 188-198.
- Simberloff, D. 2003. How much population biology is needed to manage introduced species? Conservation Biology 17:83-92.
- Simberloff, D. 2005. Non-native species do threaten the natural environment ! Journal of Agricultural and Environmental Ethics 00:1–13.
- Tyler T., Liss W., Ganio L., Larson G., Hoffman R., Deimling E., Lomnický G., 1998. Interaction between introduced trout and larval salamanders (*Ambystoma macrodactylum*) in high-elevation lakes. Conservation-Biology. Feb., 1998; 12 (1): 94-105.
- Williams, Nichols and Conroy (2002). Analysis and Management of Animal Populations. Academic Press.