

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

INTERACTION ENTRE DEUX ESPÈCES ENVAHISSANTES :
L'ÉCREVISSE À TACHES ROUGES ET LE MYRIOPHYLLE À ÉPIS

MÉMOIRE
PRÉSENTÉ
COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR
MARÍA JOSÉ MAEZO

OCTOBRE 2008

REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier ma directrice Beatrix Beisner, pour m'avoir encouragée à faire une maîtrise et pour avoir toujours cru en moi. J'ai beaucoup d'admiration pour elle parce qu'elle est une femme intègre. Elle a toujours été présente pour moi quand j'en avais besoin tout en étant capable d'encadrer aussi tous ses autres étudiants, de s'occuper de son nouveau-né et s'impliquer dans l'organisation de congrès! Je la remercie aussi parce qu'elle m'a permis d'avoir un œil plus critique sur la science (*Ecological Paradigms lost?*) et de découvrir des écologistes passionnés comme Elton, Margalef et Hutchinson, qui ont beaucoup influencé ma structure de pensée. Je remercie aussi mon co-directeur Henri Fournier, du ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF). J'ai aimé travailler avec lui parce qu'il est toujours souriant et il est très impliqué dans la communauté, malgré qu'il ait beaucoup de difficultés à convaincre sa compagne d'arrêter de tondre le gazon sur la berge! Ma passion et mon manque de confiance, jumelé avec leur positivisme et leurs idées, ont permis de faire de cette maîtrise un projet complet que je finis avec fierté.

Ce travail n'aurait jamais pu être possible sans la collaboration d'Eric Gow, du Gatineau Fish and Game Club, et de l'association des propriétaires du Lac Pemichangan (*Friends of lake Pemichangan*) qui nous ont donné sans compter (hébergement, outils, chaloupes, main d'œuvre et encouragements!). Je tiens spécialement à remercier la famille Isabelle, ils ont été très importants pour moi et nous avons partagé de beaux moments ensemble.

Je veux particulièrement remercier mon assistant de terrain, Éric Boucher, pour ses idées et ses commentaires qui m'ont permis d'améliorer certains volets du projet et pour m'avoir permis de découvrir mes plus grands défauts! Enfin, je remercie son beau père, Michel Guay et sa compagne, Danielle, pour nous avoir permis de travailler dans leur garage pendant un mois, ce qui nous a permis de construire des cages énormes et solides, qui pourront (je l'espère) servir à des expériences futures. J'ai adoré travailler dans leur environnement et j'ai beaucoup apprécié leur aide.

Je n'ose pas nommer tous les amis qui m'ont aidé pendant le projet, par peur d'en oublier un. (En voici tout de même quelques-uns : Ariane Cantin, Matthieu Cossette, Mélanie Dappen, Maud Demarty, Lisa Fauteux, Caroline Grou, Véronique Guay, Marie-Hélène Jodoin, Tiffany Lacharte, Geneviève Larocque, Jean-Vincent Lebrun, Sonya Levesque, Mélanie Lussier, Jean-François Ouellet, Julie Piché, Jules Patry et Hugo Trottier et Richard Vogt.) Il s'agit d'étudiants de l'université ainsi que des amis passionnés pour d'autres sujets bien loin de l'écologie, mais qui se sont intéressés à mon projet et m'ont épaulée et fourni une aide précieuse selon leurs valeurs et leur expertise. C'est en faisant ce projet que j'ai vraiment pu apprécier l'importance de l'amitié et que j'ai vraiment compris le dicton : « ce projet n'aurait jamais été possible sans vous! ». MERCI!

Je remercie aussi beaucoup mon père, Miguel Alberto Maezo, qui a immigré au Québec en 1990, pour nous offrir un meilleur avenir et qui est à la source de mon esprit curieux et mon côté manuel ainsi que de mon questionnement constant et de mon doute envers moi-même et les autres, choses qui font de moi une personne critique et acharnée (*donc une bonne scientifique?*). Je remercie ma mère, María Isabel Sonzini, pour son écoute infatigable, pour son ouverture d'esprit, pour son respect et sa capacité de compréhension émotionnelle ainsi que pour les bonnes bouffes qu'elle nous a préparé sur le terrain! Je remercie enfin mon frère, Francisco, et mes sœurs, Laura et Jimena, avec qui j'ai toutes sortes de discussions et partage différents aspects de ma vie. Je remercie particulièrement Laura qui est un élément essentiel à ma vie, c'est ma plus grande confidente et ma critique la plus directe et plus franche!

Enfin, je veux remercier mon amoureux, Pascal Durand, pour son support constant, pour sa force de caractère, pour ses passions et pour son respect envers mes projets. Il a été très présent pour moi, il a écouté mille et une fois mes histoires d'écrevisses, il m'a supporté dans les moments où je l'ignorais parce que mon travail était plus important. Il a fait des kilomètres pour venir m'aider sur le terrain et il me permet toujours d'aller plus loin. Il est aussi celui qui me permet de me ressourcer dans les moments où j'en ai le plus besoin et il m'aime tellement qu'il m'a endurée pendant la rédaction... Merci chéri, je t'aime!

C'est ici que mon parcours scolaire prend fin, enfin! J'espère maintenant apprendre plein de choses sur la biologie, mais dans un autre contexte. Je finis avec un vœu : Je voudrais visiter les îles Galápagos avec E.O. Wilson et parler de *group selection* en observant les pinsons de Darwin! Ah, oui, je souhaiterais aussi que la Rivière Romaine (Une rivière de 500 km avec une chute magnifique entourée d'espèces rares), qui débouche sur l'Archipel de Mingan (Point chaud de la rareté dans une perspective internationale, lieu où les rorquals bleus viennent parfois se nourrir), ne soit pas transformée en quatre méga barrages par Hydro-Québec.

Ce projet a été financé par une bourse de maîtrise en recherche du Fonds de recherche sur la nature et les technologies (FQRNT) et les diverses dépenses du projet ont été couvertes par le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), la Fondation canadienne pour l'innovation (FCI) et le ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF).

AVANT-PROPOS

Le cœur de ce mémoire (Chapitre II) a été rédigé sous forme d'article scientifique pour des fins de publication dans un journal international. Les auteurs qui apparaîtront sur l'article sont : tout d'abord moi même, Maria José Maezo, qui a effectué la revue de la littérature, monté le projet, fait l'échantillonnage sur le terrain et les analyses statistiques ainsi que la rédaction et la mise en page. Les co-auteurs, dans l'ordre, sont, Beatrix Beisner Ph. D, ma directrice, ainsi que Henri Fournier M. Sc., mon co-directeur, qui ont suivi le projet de près tout au long du processus et fourni beaucoup de commentaires et suggestions lors de l'élaboration du projet ainsi que pendant la rédaction. Cependant, l'article n'a pas encore été soumis. Il reste encore du travail à faire avant la publication et vous trouverez donc dans ce chapitre une version longue du futur article. Ceci permet d'y inclure plus d'information que celle qu'on trouve généralement dans un vrai article scientifique.

La problématique, l'état des connaissances (qui consiste en une revue de littérature permettant de bien saisir les impacts produits par chacune des deux espèces et de dresser un portrait de leurs possibles interactions) et la conclusion générale ont été rédigés en français, dans l'espoir qu'un futur étudiant de l'Université du Québec à Montréal, ou simplement un curieux francophone s'intéresse au projet.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	v
LISTE DES FIGURES	ix
LISTE DES TABLEAUX.....	xi
RÉSUMÉ	xii
PROBLÉMATIQUE.....	1
CHAPITRE I:	
ÉTAT DES CONNAISSANCES.....	5
1.1 Le myriophylle à épis (<i>Myriophyllum spicatum</i>).....	5
1.1.1 Distribution.....	5
1.1.2 Écologie du myriophylle et impacts sur l'écosystème	6
1.2 L'Écrevisse à Taches Rouges (<i>Orconectes rusticus</i>).....	9
1.2.1 Distribution.....	9
1.3 Effets de l'écrevisse sur le myriophylle.....	12
1.3.1 Effets négatifs sur le myriophylle.....	12
1.3.2 Effets positifs sur le myriophylle	12
1.4 Effets des myriophylles sur l'écrevisse.....	13
1.5 Modification des impacts par leur interaction.....	13
CHAPITRE II:	
INTERACTION BETWEEN TWO INVASIVE SPECIES:	
THE WATERMILFOIL AND THE RUSTY CRAYFISH	15
ABSTRACT.....	16
2.1 Introduction.....	17
2.1.1 Eurasian Watermilfoil	18
2.1.2 Rusty Crayfish.....	20
2.1.3 Invasive Species Interactions	21

2.2 Methods	22
2.2.1. Study Site	22
2.2.2 Milfoil Mapping	23
2.2.3 Experiment: Impact of Rusty Crayfish on Milfoil.....	26
2.2.3.1 Cage Design.....	26
2.2.3.2 Crayfish Sampling and Monitoring	27
2.2.3.3 Macrophyte Sampling.....	28
2.2.3.4 Anthropogenic Sources of Fragments.....	28
2.2.3.5 Experimental Data Analyses.....	28
2.2.4 Lake Survey: Co-occurrence of the Two Invasives.....	29
2.2.4.1 Site Characterization.....	29
2.2.4.2 Crayfish Sampling	30
2.2.4.3 Crayfish Densities.....	31
2.2.4.4 Crayfish Identification	32
2.2.4.5 Fish Sampling	34
2.2.4.6 Survey Data Analyses.....	34
2.3 Results.....	35
2.3.1 Experiment: Impact of Rusty Crayfish on Milfoil.....	35
2.3.1.1 Crayfish Densities.....	35
2.3.1.2 Milfoil Final Biomass and Fragmentation	36
2.3.1.3 Effect on Other Macrophytes.....	38
2.3.1.4 Anthropogenic Sources of Fragments.....	39
2.3.2 Lake Survey.....	39
2.3.2.1 Crayfish Captures	39
2.3.2.3 Milfoil and Rusty Crayfish Co-occurrence.....	46
2.3.2.4. Littoral Fish	48

2.4 Discussion	54
2.4.1 Rusty Crayfish Impacts on Milfoil	54
2.4.3 Milfoil and Rusty Crayfish Co-occurrence	55
2.4.4. Invasive Species and the Littoral Fish Community	58
2.4.5 Rusty Crayfish Invasion in Lake Pemichangan and Quebec	58
CONCLUSION	61
APPENDICE A :	
LITS DU MYRIOPHYLLE À ÉPIS AU LAC PEMICHANGAN EN 2005	67
RÉFÉRENCES	69

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
2.1	Number of publications listed in SCOPUS published annually between 1968 and 2007 with the terms <i>invas*</i> and <i>ecolog*</i> . Searching of the database was done in April 2007, except for searches of the years of 2006 and 2007, which was done in February 2008.....	18
2.2	Lake Pemichangan milfoil distribution in 2007 shown in black. Circles represent the 132 sampling points.....	25
2.3	Crayfish characteristics used for identification (modified from Dubé and Desroches 2007, adapted from Hobbs 1989). A: location of rust colored marks on the carapace of <i>O. rusticus</i> ; B: black bands on the tips of the chelae fingers of <i>O. rusticus</i> ; C: carina on the rostrum of <i>O. propinquus</i> and D: distinct notch at the base of chelae fingers in <i>O. immunis</i> ; a: dorsal view of carapace ; b: mesial view of first pleopod in form I male; c: lateral view of first pleopod in form I male; d: lateral view of form II male; e: dorsal view of distal podomers of chelae in form I male	33
2.4	Final biomass (mean \pm 1 SE g dry weight m ⁻²) of milfoil and other macrophytes at the end of the experiment in cageless references sites (CR), and in absent (A), low (L), medium (M) and high (H) crayfish treatments. Different letters indicate significant differences between treatment combinations (P<0.05).....	37
2.5	Total abundance (mean \pm 1 SE) of milfoil fragments produced during the experiment in absent (A), low (L), medium (M) and high (H) crayfish treatments. Different letters indicate significant differences between treatment combinations (P<0.05). Analyses were conducted on square-root transformed data, but untransformed data is shown.....	38
2.6	Crayfish captures in 132 sites in May. Black circles sizes are proportional to the sum of pure <i>O. rusticus</i> and <i>O. rusticus</i> x <i>O. propinquus</i> hybrids and number of captures are shown on the side. Stars represent presence of pure <i>O. propinquus</i>	41

2.7	Crayfish captures in July. Abbreviations under crayfish species composition are OR: <i>Orconectes rusticus</i> and OR x OP: <i>O. rusticus</i> x <i>O. propinquus</i> hybrids which are shown in circles with sizes proportional to the sum of captures; OP: <i>O. propinquus</i> , OI: <i>O. immunis</i> and OR x OI: <i>O. rusticus</i> x <i>O. immunis</i> hybrids, for which presence is shown with different symbols. The numbers represent the sum of all captures.....	43
2.8	Crayfish captures in September. Abbreviations under crayfish species composition are OR: <i>Orconectes rusticus</i> and OR x OP: <i>O. rusticus</i> x <i>O. propinquus</i> hybrids which are shown in circles with sizes proportional to the sum of captures; OP: <i>O. propinquus</i> , OI: <i>O. immunis</i> , OR x OI: <i>O. propinquus</i> x <i>O. immunis</i> hybrids and OR x OP x OI: <i>O. propinquus</i> x <i>O. propinquus</i> x <i>O. immunis</i> hybrids for which presence is shown with different symbols.....	44
2.9	Biplot from the PCA (A) and RDA (B) of macrophytes and crayfish at 132 sites with all environmental variables. Abbreviations under species composition are Crayfish: sum of <i>O.rusticus</i> and <i>O. rusticus</i> x <i>O. propinquus</i> hybrids, male and females; Milfoil: <i>Myriophyllum spicatum</i> ; Other M: sum of all other macrophytes. Abbreviations for environmental variables are SubIndex: Substrate Index (increasing with grain size of sediments, see methods); Slope: in water slope of the site; Riparian: riparian use by humans (sum of presence of cottages, docks and lawn); Debris (sum of Logs, branches and leaves, see Methods); Forest: Forest abundance on shore and Trees: presence of standing dead trees.....	47
2.10	Fish capture distribution in July. Abbreviations for fish species names are given in Table 2.3.....	50
2.11	Biplots of the (A) PCA and (B) RDA for July at 42 sites sampled for crayfish, macrophytes, and fish species and all environmental variables. Abbreviations under species composition are: Crayfish: sum of <i>O .rusticus</i> and <i>O. rusticus</i> x <i>O.propinquus</i> hybrids, male and females in July; Milfoil: <i>Myriophyllum spicatum</i> ; Other M: sum of all other macrophytes; fish abbreviations are shown in Table2.3 and environmental abbreviations in Fig.2.9.....	53
A.1	Lits de myriophylle à épis au Lac Pemichangan en 2005 selon les données fournies par le ministère des Ressources naturelles et de la Faune.....	67

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
2.1	Total crayfish captures in Lake Pemichangan for three sampling months in 2007.....	40
2.2	Summary of results for the principal components analysis (PCA) and redundancy analysis (RDA) of crayfish, milfoil and other macrophytes at 132 sampling sites in relation to the environmental variables.....	48
2.3	Total captures and average captures per site (with standard error) for fish captured by electrofishing in 44 sites in Lake Pemichangan in July 2007. Species with more than one capture per site were included in the RDA analyses with abbreviated names shown here.....	49
2.4	Summary of results for the principal components analysis (PCA) and redundancy analysis (RDA) of communities consisting of macrophytes, crayfish, fish in July 2007 at 42 sites in relation to the environmental variables.....	52

RÉSUMÉ

Les espèces envahissantes constituent une menace de plus en plus importante pour la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes. Plusieurs milieux peuvent être sujets à de multiples introductions et prédire les impacts de celles-ci lorsqu'elles se retrouvent ensemble est donc devenu un des plus importants défis pour les écologistes. Le but de cette étude est de déterminer si les impacts individuels de deux espèces envahissantes, le myriophylle à épis (*Myriophyllum spicatum*) et l'écrevisse à taches rouges (*Orconectes rusticus*), peuvent être affectés par leur interaction. *A priori*, *O. rusticus* pourrait diminuer les impacts du myriophylle en réduisant son abondance, cependant il pourrait aussi favoriser sa dispersion en coupant des fragments. Deux approches ont été utilisées pour évaluer l'importance de ces interactions. Premièrement, une expérience *in situ* a été réalisée pour quantifier la production de fragments et la réduction de la biomasse des myriophylles par les écrevisses. Différentes densités d'écrevisses ont été ajoutées à seize cages installées dans un même lit de myriophylle. Les fragments produits ont été comptés chaque semaine et la biomasse restante a été mesurée à la fin de l'expérience. Les résultats ont démontré que des densités d'écrevisses moyennes et élevées augmentaient la production de fragments alors que seules des densités d'écrevisses élevées réduisaient significativement la biomasse. L'effet de faibles densités d'écrevisses sur les myriophylles était négligeable. Un échantillonnage de 132 sites au lac Pemichangan, Québec, a ensuite été mené pour évaluer les caractéristiques et la superposition des habitats des deux espèces. Une analyse de redondance a démontré qu'il y avait peu de chevauchement dans leur distribution, l'interaction devrait donc être négligeable. Les expériences indiquent que les écrevisses pourraient avoir un impact sur les myriophylles dépendamment de leur densité, cependant, au lac Pemichangan, l'impact des deux espèces ne sera pas affecté par leur interaction.

Mots clés : espèces envahissantes; macrophytes; écrevisses; *Myriophyllum spicatum*; *Orconectes rusticus*; zone littorale

PROBLÉMATIQUE

L'accroissement des activités humaines et du commerce ont grandement augmenté le taux et l'échelle de dispersion des espèces (Ricciardi et MacIsaac, 2000; Vander Zanden *et al.*, 2004). Ce changement global induit par les humains constitue une des principales menaces pour la biodiversité (Sala *et al.*, 2000). Les coûts associés aux impacts directs et indirects des espèces envahissantes ont été évalués à 137 milliards de dollars par année, aux États-Unis seulement (Pimentel *et al.*, 2000). Les systèmes aquatiques sont particulièrement touchés puisqu'ils sont sujets à des introductions qui sont aussi bien volontaires (ensemencements) qu'involontaires (appâts, transferts par bateaux) (Sala *et al.*, 2000). Aux États-Unis, on compte 176 espèces de poissons exotiques (qui viennent d'un autre continent) et 331 espèces indigènes en dehors de leur aire de répartition originale (Vander Zanden *et al.*, 2004). Les Grands Lacs, par exemple, sont envahis par plus de 182 espèces, dont plusieurs ont été introduites dans les dernières décennies (Ricciardi et MacIsaac, 2000; Ricciardi, 2006). Les écrevisses, avec les moules et les poissons, sont parmi les groupes d'espèces envahissantes ayant le plus d'impact, les écrevisses étant celles qui ont reçu le moins d'attention des trois (Lodge *et al.*, 2000). Les plantes aquatiques peuvent également être très envahissantes et produire des effets indésirables sur l'écosystème, notamment en affectant le cycle des nutriments et en modifiant la structure du littoral (Chambers *et al.*, 1999; Carpenter et Lodge, 1986; Smith et Adams, 1986). Étant donné la multitude d'impacts observés suite à l'introduction de nouvelles espèces, les études sur les espèces envahissantes ont augmenté de façon exponentielle dans la dernière décennie. Cependant, la plupart des études ne portent que sur une seule espèce, or, il est désormais important de se questionner sur comment l'introduction de multiples espèces et les interactions entre celles-ci peuvent affecter les écosystèmes et leur gestion. Cette étude vise donc à évaluer les interactions entre deux espèces envahissantes.

Nous avons choisi d'étudier deux espèces qui ont largement envahi les lacs en Amérique du Nord : l'écrevisse à taches rouges (*Orconectes rusticus*) et le myriophylle à épis (*Myriophyllum spicatum*), toutes deux présentes au Lac Pemichangan en Outaouais. Ce lac oligotrophe est situé dans une zone géologique particulièrement alcaline. Le terme *Pemichangan* vient du langage des Algonquins qui ont découvert ce lac il y a des centaines d'années et qui l'ont appelé *lac à l'eau claire*. Heureusement, c'est encore le cas aujourd'hui mais l'augmentation du nombre de chalets sur ses rives ainsi que l'augmentation de la circulation en bateaux à moteurs pourraient constituer une menace pour l'intégrité de ce lac. La richesse de la communauté ichthyenne (ou la biodiversité des poissons) y est élevée avec un réseau trophique complexe (H. Fournier, communication personnelle). Le myriophylle y a probablement été introduit au cours des dix dernières années, mais on ne connaît pas la date précise d'introduction de l'écrevisse. On sait cependant que l'écrevisse à taches rouges était déjà présente en 2001 (Dubé, Pariseau et St-Hilaire, 2002) et que plusieurs individus avaient été capturés lors d'un échantillonnage des poissons en 2005 (H. Fournier, communication personnelle).

Les impacts de ces deux espèces sont assez bien connus. Le myriophylle à épis est une plante submergée vivace qui forme des lits monotypiques très denses, réduisant la diversité des macrophytes dans le littoral (Smith et Barko, 1990 ; Madsen *et al.*, 1991 ; Madsen, 1998 ; Boylen, Eichler et Madsen, 1999). L'écrevisse à taches rouges, quant à elle, est plutôt reconnue pour son effet dévastateur sur les macrophytes (Magnuson *et al.*, 1975 ; Lorman, 1980 ; Lodge, Beckel et Magnuson, 1985 ; Lodge et Lorman 1987 ; Lodge *et al.*, 1994 ; Wilson *et al.*, 2004 ; Rosenthal *et al.*, 2006). Étant donné que les deux espèces ont déjà envahi les mêmes lacs dans certaines régions (eg. données du NTL-LTER, Wisconsin, <http://www.limnology.wisc.edu>) et que leur expansion pourrait continuer dans les années à venir, il devient donc important d'explorer comment elles peuvent être affectées par leur interaction et comment cela peut influencer les impacts qu'elles produisent sur l'écosystème.

On s'intéresse à l'interaction de ces deux espèces car l'issue de celle-ci pourrait prendre plusieurs formes. Tout d'abord, l'effet pourrait être antagoniste si les écrevisses réduisent les

lits de myriophylle de façon considérable, elles pourraient ainsi potentiellement ralentir l'expansion des lits. À l'opposé, l'effet pourrait être synergique parce que le myriophylle se reproduit surtout par fragmentation et que les écrevisses ne consomment pas tout ce qu'elles coupent, elles pourraient donc favoriser la dispersion du myriophylle en contribuant à la production de fragments. Enfin, les effets pourraient être additifs si ces espèces n'interagissent pas directement l'une avec l'autre, mais qu'elles exercent une pression sur les mêmes composantes. Par exemple, les deux espèces sont connues pour causer une diminution de la richesse et de l'abondance des macrophytes indigènes, la présence des deux pourrait donc accélérer cette perte. Cette réduction serait encore plus prononcée si les effets sont synergiques. L'impact de ces deux espèces pourrait donc constituer une menace importante pour la biodiversité du lac.

L'objectif principal de cette étude était de déterminer quelle est la forme la plus probable de cette interaction. Afin de répondre à cette question, deux approches ont été retenues. Tout d'abord, par des expériences *in situ*, nous avons déterminé l'effet de différentes densités d'écrevisses sur des lits denses de myriophylle où nous avons quantifié les impacts positifs (contribution à la dispersion par production de fragments) et les impacts négatifs (réduction de la biomasse). Puis, une approche descriptive a été retenue afin de décrire la répartition des écrevisses et des myriophylles dans le lac. Un échantillonnage de 132 sites dans le périmètre du lac a été effectué pour voir si leurs habitats se superposaient, caractéristique essentielle pour qu'il y ait une interaction entre les deux. De plus, cette approche nous a permis d'estimer les densités d'écrevisses dans le lac afin de faire des comparaisons entre la partie descriptive et la partie expérimentale.

Cette étude a aussi permis de répondre à certains objectifs secondaires. Tout d'abord, nous avons cartographié les lits de myriophylle afin d'évaluer la proportion du littoral qui était envahie par la plante en 2007 et de la comparer avec la cartographie qui avait été produite par le ministère des Ressources naturelles et de la Faune en 2005. Ensuite, à partir des données du volet descriptif, nous avons déterminé quelle était l'étendue de l'invasion par les écrevisses à taches rouges et quelle était la situation des écrevisses indigènes. Enfin,

puisque le myriophylle et les écrevisses peuvent influencer les communautés de poissons littoraux, et que ces derniers peuvent influencer la distribution des écrevisses, un échantillonnage des poissons littoraux a été réalisé afin d'explorer les liens entre l'utilisation de l'habitat par ceux-ci et par les deux espèces envahissantes à l'étude.

CHAPITRE I

ÉTAT DES CONNAISSANCES

Pour évaluer les impacts et mesurer l'interaction entre deux espèces, il est nécessaire tout d'abord de connaître l'écologie de celles-ci et leurs répercussions possibles sur l'écosystème. Ce chapitre a pour but de pousser un peu plus loin l'introduction de l'article dans le prochain chapitre afin de mieux connaître les deux espèces à l'étude ainsi que leurs impacts individuels sur l'écosystème. Premièrement, le myriophylle à épis et l'écrevisse à taches rouges seront décrits. Puis, en se basant sur des études de ces espèces, ou des espèces semblables, on dressera un portrait des interactions possibles entre les deux.

1.1 Le myriophylle à épis (*Myriophyllum spicatum*)

1.1.1 Distribution

Le myriophylle à épis, *Myriophyllum spicatum*, a été décrit par Linné en 1753 et il appartient à la famille des Haloragacées. L'origine du nom du genre provient du grec *myrios*, qui signifie sans nombre, et *phyllon*, feuille, ce qui fait allusion aux multiples divisions des feuilles (Auger, 2006). Cette plante est originaire d'Europe, d'Asie et d'Afrique du Nord, les premières mentions officielles en Amérique du Nord datent des années 1940 (Grace et Wetzel, 1978; Couch et Nelson, 1985). On suppose qu'elle a été emmenée par des aquariophiles qui s'en sont ensuite débarrassés dans différents plans d'eau (Nichols et Shaw, 1986). Cette espèce s'est rapidement dispersée, notamment par les transferts en bateaux, et on la trouve aujourd'hui dans 47 états américains ainsi qu'en Ontario, en Colombie-Britannique et au Québec (Nichols et Shaw, 1986; Auger, 2006). Elle se retrouve généralement dans les lacs mésotrophes ou légèrement eutrophes (Smith et Barko 1990; Madsen, 1998), et il a été prédit qu'elle ne devrait pas dominer dans les milieux oligotrophes (Smith et Barko, 1990).

Cependant, depuis 2001, le myriophylle s'est implanté rapidement dans les lacs oligotrophes de l'Outaouais et on le retrouvait déjà dans 30% des lacs à touladi (*Salvelinus namaycush*) en 2004 (H. Fournier Communication personnelle). La prolifération du myriophylle est une préoccupation croissante à cause de ses impacts sur les écosystèmes aquatiques.

1.1.2 Écologie du myriophylle et impacts sur l'écosystème

Le myriophylle est une plante aquatique submergée vivace qui se reproduit principalement de façon végétative par fragmentation des tiges (Couch et Nelson, 1985; Nichols et Shaw, 1986). Des fragments avec des racines peuvent être créés et libérés par la plante, mais les activités humaines, les vents et les vagues contribuent aussi à la propagation de la plante par fragments (Aiken *et al.*, 1979 dans Auger, 2006). Le myriophylle produit aussi des stolons, des racines profondes et des tiges de réserve, ces structures emmagasinent des hydrates de carbone, permettant à la plante de survivre pendant l'hiver, de croître rapidement au printemps (Nichols et Shaw, 1986; Smith et Barko, 1990). Dès que la température de l'eau dépasse les 15°C, les tiges dormantes commencent à pousser (Smith et Barko, 1990). Très tôt, elles forment une canopée très dense, ce qui empêche les autres macrophytes de recevoir de la lumière, causant une diminution considérable des espèces indigènes (Nichols et Shaw, 1986; Smith et Barko, 1990 ; Madsen *et al.*, 1991 ; Madsen, 1998 ; Boylen, Eichler et Madsen, 1999). Le myriophylle a aussi une reproduction sexuée, en Amérique du Nord la floraison a lieu entre juin et novembre (Nichols, 1971 dans Nichols et Shaw 1986). Elle croît normalement à des profondeurs de 1 m à 4 m, mais elle peut croître jusqu'à 10 m (Nichols et Shaw, 1986). Ainsi, elle forme d'importants lits monotypiques envahissant le milieu littoral et en empêchant d'autres espèces de s'établir, ce qui diminue la richesse des lits de macrophytes, tout en augmentant l'aire et la biomasse des lits (Boylen *et al.*, 1999).

En ce qui concerne son impact sur l'écosystème, le myriophylle peut modifier le réseau trophique à différents niveaux. Il peut causer des changements chimiques et physiques. Il

peut constituer une importante pompe de phosphore grâce à ses racines profondes qui permettent d'extraire le phosphore des sédiments et de le remettre en circulation dans la colonne d'eau, contribuant ainsi à l'eutrophisation du milieu (Carignan et Kalff, 1982; Landers, 1982). Cela s'explique par le fait qu'il a des taux élevés de renouvellement et que la biomasse en décomposition à la sénescence est très élevée (Landers, 1982; Newroth, 1985; Nichols et Shaw, 1986 ; Smith et Adams, 1986). L'ensemble de ces caractéristiques peut causer non seulement une augmentation du phosphore, mais aussi de l'azote et de la matière organique en suspension, ce qui peut provoquer une augmentation du phytoplancton dans la colonne d'eau (Landers, 1982; Smith et Adams, 1986; Nichols et Shaw, 1986). De plus, l'oxygène dissous diminue sous la canopée des myriophylles ce qui crée un environnement réducteur favorisant le relargage du phosphore par les sédiments (Frodge *et al.*, 1990; Unmuth *et al.*, 2000). Il faut aussi considérer que les lits de myriophylle qui s'établissent près des frayères peuvent faire augmenter le dépôt de matière organique sur le substrat en plus de diminuer les vagues et la turbulence nécessaire au nettoyage naturel des frayères, ce qui nuirait à la qualité du substrat pour les œufs de poissons (Newroth, 1985; Sly 1988; Chambers *et al.*, 1999; Auger, 2006)

D'autre part, la diminution des espèces indigènes et la formation de lits monotypiques par le myriophylle constituent un changement important de la structure du littoral, ce qui peut affecter aussi la distribution et la biomasse des invertébrés (Nichols et Shaw, 1986; Chambers *et al.*, 1999). Les lits de myriophylles semblent héberger une biomasse importante de chironomides, qui sont des insectes importants dans la diète de certains poissons (Nichols et Shaw 1986). Cependant une étude démontre que la densité de cinq taxons importants comme proies pour les poissons était inférieure dans les lits de myriophylle que dans les lits de plantes indigènes (Keast, 1984). Il a aussi été observé que la densité, la biomasse et la diversité des taxons d'invertébrés associés aux macrophytes sont plus élevés dans les extrémités des lits qu'au centre, et qu'elles sont aussi plus élevées dans la partie supérieure des tiges que dans la partie inférieure (Sloey *et al.*, 1997). La structure du littoral est aussi très importante pour la distribution des poissons littoraux et des jeunes de l'année qui utilisent les plantes comme habitat, comme refuge, ou comme aire de reproduction (Newroth,

1985; Weaver *et al.*, 1997; Chambers *et al.*, 1999; Auger, 2006). Les changements du littoral par le myriophylle pourraient être négatifs pour des espèces comme le touladi car ils peuvent affecter leur alimentation et leur interaction avec les autres espèces de poissons (Auger, 2006). Par exemple, l'augmentation de la couverture végétale dans la zone littorale pourrait favoriser des espèces lithophiles, comme la perchaude (*Perca flavescens*), les crapets (*Lepomis* sp.) ou les barbottes (*Ameirus* sp.), ces poissons peuvent être des prédateurs des jeunes touladis ou des principales proies du touladi (ciscos et corégones)(Weaver *et al.*, 1997; Pratt et Smokorowski, 2003; Auger, 2006). L'augmentation de superficie des lits de macrophytes pourrait aussi nuire aux poissons lithophiles, comme l'achigan à petite bouche (*Micropterus salmonides*) et le crapet de roche (*Ambloplites rupestris*), qui préfèrent les substrats rocheux dépourvus de plantes (Weaver *et al.*, 1997). Le myriophylle peut aussi causer la disparition de certains petits poissons littoraux, comme cela a déjà été observé pour le menton noir (*Notropis heterodon*) et le fondule barré (*Fundulus diaphanus*) dans des lacs du Wisconsin (Lyons, 1989).

En ce qui concerne les activités humaines, les denses canopées nuisent aux activités récréatives aquatiques comme la pêche sportive, le ski nautique et la baignade et elles peuvent aussi obstruer des systèmes d'apport en eau (Auger, 2006; Newroth, 1985). Les impacts du myriophylle sur les activités récréatives et l'industrie peuvent donc être considérables (Eiswerth *et al.*, 2000). De plus, le myriophylle est souvent associé aux marinas (Eriksson *et al.*, 2004; Newroth, 1985); cela s'explique par le fait que des fragments de myriophylle peuvent être dispersés d'un lac à l'autre par les embarcations de plaisance, mais aussi parce que le myriophylle est favorisé par les milieux riches en nutriments, notamment en azote (Anderson et Kalff, 1986), et qu'il semble adapté aux milieux turbides (Ali et Soltan, 2006).

1.2 L'Écrevisse à Taches Rouges (*Orconectes rusticus*)

1.2.1 Distribution

L'écrevisse à taches rouges, *Orconectes rusticus*, est une espèce originaire du bassin versant de la rivière Ohio, ce qui comprend les états de l'Ohio, du Kentucky, du Michigan et de l'Indiana (Hobbs et Jass, 1988). Cependant, cette espèce s'est beaucoup répandue depuis les années soixante, et on la retrouve aujourd'hui en Illinois, au Wisconsin, au Vermont, au Nouveau Mexique et plusieurs autres états (20 états en tout) y compris la Nouvelle-Angleterre ainsi qu'en Ontario (Hobbs et Jass, 1988; Momot 1992; Taylor et Redmer, 1996, Hamr, 2002). La pêche avec des écrevisses comme appât est une des causes ayant certainement favorisé cette expansion rapide (Taylor et Redmer 1996; Momot 1992; Lodge *et al.*, 1985; Capelli et Magnuson 1983). Sa présence au Québec n'est toujours pas considérée dans les publications récentes traitant de sa distribution (Olden, 2006; Hamr, 2002). Cependant elle a bel et bien été répertoriée à 13 différents endroits, dont le lac Pemichangan dans la région de l'Outaouais, de même que dans la rivière aux Brochets près du lac Champlain (Dubé et Desroches, 2007). On retrouve cette espèce dans les lacs, les rivières, les étangs et les ruisseaux (Hobbs et Jass, 1989; Hamr, 2002). Il a été évalué, d'après le pH et la concentration de calcium, que 70% des lacs du Bouclier Canadien sont susceptibles d'être envahis par *O. rusticus* (Vander Zanden *et al.*, 2004). De plus, elle est bien adaptée aux courants élevés ($40,2 \text{ cm sec}^{-1}$), ce qui contribue à sa dispersion dans les aires qu'elle colonise, car cette caractéristique lui permet de remonter le courant (Maude et Williams, 1983). Une fois dans un nouveau milieu, elle peut prendre plusieurs années avant de s'établir. Par exemple, une étude réalisée à Trout Lake (Wisconsin) démontre que *O. rusticus* a pris 19 ans pour envahir la zone littorale entière du lac et que la vitesse moyenne de dispersion était de $0,68 \text{ km an}^{-1}$ (Wilson *et al.*, 2004). Byron et Wilson (2001) ont suggéré que la vitesse potentielle d'invasion par *O. rusticus* dans un lac pouvait être de $1,2 \text{ km an}^{-1}$, mais que la vitesse observée était plus lente ($0,68 \text{ km an}^{-1}$). Ils suggèrent que le ralentissement du taux d'invasion pourrait être en partie expliqué par la disponibilité de refuges et par l'abondance des poissons prédateurs, comme l'achigan à petite bouche, le doré et la perchaude.

1.2.2.Écologie de l'Écrevisse à Taches Rouges et Impacts sur l'Écosystème

L'écrevisse à taches rouges possède plusieurs caractéristiques qui lui permettent de dominer dans les milieux qu'elle envahit : elle se reproduit plus tôt que les espèces indigènes; elle a un taux de fécondité élevé; le développement des œufs et des juvéniles est plus rapide et elle peut atteindre des plus grandes tailles que ses compétitrices (Lodge *et al.*, 1985; Olsen *et al.*, 1991; Hamr, 2002,); elle a un comportement plus agressif (Capelli et Munjal, 1982) et donc une moins grande susceptibilité à la prédation (Didonato et Lodge, 1993; Hill et Lodge, 1999). Elle est aussi plus résistante à l'acidité (Berril *et al.*, 1985) et elle peut s'hybrider avec les espèces indigènes (Capelli et Capelli 1980; Berril, 1985). *O. rusticus* déplace les espèces indigènes dans les lacs, comme *O. virilis* et *O. propinquus*, et elle peut devenir beaucoup plus abondante (Capelli et Magnuson, 1983; Taylor et Redmer, 1996; Hamr, 2002; Wilson *et al.*, 2004; Olden *et al.*, 2006). De plus, elle utilise tous les types de substrats (Lodge *et al.*, 1985) : non seulement elle se cache dans les substrats rocheux, d'où elle repousse ses congénères (Hill et Lodge 1994), mais elle peut aussi être abondante dans les aires sans refuges, comme le sable et les lits de macrophytes (Capelli et Magnuson, 1983; Hobbs et Jass 1988; Hill et Lodge 1994; Kershner et Lodge 1995). Cette écrevisse peut devenir tellement abondante que même la baignade peut devenir désagréable (Lodge *et al.*, 1985). Elle peut atteindre des densités allant jusqu'à 76 individus m⁻² si on considère tous les individus, incluant les jeunes de l'année (Lorman, 1980), mais la densité des individus adultes avec une longueur de carapace (CL) de plus de 15 mm peut varier entre 0,3 à 5,15 m⁻² (Kershner et Lodge, 1995) ou entre 1 et 15 individus m⁻² (>20mm CL) (Lodge *et al.*, 1994).

Les écrevisses sont les plus grands invertébrés mobiles dans les écosystèmes d'eau douce et elles sont considérées comme des espèces clé dans leur environnement (Holdich et Gherardi, 1999). En effet, puisqu'elles sont omnivores, elles jouent un rôle important dans la structure des communautés car leur diète a des effets simultanés sur différents niveaux trophiques (Dorn et Wojdak, 2004). Elles se nourrissent d'invertébrés, de larves et d'œufs d'amphibiens, de détritus, de plantes, d'algues et même d'œufs de poissons (Horns et Magnuson, 1981; Lodge *et al.*, 1985; Nyström, 1999 Arcolo *et al.*, 2004; Dorn et Wojdak,

2004). Il a été observé que *O. rusticus* peut réduire de façon considérable les lits de macrophytes, diminuant leur biomasse comme leur richesse (Lorman, 1980; Lodge *et al.*, 1985; Lodge et Lorman, 1987; Lodge *et al.*, 1994; Wilson *et al.*, 2004; Rosenthal *et al.*, 2006). Elle peut aussi faire diminuer la densité d'escargots et d'autres invertébrés (Olsen *et al.*, 1991; Lodge *et al.*, 1994; Wilson *et al.*, 2004). Il a même été suggéré que les écrevisses peuvent faire diminuer la productivité de l'écosystème à travers tous ces mécanismes (Carpenter et Lodge, 1986). Cet impact serait notamment plus prononcé dans les lacs oligotrophes (Hamr, 2002; Momot, 1992). Il a aussi été observé que les écrevisses introduites, notamment *O. rusticus*, peuvent faire diminuer l'abondance des poissons littoraux, comme par exemple le crapet soleil (*Lepomis gibbosus*), et des poissons benthiques, avec qui elles entrent en compétition pour les ressources alimentaires ou pour l'habitat (Guan et Wiles, 1997; Dorn et Mittelbach, 1999; Wilson *et al.*, 2004). L'impact sur les plus gros poissons, comme l'achigan à petite bouche, est plus difficile à évaluer : les écrevisses consomment leurs œufs, mais ces poissons consomment les écrevisses, alors l'impact négatif sur les œufs est peut-être compensé par l'augmentation des ressources alimentaires pour les poissons (Wilson *et al.*, 2004). En ce qui concerne l'impact sur les œufs de touladi, Savino et Miller (1991) ont conclu qu'il fallait que les écrevisses soient très abondantes, ou que la densité des œufs soit très faible, pour qu'il y ait un impact, car les basses températures pendant la période d'incubation des œufs ralentissent l'activité des écrevisses. Leur température critique minimale varie entre 8 et 13°C (Mundhal et Benton, 1990). Une étude dans la région des Grands Lacs rapporte effectivement que *O. rusticus*, à des densités de près de 8 individus m⁻² au lac Michigan, était un prédateur important des œufs dans cette zone, et qu'elle avait un impact plus grand que les espèces indigènes dû à sa plus grande taille et à sa plus grande abondance (Jonas *et al.*, 2005).

1.3 Effets de l'écrevisse sur le myriophylle

1.3.1 Effets négatifs sur le myriophylle

Les écrevisses peuvent avoir un effet négatif sur la densité des macrophytes (Lodge *et al.*, 1994; Chambers *et al.*, 1990; Feminella et Resh, 1989; Lodge et Lorman, 1987; Lorman, 1980). Par exemple, dans une expérience en enclos de juin à août, avec *O. rusticus* à des densités de 4,8 à 8 écrevisses·m⁻², la densité des tiges des macrophytes a été significativement réduite (Lodge *et al.*, 1994). Une autre expérience, encore avec *O. rusticus*, démontre que, avec seulement une écrevisse m⁻², la biomasse des macrophytes (autres espèces que le myriophylle) peut être réduite de 64% et qu'elle peut être totalement éliminée, en sept semaines, lorsque la densité est supérieure à 5 écrevisses·m⁻² (Lodge et Lorman, 1987). L'effet des écrevisses sur la biomasse des macrophytes dans le lac sera donc dépendant de la densité d'écrevisses. Il serait possible que *O. rusticus* puisse éliminer le myriophylle si elle est assez abondante. Il a été suggéré que la disparition de neuf espèces de macrophytes, incluant *Myriophyllum* sp., aurait été causée par l'envahissement de *O. rusticus* au lac Ottawa, en Ontario, et que les six espèces restantes seraient des espèces moins préférées comme *Potamogeton* spp. (Rosenthal *et al.*, 2006). Les écrevisses peuvent être très efficaces pour éliminer les lits de macrophytes. Toutefois, leur introduction est contre-indiquée à cause des autres effets sur l'écosystème (Magnuson *et al.*, 1975).

1.3.2 Effets positifs sur le myriophylle

Les écrevisses ne consomment pas tout ce qu'elles coupent, en effet de 30 à 95% de la biomasse qu'elles coupent peut être libérée sous forme de fragments (Lodge, 1991; Lodge *et al.*, 1994). Étant donné que le myriophylle se reproduit de façon végétative, les écrevisses pourraient favoriser la dispersion en coupant des fragments. L'augmentation de la dispersion pourrait donc compenser pour la perte causée par l'herbivorie. Cette idée est appuyée par Nyström et Strand (1996), qui ont observé que *Myriophyllum alterniflorum* dominait dans des

étangs où une autre écrevisse envahissante, *Pacifastacus leniusculus*, était abondante. Aussi, dans un lac où *O. virilis* et *O. propinquus* étaient présents, les macrophytes, dominées par le myriophylle à épi, continuaient à se multiplier (Magnuson *et al.*, 1975).

1.4 Effets des myriophylles sur l'écrevisse

L'exclusion de l'écrevisse *Astacus astacus* suite à l'envahissement par la macrophyte *Elodea canadensis* a déjà été observée (Hessen *et al.*, 2004). Il existe donc une possibilité que les myriophylles, qui forment des lits très denses, constituent un habitat indésirable pour les écrevisses et que leur présence nuise à la dispersion ou à l'établissement de *O. rusticus*. On sait que les écrevisses préfèrent les substrats rocheux où elles peuvent se cacher des prédateurs et de leurs congénères pour éviter la prédation et le cannibalisme, surtout en période de mue (Hill et Lodge, 1994). On les retrouve donc en plus grande abondance dans les endroits où les roches sont très grandes (Hill et Lodge, 1994; Kershner et Lodge, 1995). Toutefois, elles sont aussi présentes dans les herbiers de macrophytes, qui sont aussi un refuge (Kershner et Lodge, 1995). Elles sont un peu moins abondantes dans le sable, là où les refuges se font rares. Cependant, certains auteurs ont observé que *O. rusticus* peut atteindre des densités élevées même dans des endroits ouverts comme le sable (Capelli et Magnuson, 1983; Lodge *et al.*, 1985). Il est donc peu probable que les myriophylles limitent la dispersion de *O. rusticus*, mais cela reste à vérifier.

1.5 Modification des impacts par leur interaction

Nous avons démontré ici que l'interaction entre le myriophylle à épis et l'écrevisse à taches rouges peut prendre plusieurs formes soit : la réduction du myriophylle par l'écrevisse, l'augmentation de la dispersion du myriophylle par la production de fragments, ou l'exclusion des écrevisses par les myriophylles (donc pas d'interaction). Il est important de mieux comprendre comment ces espèces vont interagir étant donné qu'elles sont déjà

présentes ensemble dans certains lacs, comme pour le cas du lac Pemichangan, ou pour certains lacs du Wisconsin (eg. données du NTL-LTER, <http://www.limnology.wisc.edu>), et que leur dispersion pourrait continuer dans les années à venir. Les données de la littérature ne sont pas suffisantes pour savoir laquelle de ces interactions est la plus probable, ou la plus importante, ce qui justifie l'entreprise ce projet.

Les impacts que ces espèces produisent sur l'écosystème pourraient être affectés par cette interaction. Par exemple, si les écrevisses peuvent éliminer ou réduire le myriophylle de façon considérable, elles pourraient contribuer à limiter son expansion et donc faire diminuer ses impacts sur l'écosystème. On parlerait alors d'un effet antagoniste entre les deux espèces, ou du contrôle d'une espèce envahissante par une autre. Cet effet antagoniste entre deux espèces envahissantes a déjà été observé, par exemple, l'écrevisse à taches rouges peut ralentir l'invasion par la moule zébrée (Perry, Lodge et Lamberti, 1997, 2000). À l'opposé, l'effet pourrait être synergique si les écrevisses contribuent à la dispersion du myriophylle et facilitent ainsi sa dominance, les impacts pourraient alors se voir augmentés. Enfin, l'effet pourrait être additif, même si les deux espèces n'interagissent pas de façon considérable, leurs impacts peuvent s'additionner si elles ont un effet sur les mêmes composantes. Par exemple, les deux espèces sont connues pour avoir un impact négatif sur les macrophytes indigènes, ces dernières risquent donc d'être plus rapidement éliminées lorsque les deux envahissantes se retrouvent dans un même lit de macrophytes. L'effet négatif sur les macrophytes indigènes serait encore plus prononcé si on observe une synergie entre les écrevisses et les myriophylles.

CHAPITRE II

INTERACTION BETWEEN TWO INVASIVE SPECIES: THE WATERMILFOIL AND THE RUSTY CRAYFISH

Interaction entre deux espèces envahissantes:
L'écrevisse à taches rouges et le Myriophylle à Épis

By

Maria José Maezo¹, Beatrix Beisner¹ and Henri Fournier²

¹ Département des sciences biologiques, Université du Québec à Montréal,
CP 8888, Succ. Centre Ville, Montréal, QC, Canada H3C 3P8, mariamaezo@gmail.com

² Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'aménagement de la faune
de l'Outaouais, 98 rue Lois, Gatineau (Québec), Canada, J8Y 3R7

ABSTRACT

One major challenge faced by ecologists is to predict the interaction of invasive species with the potential to co-occur in new habitats. The goal of this study was to investigate the potential for an interactive effect between two invasive species; the watermilfoil (*Myriophyllum spicatum*) and the rusty crayfish (*Orconectes rusticus*), which currently co-occur in some lakes in Quebec, Canada. Crayfish could potentially influence milfoil both negatively, by reducing its abundance through direct consumption or positively, by aiding its dispersal by fragmentation. To explore the nature of the interaction, we used two approaches. First, we conducted an *in situ* experiment to quantify fragment production vs. biomass reduction of milfoil by crayfish. Crayfish densities were manipulated in sixteen cages having high densities of milfoil. Cut fragments were counted every week and the remaining plant biomass was measured at the end of the experiment. Fragment production was significantly increased at medium and high crayfish densities, whereas significant milfoil biomass reduction was only observed at high crayfish densities. No effect was measured at low crayfish densities. Second, to establish the habitat preferences and co-occurrence of these two species, we conducted a survey of both species in the same lake (Lake Pemichangan, Quebec). Redundancy analysis showed that there was no significant overlap in the distribution of these two species. Rather, different habitat features were preferred by each species, indicating a low probability of interactions occurring in this lake. While our experimental results showed that these two species have the potential to interact in a significant manner when together at high densities, the low co-occurrence of these species in the lake suggests that their impacts are not going to be modified by each others' presence.

Keywords: invasive species; ecosystem function; *Myriophyllum spicatum* L.; watermilfoil; *Orconectes rusticus*; crayfish; macrophytes; littoral zone

2.1 Introduction

Invasive species are known today as one of the major global threats to biodiversity that can dramatically alter community structure and ecosystem functioning (Mack et al. 2000, Sala et al. 2000, Lawler et al. 2006). The study of invasive species has increased exponentially in the last decade (Fig. 2.1). Most of these studies, however, are case studies dealing with only one species. One of the major challenges to ecologists is to predict the joint impacts that invasive species will have when encountered together or following serial invasions. This study concerns two of the most studied invasive species of freshwater systems in North America: the Eurasian watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.) and the rusty crayfish (*Orconectes rusticus* Girard). Impacts of these species when encountered alone are well known (see below), whereas the importance of their interaction when encountered together in the same lake has not been addressed to date, despite the fact that there are well documented cases where both species occur (e.g. NTL-LTER data, Wisconsin, <http://www.limnology.wisc.edu>). Further, these species likely co-occur in many more lakes, since both are mainly introduced by people travelling from lake to lake, carrying propagules with them either purposefully (i.e. rusty crayfish for live bait) or accidentally (i.e. macrophyte fragments on boats or trailers) (Johnson et al. 2001, Puth and Allen 2004). Further spread can occur both naturally via waterways or biotic vectors, or anthropogenically. Thus, the chances that these species will be introduced to the same lakes are high, rendering the understanding of the ecological interactions between these invasives, and their impacts on the littoral fish community necessary.

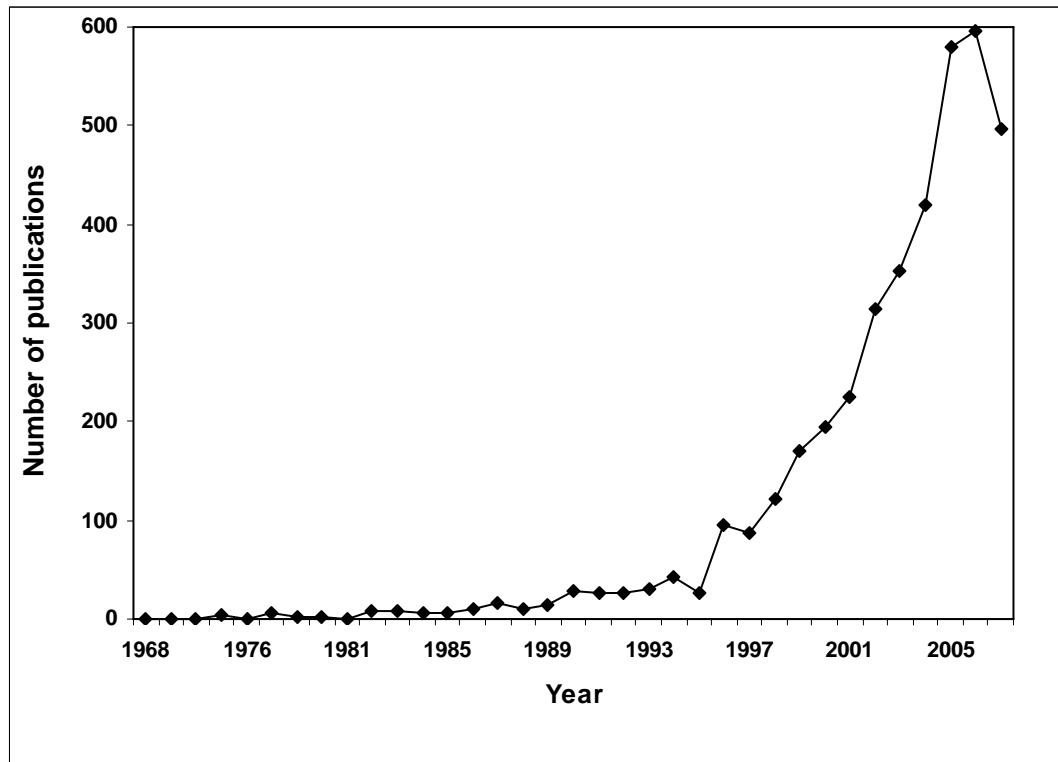


Fig. 2.1. Number of publications listed in SCOPUS published annually between 1968 and 2007 with the terms *invas** and *ecolog**. Searching of the database was done in April 2007, except for searches of the years of 2006 and 2007, which was done in February 2008.

2.1.1 Eurasian Watermilfoil

Eurasian watermilfoil (hereafter referred to as milfoil) was introduced from Eurasia into North America in the 1940s and has been considered a very problematic weed since the 1970s (Grace and Wetzel 1978, Couch and Nelson 1985). This submersed perennial plant has an adventitious root system; it maintains high biomass during the winter and has a rapid and early seasonal growth (Nichols and Shaw 1986, Smith and Barko 1990). It typically grows in waters from 1 to 4 m deep, but it can be encountered up to 10 m deep (Nichols and Shaw 1986). It can reach the water surface from depths as great as 4 m and forms dense canopies

concentrated in the upper portion of the shoots (Grace and Wetzel 1978). Local expansion occurs mainly via stolon production (Madsen and Smith 1997) and dispersal is primarily done by fragmentation, which allows for interlake colonization (Nichols and Shaw 1986). As a result, milfoil is now widespread in North America (Couch and Nelson 1985, Smith and Barko 1990). It invades the littoral zone of lakes by forming extensive monotypic stands and outcompetes many other submersed species, thus reducing the biodiversity of macrophytes (Smith and Barko 1990, Madsen et al. 1991, Weaver et al. 1997, Madsen 1998, Boylen et al. 1999). The loss of native macrophytes, or the change in total plant biomass in a lake, can create changes in invertebrate communities and affect littoral fish communities and young-of-year that use plants as habitat, refuge or reproduction sites (Keast 1984, Smith and Barko 1990, Weaver et al. 1997, Chambers et al. 1999, Cheruvilil et al. 2001).

Predictive models of milfoil presence or dominance suggest that mesotrophic to eutrophic lakes (Smith and Barko 1990, Madsen 1998) or lakes with low forest cover (Buchan and Padilla 2000), perhaps as a result of human activity, are at greater risk for milfoil infestation. Further, it has been predicted that milfoil should not dominate in oligotrophic systems, but should instead be restricted to locations with nutrient-rich sediments or with heavy public use (Smith and Barko 1990). The mechanisms allowing the recent invasion of milfoil in several oligotrophic lakes of the Outaouais region in Quebec, Canada, are therefore not well understood and are of increasing concern in order to prevent the spread of the species (H. Fournier and P. Houde, MRNF unpublished data). The invasion of milfoil in oligotrophic lakes, where aquatic vegetation is usually sparse, could favor phytophilic fish species (Randall et al. 1996, Weaver et al. 1997, Pratt and Smokorowski 2003, Auger 2006) at the expense of lithophilic fishes typical of such environments (Auger 2006). Such a shift could have consequences for important pelagic sportfish species like trout (e.g. lake trout - *Salvelinus namaycush*) through shifts in prey community composition, predation on young-of-year, or reduction in the quality of spawning areas (Auger 2006). One of our goals was to determine whether an interaction with an invasive species of crayfish could help explain the success of milfoil in one of these oligotrophic lakes.

2.1.2 Rusty Crayfish

The rusty crayfish is native to the Ohio river basin but its use as live bait has permitted it to colonize up to 20 States in the United States as well as the Canadian provinces of Ontario and Quebec (Capelli and Magnuson 1983, Hobbs and Jass 1988, Taylor and Redmer 1996, Hamr 2002, Dubé and Desroches 2007). It can invade both lakes and streams where it displaces native congeners (Capelli 1982, Capelli and Munjal 1982, Olsen et al. 1991, Hill and Lodge 1999, Wilson et al. 2004) because of its higher fecundity, earlier reproduction, and faster growth of eggs and young of year compared to native species (i.e. *O. propinquus* or *O. virilis*) (Lodge et al. 1985, Olsen et al. 1991, Hamr 2002). The rusty crayfish is also more aggressive (Capelli and Munjal 1982), has a higher ingestion rate of snails (Olsen et al. 1991) and is less sensitive to predation by fish (Didonato and Lodge 1993, Hill and Lodge 1995, Kuhlmann et al. 2008). As a result, it has been shown to displace native species both by competition for refuges (Hill and Lodge 1994) and by hybridization (Perry et al. 2001). Based on pH and calcium concentrations, 70% of Canadian Shield lakes provide suitable chemical conditions for *O. rusticus* (Vander Zanden et al. 2004).

Since crayfish are omnivorous and are often the largest invertebrates in freshwater systems, changes in their guild composition can have significant impacts at multiple trophic levels (Lorman and Magnuson 1978, Nystrom et al. 1996, Guan and Wiles 1997, Hamr 2002). They reduce densities of snails and other aquatic invertebrates (Olsen et al. 1991, Wilson et al. 2004, McCarthy et al. 2006) and can thereby have negative impacts on competing littoral fishes (e.g. *Lepomis* spp.) (Wilson et al. 2004, Willis and Magnuson 2006). Because rusty crayfish can become very abundant in rocky habitats (Lorman 1980, Garvey et al. 2003) they can also be important predators on fish eggs of species that spawn in such habitats, including the economically important lake trout (Horns and Magnuson 1981, Jonas et al. 2005). Rusty crayfish are well known to dramatically reduce native macrophyte biomass and richness in invaded lakes (Magnuson et al. 1975, Lorman 1980, Lodge and Lorman 1987, Lodge et al. 1994, Wilson et al. 2004, Rosenthal et al. 2006). Impacts can be very strong, for example Lodge and Lorman (1987) showed that >5 crayfish m^{-2} could totally

eliminate macrophytes in seven weeks and that a single adult crayfish m^{-2} could cause a 64% reduction in their biomass. Also, Magnuson et al. (1975), observed that macrophytes disappeared in parts of a lake where rusty crayfish densities were between 4 and 6 m^{-2} , but that they were still abundant in places where densities were between 1.5 and 2 m^{-2} . Some studies showed that other species of the genus *Myriophyllum* were eliminated by rusty crayfish (Lorman 1980, Rosenthal et al. 2006), while others suggested that it persisted, and even dominated in the presence of other crayfish species (Magnuson et al. 1975, Nystrom and Strand 1996). Thus, the impact of rusty crayfish on milfoil remains unclear and deserves further study.

2.1.3 Invasive Species Interactions

The nature of the ecological interaction between these two species could potentially influence their individual impacts in invaded lakes. Rusty crayfish could interfere with milfoil invasion by directly reducing its biomass, thereby impeding the formation of very dense stands. The control of milfoil by rusty crayfish (an antagonistic interaction) could reduce the previously mentioned impacts of milfoil dominance on the ecosystem. In this way, one invasive species could help control another. However, crayfish could also help spread milfoil in invaded lakes because they generally produce many uneaten cut fragments (Lorman 1980, Lodge and Lorman 1987, Lodge 1991). Since milfoil disperses mainly by fragmentation and vegetative reproduction, rusty crayfish could positively affect the macrophyte with an increase in its recruitment rate that compensates for herbivore mortality also induced by the crayfish. As mentioned previously, this mechanism could be one of the reasons explaining the success of milfoil in oligotrophic lakes in the Outaouais region. If these two species interact positively when they are encountered together, then overall impacts on the ecosystem of both invasives could be greater (synergistic effect). Thus, the threat to native macrophytes or to some fish species could be increased. Finally, there also exists the possibility that these two species do not interact in a significant manner. Such might be the case when some predatory fish species occupy macrophyte stands thereby deterring rusty

crayfish from consuming milfoil, or because of a preference for different substrates. Another reason could be that dense milfoil stands are not a suitable habitat for crayfish, as seen with another invasive plant, *Elodea canadensis*, which created stands from which crayfish were excluded (Hessen et al. 2004). Where there is no interaction between the invasives because of habitat segregation, ecosystem impacts may be predicted from the direct effects of each species alone (additive effect) in habitats they occupy. The primary goal of this study was to determine which one of these three types of interaction (antagonistic, synergistic or additive) is the most likely to occur between these two invasive species. To explore these alternative hypotheses, we conducted a field experiment and a survey of habitat use in Lake Pemichangan, Québec, Canada. Where they occur, because of the possible interaction of these two invasives with the fish community, we also explored the natural co-occurrence of these species with littoral fish in the same lake.

2.2 Methods

2.2.1. Study Site

Lake Pemichangan (46°03'N, 75° 51'W) is located in the Gatineau river basin, Québec, Canada. This oligotrophic lake has a surface area of 15.44 km², mean depth is 16.8 m, maximum depth is 59 m, and the littoral zone (< 5m deep) occupies 24.7% of the total lake area. The lake is divided into two large basins, each with multiple bays (Fig.2.2). Some bays are heavily inhabited while others are completely free of human development. Generally, the east basin has steep sides with rockier substrate and less human habitation. Most of the Gatineau river basin is covered by typical metamorphic rock of the Canadian Shield (gneiss and paragneiss). Coverage by marine tropical waters 570 million years ago, however, contributed to the formation of sedimentary rocks (limestone and sandstone), which are more characteristic of the Lake Pemichangan watershed. Thus, this lake's water is more mineralized (23 mg Ca/L) than typical Canadian Shield lakes. Between 1987 and 2006, secchi depth varied from 5 to 8 m, conductivity varied from 110 to 190 µS/cm, pH varied

from 7.8 to 8.5 (Québec ministère des Ressources naturelles et de la Faune data). Total phosphorus concentrations were measured from samples taken in September 2007 and analyzed in the GRIL-UQAM analytical lab. Results varied between bays but always remained in the oligotrophic range (from 6.4 to 9.7 $\mu\text{g/L}$). Milfoil was probably introduced in the 1990's and is now the dominant plant in the lake. The date of introduction of rusty crayfish is unknown but the first confirmed specimen was found in 2001 (Dubé, Pariseau and St-Hilaire, 2002).

2.2.2 Milfoil Mapping

To establish the distribution of milfoil in the lake and to evaluate the extent of its invasion, we mapped its beds in August 20-23 2007, which is during the period when plant communities usually reach their maximum density. This was accomplished by tracing the perimeter of the lake and the islands contours by boat at a very slow speed (0.2 to 3 km h^{-1}). To make sure we surveyed the entire littoral area (<5 m deep), we also did zig-zag lines in small shallow bays, and followed linear transects approximately 30 apart from each other in larger bays. One person in the front of the boat looked through a 25cm diameter, 1m long tube with a plexiglass bottom at the underwater environment to examine macrophyte beds that were up to 4 m deep and that did not reach the surface. When a milfoil bed was detected, the contours were traced using a global positioning satellite (GPS Garmin 60C). Beds that were too small (1-20 m^2), to trace had only their locations marked. If several small beds were close to each other (0-5 m), they were grouped together into the same bed. The georeferenced contours and waypoints were imported into ArcGIS.9 and used to draw polygons of the beds (Fig. 2.2). The polygons obtained thus represented areas where milfoil was present, but not all the beds had a 100% cover, many beds were sparse and others had other macrophyte species under the milfoil canopy. The littoral area of the lake and the proportion covered by the milfoil beds were calculated in ArcGIS.9 using a bathymetric map of the lake (donation from Trak Map Concept; www.track.qc.ca). With this method we determined that milfoil beds, covered approximately 28% (1.09 km^2) of the littoral zone. A similar method was used

in 2005 by the ministère des Ressources naturelles et de la Faune (H. Fournier, personal communication). Although these two mapping procedures were conducted by different observers and have slightly different resolution, some beds appear to have increased in size (e.g. along the south shore of the lake and the west side of the central island). Also, some new beds have appeared, while others have disappeared (See appendix A). Overall, coverage by milfoil beds appears to be increasing in Lake Pemichangan.

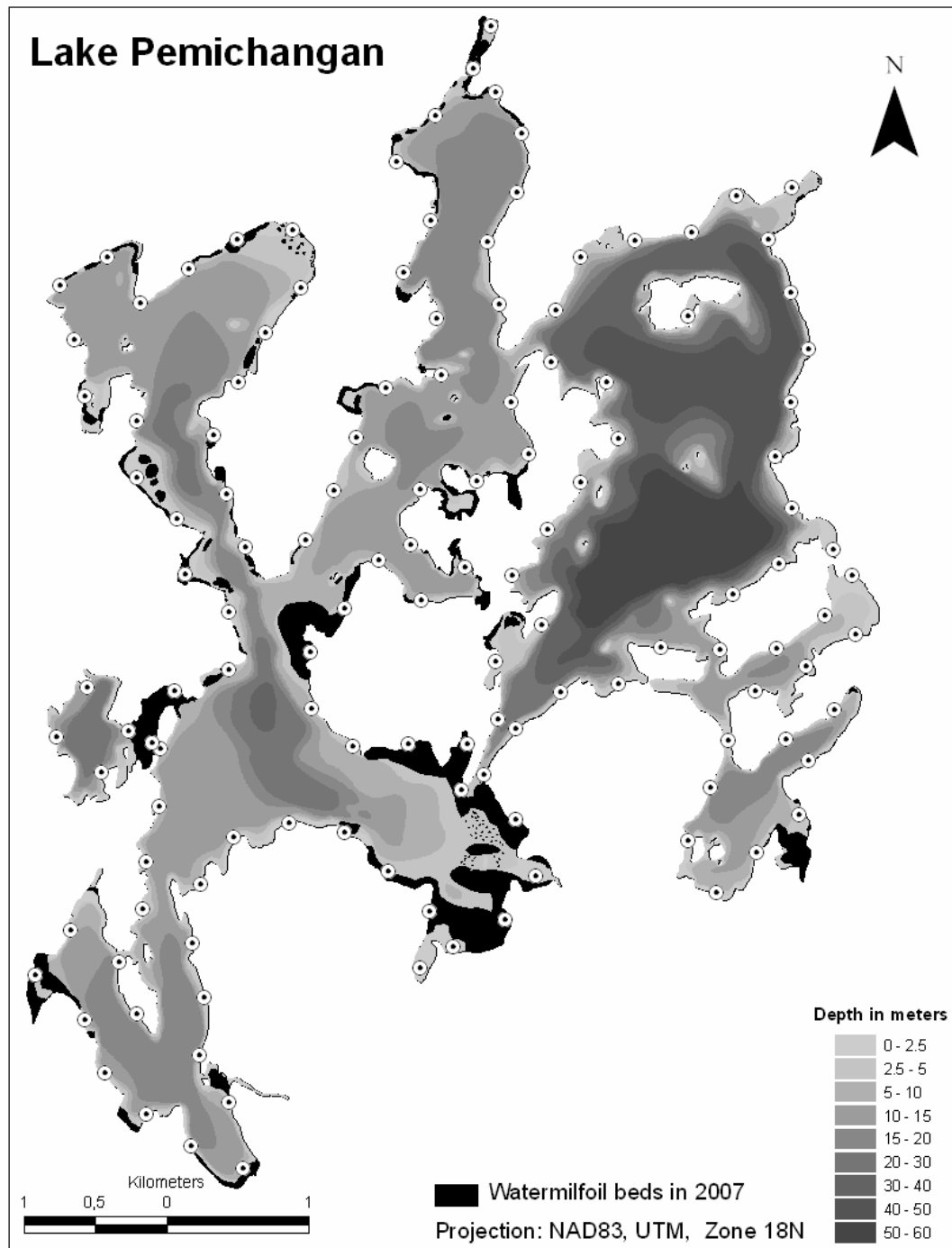


Fig. 2.2. Lake Pemichangan milfoil distribution in 2007 shown in black. Circles represent the 132 sampling points.

2.2.3 Experiment: Impact of Rusty Crayfish on Milfoil

To evaluate the impact of rusty crayfish on milfoil, *in situ* experiments were conducted in 16 circular 2 m² cages. They were installed in a dense milfoil bed located in the southeast zone of the lake where there was neither human habitation nor disturbance to the riparian zone. Treatments consisted of a cageless reference area and different adult crayfish additions (zero, one, four and sixteen crayfish per cage) resulting in densities of 0, 0.5, 2 and 8 crayfish m⁻², which are well within the range of natural densities of adult crayfish (Capelli 1975, Lodge et al. 1994). These treatments are referred to as absent, low, medium and high, respectively. The cageless references were sites without cages in between caged treatments that served as a control for cage effect. Four cages and one reference area were clustered into four blocks and treatments were randomized within blocks. Distance between individual cages and cageless references were from 4-8 m. Cages were positioned in dense milfoil beds in such a way as to exclude logs or rocks on the lake bottom and at depths between 1.45 m and 1.6 m. Presence of other macrophytes under the milfoil canopy were also observed (mainly *Eloдея canadensis* and several *Potamogeton* spp.), but these were always at very low densities.

2.2.3.1 Cage Design

Cylindrical cages were built of 0.85 mm thick galvanized steel sheets and galvanized steel mesh (mesh size = 5.71 mm). The top and bottom of the cage walls consisted of solid metal sheets of 15 cm and 46 cm high respectively, while the middle part was a 1.1 m high mesh sheet, for a total height of 171 cm. Cages were buried 5 to 10 cm in the sediment and protruded 10 to 20 cm above the water surface. Additional mesh was added around the top of cages once in place to prevent waves from removing or adding fragments to the cages. This design prevented crayfish escape from the cages because they could not climb over the sheet nor could they burrow under the cage buried into the sediments. The large mesh size allowed for good water circulation; conditions inside the cages were likely similar to those outside the

cage, but in any case, were identical for all treatments. The mesh part of each cage was scrubbed twice during the experiment to remove periphyton.

2.2.3.2 Crayfish Sampling and Monitoring

Crayfish were collected for stocking the experimental cages from June 11-13, 2007, in an almost completely isolated bay of the west basin (Ritchie's Bay) to ensure little interference with the survey part of the study. Because most of the crayfish captured were actually hybrid *O. rusticus* x *O. propinquus* males (see crayfish identification section), we added only these adult hybrid males to the cages, excluding females and pure *O. rusticus* to ensure a similar population of crayfish throughout. Prior to the start of the experiment, crayfish were separated into three size categories according to their carapace lengths (small (31-36 mm), medium (37-41 mm), and large (42-46 mm)) and kept in three different outdoor tanks. The experiment started June 15th, 2007 and lasted eight weeks. One medium crayfish was placed in each of the low crayfish treatments. One small, two medium, and one large crayfish were placed in the medium crayfish treatments. Six small, six medium and four large crayfish were placed in the high crayfish treatments. To monitor crayfish densities, we used minnow traps baited with beef liver, which were left in the cages overnight, five times during the experiment (every 1 to 2 weeks). That same night, crayfish were captured from Ritchie's Bay to replace missing experimental crayfish the next morning. The size of the newly added crayfish depended on the number missing, but did not always allow for the maintenance of the original size distribution.

This experimental design probably represents an overestimate of actual consumption rates by crayfish compared to natural conditions since crayfish were restricted to the same 2 m² environment for eight weeks. Nonetheless, the experiment provides an estimate of the potential impacts crayfish could have at the applied abundances.

2.2.3.3 Macrophyte Sampling

Since the cages were small, we could not measure milfoil biomass inside the cages before or during the experiment without perturbing the experiment itself. Treatments, however, were randomized within blocks allowing for variation to be evenly distributed, so densities were considered equal across treatments at the beginning of the experiment. We therefore measured the plant biomass only at the end of the experiment. In each cage and cageless reference area, three randomly placed 25 cm x 25 cm quadrats were sampled for their total aboveground biomass. Plants were washed and dried at 80°C for at least 24 hours to a constant weight to estimate dry biomass (± 0.005 g). Milfoil fragments floating on the water surface of each cage were collected every week; these were first counted and then washed and dried at 80°C to constant weight.

2.2.3.4 Anthropogenic Sources of Fragments

To provide relative estimates of milfoil fragment production by anthropogenic sources (to compare with biotic production by crayfish), we sampled the fragments produced by our 9.9 hp motorboat when tracing four 50 m transects across dense milfoil beds. Similarly, we collected fragments produced by six throws of a 2 kg fluke-style anchor in dense milfoil bed.

2.2.3.5 Experimental Data Analyses

Final milfoil biomass was compared between treatments using a nested ANOVA (JMP 5.1). This analysis was used to determine whether there was more variation in replicate responses within cages, within replicates of the same treatments, or between treatments. One cage from the zero crayfish treatment was therefore eliminated from the following analysis because it had lower abundance relative to the other replicates in the same treatment, its lower density had also been noted during setup of the experiment. We then performed one-

way ANOVA followed by a Tukey test to compare the treatments. The sum of all the fragments produced was also compared with an ANOVA and Tukey test. Final milfoil biomass satisfied the homogeneity of variance and normality assumptions but other macrophyte biomass and the number of fragments were square root transformed.

2.2.4 Lake Survey: Co-occurrence of the Two Invasives

To establish the co-occurrence of milfoil and rusty crayfish we conducted a survey of the littoral zone of Lake Pemichangan. In the littoral zone of the lake, 132 sites, linearly situated 400 ± 10 m apart (Fig. 2.2.) were systematically sampled for environmental variables, crayfish and macrophytes in May, July and September, 2007. Depending on the slope and the presence of woody debris, site distance from shore varied from 1 to 30 m in order to sample at a depth of 1.5 to 2 m. A subset of 42 sites was also sampled for fish in July to establish the possible co-occurrence with the two invasive species.

2.2.4.1 Site Characterization

In May and July, each site was sampled with three 1 m^2 quadrats thrown randomly on different sides of the boat 3 to 5 m apart to calculate the percent cover of different substrate categories and the percent cover of macrophytes. Plants were classified as either milfoil or “other macrophytes” (including *Elodea canadensis*, *Potamogeton* spp., *Isoetes* sp., *Nuphar* sp., *Nymphaea* sp.). The substrate categories were 1-mud, 2-sand (<2 mm diameter), 3-gravel (2-60 mm), 4-small cobble (60-120 mm), 5-large cobble (120-250 mm), 6-boulders (>250mm) and 7-bedrock. The average of both months was then used to build a substrate index as in Bubb et al. (2006). This index is the sum of the percent cover (n) of each substrate category (S):

$$\text{SubIndex} = \sum nS$$

The substrate index varied between 100 and 700, and increased with substrate grain size. Further, in August, macrophytes were sampled at each site using two random placements of 25 cm x 25 cm quadrats and the aboveground biomass was washed and dried at 80°C to constant weight to obtain an average biomass for every site. Percent cover of macrophytes was also evaluated at the same time. Submerged lake bank slope was calculated in ArcGIS.9 using the site coordinates taken with the GPS and a bathymetric map. Abundance of logs and branches were recorded in a semi-quantitative way ranging from 0 (not present) to 3 (very abundant) and presence of litter (dead leaves) was also noted. A debris index was then constructed, multiplying logs by 3, branches by 2 and litter by 1, the index then ranged from 0 to 18. The human riparian impact was also recorded by noting the presence of cottages, docks or lawn, and the three variables were summed to create a riparian use index. The forest abundance was recorded semi-quantitatively (0 to 3) and the presence of still standing dead trees on the shore (variable called: Trees) was noted. All variables were considered as environmental variables in the following analyses, except for macrophytes which were considered as response variables.

2.2.4.2 Crayfish Sampling

Crayfish were sampled in May, July and September, 2007 in weeks when there was a new moon in order to maximize catch rates, since moonlight is known to reduce crayfish activity (Flint 1977). In May all sites were sampled, but in July and September, the five sites in Ritchie's Bay, where crayfish were removed for the experiment, were not sampled. To sample crayfish, we used standard minnow traps with enlarged entrances (4.5 cm diameter), and baited with 120 ± 5 g of beef liver. One trap was installed at 1.5 to 2 m depth in each site, left overnight (16 to 19 h) and collected the next day. All crayfish were identified, carapace length was measured to the nearest 0.5 mm with calipers, and the sex and reproductive form (I: reproductive; II: non reproductive) were noted. Crayfish were returned to the lake at the sampling site from which they had been taken. Water temperature during the sampling period

was recorded every 15 minutes using HOBO Temperature PRO sondes ($\pm 1^{\circ}\text{C}$ accuracy) attached to each trap. The whole perimeter of the lake was sampled in 8-9 days.

This trapping method is known to be selective for large males, which can inhibit other crayfish from entering traps, especially in rusty crayfish (Capelli 1975, Olsen et al. 1991, Hein et al. 2007). Females and other crayfish species may therefore be underestimated in this study. Relative abundance of rusty crayfish over other crayfish species could be overestimated by up to a factor of two (Olsen et al. 1991). Sex ratios of natural crayfish populations are usually close to 50:50 (Lorman 1980), but female and male catch rates can change during the year (Lodge et al. 1986, Hein et al. 2007). Other studies suggest that trap catches can be a reliable estimate of relative abundance (Capelli and Magnuson 1983). Even if trap catches do not exactly reflect the actual population structure, traps can indicate the relative abundance of rusty crayfish among sites and can be used as indices of population abundance (Capelli 1975, Olsen et al. 1991) which was the main goal of this study.

2.2.4.3 Crayfish Densities

SCUBA diving was also performed to estimate true crayfish densities in the survey and allow comparisons between the experimental and the survey parts of the study. Two 30 m ropes were used to identify two perpendicular transects (one parallel and the other perpendicular to the shore) at a site near the southern part of the lake. The site was mainly composed of sand, but had also some rocks and a small milfoil bed. The centre point of both transects was 30 m from the shore and had been sampled with a minnow trap three days before the visual counts. Two divers simultaneously followed each side of the transect, removing rocks and other cover to count the presence of crayfish within one-meter of the line (total area of 116 m^2). This sampling was done once during the day and once at night.

2.2.4.4 Crayfish Identification

Crayfish were identified following Hobbs and Jass (1988), Hobbs (1989) and Dubé and Desroches (2007). Typical characters for the different species were: rust colored marks on the carapace sides (Fig. 2.3A) and black bands on the tips of the chelae (Fig. 2.3B) for *O. rusticus*; presence of a carina on the rostrum for *O. propinquus* (Fig. 2.3C) and a distinct notch at the base of the chelae fingers for *O. immunis* (Fig. 2.3D). The morphology of the rostrum and the first pleopods were also used to identify the species (Fig. 2.3a-d). Individuals that possessed characters of more than one species were considered hybrids (Dubé, personal communication). For example, as many individuals possessed a carina on the rostrum, but had mostly *O. rusticus* characters, this highly suggests that these individuals were hybrids with *O. propinquus* (Capelli and Capelli 1980). However, this character was not noticed in May, so potential hybrids were only identified in July and September. Since identification of hybrids in this study is based solely on morphological characteristics, further genetic studies would likely be needed to confirm our classifications.

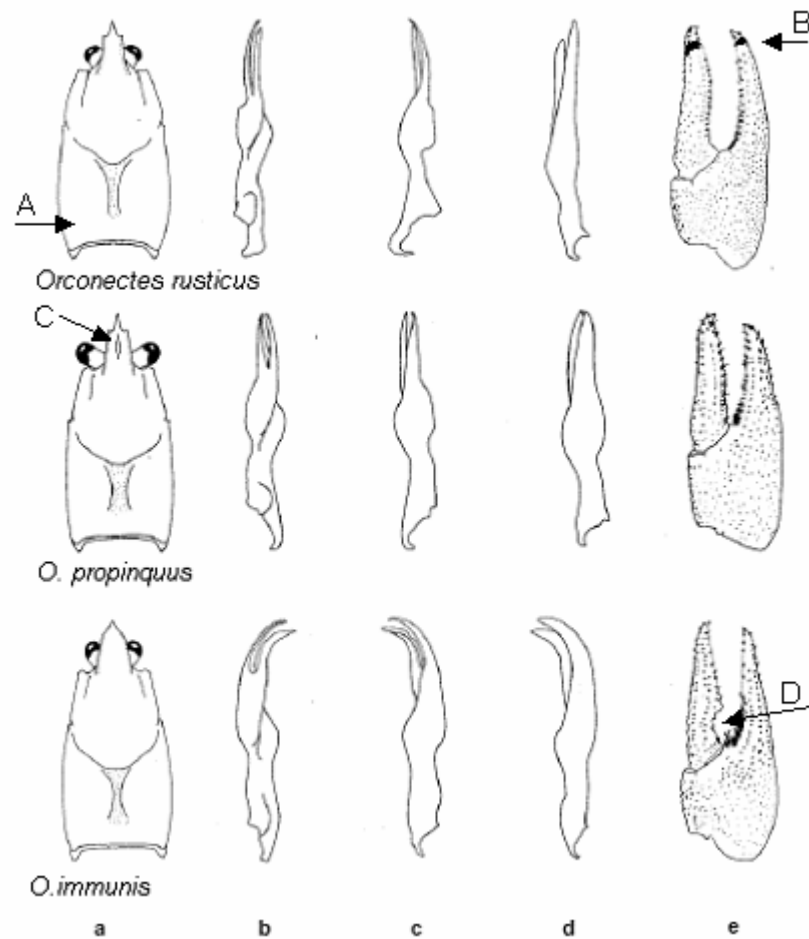


Fig. 2.3. Crayfish characteristics used for identification (modified from Dubé and Desroches 2007, adapted from Hobbs 1989). A: location of rust colored marks on the carapace of *O. rusticus*; B: black bands on the tips of the chelae fingers of *O. rusticus*; C: carina on the rostrum of *O. propinquus* and D: distinct notch at the base of chelae fingers in *O. immunis*; a: dorsal view of carapace ; b: mesial view of first pleopod in form I male; c: lateral view of first pleopod in form I male; d: lateral view of form II male; e: dorsal view of distal podomers of chelae in form I male.

2.2.4.5 Fish Sampling

In July, one site out of three (42 sites in total) was sampled for fish using a Smith-Root SR-16S electrofishing boat. The boat followed the shore at a depth of 1 to 3 m for three minutes, covering a distance of 30 ± 5 m at each site. Sampling was done after sunset between 8:30 pm and midnight on three different days (July 20th, 26th, 28th). The number of fish of each species was recorded and specimens were returned to the water alive at the sampling site. Individuals that could not be identified in the field were euthanized with an overdose of MS-222 and preserved in 10% formalin for further identification in the laboratory.

2.2.4.6 Survey Data Analyses

Redundancy analysis (RDA), a linear multivariate technique for direct gradient analysis was performed in order to correlate variation in species abundances with environmental gradients. Principal components analysis (PCA), an indirect gradient analysis (unconstrained ordination), was always performed first to make sure we were not missing the main part of variability in species composition. The constrained ordination, RDA, was then performed to reveal the main part of variability explained by the environmental variables. Analyses were performed using CANOCO 4.5. To conduct the analyses of the 132 sites, community response data consisted of percent cover of milfoil (*milfoil*) or other macrophytes (*Other M*) in each month and rusty crayfish abundance (*Crayfish*) as the sum of crayfish with *O. rusticus* characters (all pure *O. rusticus* and all the hybrids) (5 sites were removed from July and September analyses because crayfish were not sampled). The same analysis was done using macrophyte biomass instead of percent cover, but since the results were the same, we only show results with percent cover. Species variables (crayfish abundance and percent cover of macrophytes) were centered and $\log(y+1)$ transformed and environmental variables were centered and standardized. Emphasis was put on interspecies distances. To identify significant variables affecting species composition, we used forward selection of variables

with Monte Carlo permutation tests (499 permutations) on the full model. We used a linear transect spatial restriction, to account for the spatial structure of the sampling design. A separate analysis was conducted for the 42 sites where crayfish, macrophytes and fish data were available. It was performed with the July data for crayfish and macrophytes, and with fish species that had an average of more than one capture per site: smallmouth bass (*Micropterus dolomieu-Mido*), yellow perch (*Perca flavescens-Pefl*), pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus-Legi*), blackchin shiner (*Notropis heterodon-Nohd*), bluntnose minnow (*Pimephales notatus-Pino*), brown bullhead (*Ameiurus nebulosus-Anme*) and banded killifish (*Fundulus diaphanus-Fudi*).

2.3 Results

2.3.1 Experiment: Impact of Rusty Crayfish on Milfoil

2.3.1.1 Crayfish Densities

Minnow trap catches confirmed that no crayfish were present in the absent crayfish treatments. Densities in other treatments varied slightly because of losses of some individuals through time and the addition of crayfish when losses were mistakenly thought to have occurred. Thus, the low crayfish treatment varied from zero to two (0-1 m⁻²), the medium crayfish treatment varied from three to seven (1.5-3.5 m⁻²) and the high crayfish treatment varied from ten to eighteen (5-9 m⁻²). Although densities were not constant during the experiment, the overall experiment density was still close to assigned densities. Thus the low, medium and high crayfish treatments should represent the effect of approximately 0.5, 2 and 8 crayfish m⁻² respectively.

2.3.1.2 Milfoil Final Biomass and Fragmentation

According to the ANOVA, the impact of both consumption and non consumptive fragmentation on milfoil biomass varied with crayfish density ($P=0.0001$; Fig.2.4). However, only in high crayfish treatments (~ 8 crayfish m^{-2}) was milfoil biomass significantly reduced (by 68%) by the end of the experiment compared to the absence of crayfish. In medium crayfish treatments (~ 2 m^{-2}) there was a 34 % but non-significant reduction and only a 10 % reduction in the low crayfish treatment (~ 0.5 m^{-2}). Although there was a trend for caged treatments to have lower milfoil biomass than the cageless references, final biomass in the absent and low crayfish treatments were not statistically different from that of the cageless references indicating that there was no significant impact of cages on plant growth.

The potential impact of crayfish on milfoil dispersal, measured as the number of unconsumed fragments which can float to the surface and colonize other areas, also varied with crayfish density relative to the no crayfish controls (ANOVA $P=0.0001$; Fig. 2.5). The total number of milfoil fragments collected in the high crayfish treatment was nine times higher than in the absent crayfish treatment and five times higher in the medium crayfish treatment. The presence of a low number of crayfish however, did not have a significant effect, even if the mean number of fragments produced was twice as high as the absent crayfish treatment. This experiment design also provided an estimate of the number of milfoil fragments that can be produced by the plant itself under natural conditions. Assuming that the cage had no significant effect on fragment formation, a 2 m^2 area of milfoil, having a 62 ± 8 g dry weight biomass, can produce 70 ± 5 fragments in eight weeks (from June to August).

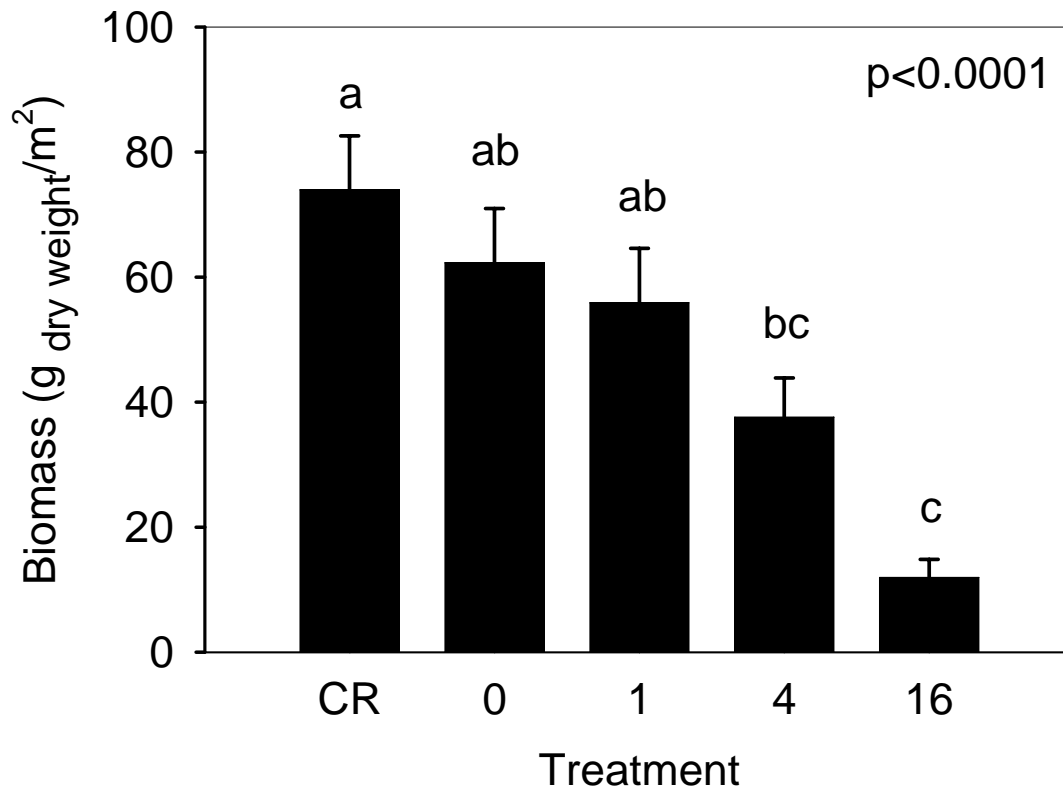


Fig. 2.4. Final biomass (mean \pm 1 SE g dry weight m^{-2}) of milfoil and other macrophytes at the end of the experiment in cageless references sites (CR), and in absent (A), low (L), medium (M) and high (H) crayfish treatments. Treatment effect was significant (ANOVA's P shown in the graph). Different letters indicate significant differences between treatment combinations (Tuckey $P < 0.05$).

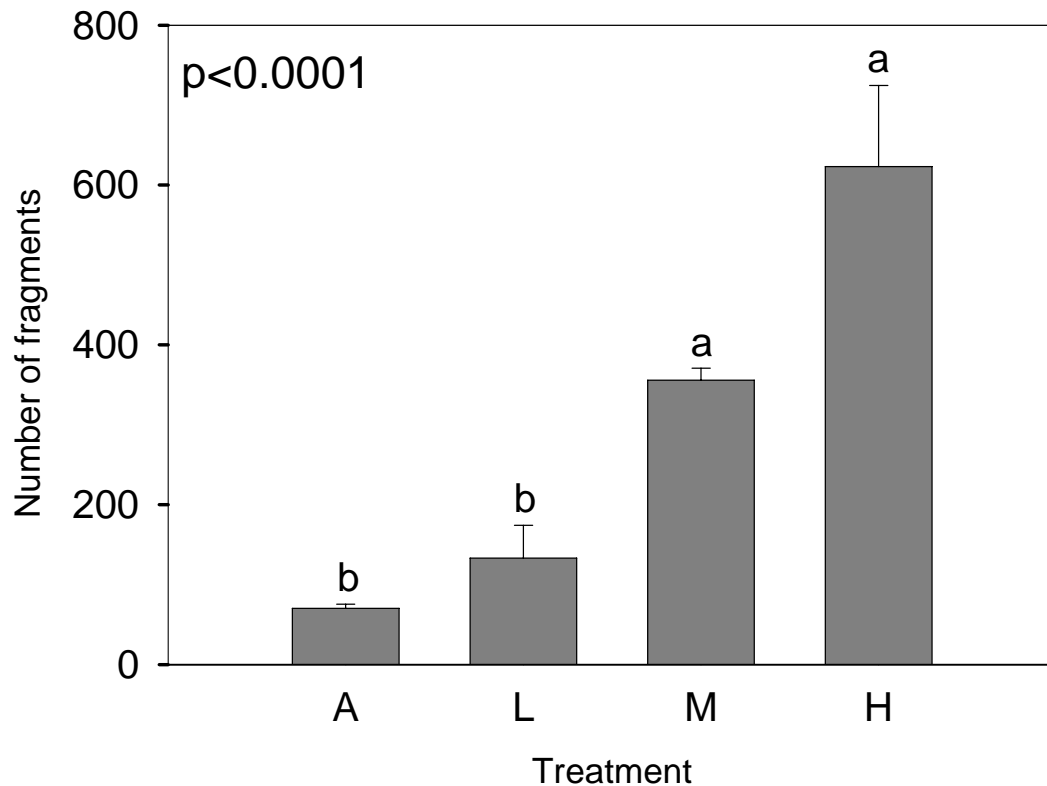


Fig.2.5. Total abundance (mean \pm 1 SE) of milfoil fragments produced during the experiment in absent (A), low (L), medium (M) and high (H) crayfish treatments. Treatment effect was significant (ANOVA's P shown in the graph) Different letters indicate significant differences between treatment combinations (Tuckey $P<0.05$). Analyses were conducted on square-root transformed data, but untransformed data is shown.

2.3.1.3 Effect on Other Macrophytes

The impact of crayfish density on other macrophytes encountered at low densities under the milfoil canopy (i.e. *Elodea canadensis* and different species of *Potamogeton sp.*) was also measured in this experiment. These plants were completely eliminated in the high crayfish treatment, and almost eliminated in the medium crayfish treatment. The cageless reference treatment, which had the higher milfoil biomass, had lower macrophyte biomass

than the absent crayfish treatment, but was not different from the low and medium crayfish treatments (results not shown because normality of residuals was not respected).

2.3.1.4 Anthropogenic Sources of Fragments

Although natural processes that can contribute to milfoil dispersal are important to quantify, the comparison with anthropogenic sources of fragments is an important management issue. Passing through dense milfoil beds with a motorboat produced 69.7 ± 23.5 fragments with a maximum of 115 fragments in less than one minute. Throwing an anchor in the middle of such beds produced 19.9 ± 10.7 fragments, with a maximum of 64 fragments, including some with roots.

2.3.2 Lake Survey

2.3.2.1 Crayfish Captures

In May, a total of 237 crayfish were captured (average of 1.80 ± 0.38 crayfish-trap⁻¹; summarized in Table 2.1; Fig. 2.6). Only four male individuals of the endemic species, *Orconectes propinquus* were found in four isolated sites (stars in Fig. 2.6). All other individuals were either pure *O. rusticus* or hybrids of the introduced and endemic species. The difference between hybrids and pure *O. rusticus* was not noticed until halfway through the sampling in May and thus we decided to ignore the distinction for this month only. Five mature *O. rusticus* females were captured, three of which had eggs, which suggests that the mating season in Quebec is probably similar than that in Wisconsin, where females are known to lay eggs in late April to May with eggs hatching in late May to early June (Lorman 1980). Low water temperatures can explain low capture rates in May since only the last three sampling days had temperatures greater than 13°C. Low catch rates are normally observed below this temperature threshold (Capelli 1975, Hein et al. 2007).

Table 2.1. Total crayfish captures in Lake Pemichangan for three sampling months in 2007

Species	Sampling Month			
		May	July	Sept
OR	m	p	430	159
	f	p	151	22
OR x OP	m	p	664	342
	f	p	198	32
OP	m	4	8	5
	f	—	1	1
OI	m	—	3	2
	f	—	1	2
OR x OI	m	—	2	3
	f	—	2	1
OR x OP x OI	m	—	—	1
Unidentified		—	11	10
Total Rusties	m	228	1094	521
	f	5	349	54
Total Catch		237	1470	580

Notes: Abbreviations for crayfish species are: OR: *Orconectes rusticus*, OR x OP: *O. rusticus* x *O. propinquus* hybrids, OP: *O. propinquus*, OI: *O. immunis*, OR x OI: *O. rusticus* x *O. immunis* hybrids, and OR x OP x OI: *O. rusticus* x *O. propinquus* x *O. immunis* hybrids. Total Rusties represent the sum of all crayfish having *O. rusticus* characters. Hybrids were identified using morphological characters. In May, p indicates presence of the species group since distinction between OR and OR x OP was not made in this month.

In July, temperatures were much more stable with an average temperature of $21 \pm 1^\circ\text{C}$, which allowed for a greater capture success (average of 11.88 ± 0.88 crayfish trap⁻¹); highest catch rates for *O. rusticus* have been observed at temperatures between 20 and 25°C (Hein et al. 2007). More than half (59%) the captures consisted of *O.rusticus* x *O.propinquus* hybrids (OR x OP) and more than a third (40%) were identified as pure *O. rusticus* (Table 2.1; Fig. 2.7). Eleven individuals had a broken rostrum, so it was impossible to determine if they were hybrids or pure rusty crayfish (no evidence for the presence of carina on rostrum, see Fig.2.3). Only nine individuals of the native species, *O. propinquus*, were found. We also discovered another introduced species, *O. immunis*, as well as morphological hybrids of the latter with *O. rusticus*. Hybrids between these two species have, as far as we know, not been previously mentioned in the literature. Spatially, there were more *O. propinquus* and *O. immunis* in the northern end of the lake, but we also captured some on the eastern side (stars and diamonds in Fig. 2.7).

In September, although temperatures were still as high and stable as in July, the capture success was lower (average of 4.5 ± 0.50 crayfish trap⁻¹). More than half the captures (64%) consisted of (OR x OP) hybrids, pure *O. rusticus* making up most of the rest of the catch (31%) along with a few individuals each of *O. propinquus*, *O. immunis* and *O. rusticus* x *O. immunis*. (Table 2.1, Fig. 2.8). Finally, we also discovered a hybrid consisting of *O. rusticus* x *O. propinquus* x *O. immunis*, which has not been reported in the literature yet. The majority of natives, *O. propinquus*, and the other introduced species, *O. immunis*, were more common along the northern shore of the lake (stars and diamonds; Fig.2.8).

Because all hybrids had mainly *O. rusticus* characteristics, we group them together in the rusty crayfish group for the multivariate analyses. This included those with the broken rostra, since these individuals had rust coloured marks on the carapace sides and black bands in the chelae tips (see Methods).

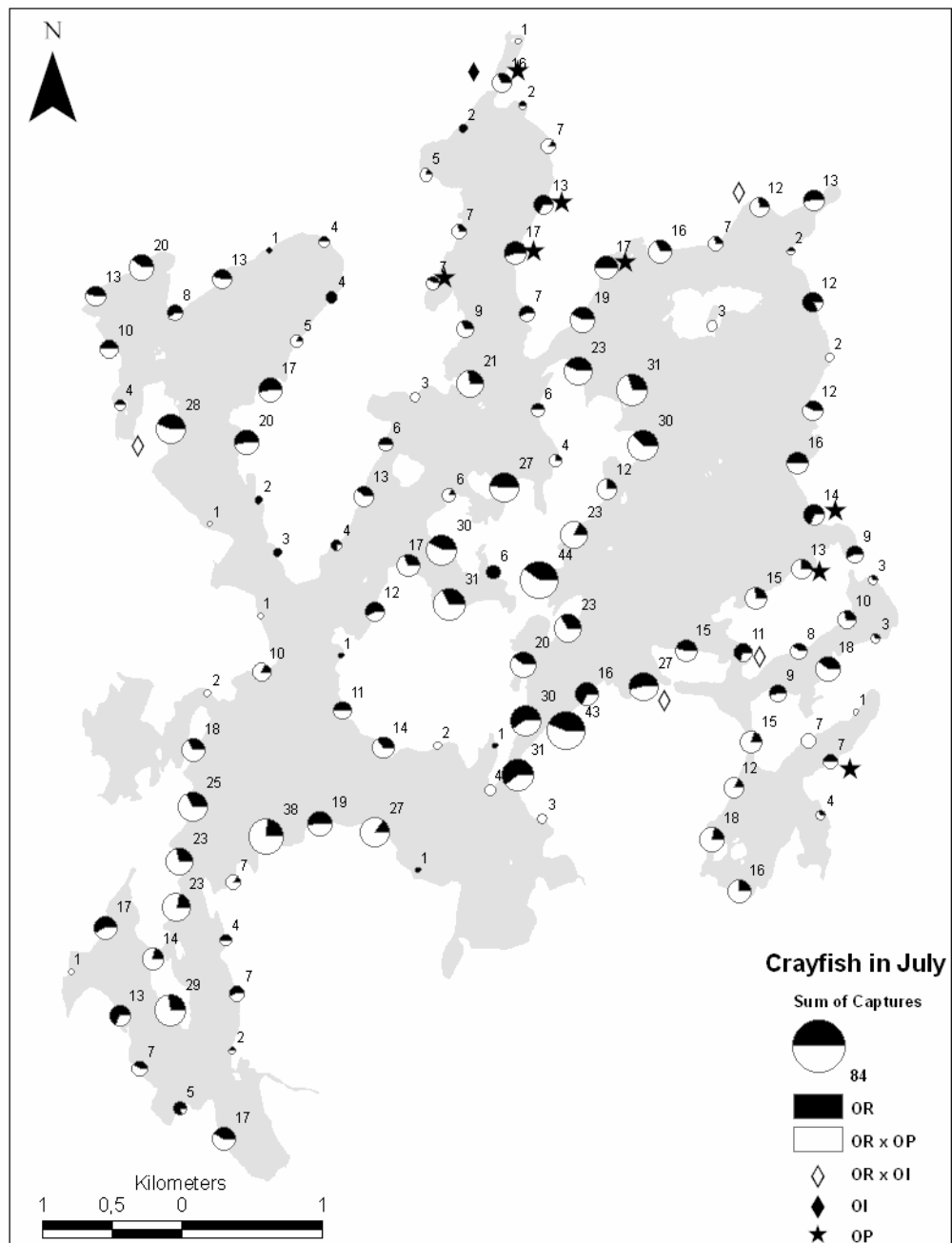


Fig.2.7. Crayfish captures in July 2007. Abbreviations under crayfish species composition are OR: *Orconectes rusticus* and OR x OP: *O. rusticus* x *O. propinquus* hybrids which are shown in circles with sizes proportional to the sum of captures; OP: *O. propinquus*, OI: *O. immunis* and OR x OI: *O. rusticus* x *O. immunis* hybrids, for which presence is shown with different symbols. The numbers represent the sum of all captures.

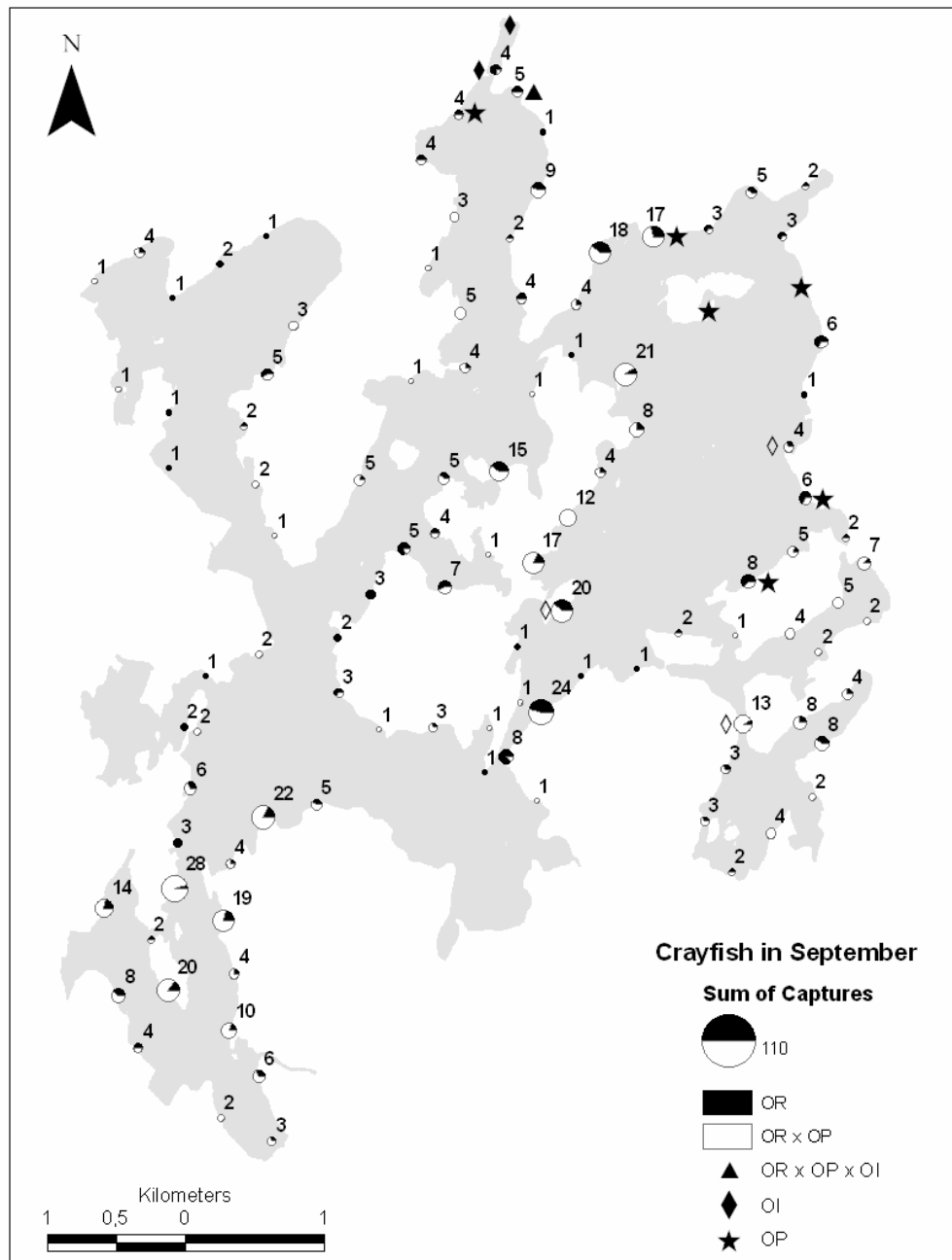


Fig.2.8. Crayfish captures in September 2007. Abbreviations under crayfish species composition are OR: *Orconectes rusticus* and OR x OP: *O. rusticus* x *O. propinquus* hybrids which are shown in circles with sizes proportional to the sum of captures; OP: *O. propinquus*, OI: *O. immunitis*, OR x OI: *O. propinquus* x *O. immunitis* hybrids and OR x OP x OI: *O. propinquus* x *O. propinquus* x *O. immunitis* hybrids for which presence is shown with different symbols.

2.3.2.2 Crayfish Densities

Estimation of crayfish densities was important to allow comparisons between experimental and survey components of this study. With the SCUBA survey, 70 crayfish were counted at night (+ 4 too small to be caught with the minnow traps) and 41 during the day (+ 6 small individuals) in a 116 m² area, giving a density of 0.34 to 0.60 crayfish·m⁻². At the same site, 27 crayfish were caught during the survey three nights earlier, meaning that the effective trapping area could be of the order of 45 m² (or up to 80 m² if we consider day counts). Capelli (1975) suggested that the effective trapping area of minnow traps was 12.5 m². Our visual counts thus give abundance estimates at least 70% lower than expected from Capelli's estimate using catch per unit effort (CPUE). Because we did not have the chance to do the visual sampling in a more extensive way, we decided to rely on Capelli's estimate. By doing so, we are certainly overestimating actual crayfish densities, but in this way, our conclusions represent the maximum effect (i.e. conservative estimate) that crayfish could have in the lake in comparison to the experiment results.

Average CPUE across all sites in July, when capture success was highest, was 11.88 ± 0.88 , giving an average density of crayfish in the littoral zone of Lake Pemichangan of almost one crayfish·m⁻² (true densities are probably even lower). Of the 132 sites sampled, 35 sites had macrophytes and CPUE of crayfish was lower (4.29 ± 1.06) than in the sites without macrophytes (14.23 ± 0.98). These results suggest that crayfish density in macrophyte beds was much lower than 0.5 crayfish·m⁻² and just over one individual·m⁻² in sites without macrophytes. Most of the sites without macrophytes (85%) had a substrate index superior to 400 (62 % of all sites), which means that they had at least some proportion of cobble or other rocky substrate offering cover to the crayfishes. Higher CPUE in macrophyte beds were observed in sites that also offered rocks or logs as shelter. This was the case for four sites with milfoil, that had more than 9 CPUE, with a maximum of 27 CPUE in one site, and two sites with other macrophytes that had 9 and 12 CPUE respectively.

2.3.2.3 Milfoil and Rusty Crayfish Co-occurrence

Joint distribution patterns of crayfish, milfoil and other macrophytes were determined using ordination. The results obtained for both PCA and RDA were very similar for the three different sampling campaigns. Therefore, here we present averaged captures of crayfish and macrophyte cover over the three different months to represent patterns across the entire summer (Fig. 2.9). Data from May only were used for the sites in Ritchie's Bay that were not sampled in July and September. Table 2.2 shows the eigenvalues and the cumulative percentage of variance explained by axes one and two for both PCA and RDA analyses. The first two axes of the PCA captured a very high proportion (93.3%) of the species variation and clearly showed a separation between the three species groups: milfoil, other macrophytes and crayfish all reached high abundances in different sites (Fig. 2.9A). The first axis contained almost all the variability that could be explained by the environmental variables (94.2%). In the RDA, although the two first axes only explained 43.9% of species variation, the position of the species did not fundamentally change, meaning that we still captured the variability in species composition (Fig. 2.9B). Again, the first axis captured most of the variation (42.8%) and interpretation of the second axis was limited since it only explained 1.1% of species variance. Significant variables selected were substrate index (Monte Carlo $P=0.004$), which explained 39% of species variance, followed by debris ($P=0.01$), which explained 4%. Other variables were not significant, but were left in the RDA in order to reveal the correlation between variables. Macrophytes, including milfoil, were encountered in sites with low substrate index (mud, sand), crayfish were more associated with higher substrate index (gravel, cobble, boulders) and the abundance of debris (logs, branches and leaves). Note also that milfoil was particularly associated with riparian use. Even if this was simply an artefact arising due to a negative correlation with substrate index and that riparian use was not selected as a significant variable, it still suggests that milfoil and riparian use are closely related in this lake.

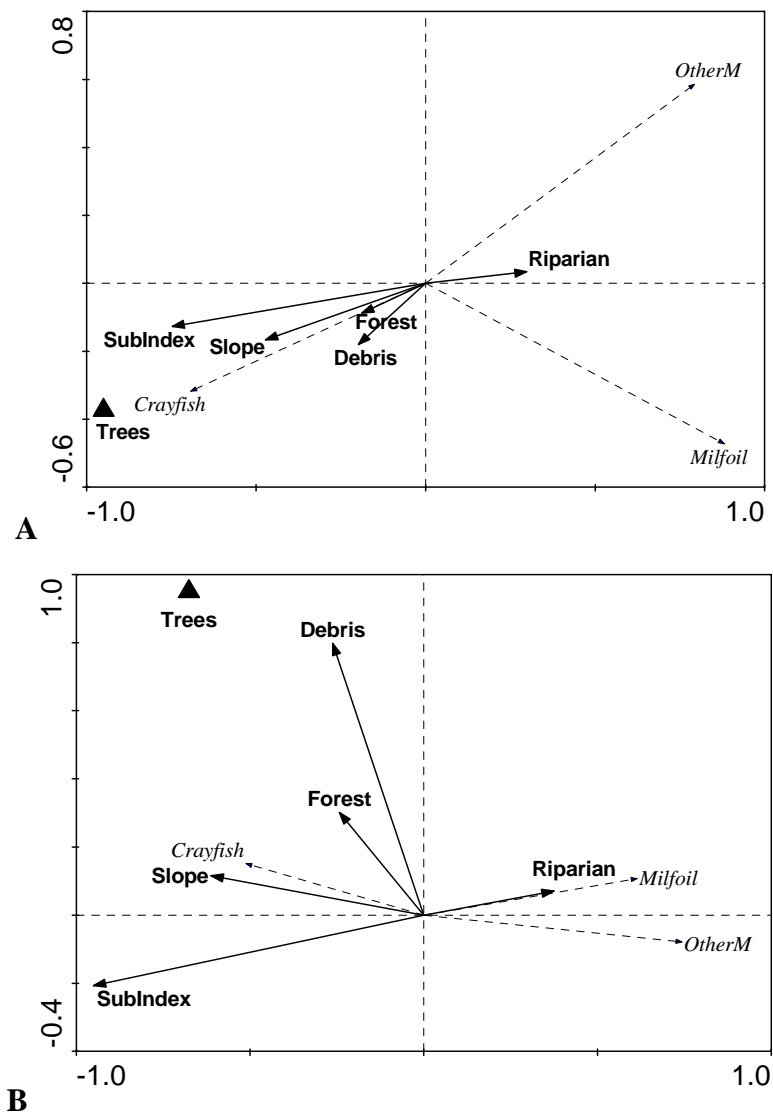


Fig. 2.9. Biplot from the PCA (A) and RDA (B) of macrophytes and crayfish at 132 sites with all environmental variables. Abbreviations under species composition are *Crayfish*: sum of *O.rusticus* and *O. rusticus* x *O.propinquus* hybrids, male and females; *Milfoil*: *Myriophyllum spicatum*; *Other M*: sum of all other macrophytes. Abbreviations for environmental variables are SubIndex: Substrate Index (increasing with grain size of sediments, see methods); Slope: in water slope of the site; Riparian: riparian use by humans (sum of presence of cottages, docks and lawn); Debris (sum of Logs, branches and leaves, see Methods); Forest: Forest abundance on shore and Trees: presence of standing dead trees.

Table 2.2. Summary of results for the principal components analysis (PCA) and redundancy analysis (RDA) of crayfish, milfoil and other macrophytes at 132 sampling sites in relation to the environmental variables

Variable	Average crayfish and macrophytes			
	PCA		RDA	
	Axis 1	Axis2	Axis 1	Axis2
Eigenvalues	0.681	0.252	0.428	0.011
Species-environment correlations	0.784	0.264	0.798	0.220
Cumulative percentage variance				
of species data	68.1	93.3	42.8	43.9
of species-environment relation	94.2	98.2	96.1	98.6
Sum of all canonical eigenvalues	0.445		0.445	

2.3.2.4 Littoral Fish

The total catch in the 44 sites sampled consisted of 2934 individuals of sixteen species (Table 2.3, Fig.2.10). Seven species made up almost all of the catch (93.8%), and only these species were used in the ordinations (abbreviations are shown in Table 2.3). Overall, pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) and yellow perch (*Perca flavescens*) were the dominant species. Among sites, fish abundance ranged from 5 to 257 and richness ranged from 2 to 8 species (average of 4.6 ± 0.3). A school of rainbow smelt (approximately 100 individuals), was also sampled, but we did not consider them in the total catch. Two sites were removed from the analyses because crayfish were not sampled in those two sites.

Table 2.3. Total captures and average number of captures per site (with standard error) for fish captured by electrofishing in 44 sites in Lake Pemichangan in July 2007. Species from the 42 sites where crayfish were also sampled and with more than one capture per site were included in the RDA analyses with abbreviated names shown here.

English Name	Latin Name	Abbreviation for RDA	Total number of captures	Captures per site	
				Average	SE
Smallmouth Bass	<i>Micropterus dolomieu</i>	Mido	215	4.89	0.70
Yellow Perch	<i>Perca flavescens</i>	Pefl	554	12.59	3.76
Pumpkinseed Sunfish	<i>Lepomis gibbosus</i>	Legi	1443	32.80	4.12
Bluntnose Minnow	<i>Pimephales notatus</i>	Pino	233	5.30	1.44
Blackchin Shiner	<i>Notropis heterodon</i>	Nohd	290	6.59	2.52
Brown Bullhead	<i>Ameiurus nebulosus</i>	Amne	66	1.50	0.49
Banded Killifish	<i>Fundulus diaphanus</i>	Fudi	46	1.04	0.50
Blacknose Shiner	<i>Notropis heterolepis</i>	-	30	0.68	0.23
Rainbow Smelt	<i>Osmerus mordax</i>	-	11	0.25	0.14
Golden Shiner	<i>Notemigonus crysoleucas</i>	-	15	0.34	0.17
Central mudminnow	<i>Umbra limi</i>	-	13	0.30	0.16
White Sucker	<i>Catostomus commersoni</i>	-	6	0.14	0.12
Fallfish	<i>Semotilus corporalis</i>	-	2	0.05	0.05
Northern Pike	<i>Esox lucius</i>	-	3	0.07	0.04
Iowa Darter	<i>Etheostoma exile</i>	-	7	0.16	0.16
Logperch	<i>Percina caprodes</i>	-	1	0.02	0.02
Total			2934	66.68	8.94

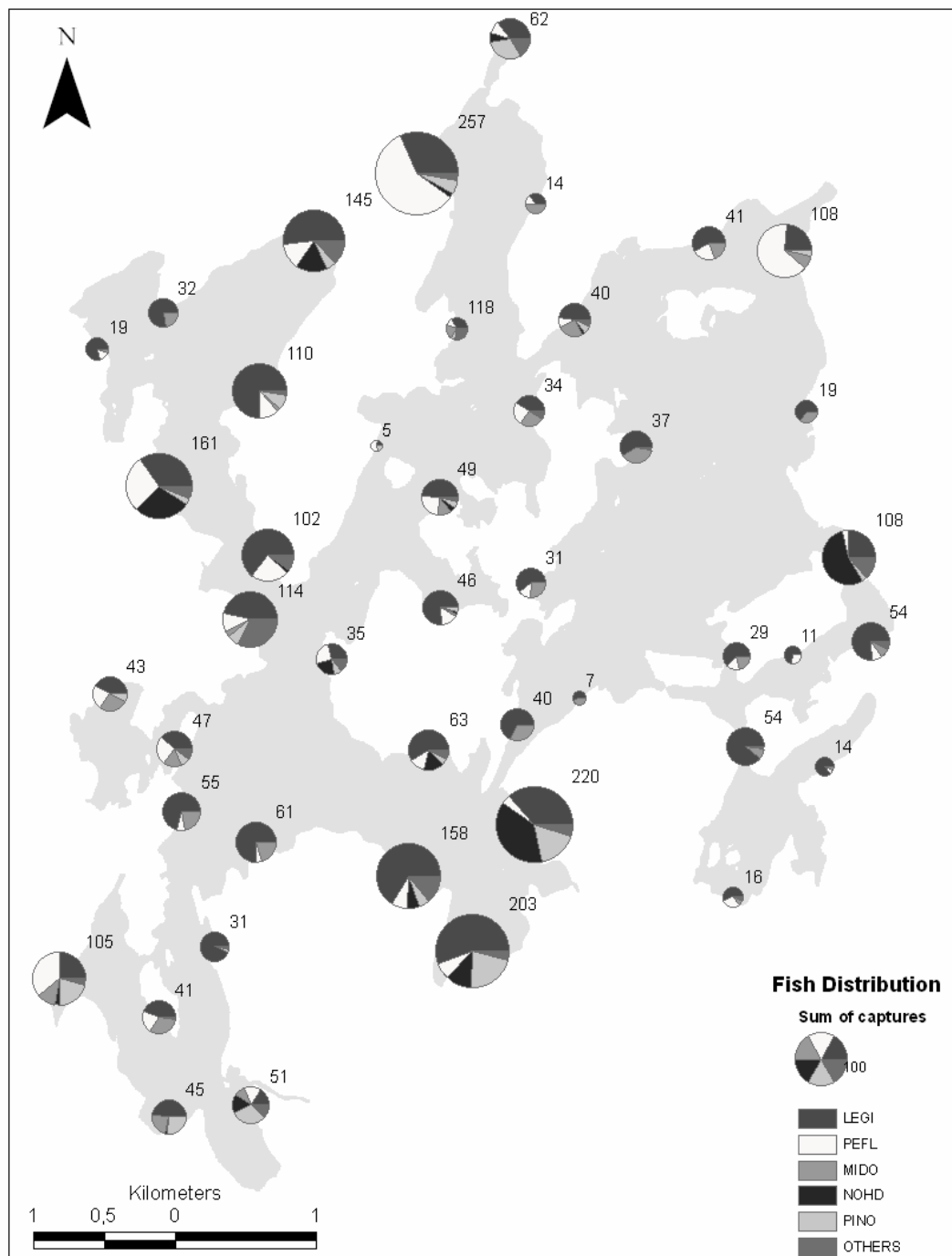


Fig. 2.10. Fish capture distribution in July 2007. Abbreviations for fish species names are given in Table 2.3

2.3.3.5 Milfoil, Rusty Crayfish and Littoral Fish Communities

We detected two distinct littoral community types in this lake using ordination methods on the 42 sites where fish, crayfish and macrophytes were all sampled in July. The first two axes in the PCA explained 67.8% of total species variance, 89.7% of it being related to species-environment relations (Table 2.4, Fig. 2.11A). The first axis of the RDA explained 41.1% of species variance and 88.1% of species environment relations (Table 2.4, Fig. 2.11B). The second axis only captured 2.6% of species variance. Again, we limited our interpretations to species positions only with respect to the first axis. Both PCA and RDA clearly separated two distinct littoral assemblages: smallmouth bass (Mido), associated with crayfish on one side, and all the other fish species associated with macrophytes on the other, without any significant separation between milfoil and other macrophytes. Significant variables, selected with forward selection, were substrate index, which explained 33% of species variance ($P=0.012$), and debris, which explained 8% of species variance ($P=0.028$). Crayfish and smallmouth bass were encountered at higher abundances in sites with high substrate index, meaning a higher proportion of gravel, cobble and boulders. This variable was also correlated with slope and forested sites. Although these variables were not significant, it suggests that more forested areas were associated with sites with greater slope and higher substrate index. On the other hand, macrophytes (both milfoil and other plants), and all other fish (e.g. yellow perch (Pefl), pumpkinseed (Legi), bluntnose minnow (Pino), blackchin shiner (Nohd), brown bullhead (Amne) and banded killfish (Fudi) were all related to a lower substrate index (i.e. mud and sand). The second most important variable, debris, which represents the presence of logs, branches, and litter, was also related to high crayfish abundance.

Table 2.4. Summary of results for the principal components analysis (PCA) and redundancy analysis (RDA) of communities consisting of macrophytes, crayfish, fish in July 2007 at 42 sites in relation to the environmental variables

Variable	Fish, crayfish and macrophytes in July			
	PCA		RDA	
	Axis 1	Axis2	Axis 1	Axis2
Eigenvalues	0.561	0.116	0.411	0.026
Species-environment correlations	0.851	0.318	0.86	0.553
Cumulative percentage variance				
of species data	56.1	67.8	41.1	43.7
of species-environment relation	87.2	89.7	88.1	93.7
Sum of all canonical eigenvalues	0.467		0.467	

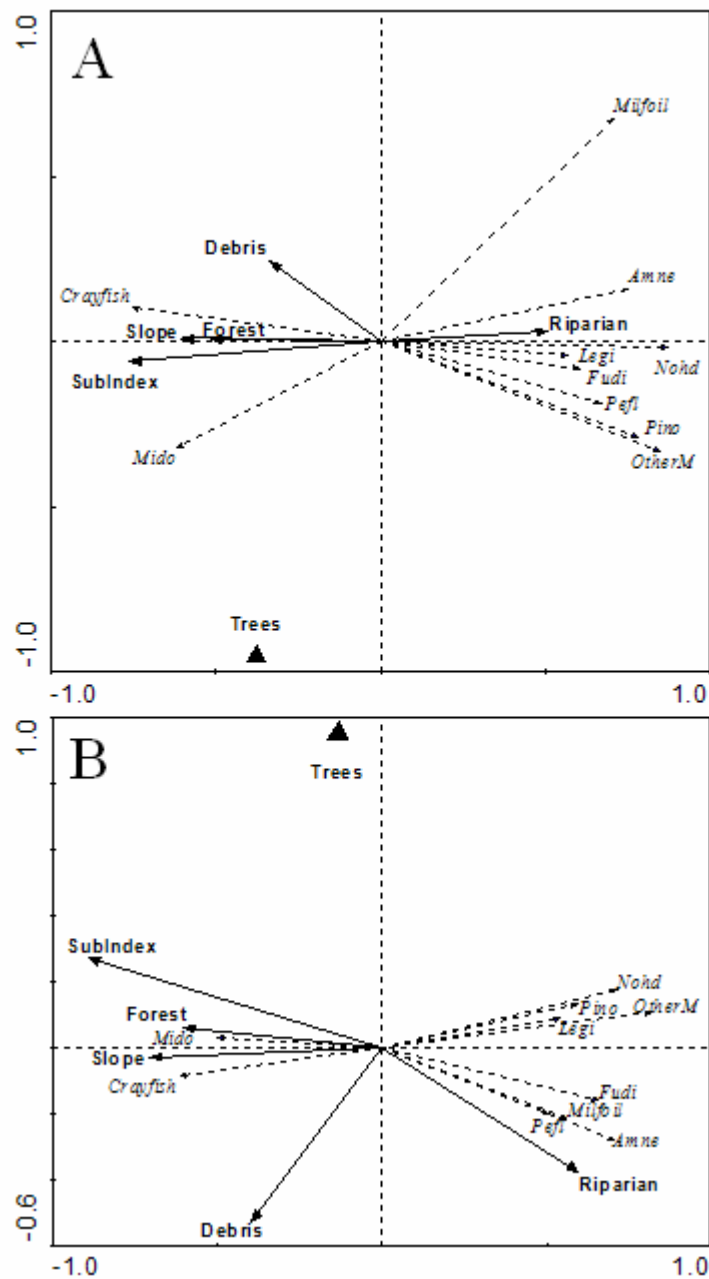


Fig. 2.11. Biplots of the (A) PCA and (B) RDA for July at 42 sites sampled for crayfish, macrophytes, and fish species and all environmental variables. Abbreviations under species composition are: *Crayfish*: sum of *O.rusticus* and *O. rusticus* x *O.propinquus* hybrids, male and females in July; *Milfoil*: *Myriophyllum spicatum*; *Other M*: sum of all other macrophytes; fish abbreviations are shown in Table 2.3 and environmental abbreviations in Fig. 2.9.

2.4 Discussion

2.4.1 Rusty Crayfish Impacts on Milfoil

Our experimental results suggest that only high densities of rusty crayfish (~8 adult crayfish m⁻²) can significantly reduce milfoil bed biomass, with an average reduction of 68% in eight weeks compared to the absent crayfish treatments. Low to medium densities (0.5 – 2 crayfish m⁻²) did not significantly affect milfoil biomass. Further, we showed that the quantity of fragments produced was significantly higher in the medium and high crayfish treatments, increasing the dispersal potential of the plant from five to nine times respectively, compared to low densities or absence of crayfish. Our experimental results suggest therefore that direct negative impacts of crayfish on milfoil will only be important at high crayfish densities. At medium densities, more positive impacts are probable while no significant interaction between the two is expected at low crayfish densities. However, because of fragmentation, even at high abundances of crayfish, negative predation impacts could be compensated for by the increase in dispersal potential for the plant.

Madsen and Smith (1997) calculated that less than half (46 %) of milfoil fragments that settled onto sediments successfully established. The overall impact of the fragmentation potential observed in our experiment for the lake will thus depend both on the establishment success of fragments and on the densities of crayfish at all sites where milfoil can grow. We believe that for crayfish to control milfoil by significantly reducing bed sizes, and not necessarily complete elimination, crayfish would have to be at very high abundances across the entire lake. At more intermediate crayfish densities, our experimental results suggest that if crayfish and milfoil co-occur in the same sites, crayfish will more likely contribute to milfoil dispersal than to controlling its biomass. Thus, our experimental results support the idea that crayfish should not be introduced as biological control for macrophytes (Magnuson et al. 1975), and especially not for milfoil.

Not to be neglected however is the role of human activity on lakes where the species have already been introduced. We showed that medium and intermediate abundances of rusty crayfish should increase the dispersal potential of milfoil. However, it is important to recognize that this effect may be negligible compared to what humans can do with motorboats or anchors. Passing through a dense milfoil bed with a motor can create more than a hundred fragments in less than one minute, which is equivalent to what sixteen crayfish can do in one week in a confined area. Thus, the human impact on milfoil is likely to be much more significant than that of crayfish.

2.4.2 Additive Effects on Native Macrophytes

It is well documented that milfoil has a negative impact on native macrophytes (Smith and Barko 1990, Madsen et al. 1991, Madsen 1998; Boylen et al. 1999) even though other species can still be encountered under its canopy, as we observed in our experiments. All other species of macrophytes were almost eliminated at medium crayfish densities and completely eliminated at high crayfish densities. Thus, our results suggest that the combined presence of both milfoil and rusty crayfish together could increase the negative impact on native macrophytes over that of either invasive species alone. At medium and high densities we thus expect to observe an additive effect of the two species on richness and abundance of native macrophytes. This impact will be even higher if crayfish and milfoil have a synergistic effect.

2.4.3 Milfoil and Rusty Crayfish Co-occurrence

Multivariate analyses of the survey data indicated that the actual co-occurrence of milfoil and crayfish was low in this lake. Crayfish did not reach high abundances in macrophyte sites and this pattern was consistent all summer long. The availability of different substrate types in this lake seems to be the major factor explaining this separation. Milfoil and other

macrophytes were encountered in muddy and sandy sites, whereas crayfish were more common in sites made up of gravel, cobble and boulders. The mean abundance of crayfish in macrophyte beds was < 5 crayfish trap⁻¹ with densities therefore lower than 0.5 crayfish m⁻² (the lowest density in our experiments). Experimentally, no significant impacts on milfoil were observed at such low densities and thus, we conclude that rusty crayfish should not have any significant effect on milfoil in this lake either through predation or fragmentation. Only in one site, which had both milfoil and cobble were crayfish densities high enough, 27 crayfish trap⁻¹ (~ 2.16 crayfish m⁻²), to enable a potential interaction. Based on our experiment, crayfish could potentially contribute to milfoil dispersal in these types of sites, however, for this to have an impact on the entire lake, these sites would have to be very abundant, and according to our survey they are not. Therefore, the presence of rusty crayfish is probably not the reason for the success of milfoil in this lake.

At the actual observed abundances in most macrophyte beds, rusty crayfish are likely also not having a significant impact on other macrophytes in this lake. Wilson et al. (2004) proposed a threshold value of >9 crayfish trap⁻¹ at which to expect observable changes in invaded systems, and crayfish densities tended to be much higher (up to 60 individuals trap⁻¹) in sites where consistently significant reductions of macrophyte abundance were observed (Wilson et al. 2004, Roth et al. 2007). In this lake, only two sites with other macrophytes had 9 crayfish trap⁻¹ or more. It appears therefore that crayfish abundances in Lake Pemichangan are not high enough in most macrophyte sites to produce a significant herbivory impact.

Crayfish in Lake Pemichangan do not reach abundances in macrophyte beds that are as high as those seen in other studies (Magnuson et al. 1975, Lorman 1980, Wilson et al. 2004), since they are mainly using sites with a high cobble content (high substrate index). Preferential use of cobble habitats by crayfish has been observed in several studies (Lorman 1980, Hill and Lodge 1994, Lodge and Hill 1994, Kershner and Lodge 1995, Garvey et al. 2003) and in at least one study also corresponded to a low use of macrophyte beds (Kershner and Lodge 1995). This study also attributed increasing use of cobble habitats with increasing predator density (Kershner and Lodge 1995) including smallmouth bass and yellow perch.

Lake Pemichangan has important populations of fish predators as well as a high proportion (62%) of sampled sites that contained cobble and other rocky substrates. Thus, according to previous work, the high availability of cobble coupled with the presence of fish predators could explain the low abundance of crayfish in macrophyte beds.

Another reason for the low use of macrophyte beds by crayfish could be that the substrate, which was muddy for most sites with macrophytes in our study, impedes crayfish movement, as suggested by Kershner and Lodge (1995). Lower dissolved oxygen and pH can also be observed under dense macrophytes canopies (Frodge et al. 1990), and thus represent a stress for crayfish. For example, it was observed that the crayfish *Astacus astacus* was excluded from sites that were invaded by the Canadian pondweed *Elodea canadensis* (Hessen et al. 2004). It is possible that milfoil has the same effect, however, we cannot conclude that milfoil itself is excluding crayfish, since crayfish were low under all macrophyte species. Also, because most crayfish survived during our experiment, it means that even if conditions under a milfoil canopy might be stressful, they are certainly not lethal. However, it appears that in this lake, most macrophyte beds, including milfoil, do not provide a suitable habitat for crayfish.

In contrast, macrophytes have often been shown to harbour crayfish (Lorman 1980, Capelli and Magnuson 1983, Wilson et al. 2004, Hein et al. 2007, Roth et al. 2007) as they also appear to offer shelter from fish predation (Kershner and Lodge 1995; Garvey et al. 2003). However, for the moment this appears to be more likely the case in: (1) smaller lakes, where crayfish reach similar densities in cobble and macrophytes (e.g. Hein et al. 2007); (2) in lakes where cobble is less available (e.g. Lorman 1980); or (3) in lakes where the abundance of crayfish is higher (Wilson et al. 2004, Roth et al. 2007). Thus, only when crayfish actually shelter in macrophyte beds are they observed to have important negative impacts on macrophytes, as we found they could have in our experiments. Higher impacts of rusty crayfish on macrophytes are therefore expected in lakes with less cobble, with less healthy populations of fish predators, or with higher abundances of crayfish than that observed in Lake Pemichangan. These conditions could lead to higher co-occurrence of rusty

crayfish and macrophytes, including milfoil. More significant interactions (positive and negative) could also occur in sites having both macrophytes and some degree of rocks or logs. Such sites would provide refuge for crayfish during the day, but allow them to feed in macrophyte beds (antagonistic effect), and to cut fragments during the night, thereby increasing the dispersal potential of macrophytes like milfoil (synergistic effect).

2.4.4. Invasive Species and the Littoral Fish Community

Two types of fish assemblage were identified in this lake through ordination: one group (mainly represented by pumpkinseed and yellow perch) associated with milfoil and other macrophytes and another group dominated by smallmouth bass, which was associated with rusty crayfish. This suggests that, at the present moment, fish communities do not differ between milfoil beds and those composed of other macrophytes, and that crayfish do not co-occur with pumpkinseed (*Lepomis gibbosus*) a fish species known to be negatively affected by rusty crayfish invasion (Wilson et al. 2004; Roth et al. 2007). Further studies are needed to understand how changes in the littoral area caused by both milfoil and rusty crayfish are likely to influence fish communities. At the moment however, we find that rusty crayfish are likely not having a negative impact on *Lepomis* sp. as in other lakes, nor do we see gross changes in fish communities across the lake associated with milfoil replacing native macrophytes as has been observed in other studies. However, the overall increase in macrophyte cover in this lake, owing to milfoil invasion, is probably favouring an overall increase in phytophilic fish species abundances.

2.4.5 Rusty Crayfish Invasion in Lake Pemichangan and Quebec

Our results clearly demonstrate that across the lake, *O. rusticus* has almost entirely replaced the native species *O. propinquus* as both are very successful in rocky habitats (Hill and Lodge 1994). Mean abundance of rusty and hybrid crayfish in the lake in July, when

capture success was highest, was close to 12 individuals·trap⁻¹ (range 0-44 individuals trap⁻¹). However some of the genetic diversity from *O. propinquus* remains integrated in the hybrid population of the lake (introgression) but this genotype will likely disappear with time (Perry et al. 2001). *O. rusticus* is larger than *O. propinquus* and is also more aggressive (Capelli and Munjal 1982), has a higher ingestion rate of snails (Olsen et al. 1991) and is less sensitive to predation by fish (Didonato and Lodge 1993, Garvey et al. 1994, Hill and Lodge 1995, Kuhlmann et al. 2008). Therefore, the extirpation of *O. propinquus* not only results in a loss of the native diversity (although according to the biological species concept *O. rusticus* and *O. propinquus* are not true distinct species since hybrids are viable) but it can cause changes to the ecosystem since these species are not ecologically equivalent.

The date of introduction of rusty crayfish into this lake is unknown. Wilson et al. (2004) showed that rusty crayfish took nineteen years to completely invade Trout Lake, in Wisconsin, with an invasion rate of 0.68 km year⁻¹. Given this rate and the fact that the size of Trout Lake (16.08 km², 16.2 km of shoreline) is similar to Lake Pemichangan (which has a longer perimeter of 80 km, because it has many distinct bays), we believe that rusty crayfish could have been present for at least twenty years, and probably even longer. This assumes that there was only one point of introduction and that humans have not moved rusty crayfish around the lake. This hypothesized date is further supported by the fact that an *O. rusticus* x *O. propinquus* hybrid from Heney Lake (also in the Gatineau River basin, and close to Lake Pemichangan) that was sampled in 1982 exists in museum samples (J. Dubé, personal communication). It is likely therefore that rusty crayfish have been present in the area for at least twenty-five years.

We believe that the rusty crayfish is almost certainly present in several different lakes around Lake Pemichangan, since it is part of a larger watershed of connected lakes, and moreover that it might be encountered in many other watersheds of Quebec. Many lakes in this region, including Lake Pemichangan, supported private fish and game clubs until the 1970s, clubs which included members from the northeastern United States (Dubé et al. 2002). To date, *O. rusticus* has been sampled in thirteen different sites in Quebec (Dubé and

Desroches 2007) and other anthropogenic introductions are suspected. Because *O. rusticus* is particularly resistant to fast water flow (Maude and Williams 1983), it can disperse easily into lakes in the same watershed via rivers and streams without the aid of humans (Puth and Allen 2004). Further, other species of crayfish have also been introduced. We found *O. immunis*, another introduced species in this region, in Lake Pemichangan. This latter species however, is still very rare in the lake. Compared to other Canadian provinces and northern states of the U.S., crayfish species distributions have received much less attention in Quebec, the first atlas of their distribution being published only in 2007 (Dubé and Desroches 2007). Rusty crayfish may be having significant impacts on native populations of crayfish as well as macrophytes in other parts of Quebec, but because they have been understudied, their presence has yet to be detected. The next step would be to sample other lakes in this and other regions to determine the extent of the invasion.

CONCLUSION

Ce projet avait pour but d'étudier les interactions entre deux espèces envahissantes : le myriophylle à épis et l'écrevisse à taches rouges. Ces deux espèces ont largement été répandues et étudiées en Amérique du Nord. Cependant leur interaction n'avait jamais été explorée malgré le fait qu'on les retrouve déjà ensemble dans certains plans d'eau. Étant donné qu'elles pourraient continuer à envahir les mêmes régions, il devient nécessaire de mieux comprendre comment elles pourraient interagir. Le myriophylle est une plante vivace qui se reproduit principalement de façon végétative. Cette plante peut devenir très abondante dans les lacs qu'elle envahit, éliminant les autres espèces de macrophytes. On s'est intéressé à son interaction avec l'écrevisse à taches rouges, car cette dernière est reconnue pour réduire considérablement les lits de macrophytes dans les lacs qu'elle envahit. Ainsi, nous nous sommes questionnés sur la nature de leur interaction et comment elle pourrait affecter leur impact sur l'écosystème. Nous avons d'abord supposé que les écrevisses pourraient réduire les lits de myriophylle, voir même les éliminer. Cet effet antagoniste pourrait donc faire ralentir l'expansion du myriophylle, c'est-à-dire, qu'une espèce envahissante pourrait en contrôler une autre, réduisant ainsi ses impacts. À l'opposé, puisque le myriophylle se reproduit par fragmentation, l'écrevisse pourrait contribuer à la dispersion de la plante, ainsi les deux espèces auraient un effet synergique, car les écrevisses pourraient faciliter l'envahissement par les myriophylles. Enfin, dans le cas où les écrevisses n'ont pas d'effet sur le myriophylle, les effets pourraient tout de même être additifs, en ayant toutes les deux un impact négatif sur les macrophytes indigènes, impact qui serait d'autant plus accentué si l'effet de l'interaction est synergique.

Afin de vérifier quel était le mécanisme le plus probable résultant de leur interaction, nous avons utilisé deux approches. Tout d'abord, nous avons réalisé des expériences *in situ* dans des cages de 2 m² pour quantifier l'effet de différentes densités d'écrevisses (0, 0,5, 2 et

8 écrevisses m^{-2}) sur un lit de myriophylle. Puis, nous avons choisi une approche descriptive pour étudier la répartition des deux espèces dans le lac et voir la superposition de leur habitat. Pour ce faire, nous avons échantillonné 132 sites dans le périmètre du lac où nous avons quantifié les écrevisses et les macrophytes, ainsi que plusieurs variables environnementales.

Les résultats de l'expérience ont démontré que seules des densités élevées d'écrevisses (~ 8 adultes m^{-2}) pouvaient réduire considérablement les lits de myriophylle, mais que des densités moyennes ou faibles (0,5 à 2 individus m^{-2}) n'avaient pas d'effet significatif sur la biomasse de lits. En ce qui concerne la contribution à la dispersion, il a été vu que des densités moyennes (~ 2 adultes m^{-2}) et élevées d'écrevisses pouvaient augmenter de cinq à neuf fois le nombre de fragments produits par la plante. L'issue de l'interaction entre les deux sera donc différente selon les densités d'écrevisses. L'effet antagoniste pourrait s'observer seulement si les écrevisses atteignent des densités très élevées, cependant, la perte de biomasse pourrait être compensée par l'augmentation de la dispersion. À des densités moyennes, l'effet synergique est le plus probable, car les écrevisses ne réduisent pas les lits, mais elles augmentent significativement la dispersion. À des densités faibles ($\sim 0,5$ m^{-2}), les écrevisses ne devraient pas avoir un effet considérable sur les myriophylles. Enfin, nous avons aussi déterminé qu'à des densités moyennes et élevées, les écrevisses pouvaient éliminer les plantes se trouvant sous la canopée des myriophylles, ce qui constitue un effet additif ayant pour conséquence une perte accélérée des macrophytes indigènes.

Nous avons démontré expérimentalement qu'il peut y avoir des interactions entre les deux espèces. Cependant, nos observations faites à partir de l'approche descriptive démontrent que, étant donné leur répartition dans le lac, la probabilité d'interface entre les deux espèces est faible; s'il y en avait une toutefois, les conclusions des expériences s'appliqueraient. En effet, en évaluant la dispersion des deux espèces dans le lac Pemichangan, nous avons vu que les deux espèces atteignaient des densités élevées dans des sites différents. En effet, les écrevisses étaient à de très faibles densités ($< 0,5$ m^{-2}) dans les sites contenant des macrophytes, incluant le myriophylle. Les écrevisses étaient plutôt restreintes aux substrats les plus rocheux, qui sont leur habitat préféré car ils offrent les

meilleurs refuges contre la prédation (Lorman, 1980 ; Hill et Lodge, 1994 ; Lodge et Hill 1994 ; Kershner et Lodge, 1995 ; Garvey *et al.*, 2003). Plusieurs facteurs pourraient expliquer le fait que les écrevisses ne se tiennent pas dans les plantes dans ce lac, notamment l'abondance de prédateurs comme l'achigan à petite bouche et la perchaude (Kershner et Lodge, 1995), la dominance de sites ayant des substrats rocheux (62% des sites échantillonnés), la mauvaise qualité du substrat sous les lits de macrophytes (Frodge *et al.*, 1990 ; Unmuth *et al.*, 2000), la taille du lac, ou tout simplement la faible densité d'écrevisses comparativement à celle observée dans d'autres lacs où des plus grands effets ont été observés (ex. Trout Lake, Wisconsin) (Wilson *et al.*, 2004; Roth *et al.*, 2007). Quel que soit le mécanisme expliquant la faible densité d'écrevisses dans les plantes dans ce lac, il devient évident que les interactions entre les deux espèces seront négligeables, voir nulles, puisque la rencontre entre les deux semble minime. Cependant, si l'abondance des écrevisses augmente dans le futur, on s'attendrait surtout à voir des effets synergiques, c'est-à-dire une augmentation de la dispersion du myriophylle par les écrevisses, ainsi que des effets additifs sur les macrophytes indigènes, ce qui pourrait accélérer leur perte. Il est cependant très peu probable que les écrevisses atteignent des densités assez élevées pour limiter l'expansion de la plante.

Même si l'interaction des deux espèces peut être négligeable dans ce lac, nous avons tout de même observé que ces deux espèces avaient bel et bien envahi le littoral du lac Pemichangan. Les lits de myriophylle à épis couvraient près de 30% du littoral et ils semblaient avoir augmenté depuis 2005. L'écrevisse à taches rouges avait presque complètement éliminé l'espèce d'écrevisse indigène (*O. propinquus*) et une importante proportion de la population était constituée d'hybrides entre les deux espèces. De plus, nous avons échantillonné les poissons littoraux dans quelques sites, où nous avons distingué deux communautés distinctes, les achigans à petite bouche étaient associés aux substrats rocheux, et par conséquent aux écrevisses et les crapets soleil, les perchaudes, le ventre pourri, le menton noir, la barbotte et le fondule barré étaient plutôt associés aux macrophytes. Aucun patron ne semblait indiquer des différences entre les communautés de poissons dans les myriophylles et les autres plantes, mais cela est peut-être dû au fait que cet échantillonnage

n'était pas assez détaillé pour les distinguer. Un échantillonnage futur plus ciblé serait nécessaire pour évaluer si les communautés de poissons dans les myriophylles diffèrent de celles dans les autres macrophytes. Pour ce qui est des écrevisses, il a été vu qu'elles pourraient faire diminuer les espèces de crapets qui vivent dans les macrophytes (Wilson *et al.*, 2004 ; Roth *et al.*, 2007), mais cet effet est peu probable dans ce lac, puisque les écrevisses ne sont pas abondantes dans les plantes.

Des études à long terme et dans différents systèmes seraient nécessaires afin de vérifier quel est l'impact réel lorsque les deux espèces sont ensemble, il serait donc suggéré de faire d'autres études dans la région pour mieux répondre à cette question. Cette région dans l'Outaouais serait particulièrement intéressante puisqu'on y trouve déjà les deux espèces et même une autre espèce d'écrevisse introduite (*O. immunis*). De nouvelles études permettraient tout d'abord d'évaluer la propagation des écrevisses à taches rouges et de déterminer quels lacs sont envahis par les deux espèces. Ces études permettraient de vérifier si la perte des macrophytes indigènes et l'expansion du myriophylle sont plus prononcées dans les lacs où on trouve les deux espèces. De plus, il serait nécessaire de mieux explorer quels sont les facteurs qui vont permettre aux écrevisses de devenir assez abondantes dans les macrophytes pour avoir les effets négatifs qui leur sont attribués, puisque visiblement, elles n'atteignent pas des densités très élevées dans les macrophytes dans certains systèmes, comme il a été vu dans le cas du lac Pemichangan.

Actuellement il n'existe pas de méthodes efficaces pour le contrôle de ces deux espèces, en général les moyens existants requièrent des investissements importants de temps et d'argent et ils ne sont pas efficaces à long terme. Pour les écrevisses à taches rouges, une étude est présentement en cours au Wisconsin. Pendant cinq ans, les écrevisses ont été enlevées en utilisant plus de 13 000 bourolles au cours de certains étés et en imposant des restrictions sur les pêches (afin de permettre l'augmentation de poissons prédateurs) (Hein *et al.*, 2007). Les écrevisses ont effectivement été réduites grâce à cette méthode, cependant, il n'a pas encore été déterminé si ces efforts doivent continuer à être déployés pour pouvoir maintenir les populations d'écrevisses à taches rouges faibles. De plus, il faut considérer que

cette méthode de contrôle se fait dans un cadre de recherche dans un très petit lac (0,64 km²), il semble donc très peu probable que cette méthode puisse être appliquée dans beaucoup d'autres lacs. Pour le myriophylle, des millions de dollars sont dépensés annuellement pour de l'arrachage, des herbicides ou d'autres méthodes non-spécifiques, et généralement elles ne sont efficaces qu'à court terme (Smith et Barko, 1990 ; Sheldon et Creed Jr., 1995 ; Eiswerth *et al.*, 2000). Il existe aussi une méthode de contrôle biologique, par un charançon aquatique indigène en Amérique du Nord (*Euhrychiopsis lecontei*) (Sheldon, 1987 ; Sheldon et Creed Jr., 1995, 2003). Cependant, son efficacité n'a pas encore été démontrée au Québec (M. Lavoie, communication personnelle). Étant donné les impacts que ces deux espèces peuvent causer sur l'écosystème, spécialement sur la biodiversité des écrevisses et des macrophytes indigènes, il devient urgent et prudent de prendre des mesures nécessaires pour prévenir de futures introductions.

Il est aussi important de considérer l'impact des activités humaines sur le succès de ces deux espèces. Nous avons quantifié le nombre de fragments produits par des bateaux à moteur qui passent dans un lit de myriophylle ou lorsqu'on y jette une ancre. En moins d'une minute, ces activités peuvent produire plus de fragments que seize écrevisses en une semaine. L'effet des écrevisses sur la dispersion du myriophylle pourrait donc être négligeable comparativement à celui causé par les activités récréatives. Nous pensons que les activités humaines peuvent être modifiées pour limiter le succès de ces espèces. Une activité humaine d'envergure est la création de plages par l'ajout de sable et le retrait des feuilles mortes et de troncs sur le littoral près des chalets. Ces activités peuvent faire augmenter le nombre de sites favorables pour le myriophylle. De plus, la circulation des bateaux à moteurs dans ces zones peut être importante et ainsi favoriser la dispersion du myriophylle par la création de fragments. Dans ce lac, les lits de myriophylle étaient associés à l'utilisation de la berge et ils étaient particulièrement abondants près des sites de mise à l'eau. De plus, dans cette étude sur la distribution des écrevisses et des macrophytes dans un lac avec une grande diversité d'habitats, il a été vu que les écrevisses à taches rouges étaient plutôt restreintes dans des zones naturelles peu habitées, ce qui a pour effet de diminuer leur interaction et par conséquent leur impact sur les macrophytes indigènes et envahissantes. Il serait donc

probable que si ces zones plus naturelles devaient être converties en zones habitées, comme dans le reste du lac, la superposition des écrevisses et des macrophytes pourrait augmenter, comme cela a été observé dans le cas de Trout Lake au Wisconsin (Wilson *et al.*, 2004). Dans ce cas, les écrevisses pourraient favoriser la dispersion du myriophylle et faire augmenter la perte des macrophytes indigènes. Pour ces raisons, cette étude suggère qu'un avis soit émis pour que le développement autour du lac Pemichangan soit restreint afin de maintenir des zones où il n'y a pas de superposition entre les écrevisses et les macrophytes afin de diminuer les impacts causés par ces deux espèces. La séparation de leurs habitats devrait permettre de réduire les effets positifs des écrevisses sur la dispersion des myriophylles.

APPENDICE A

LITS DU MYRIOPHYLLE À ÉPIS AU LAC PEMICHANGAN EN 2005

Le ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF) a fait un suivi de certains lacs de l'Outaouais envahis par le myriophylle en 2005. Une cartographie des lits était donc disponible pour le lac Pemichangan. Nous avons utilisé ces données afin de comparer la distribution des lits en 2005 et celle qu'on a observée en 2007. La méthode utilisée par le MRNF nous a été expliquée par les techniciens de la faune qui ont réalisé cet échantillonnage, soit Phillipe Houde et Michel Lanlancette ainsi que par Henri Fournier, co-directeur de ce projet. Notre façon de faire (voir sect. 2.2.2) devrait donc être identique à la leur. À l'aide des données du MRNF ainsi qu'avec la carte bathymétrique fournie par Trak Map Concept (www.track.qc.ca), nous avons produit une carte semblable à celle de 2007 afin de faciliter les comparaisons. La figure A.1 représente donc la distribution des lits de myriophylle en 2005. Bien que certaines différences pourraient être dues à des différences entre les observations individuelles, on remarque que plusieurs lits étaient beaucoup plus étendus en 2007 (Fig. 2.2). On remarque aussi l'apparition de nouveaux lits. Plusieurs de ces lits étaient profonds et la canopée des myriophylles n'atteignait pas la surface de l'eau. Ces observations semblent indiquer que les lits sont en expansion et que le myriophylle continue à augmenter dans le lac. Certains lits font exception puisqu'ils semblent avoir disparu, comme par exemple ceux qui étaient près de l'île au nord-est du lac.

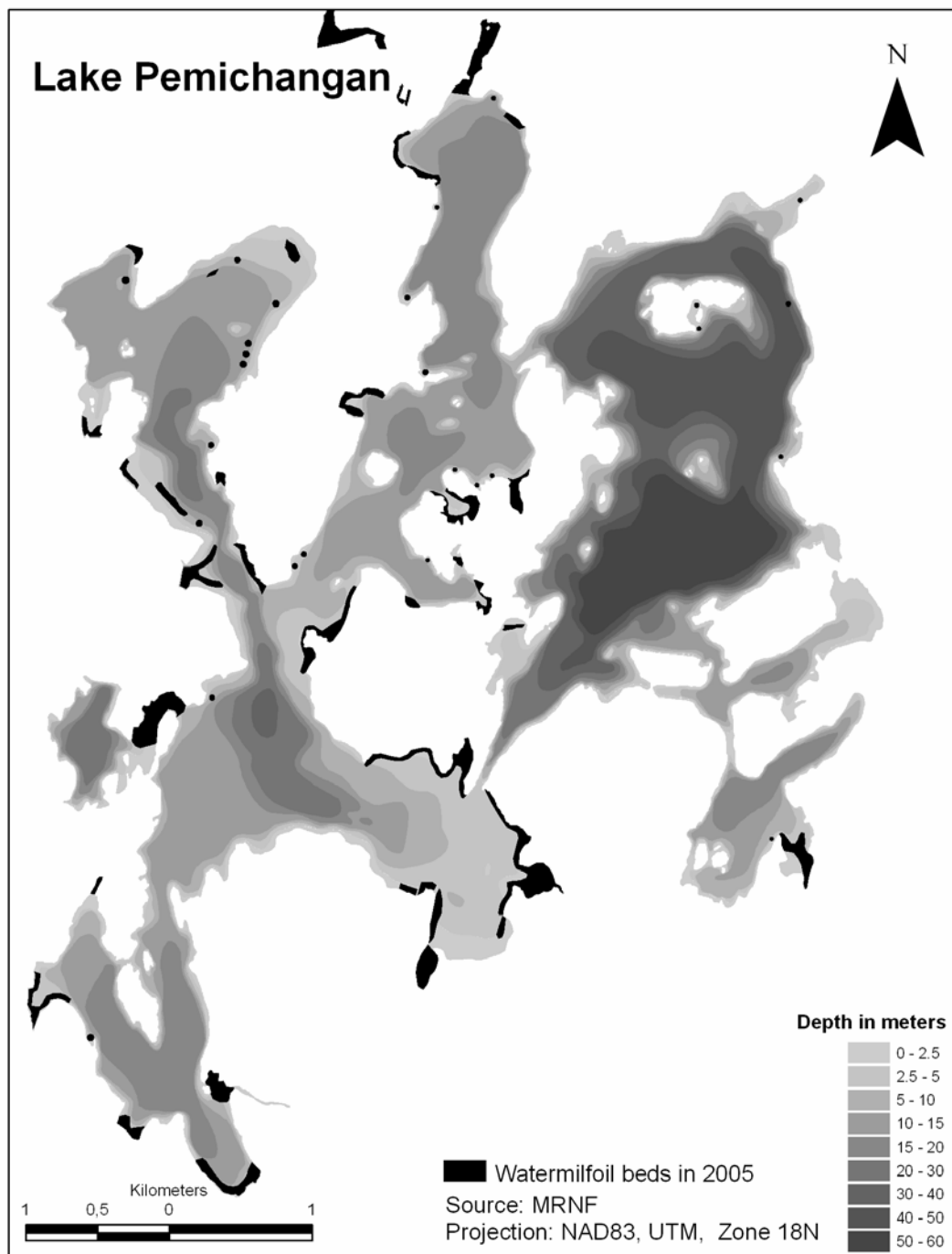


Fig. A.1. Lits de myriophylle à épis au Lac Pemichangan en 2005 selon les données fournies par le Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune.

RÉFÉRENCES

- Ali, M. M. and M. A. Soltan. 2006. Expansion of *Myriophyllum spicatum* (Eurasian water milfoil) into Lake Nasser, Egypt: Invasive capacity and habitat stability. *Aquatic Botany* vol.84, p.239-244.
- Anderson, M.R and J. Kalff. 1986. Nutrient limitation of *Myriophyllum spicatum* grown *in situ*. *Freshwater Biology*. vol.16:735-743.
- Auger, I. 2006. Évaluation du risque de l'introduction du myriophylle à épis sur l'offre de pêche et la biodiversité des eaux à touladi. Revue de la littérature. rapport du ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de la recherche sur la Faune, Québec.
- Boylen, C. W., L. W. Eichler, and J. D. Madsen. 1999. Loss of native aquatic plant species in a community dominated by Eurasian watermilfoil. *Hydrobiologia* 415:207-211.
- Bubb, D. H., T. J. Thom, and M. C. Lucas. 2006. Movement, dispersal and refuge use of co-occurring introduced and native crayfish. *Freshwater Biology* 51:1359-1368.
- Buchan, L. A. J., and D. K. Padilla. 2000. Predicting the likelihood of Eurasian watermilfoil presence in lakes, a macrophyte monitoring tool. *Ecological Applications* 10:1442-1455.
- Capelli, G. M. 1975. Distribution, life history, and ecology of crayfish in northern Wisconsin, with emphasis on *Orconectes propinquus* (Girard). Ph.D. Thesis. University of Wisconsin, Madison, Wisconsin, USA.
- Capelli, G. M. 1982. Displacement of native crayfish by *Orconectes rusticus* in northern Wisconsin. *Limnology and Oceanography* 27:741-745.
- Capelli, G. M., and J. J. Magnuson. 1983. Morphoedaphic and biogeographic analysis of crayfish distribution in northern Wisconsin. *Journal of Crustacean Biology* 3:548-564.
- Capelli, G. M., and B. L. Munjal. 1982. Aggressive interactions and resource competition in relation to species displacement among crayfish of the genus *Orconectes*. *Crustacean Biology* 2:486-492.
- Carpenter, S. R., and D. M. Lodge. 1986. Effects of submersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26:341-370.
- Couch, R., and E. Nelson. 1985. *Myriophyllum spicatum* in North America. in Proceedings of the first international symposium on water milfoil (*Myriophyllum spicatum*) and related Holoragaceae species. Aquatic Plant Management Society, inc., Vancouver, British Columbia, Canada.

- Chambers, P. A., R. E. DeWreede, E. A. Irlandi, and H. Vandermeulen. 1999. Management issues in aquatic macrophyte ecology: a Canadian perspective. *Canadian Journal of Botany-Revue Canadienne De Botanique* 77:471-487.
- Didonato, G. T., and D. M. Lodge. 1993. Species Replacements among *Orconectes* Crayfishes in Wisconsin Lakes - the Role of Predation by Fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50:1484-1488.
- Dubé, J., and J.-F. Desroches. 2007. Les écrevisses du Québec: Biologie, identification et répartition géographique. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune, Direction de l'aménagement de la faune de l'Estrie, de Montréal et de la Montérégie, Longueuil. v 39 p. 6 annexes.
- Dubé, J., P. Pariseau, and D. St-Hilaire. 2002. Première mention de l'écrevisse *Orconectes rusticus* (Girard) au Québec. *Le Naturaliste canadien* 126:45-47.
- Flint, R. W. 1977. Seasonal activity, migration and distribution of the crayfish, *Pacifificatus leniusculus*, in Lake Tahoe. *American Midland Naturalist* 97:280-292.
- Frodge, J. D., G. L. Thomas, and G. B. Pauley. 1990. Effects of canopy formation by floating and submergent aquatic macrophytes on the water quality of two shallow Pacific Northwest lakes. *Aquatic Botany* 38:231-248.
- Garvey, J. E., J. E. Rettig, R. A. Stein, D. M. Lodge, and S. P. Klosiewski. 2003. Scale-dependent associations among fish predation, littoral habitat, and distributions of crayfish species. *Ecology* 84:3339-3348.
- Garvey, J. E., R. A. Stein, and H. M. Thomas. 1994. Assessing How Fish Predation and Interspecific Prey Competition Influence a Crayfish Assemblage. *Ecology* 75:532-547.
- Grace, J. B., and R. G. Wetzel. 1978. The Production Biology Of Eurasian Watermilfoil (*Myriophyllum spicatum* L.): A Review. *Journal of Aquatic Plant Management* 16:1-11.
- Guan, R. Z., and P. R. Wiles. 1997. Ecological impact of introduced crayfish on benthic fishes in a British lowland river. *Conservation Biology* 11:641-647.
- Hamr, P. 2002. *Orconectes*. Pages 585-608 in D. M. Holdich, editor. *Biology of freshwater crayfish*. Blackwell Science, Oxford.
- Hein, C. L., M. J. Vander Zanden, and J. J. Magnuson. 2007. Intensive trapping and increased fish predation cause massive population decline of an invasive crayfish. *Freshwater Biology* 52:1134-1146.
- Hessen, D. O., J. Skurdal, and J. E. Braathen. 2004. Plant exclusion of a herbivore; crayfish population decline caused by an invading waterweed. *Biological Invasions* 6:133-140.

- Hill, A. M., and D. M. Lodge. 1994. Diel Changes in Resource Demand - Competition and Predation in Species Replacement among Crayfishes. *Ecology* 75:2118-2126.
- Hill, A. M., and D. M. Lodge. 1995. Multi-Trophic-Level Impact of Sublethal Interactions between Bass and Omnivorous Crayfish. *Journal of the North American Benthological Society* 14:306-314.
- Hill, A. M., and D. M. Lodge. 1999. Replacement of resident crayfishes by an exotic crayfish: The roles of competition and predation. *Ecological Applications* 9:678-690.
- Hobbs, H. H., and J. P. Jass. 1988. The crayfishes and shrimp of Wisconsin. Special publications in the biology and geology., Milwaukee Public Museum, Milwaukee, Wisconsin, USA.
- Hobbs, H. H., Jr. . 1989. An Illustrated checklist of the American crayfishes (Decapoda: Astacidae, Cambaridae and Parastacidae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 480:236p.
- Horns, W. H., and J. J. Magnuson. 1981. Crayfish predation on lake trout eggs in Trout Lake, Wisconsin. *Rapp. P.-V. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 178.
- Johnson, L. E., A. Ricciardi, and J. T. Carlton. 2001. Overland dispersal of aquatic invasive species: A risk assessment of transient recreational boating. *Ecological Applications* 11:1789-1799.
- Jonas, J. L., R. M. Claramunt, J. D. Fitzsimons, J. E. Marsden, and B. J. Ellrott. 2005. Estimates of egg deposition and effects of lake trout (*Salvelinus namaycush*) egg predators in three regions of the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:2254-2264.
- Kershner, M. W., and D. M. Lodge. 1995. Effects of Littoral Habitat and Fish Predation on the Distribution of an Exotic Crayfish, *Orconectes Rusticus*. *Journal of the North American Benthological Society* 14:414-422.
- Kuhlmann, M. L., S. M. Badylak, and E. L. Carvin. 2008. Testing the differential predation hypothesis for the invasion of rusty crayfish in a stream community: Laboratory and field experiments. *Freshwater Biology* 53:113-128.
- Lawler, J. J., J. E. Aukema, J. B. Grant, B. S. Halpern, P. Kareiva, C. R. Nelson, K. Ohleth, J. D. Olden, M. A. Schlaepfer, B. R. Silliman, and P. Zaradic. 2006. Conservation science: A 20-year report card. *Frontiers in Ecology and the Environment* 4:473-480.
- Lodge, D. M. 1991. Herbivory on Fresh-Water Macrophytes. *Aquatic Botany* 41:195-224.
- Lodge, D. M., A. L. Beckel, and J. J. Magnuson. 1985. Lake-bottom tyrant. *Natural History* 94:33-37.

- Lodge, D. M., and A. M. Hill. 1994. Factors governing species composition, population size, and productivity of cool-water crayfishes. *Nordic Journal of Freshwater Resources* 69:111-136.
- Lodge, D. M., M. W. Kershner, J. E. Aloï, and A. P. Covich. 1994. Effects of an Omnivorous Crayfish (*Orconectes Rusticus*) on a Fresh-Water Littoral Food-Web. *Ecology* 75:1265-1281.
- Lodge, D. M., T. K. Kratz, and G. M. Capelli. 1986. Long-term dynamics of three crayfish species in Trout Lake, Wisconsin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43:993-998.
- Lodge, D. M., and J. G. Lorman. 1987. Reductions in submersed macrophyte biomass and species richness by the crayfish *Orconectes rusticus*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 44:591-597.
- Lodge, D. M., C. A. Taylor, D. M. Holdich, and J. Skurdal. 2000. Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: Lessons from Europe. *Fisheries* 25:7-20.
- Lorman, J. G. 1980. Ecology of the crayfish *Orconectes rusticus* in Northern Wisconsin. Ph. D. thesis. University of Wisconsin, Madison, WI.
- Lorman, J. G., and J. J. Magnuson. 1978. The role of crayfishes in aquatic ecosystems. *Fisheries* 3:8-10.
- Mack, R. N., D. Simberloff, W. M. Lonsdale, H. Evans, M. Clout, and F. A. Bazzaz. 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications* 10:689-710.
- Madsen, J. D. 1998. Predicting invasion success of eurasian watermilfoil. *Journal of Aquatic Plant Management* 36:28-32.
- Madsen, J. D., and D. H. Smith. 1997. Vegetative spread of Eurasian watermilfoil colonies. *Journal of Aquatic Plant Management* 35:63-68.
- Madsen, J. D., J. W. Sutherland, J. Bloomfield, L. W. Eichler, and C. W. Boylen. 1991. The decline of native vegetation under dense Eurasian watermilfoil canopies. *Journal of Aquatic Plant Management* 29:94-99.
- Magnuson, J. J., G. M. Capelli, J. G. Lorman, and R. A. Stein. 1975. Consideration of crayfish for macrophyte control. Pages 66-74 in *Proceedings of a symposium on water quality management through biological control*. Rep. No. ENV 05-71-1, Univ. Florida, Gainesville.

- McCarthy, J. M., C. L. Hein, J. D. Olden, and M. Jake Vander Zanden. 2006. Coupling long-term studies with meta-analysis to investigate impacts of non-native crayfish on zoobenthic communities. *Freshwater Biology* 51:224-235.
- Nichols, S. A., and B. H. Shaw. 1986. Ecological life histories of the three aquatic nuisance plants, *Myriophyllum spicatum*, *Potamogeton crispus*, and *Elodea canadensis*. *Hydrobiologia* 131:3-21.
- Nystrom, P., C. Bronmark, and W. Graneli. 1996. Patterns in benthic food webs: A role for omnivorous crayfish? *Freshwater Biology* 36:631-646.
- Nystrom, P., and J. A. Strand. 1996. Grazing by a native and an exotic crayfish on aquatic macrophytes. *Freshwater Biology* 36:673-682.
- Olsen, T. M., D. M. Lodge, G. M. Capelli, and R. J. Houlihan. 1991. Mechanisms of Impact of an Introduced Crayfish (*Orconectes Rusticus*) on Littoral Congeners, Snails, and Macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48:1853-1861.
- Perry, W. L., J. L. Feder, and D. M. Lodge. 2001. Implications of hybridization between introduced and resident *Orconectes* crayfishes. *Conservation Biology* 15:1656-1666.
- Perry, W. L., D. M. Lodge, and G. A. Lamberti. 1997. Impact of crayfish predation on exotic zebra mussels and native invertebrates in a lake-outlet stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:120-125.
- Perry, W. L., D. M. Lodge, and G. A. Lamberti. 2000. Crayfish (*Orconectes rusticus*) impacts on zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) recruitment, other macroinvertebrates and algal biomass in a lake-outlet stream. *American Midland Naturalist* 144:308-316.
- Pratt, T. C., and K. E. Smokorowski. 2003. Fish habitat management implications of the summer habitat use by littoral fishes in a north temperate, mesotrophic lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 60:286-300.
- Puth, L. M., and T. F. H. Allen. 2004. Potential corridors for the rusty crayfish, *Orconectes rusticus*, in northern Wisconsin (USA) Lakes: lessons for exotic invasions. *Landscape Ecology* 20:567-577.
- Randall, R. G., C. K. Minns, V. W. Cairns, and J. E. Moore. 1996. The relationship between an index of fish production and submerged macrophytes and other habitat features at three littoral areas in the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53:35-44.
- Ricciardi, A. 2006. Patterns of invasion in the Laurentian Great Lakes in relation to changes in vector activity. *Diversity and Distributions* 12:425-433.

- Ricciardi, A., and H. MacIsaac. 2000. Are all mass invasions alike? Reply. *Trends in Ecology & Evolution* 15:248-249.
- Rosenthal, S. K., S. S. Stevens, and D. M. Lodge. 2006. Whole-lake effects of invasive crayfish (*Orconectes* spp.) and the potential for restoration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 63:1276-1285.
- Roth, B. M., J. C. Tetzlaff, M. L. Alexander, and J. F. Kitchell. 2007. Reciprocal relationships between exotic rusty crayfish, macrophytes, and *Lepomis* species in northern Wisconsin lakes. *Ecosystems* 10:74-85.
- Sala, O. E., F. S. Chapin, J. J. Armesto, E. Berlow, J. Bloomfield, R. Dirzo, E. Huber-Sanwald, L. F. Huenneke, R. B. Jackson, A. Kinzig, R. Leemans, D. M. Lodge, H. A. Mooney, M. Oesterheld, N. L. Poff, M. T. Sykes, B. H. Walker, M. Walker, and D. H. Wall. 2000. Biodiversity - Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287:1770-1774.
- Smith, C. S., and M. S. Adams. 1986. Phosphorus transfer from sediments by *Myriophyllum spicatum*. *Limnology and Oceanography* 31:1312-1321.
- Smith, C. S., and J. W. Barko. 1990. Ecology of Eurasian Watermilfoil. *Journal of Aquatic Plant Management* 28:55-64.
- Taylor, C. A., and M. Redmer. 1996. Dispersal of the crayfish *Orconectes Rusticus* in Illinois, with notes on species displacement and habitat preference. *Journal of Crustacean Biology* 16:547-551.
- Vander Zanden, M. J., K. A. Wilson, J. M. Casselman, and N. D. Yan. 2004. Species Introductions and their impacts in North American Shield lakes. Pages 239-264 in J. M. Gunn, R. J. Steedman, and R. A. Ryder, editors. *Boreal Shield watersheds: lake trout ecosystems in a changing environment*. CRC Press Company, Boca Raton, London, New York, Washington, D.C.
- Weaver, M. J., J. J. Magnuson, and M. K. Clayton. 1997. Distribution of littoral fishes in structurally complex macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54:2277-2289.
- Wilson, K. A., J. J. Magnuson, D. M. Lodge, A. M. Hill, T. K. Kratz, W. L. Perry, and T. V. Willis. 2004. A long-term rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) invasion: dispersal patterns and community change in a north temperate lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61:2255-2266.
- Willis, T. V., and J. J. Magnuson. 2006. Response of fish communities in five north temperate lakes to exotic species and climate. *Limnology and Oceanography* 51:2808-2820.