

Effets de l'introduction de la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) sur les populations larvaires de deux espèces de Zygoptères de l'Île de la Réunion

Par Samuel COUTEYEN

Association Réunionnaise d'Ecologie, 188 chemin Nid Joli, F-97430 Le Tampon
couteyensf@wanadoo.fr

Mots clés : *COENAGRIOCNEMIS*, *ENALLAGMA*, *ONCORHYNCHUS MYKISS*,
PREDATION, ENDEMISME, ESPECE EXOTIQUE

Keywords : *COENAGRIOCNEMIS*, *ENALLAGMA*, *ONCORHYNCHUS MYKISS*,
PREDATION, ENDEMISM, EXOTIC SPECIES

Résumé : L'influence de la prédation par la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) sur les populations larvaires de deux Zygoptères de l'île, *Coenagriocnemis reuniensis* (Fraser, 1957) et *Enallagma glaucum* (Burmeister, 1839) est étudiée. Les deux espèces réagissent différemment en présence du prédateur : on assiste à une extinction locale pour *C. reuniensis*, les densités larvaires passant de plus de 4 individus par m² à 0, tandis que l'impact n'est pas significatif pour *E. glaucum*. La découverte de 7 larves de *C. reuniensis* lors de l'analyse de 30 contenus stomacaux de truites, alors qu'aucune larve de *E. glaucum* n'a été observée lors de cette même analyse, confirme la plus grande fragilité de *C. reuniensis* face à la prédation par la truite. Les deux types de réponses peuvent s'expliquer par les modes de vie larvaires différents. Les larves de *C. reuniensis*, espèce endémique, sont épibenthiques et colonisent des habitats dépourvus de végétation. *A contrario*, les larves de *E. glaucum*, espèce rencontrée aussi en Afrique, se cachent dans les herbiers et sont de ce fait peu accessibles pour un prédateur évoluant en eau libre.

Effects of introduction of the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) on larval populations of two Zygoptera species of La Réunion island

Summary : The effect of predation by rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) on the larval populations of two damselfly species of the island, *Coenagriocnemis reuniensis* (Fraser, 1957) and *Enallagma glaucum* (Burmeister, 1839) has been studied. Faced with the predator, the two species react differently : a local extinction of *C. reuniensis* has been observed as the larval density has shifted from over 4 larvae per square metre to 0, while no significant impact of the predator on the *E. glaucum* has been recorded. The fact that 7 larvae of *C. reuniensis* were discovered in the analysis of 30 trout stomachs' contents whereas no larva of *E. glaucum* was found, confirms the greater

susceptibility of *C. reuniensis* to the predation. These two types of response can be explained by the different larval ways of life. The larvae of *C. reuniensis*, an endemic species, are epibenthic and usually colonise vegetationless habitats. On the contrary, the larvae of *E. glaucum*, which can also be found in Africa, hide in underwater grass-banks. This makes them difficult to reach for a predator moving in free water.

Introduction

L'impact de la prédation sur les populations de larves d'insectes aquatiques par des poissons a été maintes fois étudié. Il en ressort deux grands types de conséquences pour ces populations larvaires : une mortalité directe et des troubles de la croissance qui provoquent une diminution de la fécondité des ♀. Les troubles de la croissance induits chez les larves par la présence d'un prédateur sont les principaux facteurs qui influencent la dynamique des populations chez les éphémères et les perles (MCPEEK et PECKARSKY, 1998 ; DAVAINÉ et BEALL, 1997 ; FELTMATE et WILLIAMS, 1989). Chez les Odonates, la mortalité larvaire due à la prédation est la cause principale d'une diminution des populations (MCPEEK et PECKARSKY, 1998 ; RYAZANOVA et MAZOKHIN-PORSHNYAKOV, 1993 ; WISEMAN *et al.*, 1993 ; ENGLUND, 1999 ; HENRIKSON, 1988).

La truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792) a été introduite en 1940 à la Réunion à partir de Madagascar (ROBERT, 1976 et 1978). Il s'agissait de valoriser des cours d'eau considérés alors comme pauvres et sans grande valeur patrimoniale. Les exigences de ce poisson en matière de température et de qualité de l'eau le confinent aux cours moyens et supérieurs des rivières de l'île, soit au-dessus de 700 m d'altitude en moyenne. La limite supérieure de la zone à truites s'étend environ jusqu'à 1 500 m (KEITH *et al.*, 1999 ; KEITH, 2002). Les tronçons de rivières favorables à l'introduction de la truite arc-en-ciel à la Réunion sont caractérisés par une pauvreté en vertébrés indigènes et un peuplement animal surtout constitué d'invertébrés (STARMÜHLNER, 1977). Les principales rivières où la truite est présente à la Réunion sont la Rivière des Marsouins et ses affluents, la Rivière des Remparts, la Rivière Langevin, le bras de la Plaine (ROBERT, 1976 et 1978, KEITH *et al.*, 1999).

L'objet de la présente étude est d'évaluer l'impact de la présence de la truite arc-en-ciel dans les rivières de la Réunion sur les populations larvaires de deux Zygoptères de l'île : *Coenagriocnemis reuniensis* (Fraser, 1957) et *Enallagma glaucum* (Burmeister, 1839).

C. reuniensis est une espèce endémique de la Réunion. Elle se rencontre du niveau de la mer à plus de 1500 m d'altitude. *E. glaucum*, une espèce indigène que l'on rencontre aussi en Afrique continentale, est présente à la Réunion surtout au-dessus de 600 m jusqu'à 2200 m environ (COUTEYEN et PAPAZIAN, 2002). Ainsi, l'aire de répartition de la truite arc-en-ciel à la Réunion est intégralement incluse dans celle de *C. reuniensis* et occupe la partie inférieure de celle de *E. glaucum*.

Les larves de *C. reuniensis* se rencontrent uniquement en eau à courant faible à moyen ou dans les vasques qui connaissent un renouvellement d'eau régulier (COUTEYEN et PAPAIZIAN, 2003). *C. reuniensis* se rencontre le plus souvent dans des écosystèmes aquatiques où la végétation rivulaire est absente (torrents et ruisseaux d'altitude, émergences en falaise en plus basse altitude). Les ♀ de *C. reuniensis* ont la possibilité de pondre à même la roche, ce qui serait une adaptation à ces milieux pauvres en végétation (MARTENS, 2001). Les larves de *E. glaucum* peuvent se retrouver en eau stagnante ou dans les herbiers des parties calmes des rivières. La présence d'une végétation rivulaire basse est indispensable à l'installation des populations de *E. glaucum*. D'ailleurs, ce Zygoptère, mauvais voilier, ne se rencontre que dans les herbiers rivulaires composés de graminées et de cypéracées.

Matériels et méthodes

Évaluation des populations larvaires de *Coenagriocnemis reuniensis* et de *Enallagma glaucum*

L'écologie larvaire de *C. reuniensis* et celle de *E. glaucum* sont très différentes. Les larves de *E. glaucum*, comme celles de la plupart des Zygoptères, se tiennent dans les herbiers. Parfois, lorsque le niveau de l'eau descend au-dessous des herbiers, il arrive de trouver des larves de *E. glaucum* à même le substrat minéral. Dans ce cas, les larves se tiennent à de très faibles profondeurs (moins de 5 cm d'eau). A l'opposé, les larves de *C. reuniensis* se retrouvent quasiment toujours sur un substrat minéral (graviers, rochers, blocs et dalles basaltiques). Ces deux écologies différentes nécessitent deux méthodes d'échantillonnage adaptées pour évaluer les densités larvaires d'*E. glaucum* et celles de *C. reuniensis*.

Pour les larves de *C. reuniensis*, la méthode choisie est l'observation et le prélèvement des larves dans un quadrat de 0,25 m². Les surfaces à échantillonner sont choisies à plusieurs mètres de distance. L'approche de la zone de prélèvement doit se faire avec précaution afin de repérer les éventuelles larves qui se tiennent à la surface des rochers et galets immergés. Le quadrat est ensuite placé délicatement sur le fond, tous les invertébrés qui se trouvent dans le périmètre ainsi délimité sont capturés.

En ce qui concerne les larves de *E. glaucum*, elles sont prélevées à l'aide d'un troubleau sur une distance de 1 mètre, en trois passages, dans la végétation rivulaire immergée. La surface supérieure du filet se trouve à la surface de l'eau lors du prélèvement.

Les invertébrés ainsi que le substrat récoltés par les deux techniques d'échantillonnage sont stockés au congélateur dans des sachets plastiques avant que leur contenu ne soit examiné. Le contenu des sachets est ensuite étudié, les larves de *C. reuniensis* et de *E. glaucum* sont dénombrées.

Choix des stations de prélèvement

La zone d'étude se situe sur le plateau de Bébour (21°5' Sud ; 55°30' Est), à une altitude moyenne de 1300 m (figure 1). Ce site d'étude est intéressant dans le sens où il contient plusieurs cours d'eau accessibles dont certains ont été alevinés en truites et d'autres pas. Les sites d'échantillonnage des invertébrés ont été choisis après l'observation de ♀ de *C. reuniensis* et *E. glaucum* ayant un comportement reproducteur. L'ensemble des prélèvements a été effectué au cours de l'été austral, d'octobre 2000 à février 2001.

Les cours d'eau concernés par l'étude sont :

- La Rivière des Marsouins (présence de truites en aval d'une cascade située à 600 m environ en amont de la route forestière. Pas de truites en amont de cette cascade)
- Le Bras Cabot (présence de truites sur toute la partie permanente du cours d'eau, quelques vasques isolées en amont en sont dépourvues)
- Le Bras Chanson (absence de truites en amont de la route forestière et sur plusieurs centaines de mètres en aval de celle-ci.)

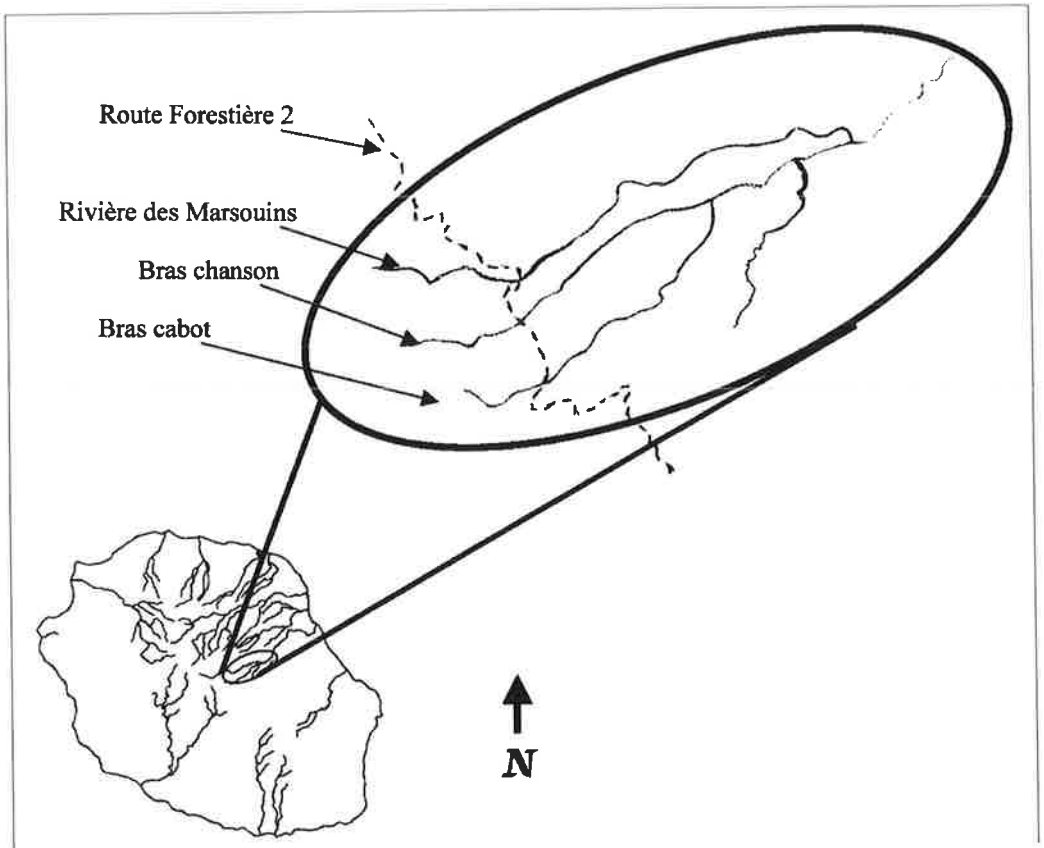


Figure 1. Localisation de la zone d'étude, sur le plateau de Bébour, île de la Réunion

La présence d'adultes ayant un comportement reproducteur dans les stations avec ou sans truite, la similitude physique entre ces stations ainsi que leur proximité géographique excluent l'hypothèse d'une différence de densité due à des caractéristiques différentes des stations. Le fait que *C. reuniensis* puisse se développer en basse comme en haute altitude, dans des conditions hydrologiques différentes, renforce ce point de vue (COUTEYEN et PAPAIZIAN, 2002).

Analyse de contenus stomacaux de truites arc-en-ciel capturées dans l'aire de répartition de *C. reuniensis* et *E. glaucum*.

Afin de déterminer le régime alimentaire de la truite arc-en-ciel dans les eaux réunionnaises, des truites sont capturées à la ligne. Les estomacs des poissons sont retirés et leur contenu est stocké dans des flacons de formol à 5 % avant étude. La détermination des taxa se fait en laboratoire.

Résultats

Evaluation des densités larvaires de *C. reuniensis* et *E. glaucum* en présence et en absence de truites

L'échantillonnage des larves de Zygoptères dans des cours d'eau où la truite est présente et dans d'autres où elle est absente (TABLEAU I) montre que les densités larvaires en l'absence de truites pour *C. reuniensis* sont significativement supérieures à celles évaluées en présence de truites. Par contre, la différence observée entre les densités larvaires de *E. glaucum* pour les deux situations n'est pas significative.

Espèces	Absence de truites	Présence de truites	S
<i>Coenagriocnemis reuniensis</i> (densité larvaire moyenne : ind/m ²)	4,6	0	0,01
<i>Enallagma glaucum</i> (nombre moyen de larves par fauchage)	2,25	0,75	NS

TABLEAU I : Variation des densités larvaires de *Coenagriocnemis reuniensis* et *Enallagma glaucum* en présence et en absence de truites sur 13 sites différents. (S : seuil de risque de l'acceptation de l'hypothèse H1 : les densités larvaires sont inférieures en présence de truites.)

Le fait de ne pas avoir observé de larves de *C. reuniensis* dans les cours d'eau où la truite a été introduite a conduit à y rechercher de façon minutieuse les larves de ce zygoptère. En dehors de l'utilisation du quadrat de 0,25 m², d'autres moyens ont été mis en œuvre : observation depuis la rive, utilisation de troubleau, de surber, recherche active sous les rochers. Malgré un effort de prospection intense, aucune larve de *C. reuniensis* n'a pu être échantillonnée dans les cours d'eau à truites.

Larves de Zygoptères retrouvées dans les contenus stomacaux

L'analyse d'une trentaine de contenus stomacaux de truites a permis d'identifier 1301 proies (TABLEAU II). Sur l'ensemble des proies identifiées, aucune larve de *E. glaucum* et seulement 7 larves de *C. reuniensis* ont été retrouvées. Les larves de Zygoptères ne représentent donc qu'une très faible proportion des proies de *O. mykiss* identifiées.

Taxons	Nombre de spécimens	Pourcentage
Mollusques	431	33,1 %
Trichoptères	86	6,6 %
Diptères	658	50,6 %
Autres insectes aquatiques	15	1,2 %
Invertébrés terrestres	104	8,0 %
<i>C. reuniensis</i> (larves)	7	0,5 %
<i>E. glaucum</i> (larves)	0	0,0 %
TOTAL	1301	100 %

TABLEAU II : Composition des proies identifiées après l'analyse de 30 contenus stomacaux de truites arc-en-ciel

Discussion

Les populations larvaires de *E. glaucum* sont peu affectées par la présence de la truite arc-en-ciel. Cela est essentiellement dû à la localisation des larves qui se tiennent toujours dans des herbiers, hors du périmètre de chasse de la truite. Ainsi, aucune larve de cette espèce n'a jusqu'à présent été retrouvée dans les contenus stomacaux analysés alors que les herbiers situés dans les zones à truites abritent des populations larvaires de *E. glaucum* parfois importantes. La situation est radicalement différente pour *C. reuniensis*. En présence de truites, aucune larve n'a été récoltée. De plus, 7 larves ont été identifiées dans les contenus stomacaux. Ces résultats qui peuvent paraître paradoxaux au premier abord peuvent être expliqués par l'extrême sensibilité des larves de *C. reuniensis* à la prédation par la truite. Les populations larvaires de *C. reuniensis* sont tellement réduites en présence de truites qu'elles ne peuvent être estimées par la technique d'échantillonnage employée. Par contre, malgré leur faible densité, les quelques larves encore présentes dans les cours d'eau à truites restent des proies potentielles pour ce prédateur.

Une grande sensibilité des populations de Zygoptères endémiques face à la prédation de poissons exotiques a déjà été montrée à Hawaii par ENGLUND (1999) et en Afrique du Sud par SAMWAYS (1996 et 1999). A Hawaii, les poissons introduits dans le cadre de la lutte antipaludique ont provoqué la disparition locale de plusieurs Zygoptères endémiques, les larves des espèces endémiques n'ayant pas un comportement de fuite adapté face aux prédateurs introduits. En Afrique du Sud, l'introduction de la truite arc-en-ciel a certainement provoqué le confinement de *Ecchlorolestes peringueyi* (Ris, 1921) à quelques ruisseaux d'altitude où l'insecte se trouve hors de portée des truites (SAMWAYS, 1996 et 1999). ENGLUND et POLHEMUS (2001) estiment que la truite arc-en-ciel n'a que peu d'impact sur les Zygoptères

endémiques d'Hawaii. Cette conclusion est tirée essentiellement d'observations d'imagos fréquentant le site et de la très faible proportion de larves de Zygoptères endémiques composant le régime alimentaire de la truite. Leur étude n'a pas permis d'évaluer les densités larvaires dans les tronçons de cours d'eau possédant ou non des populations de truites.

Pour la présente étude, si n'avaient été envisagées que la présence des imagos de *C. reuniensis* et la composition des contenus stomacaux des truites, les conclusions auraient aussi abouti à un impact négligeable de la prédation. Cependant, l'analyse des densités larvaires de *C. reuniensis* en présence et en l'absence du poisson conduit à l'observation d'un impact très significatif de la prédation par *O. mykiss* sur les populations larvaires de *C. reuniensis*. La prise en compte du stade larvaire est donc un élément primordial pour la complète compréhension de la capacité d'un milieu à offrir les conditions de développement aux insectes étudiés, comme l'ont déjà souligné MASSELOT et NEL (2003).

C. reuniensis a développé des adaptations particulières propres aux cours d'eau réunionnais. La morphologie des larves leur permet de se développer dans des rivières au régime imprévisible et fluctuant (COUTEYEN et PAPAZIAN, 2002), les ♀ étant même susceptibles de pondre sur un substrat rocheux et de pallier ainsi le manque de végétation rivulaire (MARTENS, 2001). Avant l'introduction de la truite arc-en-ciel, les larves d'insectes carnassiers (Odonates et Coléoptères Hydradephaga) étaient donc au sommet de la pyramide alimentaire des cours d'eau d'altitude. Avec l'arrivée du salmonidé, la structure du réseau trophique de ces cours d'eau a été modifiée avec pour conséquence une disparition locale des larves d'Odonates épibenthiques comme celles de *C. reuniensis*.

Pour WISEMAN *et al.* (1993), la coexistence entre *Archilestes grandis* (Lestidae) et la truite arc-en-ciel dans la Rattlesnake Creek (Californie du Sud), malgré la très forte sensibilité des larves face à la prédation par la truite, est possible grâce à un développement larvaire rapide (de 2 à 4 mois) associé au passage de l'hiver sous forme d'œuf. Cela permet à l'espèce d'occuper des habitats éphémères et de traverser les aléas climatiques comme les crues ou le gel hivernal ainsi que les sécheresses estivales. La truite arc-en-ciel étant elle aussi très sensible aux crues hivernales, il en résulte une distribution complémentaire des deux espèces. La Réunion, bien qu'étant une île tropicale, connaît, pour des altitudes supérieures à 1 000 m, une période fraîche (juin à septembre) défavorable aux imagos d'Odonates. *C. reuniensis* ne se rencontre alors qu'au stade larvaire et l'on peut assister à des émergences massives au début de l'été austral (COUTEYEN et PAPAZIAN, 2002). L'hiver austral constitue donc pour *C. reuniensis* une période sensible à double titre : aucun recrutement n'est possible pendant cette période et les larves toutes âgées en fin d'hiver sont des proies potentielles importantes pour les truites, les larves d'odonates étant consommées par les truites surtout dans leurs derniers stades de développement (WISEMAN *et al.*, 1993).

La grande sensibilité des larves de *C. reuniensis* face à la prédation exercée par la truite arc-en-ciel est due essentiellement à son mode de vie épibenthique. Cette constatation montre une fois de plus la fragilité des espèces ayant évolué en milieu insulaire en l'absence de prédateur lorsqu'elles se trouvent confrontées artificiellement à des prédateurs efficaces introduits. Dans le cas présent, la pérennité des populations de *C. reuniensis* est permise par la présence de cours d'eau non alevinés en truites et de zones naturellement inaccessibles au poisson. Cependant, il reste à étudier les conséquences éventuelles dues à la fragmentation des populations du Zygoptère par la permanence de zones occupées par la truite.

Remerciements

Je tiens ici à remercier particulièrement Michel Papazian et Jean-Yves Meyer pour leur relecture et Véronique Bominthe pour la traduction du résumé en anglais. Un grand merci aussi à Jean Estève et Loïc Cocheril qui m'ont accompagné sur le terrain tout au long de cette étude et sans qui la capture des truites aurait été très problématique...

Cet article constitue la sixième contribution au programme Ecosystèmes Aquatiques de l'Association Réunionnaise d'Ecologie.

Travaux cités

- COUTEYEN S. et PAPAZIAN M., 2002. Les Odonates de la Réunion. Eléments de biogéographie et de biologie, atlas préliminaire, reconnaissance des espèces, synthèse bibliographique. *Martinia*, 17 (3) : 79-106.
- COUTEYEN S. et PAPAZIAN M., 2003. Contribution à la connaissance des Odonates de l'île de la Réunion, 6. Description de la larve de *Coenagriocnemis reuniensis* Fraser, 1957 (Odonata, Coenagrionidae). *l'Entomologiste*, 59 (1-2) : 9-12.
- DAVAINE P. et BEALL E., 1997. Introduction de salmonidés en milieu vierge (îles Kerguelen, Subantarctique) : enjeux, résultats, perspectives. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, no. 344-345 : 93-110.
- ENGLUND R. A., 1999. The impacts of introduced poeciliid fish and Odonata on the native *Megalagrion* damselflies of Oahu Island, Hawaii. *Journal of Insect Conservation*, 3 : 225-243.
- ENGLUND, R. A. & POLHEMUS D. A., 2001. Evaluating the effects of introduced rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on native stream insects on Kauai Island, Hawaii. *J. Insect Conservation*, 5 : 265-281.
- FELTMATE B.W. et WILLIAMS D.D., 1989. Influence of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) on density and feeding behaviour of a perlid stonefly. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46 : 1575-1580.
- HENRIKSON B.-I., 1988. The absence of anti-predator behavior in the larvae of *Leucorrhinia dubia* (Odonata) and the consequences for their distribution. *Oikos*, 51 : 179-183.
- KEITH P., 2002. Freshwater fish and decapod crustacean populations on Réunion island, with an assessment of species introductions. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 364 : 97-107.
- KEITH P., VIGNEUX E. et BOSCH P., 1999. Atlas des poissons et crustacés d'eau douce de la Réunion. *Patrimoines naturels* (M.N.H.N./S.P.N.), 39 : 136 p.

- MARTENS A., 2001. Oviposition of *Coenagriocnemis reuniensis* (Fraser) in volcanic rock as an adaptation to an extreme running water habitat (Zygoptera : Coenagrionidae). *Odonatologica* 30 (1) : 103-109.
- MASSELOT G. et NEL A., 2003. Les Odonates sont-ils des taxons bio-indicateurs ? *Martinia* 19 (1) : 7-40.
- MCPPEK M. A. & PECKARSKY B. L., 1998. Life histories and the strengths of species interactions : combining mortality, growth, and fecundity effects. *Ecology*, 79 (3) : 867-879.
- ROBERT R., 1976. L'introduction de la truite arc-en-ciel à la Réunion. *Revue Forestière française*, 5 : 386-387.
- ROBERT R., 1978. La salmoniculture à l'île de la Réunion. *Revue Bois et Forêts des Tropiques*, 77 : 65-70.
- RYAZANOVA G. I. et MAZOKHIN-PORSHNYAKOV G. A., 1993. Effects of the presence of fish on the spatial distribution of dragonfly larvae, *Calopteryx splendens* (Odonata). *Entomological Review*, 72 (7) : 90-96.
- SAMWAYS M. J., 1996. Workability of the new 'IUCN Categories of Threat' with Odonata in South Africa. *Odonatologica*, 25 : 347-354.
- SAMWAYS M. J., 1999. Diversity and conservation status of South African dragonflies (Odonata). *Odonatologica*, 28 : 13-62.
- STARMÜHLNER F., 1977. Contribution to the knowledge of the freshwater fauna of La Réunion (Mascarene). *Cahier ORSTOM, série hydrobiologie*, 11 (3) : 239-250.
- WISEMAN S. W., COOPER S. D. & DUDLEY T. L., 1993. The effects of trout on epibenthic odonate naiads in stream pools. *Freshwater Biology*, 30 (1): 133-145.

Mode d'envoi des manuscrits

(Notes et articles pour *Martinia* et pour *La Lettre des Sociétaires*...)

Pour les membres de la Société ou les abonnés à *Martinia*, deux courriels sont désormais à votre disposition pour nous faire parvenir vos textes :

martinia@libellules.org Réservé à l'envoi des articles, des notes, des comptes rendus de colloque, des analyses d'ouvrages, etc., destinés à la revue *Martinia*,

lds@libellules.org Réservé aux textes publiés dans la *Lettre des Sociétaires* (comptes rendus d'activité des administrateurs, des correspondants régionaux et départementaux, calendriers des stages libellules, sorties terrains et autres activités ou manifestations régionales ou locales, annonces diverses, etc.).

Ces deux adresses ne seront consultées qu'en fin de semaine (week end). Un accusé de réception sera envoyé à l'expéditeur.

Dans la mesure du possible, les textes doivent être envoyés au format Word et sans mise en forme (voir les recommandations aux auteurs en page 3 de couverture de la revue).

L'envoi des textes par courrier postal est bien sûr toujours possible.

D'avance merci.

Jean-Louis Dommangeat