

See discussions, stats, and author profiles for this publication at: <https://www.researchgate.net/publication/369981473>

# Description semi-quantitative du régime alimentaire des silures, évolution temporelle et condition physiologique

Technical Report · April 2023

CITATIONS

0

READS

140

7 authors, including:



Anne Lizé

Muséum National d'Histoire Naturelle

44 PUBLICATIONS 672 CITATIONS

SEE PROFILE



Pablo Rault

7 PUBLICATIONS 34 CITATIONS

SEE PROFILE



Jézabel Lamoureux

Muséum National d'Histoire Naturelle

3 PUBLICATIONS 123 CITATIONS

SEE PROFILE



Thomas Trancart

Muséum National d'Histoire Naturelle

60 PUBLICATIONS 793 CITATIONS

SEE PROFILE



# Description semi-quantitative du régime alimentaire des silures, évolution temporelle et condition physiologique

## ETUDE GLANISPOMI

Anne LIZE\*, Emma ROBIN, Pablo RAULT, Jézabel LAMOUREUX, Thomas TRANCART, Nils TEICHERT et Alexandre CARPENTIER\*

\* Auteurs principaux / correspondants

### Implication technique et Relecteurs :

Association Agréée des Pêcheurs Professionnels en Eau Douce de Loire Atlantique, Association Agréée des Pêcheurs Professionnels en Eau Douce du Bassin Loire Bretagne

Fédération Nationale de la Pêche en France, Union de Bassin Loire Bretagne, Fédérations Départementales pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique 37 – 41 – 86

R. Roy – EDF R&D

J. Dublon – INRAE

A. Lizé, T. Trancart, E. Robin, J. Lamoureux, P. Rault, N. Teichert, E. Feunteun – MNHN

A. Acou – OFB

C. Boisneau, P. Jugé – Université de Tours

F. Santoul – Université de Toulouse

A. Carpentier – Université de Rennes

Groupe d'étude du projet « GLANISPOMI 2021 »

*Cette étude est financée par :*



L'Europe sur le bassin de la Loire, une chance pour tous.

*Et réalisée par le groupe d'étude :*



2023

H -167

Remerciements : nous tenons à remercier chaleureusement l'ensemble des acteurs ayant participé à cette étude et notamment la collecte des informations et des échantillons biologiques sur le terrain, les discussions techniques et scientifiques ainsi que les relecteurs de ce chapitre. Nous remercions Denis Fiorillo (UMR 7209 AASPE) et le « service de spectrométrie de masse isotopique du MNHN (SSMIM) » pour les analyses des ratios isotopiques de l'étude.

Ce chapitre du rapport GlanisPoMi doit être cité comme tel :

Lizé, A., Robin, E., Rault, P., Lamoureux, J., Trancart, T., Teichert, N., Carpentier, A., 2023. Description semi-quantitative du régime alimentaire des silures, évolution temporelle et condition physiologique, in: Trancart, T., Robin, E., Feunteun, E. (Eds.), GlanisPoMi : Etude globale de la prédation des migrateurs amphihalins par les silures (*Silurus glanis*) sur le bassin de la Loire. MNHN - Rapport d'étude du Muséum National d'Histoire Naturelle.

## *Table des matières*

Résumé	171
1. INTRODUCTION .....	171
2. MATERIEL ET METHODES .....	174
2.1. Prélèvements utilisés dans l'étude du régime alimentaire et du taux d'ARN/ADN .....	174
2.2. Analyse des isotopes stables des muscles, des nageoires et du sang.....	175
2.3. Contenus stomacaux .....	176
2.4. Analyse des taux individuels d'ARN/ADN du muscle .....	177
3. RESULTATS .....	178
3.1. Régime alimentaire des silures.....	178
3.2. Condition physiologique des silures.....	187
4. DISCUSSION.....	188
4.1. Régime alimentaire des silures.....	188
4.2. Condition physiologique des silures.....	190
5. CONCLUSION.....	191
6. Bibliographie .....	192



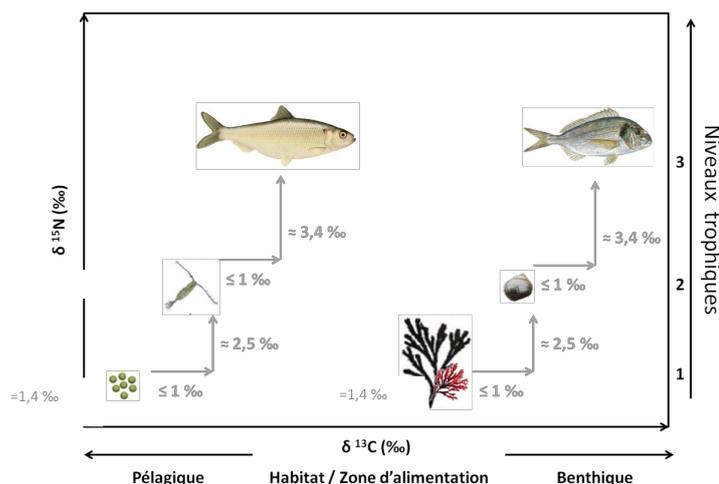
## Résumé

L'analyse des contenus stomacaux des silures sur différents sites et à différentes saisons a pour objectif de décrire la variabilité spatio-temporelle du régime alimentaire de l'espèce. Si cette approche permet d'avoir une idée précise de la diversité des taxa consommés, elle est peu intégrative et pourrait décrire un comportement de prédation opportuniste et potentiellement ponctuel. Le recours aux analyses des ratios isotopiques permet de compléter et approfondir en décrivant semi-quantitativement le régime alimentaire sur des temps de l'ordre de plusieurs semaines. Enfin, le ratio ARN/ADN individuel renseigne le niveau du métabolisme cellulaire, proxy de l'activité éco-physiologique de l'individu.

## 1. INTRODUCTION

Parmi les fonctions principales qu'une espèce doit assurer, l'alimentation tient une place clé et dicte les relations interspécifiques et donc l'organisation des écosystèmes (Hette-Tronquart & Belliard, 2014). Classiquement décrites sur la base des régimes alimentaires par des observations directes (e.g. contenus stomacaux, fèces, restes alimentaires...), les relations trophiques peuvent également être caractérisées par l'utilisation de biomarqueurs et notamment les rapports isotopiques du carbone (C) et de l'azote (N) (Stock & Semmens, 2016). Lorsque des proies sont consommées par un prédateur, les isotopes stables du carbone ( $^{13}\text{C}$  et  $^{12}\text{C}$ ) et de l'azote ( $^{15}\text{N}$  et  $^{14}\text{N}$ ) composant les tissus organiques de ces proies sont intégrés dans ceux du consommateur. Les isotopes plus lourds (i.e. qui possèdent plus de neutrons, i.e.  $^{13}\text{C}$  et  $^{15}\text{N}$ ) vont circuler moins rapidement dans les processus métaboliques, conduisant à une bioaccumulation de ceux-ci dans l'organisme aussi appelé « enrichissement », qui se traduit par une augmentation des ratios  $^{14}\text{N}/^{15}\text{N}$  et  $^{12}\text{C}/^{13}\text{C}$  (notés respectivement par convention  $\delta^{15}\text{N}$  et  $\delta^{13}\text{C}$ ) entre deux niveaux trophiques. Ce phénomène est appelé le « fractionnement isotopique » (Hette-Tronquart & Belliard, 2014). L'observation d'une remarquable constance de ces taux d'enrichissement relatif entre deux niveaux trophiques fait de ces mesures isotopiques des traceurs biologiques. Sont observés notamment dans les milieux aquatiques des taux d'enrichissement pour l'azote d'environ 2.5 ‰ entre les producteurs et les consommateurs primaires, 3.4 ‰ entre les différents consommateurs supérieurs (Minagawa & Wada, 1984) et de l'ordre de 1 ‰ pour le carbone (Fry & Sherr, 1989), quel que soit le niveau trophique (**Figure 1**). Ces taux sont généralement appelés Trophic Enrichment Factors (TEF) (Stock & Semmens, 2016) et vont pouvoir être utilisés pour replacer les espèces les unes par rapport aux autres dans le réseau trophique. Dans le cas plus général d'espèces ayant un régime alimentaire constitué de différentes sources ou proies, c'est le mélange de ces signatures qui constituera celle du prédateur, proportionnellement à l'importance relative de ces dernières.

Par ailleurs, les différents tissus d'un individu sont caractérisés par un turn-over (i.e. temps de régénération) et un niveau de fractionnement (i.e. comment le tissu fractionne les différents isotopes et en change ainsi le ratio isotopique) propre (Caut et al., 2009). Par exemple, on observe un turnover plus rapide des cellules de foie, et de sang (~ une semaine), que des cellules de muscle (~ un mois) (Buchheister and Latour, 2010).



**Figure 1 : Schéma des ratios isotopiques théoriques, taux d'enrichissement trophique (TEF) interspécifiques selon les ratios isotopiques du C et du N, comprenant deux sources, deux consommateurs primaires et secondaires d'un réseau trophique marin.**

Chez les poissons, on peut quantifier les ratios des isotopes stables du carbone ( $\delta^{13}\text{C}$ ) et de l'azote ( $\delta^{15}\text{N}$ ) dans divers tissus, comme le mucus, le sang, les nageoires, les écailles, le foie, ou les muscles. Le  $\delta^{15}\text{N}$  renseigne sur les variations spatiale et temporelle des sources alimentaires et également sur la position dans le réseau trophique de l'espèce de poisson étudiée (Hobson, 1999). Par conséquent, une analyse du  $\delta^{15}\text{N}$  dans différents tissus des consommateurs renseigne non seulement sur les types de proies consommées à différents moments (une semaine, un mois), mais aussi sur leurs changements alimentaires, selon les saisons par exemple. Fondamentalement, le  $\delta^{13}\text{C}$  renseigne sur les variations de sources de carbone des producteurs primaires, telles que les plantes et les algues (e.g. Kostecki et al., 2010, 2012). Comme les producteurs primaires puisent directement leur carbone dans le milieu, les variations de  $\delta^{13}\text{C}$  d'un producteur primaire reflètent les variations de  $\delta^{13}\text{C}$  observées dans son milieu. Dans le milieu aquatique, le  $\delta^{13}\text{C}$  traduit ainsi indirectement les variations de salinité, avec un enrichissement graduel entre les milieux purement dulçaquicoles et ceux purement marins (Herzka, 2005; Hobson, 1999; Peterson and Fry, 1987; Reis-Santos et al., 2015). Une proie, tel qu'un migrateur amphihaline potamotouque, aura donc une signature en  $\delta^{13}\text{C}$  représentant son passage en milieu marin, même si cette dernière est consommée à des centaines de km de la mer, mais également parce que ces espèces stoppent leur alimentation pour leur migration de reproduction anadrome.

La contrepartie de ces analyses des isotopes stables du carbone, de l'azote et leurs ratios renseignent sur les proies consommées il y a plus ou moins longtemps selon les tissus du prédateur étudié, mais pas sur les dernières proies consommées. En effet, les isotopes stables du dernier bol alimentaire, encore en train d'être digéré par le prédateur, ne sont pas encore intégrés dans les tissus du consommateur. Afin d'étudier les proies consommées dans les dernières heures, on peut extraire et analyser le contenu stomacal. L'analyse des contenus stomacaux est une des techniques les plus utilisées et relativement fiable si l'on tient compte les proportions relatives des proies en abondance (méthodes numériques), en biomasse (ou

volume) (méthodes gravimétriques) ou encore en occurrence (méthodes d'occurrences) (Rosecchi & Nouaze 1985).

Les proies ingérées par un consommateur, servent en premier lieu à fournir de l'énergie à ses cellules. Cette énergie sert au métabolisme des cellules, notamment lors de la croissance d'un individu, déplacements et tous types d'activité. Dans les cellules somatiques, la quantité d'ADN est relativement constante alors que la quantité d'ARN augmente avec les besoins de la cellule (i.e. synthèse de protéines et croissance) (Ferron & Leggett 1994, Foley et al. 2016). La quantité d'ARN varie donc selon le métabolisme et la physiologie de l'individu. Lorsque l'analyse est faite sur un tissu en particulier, la quantité d'ARN rapportée à la quantité d'ADN révèle ainsi la capacité de synthèse protéique des cellules de ce tissu. Ce taux ARN/ADN est donc un indicateur des réserves protéiques du tissu étudié qui varie avec les changements de l'environnement dans lequel vit l'organisme, comme la nourriture, la disponibilité en habitat et les facteurs physiques (Holm-Hansen et al. 1968, Chícharo et al. 2001, Lloret & Planes 2003). La ratio ARN/ADN équivaut donc au taux basal métabolique du muscle de l'individu et donc à un proxy éco-physiologique de la condition de l'individu. Le taux d'ARN/ADN est un des indices les plus utilisés en écologie aquatique pour définir l'écophysiologie d'un organisme (Clemmensen 1994, Buckley et al. 1999, Gorokhova & Kyle 2002, Chícharo & Chícharo 2008, Kim et al. 2008). En effet, c'est un indicateur de croissance (eg. Buckley et al. 1999), condition nutritionnelle (eg. Kim et al. 2008), et état de santé des organismes aquatiques (Chícharo & Chícharo 2008). Il permet également d'estimer les impacts anthropogéniques sur les communautés et populations aquatiques (Chícharo & Chícharo 2008).

Afin de déterminer le régime alimentaire des silures, ces trois techniques ont été couplées. **Une analyse isotopique du carbone et de l'azote** contenus dans les nageoires et/ou les muscles (par biopsie) de silures adultes et juvéniles et dans les proies potentielles du silure. Cette analyse isotopique permet d'évaluer la contribution des poissons d'eau douce, des poissons amphihalins, crustacés, insectes, amphibiens, mammifères, oiseaux au régime alimentaire des silures. Elle donne ainsi accès au spectre alimentaire des silures et à la variation de ce spectre dans le temps, par exemple selon les saisons. Enfin, elle renseigne aussi sur la variabilité individuelle de régime alimentaire des silures, qui pourraient se spécialiser sur les amphihalins selon les saisons. L'intérêt d'échantillonner à la fois les isotopes des muscles et du sang permet de retracer le régime alimentaire des silures à différents pas de temps, environ un mois pour les muscles et une semaine pour le sang selon la saison et le niveau d'activité des silures. Les nageoires ont également été utilisées et nous partons du postulat qu'elles auront une signature similaire à celle des muscles. Pour avoir accès au dernier bol alimentaire des silures, **le contenu stomacal** est également analysé lorsque cela a été possible.

Ces deux techniques, qui visent à décrire précisément le régime alimentaire des silures et leur variation dans le temps, sont également couplées à **une analyse des taux d'ARN/ADN**. L'intérêt est que cela permet d'évaluer l'apport énergétique des proies consommées par les silures (dans leur globalité). C'est particulièrement intéressant si ces derniers sont spécialisés sur les poissons amphihalins, voire potentiellement exclusivement sur les lamproies à certaines périodes de l'année (fraie des lamproies etc.), ou sur les anguilles et les mulets à d'autres périodes. En effet, si un silure consomme essentiellement un type de proie sur une semaine, d'après son contenu stomacal et l'analyse isotopique du sang de ce silure, on aura ainsi le taux métabolique basal

(ARN/ADN) associé à l'ingestion de ce type de proies. On peut ainsi déterminer l'intérêt physiologique que les silures ont à consommer des amphihalins ou tous types d'autres proies selon les périodes de l'année.

## 2. MATERIEL ET METHODES

### 2.1. Prélèvements utilisés dans l'étude du régime alimentaire et du taux d'ARN/ADN

#### *Détails des effectifs de silures et de proies échantillonnés*

Un total de 111 silures a servi aux analyses isotopiques, 80 aux analyses du contenu stomacal (11 estomacs vides), et 94 aux analyses du taux d'ARN/ADN (**Tableau 1**). Les silures mesurant plus de 120 cm, considérés comme adultes, sont échantillonnés prioritairement par rapport aux individus mesurant entre 100 et 120 cm, considérés comme des juvéniles, cette taille étant également le seuil théorique de leur capacité à consommer la lamproie marine et l'anguille au stade argenté.

Les analyses isotopiques ont été réalisées sur les muscles (tous les taxa proies et n=15 silures) et les nageoires (n=86 silures). Pour les autres taxa (les proies potentielles), 3 à 10 réplicats ont été réalisés pour chaque site et par saison le cas échéant en fonction de l'échantillonnage et des proies trouvées dans les contenus stomacaux analysés. Les échantillons de crustacés ont subi une décarbonatation afin d'éliminer un biais possible sur le rapport C/N. Cependant cette manipulation peut aussi modifier la valeur de  $\delta^{15}\text{N}$  (Bunn et al. 1995), nous avons donc ajouté un réplicat non décarbonaté afin de surveiller d'éventuelles fluctuations de ces valeurs et les corriger le cas échéant.

**Tableau 1 : Effectifs des échantillonnages de silures utilisés dans les analyses des contenus stomacaux et du taux d'ARN/ADN (muscle (M)).**

Sites	Contenu digestif			Taux ARN/ADN	
	Creuse (N=14)	Vienne (N=14)	Loire (N=52)	Creuse (N=49)	Vienne (N=45)
Début printemps 30/03 au 29/04/2021	14	9	0	20 (M)	18 (M)
Fin d'été 18/09 au 24/09/2021	0	2	10	20 (M)	21 (M)
Automne 29/09 au 26/10/2021	0	0	8	0	0
Hiver 11/01 au 14/01/2022	0	3	34	9 (M)	6 (M)
Total	14 (+1 vide)	14 (+1 vide)	52 (+9 vides)	49 (M)	45 (M)

#### *Procédure de prélèvement des tissus*

Après endormissement du silure dans la benzocaïne, un petit bout de muscle est extrait juste au-dessus de la ligne latérale dans le prolongement de la nageoire dorsale, à l'aide d'un punch à

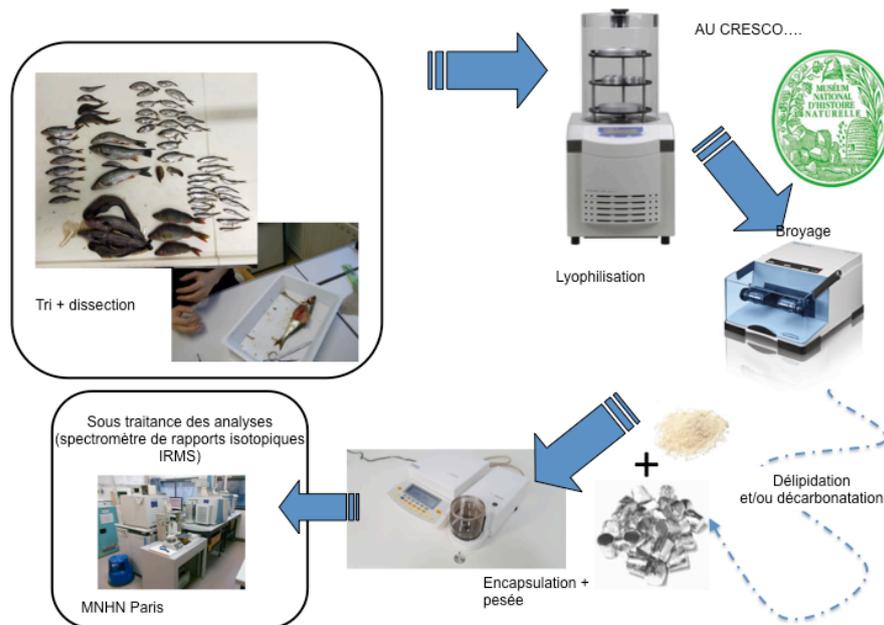
biopsie dermique stérile unique. Le morceau de muscle ainsi récolté, est ensuite placé tout de suite dans un tube Eppendorf contenant du RNA Later (stabilisant qui permet de conserver les cellules à température ambiante sans que l'ADN et l'ARN ne se dégradent). Les tubes de prélèvements de muscle sont ensuite placés à 4°C jusqu'à extraction de l'ADN et de l'ARN.

Un autre prélèvement de muscle est effectué sur chaque individu en utilisant le punch à biopsie dédié à cet individu. Ce nouveau prélèvement de muscle, effectué pour chaque silure, est ensuite placé dans un tube à vis. Un morceau de nageoire de 12,5 mm<sup>2</sup> est prélevé et placé dans un tube à vis. Une prise de sang est également réalisée sur chaque silure, au niveau de l'artère juste en amont de la nageoire caudale. Environ 1 ml de sang est récolté selon les individus, et ce sang est transféré de la seringue (à usage unique) dans un tube à vis. Ce prélèvement de sang est effectué pour chaque silure. Tous les tubes à vis contenant des échantillons dédiés à l'analyse isotopique sont stockés dès que possible (généralement le soir même) à -20°C jusqu'à l'analyse isotopique. Enfin, le contenu stomacal de chaque silure est récupéré puis placé dans un sachet en plastique et stocké à -20°C comme les tubes à vis jusqu'à l'analyse du contenu stomacal.

Les mesures biométriques classiques (taille, poids) sont réalisées en dernier pour chaque individu.

## 2.2. Analyse des isotopes stables des muscles, des nageoires et du sang

Les échantillons de muscle, sang et nageoire sont lyophilisés, broyés puis une biomasse précise (à 0,001 mg) de chaque échantillon est encapsulée dans des capsules en étain. Les échantillons décarbonatés ont été encapsulés dans de l'argent car l'acide est susceptible de réagir avec l'étain. Les capsules sont enfin analysées au spectromètre de masse (EA-IRMS) (Isoprime, Micromass, UK) au MNHN : analyse du ratio des isotopes stables du carbone <sup>12</sup>C et <sup>13</sup>C noté δ<sup>13</sup>C et de ceux de l'azote <sup>14</sup>N et <sup>15</sup>N, noté δ<sup>15</sup>N où  $\delta X = (R \text{ échantillon} / R \text{ référence}) - 1) \times 1000$ , δX étant δ<sup>13</sup>C ou δ<sup>15</sup>N et R, le ratio <sup>13</sup>C : <sup>12</sup>C ou <sup>15</sup>N : <sup>14</sup>N de l'échantillon et du matériau de référence (**Figure 2**). Il s'agit du Vienna Pee Dee Belemnite (VPDB) pour le C et de l'azote atmosphérique pour le N. Les valeurs (ratios isotopiques) sont exprimées en ‰ ± l'erreur standard (sd). Une procédure de délipidation aurait pu s'avérer nécessaire si le rapport C/N (obtenu lors de l'analyse) avait été supérieur à 3. Cette procédure n'a pas été nécessaire pour nos échantillons.



**Figure 2 : Procédure de préparation des échantillons pour l'analyse isotopique.**

Afin de décrire les tendances et l'organisation des différents réseaux trophiques analysés dans le cadre de cette étude, nous avons pris comme postulat qu'en milieu aquatique, il est admis que l'assimilation d'un organisme par un autre conduit à un fractionnement (facteur d'enrichissement trophique = TEF) de 1 ‰ pour le  $\delta^{13}\text{C}$  (DeNiro et Epstein 1978, Rau et al. 1983) et de 3.4 ‰ pour le  $\delta^{15}\text{N}$  (DeNiro et Epstein 1981, Post 2002). Sur cette base, afin d'estimer les contributions relatives des différentes sources potentielles de nourriture d'un consommateur, une série de modèles de mélange Bayésiens (package MIXSIAR de R) a été conduite permettant la prise en compte des signatures isotopiques des composants du réseau trophique, les concentrations élémentaires et les TEFs avec les incertitudes qui leurs sont liées. Les valeurs de TEFs utilisées dans cette analyse sont 1 ‰ pour le  $\delta^{13}\text{C}$  et 3.4 ‰ pour le  $\delta^{15}\text{N}$  avec une tolérance de 0,1 ‰ selon les recommandations de Phillips et Gregg (2003).

### 2.3. Contenus stomacaux

Au laboratoire, la longueur à la fourche (au mm) et la biomasse sont mesurées sur chaque individu à l'aide d'une balance (précision retenue à 0,1 g). L'étude des contenus stomacaux est effectuée après extraction et pesée de l'estomac plein ( $P_{\text{sto}}$ ). Une fois celui-ci vidé, l'enveloppe stomacale ( $P_{\text{env}}$ ) est à son tour pesée afin de déterminer la biomasse du bol alimentaire ( $P_{\text{bol}}$ ) par soustraction :  $P_{\text{bol}} = P_{\text{sto}} - P_{\text{env}}$ . La vacuité (estomac vide) est notée le cas échéant, le pourcentage de vacuité correspondant au pourcentage individus dont l'estomac est vide. Les différentes proies extraites de l'estomac sont identifiées le plus précisément possible, dénombrées et pesées.

Le plus délicat pour décrire fidèlement le régime alimentaire d'une espèce est d'être en mesure de distinguer les différentes proies selon leur importance (i.e. dominantes vs. accessoires) (Rosecchi & Nouaze 1985). Certaines proies peuvent être même décrites comme indispensables

si leur absence ou leur inaccessibilité dans l'habitat influent négativement sur le développement du prédateur (performances de croissance, reproduction...) (Berg 1979). L'analyse des contenus stomacaux est une des techniques les plus utilisées en prenant en compte les proportions relatives des proies en abondance (méthodes numériques), en biomasse (ou volume) (méthodes gravimétriques) ou encore en occurrence (méthodes d'occurrences) (Rosecchi & Nouaze 1985). Dans la mesure où chacune de ces métriques peut influencer fortement de façon indépendante sur la description du régime alimentaire d'une espèce (e.g. proies de faible biomasse mais très nombreuses vs proies de biomasse forte en petits effectifs...), il est important de considérer ces deux aspects.

#### 2.4. Analyse des taux individuels d'ARN/ADN du muscle

Chaque échantillon de biopsie de muscle est décongelé rapidement, puis découpé afin d'enlever la peau et d'obtenir environ 10 mg (erreur standard :  $\pm 4,9$  mg) de muscle. L'ADN des échantillons de muscle est ensuite extrait à l'aide du kit « NucleoSpin® TriPrep » (Macherey-Nagel). Une fois l'ADN élué dans 20  $\mu$ l de tampon d'élué, les résidus d'ADN présents sur la membrane d'extraction sont digérés par de l'ADNase, puis l'ARN de l'échantillon est extrait et élué dans 50  $\mu$ l d'eau. Toute la procédure suit le protocole du constructeur du kit.

La quantité d'ADN et d'ARN présente dans chaque échantillon est ensuite mesurée deux fois par deux méthodes différentes. Les deux premières mesures ont été effectuées avec un fluoromètre Qubit® 3.0 à l'aide du kit « Qubit™ 1X dsDNA HS Assay Kit s » pour l'ADN et « Qubit® RNA HS Assay Kits » pour l'ARN. Les deux mesures suivantes ont été effectuées avec un spectromètre NanoDrop 1000. L'objectif de ces quatre mesures différentes avec deux techniques de mesures différentes visait à vérifier que les quantités d'ADN et d'ARN trouvées dans les échantillons sont mesurées de manière fiable. Tous les échantillons ont montré une répétabilité de la quantité d'ADN et d'ARN mesurée, et ce quel que soit la technique de mesure utilisée. Les quatre mesures de taux ARN/ADN ont ensuite été moyennées pour chaque silure.

Les analyses statistiques réalisées pour comparer les taux d'ARN/ADN selon les conditions, comme la saison, la taille, le poids, sites de capture, ont été faites sur le logiciel R version 4.2.1 (R Core Team, 2014). Un autre facteur a été inclus, il s'agit de l'indice de Fulton (Nash et al. 2006). Cet indice renseigne également sur la condition des individus et se calcule selon la formule :

$$\text{Indice de Fulton} = \frac{\text{poids en g}}{(\text{taille en cm})^3} \times 100$$

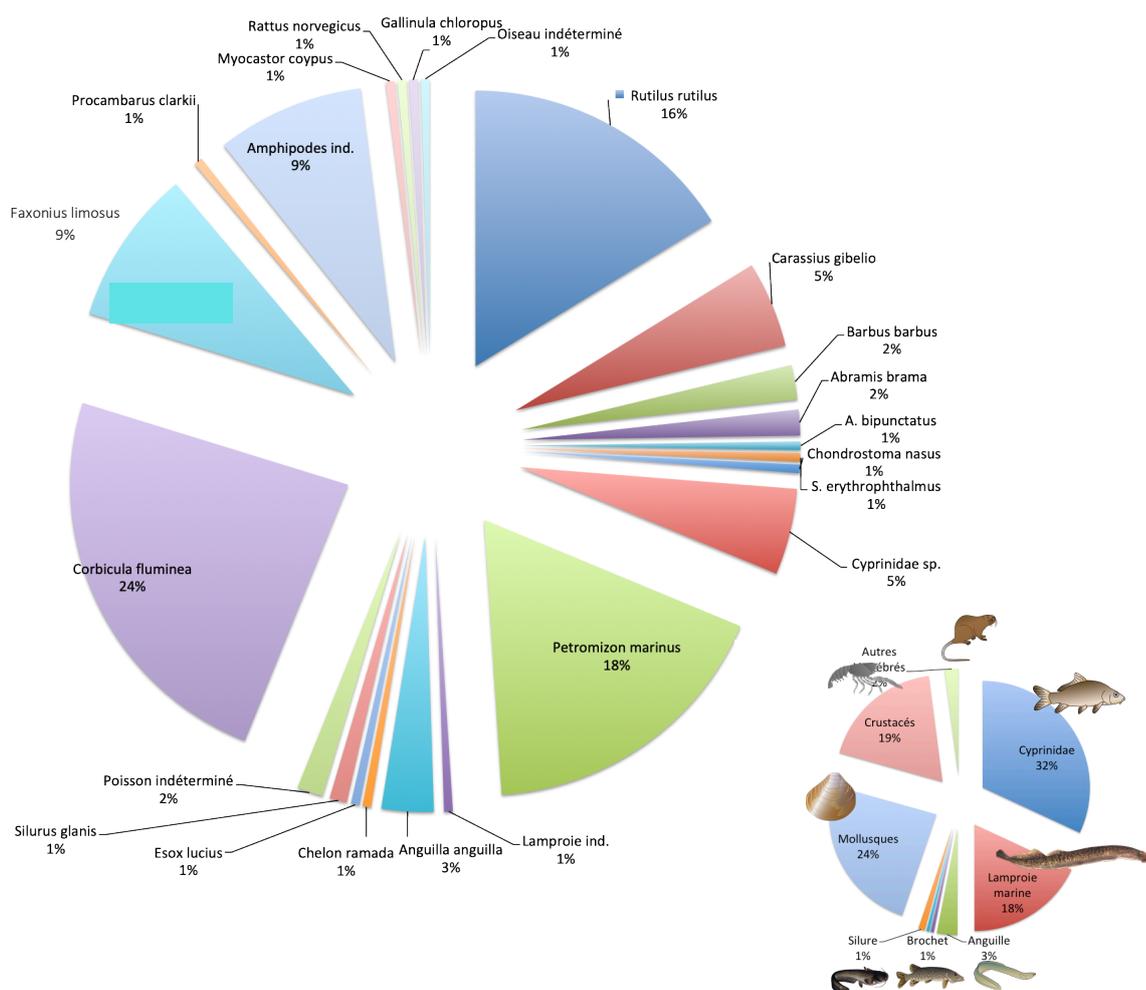
Les variations de taux d'ARN/ADN selon les facteurs catégoriels (saison et sites de capture) ont été testées globalement avec un test de Kruskal-Wallis et les comparaisons deux à deux entre saisons et entre sites ont été testées par un test de Wilcoxon avec une correction des valeurs de p prenant en compte les comparaisons multiples de type Bonferroni. Les variations de l'indice de Fulton selon les saisons ont également été testées avec des tests de Kruskal-Wallis et de Wilcoxon. Les variations de taux d'ARN/ADN selon les facteurs continus (poids, taille, indice de Fulton) ont été testées avec un test de corrélation de Pearson.

### 3. RESULTATS

#### 3.1. Régime alimentaire des silures

##### 3.1.1. Diversité des proies (effectifs)

Le résultat majeur est la grande diversité des proies identifiées dans les régimes alimentaires des 80 silures (**Figure 3**).



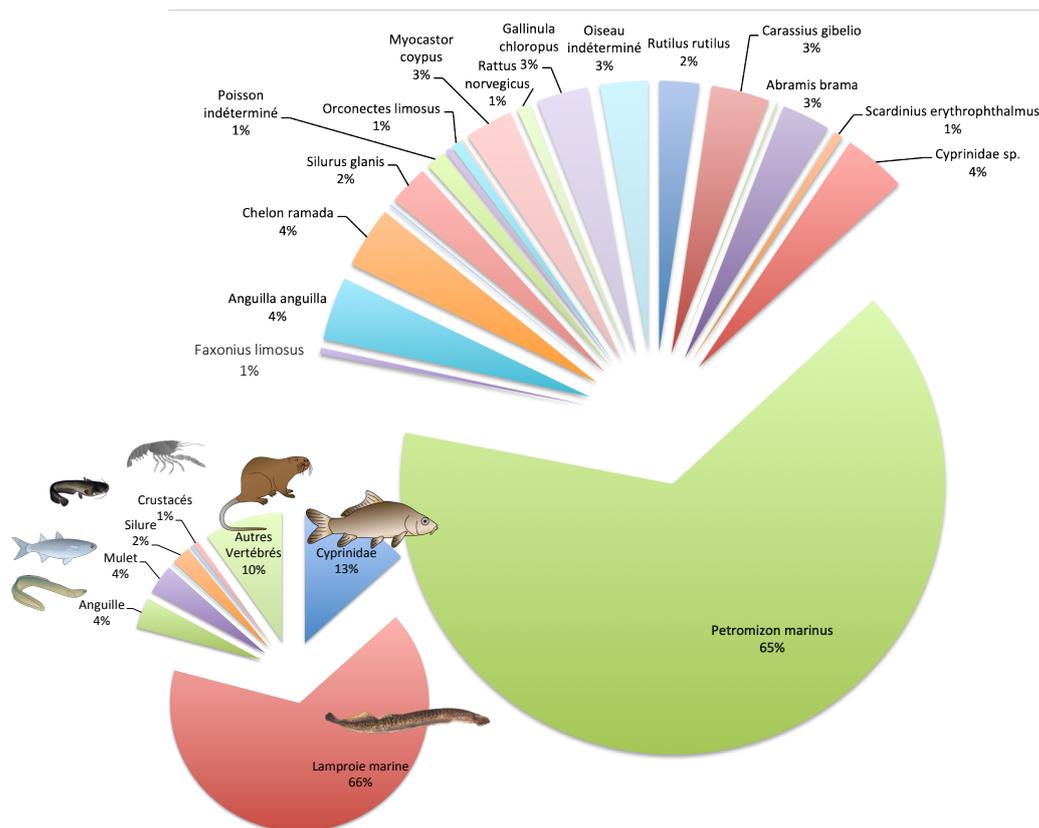
**Figure 3 : Représentativité en abondances des différentes proies identifiées dans les estomacs des 80 silures tous sites et toutes saisons confondus. Les taxa majeurs ou d'un intérêt particulier ont été regroupés (graphique en encart) pour plus de lisibilité.**

Globalement, le silure semble essentiellement s'alimenter de Cyprinidae (32 %) (gardons, carassins, barbeaux fluviatiles, brèmes communes, rotengles, nases et ablettes), de mollusques

(24 %) (corbicules), de crustacés (19 %) (écrevisses américaines et de Louisiane, amphipodes pour les juvéniles) et de lamproies marines (18 %). Les autres proies sont accessoires et ne représentent pas plus de 3 %. Notons la présence d'oiseaux et de mammifères (2 %) et de silure (1 %). Fait également notable, 40 % de ces proies sont des espèces introduites (écrevisses, mollusques mais également carassins et ragondins). Concernant enfin les lamproies marines, sur les 32 individus identifiés dans les estomacs, seules sept étaient dans un état de conservation suffisant pour vérifier si elles étaient matures sexuellement. Cinq d'entre elles portaient des œufs et deux étaient des mâles.

### 3.1.2. Diversité des proies (biomasses)

La diversité du régime alimentaire via les biomasses apporte un regard différent sur les prélèvements effectués par les silures et fait notamment fortement ressortir la lamproie marine qui atteint 65 % (**Figure 4**).

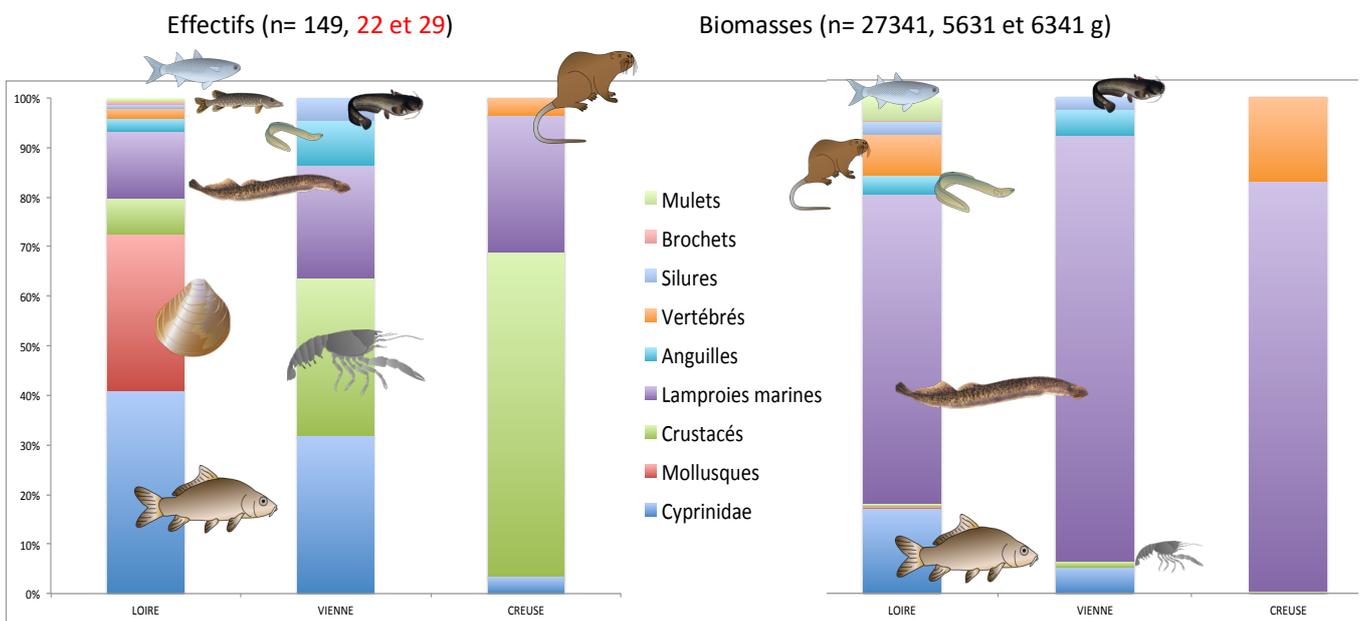


**Figure 4 : Représentativité en biomasses des différentes proies identifiées dans les estomacs des 80 silures tous sites et toutes saisons confondues. Les taxa majeurs ou d'un intérêt particulier ont été regroupés (graphique en encart) pour plus de lisibilité.**

Les autres espèces sont reléguées à des biomasses relatives beaucoup plus faibles en comparaison, inférieures à 4 %. En regroupant les espèces par grandes catégories, les Cyprinidae atteignent 13 % et les vertébrés terrestres 10 %. Les autres catégories ne dépassent pas 4 %. Si l'on comptabilise les espèces introduites, leurs biomasses cumulées atteignent 10,5 %.

### 3.1.3. Variabilité du régime alimentaire entre les sites

La comparaison des contenus stomacaux des trois rivières a été réalisée mais les résultats doivent être considérés avec précaution compte tenu du trop faible nombre de proies identifiées sur la Vienne et la Creuse (**Figure 5**).



**Figure 5 : Effectifs et biomasses relatives des différentes proies identifiées dans les estomacs des silures selon les sites toutes saisons confondues. Les taxa majeurs ou d'un intérêt particulier ont été regroupés pour plus de lisibilité.**

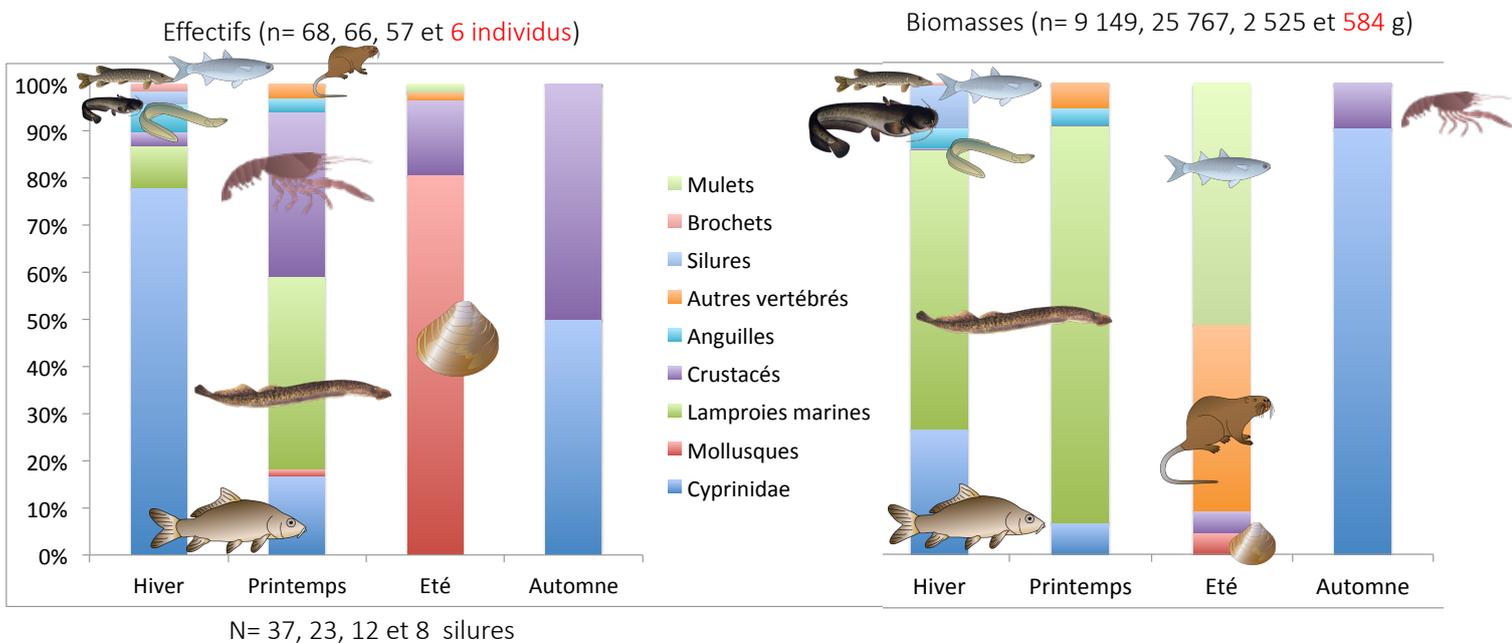
Les tests statistiques réalisés montrent cependant une différence significative pour les effectifs entre la Loire et la Vienne ( $G_{ajusté} = 17,61$ ,  $ddl = 8$ ,  $p < 0,05$ ), la Loire et la Creuse ( $G_{ajusté} = 70,57$ ,  $ddl = 8$ ,  $p < 0,05$ ) mais pas entre la Vienne et la Creuse ( $G_{ajusté} = 1,67 \cdot 10^{-13}$ ,  $ddl = 8$ ,  $p > 0,05$ ). Toutes les catégories de proies sont représentées en Loire avec une dominance des Cyprinidae (41 %) et des mollusques (32 %). La lamproie marine représente 13 % et apparaissent également le brochet et le mulot porc qui n'ont pas été trouvés sur la Creuse et la Vienne. La représentativité des crustacés augmente tant sur la Vienne que sur la Creuse avec respectivement 32 et 66 % des effectifs dans les régimes. Seules des anguilles au stade jaunes ont été identifiées. Ce sont des proies secondaires en importance et seulement sur la Loire (3 %) et la Vienne (9 %).

Concernant les biomasses, les résultats concernant la Loire sont également différents de la Vienne ( $G_{ajusté} = 2324,86$ ,  $ddl = 8$ ,  $p > 0,05$ ) et de la Creuse ( $G_{ajusté} = 3775,97$ ,  $ddl = 8$ ,  $p < 0,05$ ) alors

que Creuse et Vienne ne présentent pas de différence statistique ( $G_{\text{ajusté}} = 2,58.10^{-11}$ , ddl = 8,  $p > 0,05$ ). Pour les trois rivières, c'est la lamproie marine qui domine assez largement avec respectivement 62, 86 et 83 % des biomasses sur la Loire, la Vienne et la Creuse. Les proportions secondaires notables concernent les cyprinidés en Loire (17 %) et les vertébrés terrestres (mammifères, oiseaux) (17 % également) sur la Creuse. L'anguille jaune représente respectivement 4 et 7 % des biomasses sur la Loire et la Vienne. Comme pour les effectifs, c'est la plus grande diversité de proies sur la Loire qui la distingue statistiquement des deux autres rivières.

### 3.1.4. Variabilité du régime alimentaire entre les saisons

La même approche a été réalisée au niveau saisonnier, permettant de comparer les régimes alimentaires des silures essentiellement entre l'hiver, le printemps et l'été, trop peu de proies ayant pu être identifiées en automne (**Figure 6**). Cette dernière saison n'est donc présentée qu'à titre indicatif.



**Figure 6 : Effectifs et biomasses relatives des différentes proies identifiées dans les estomacs des silures selon les saisons tous sites confondus. Les taxa majeurs ou d'un intérêt particulier ont été regroupés pour plus de lisibilité.**

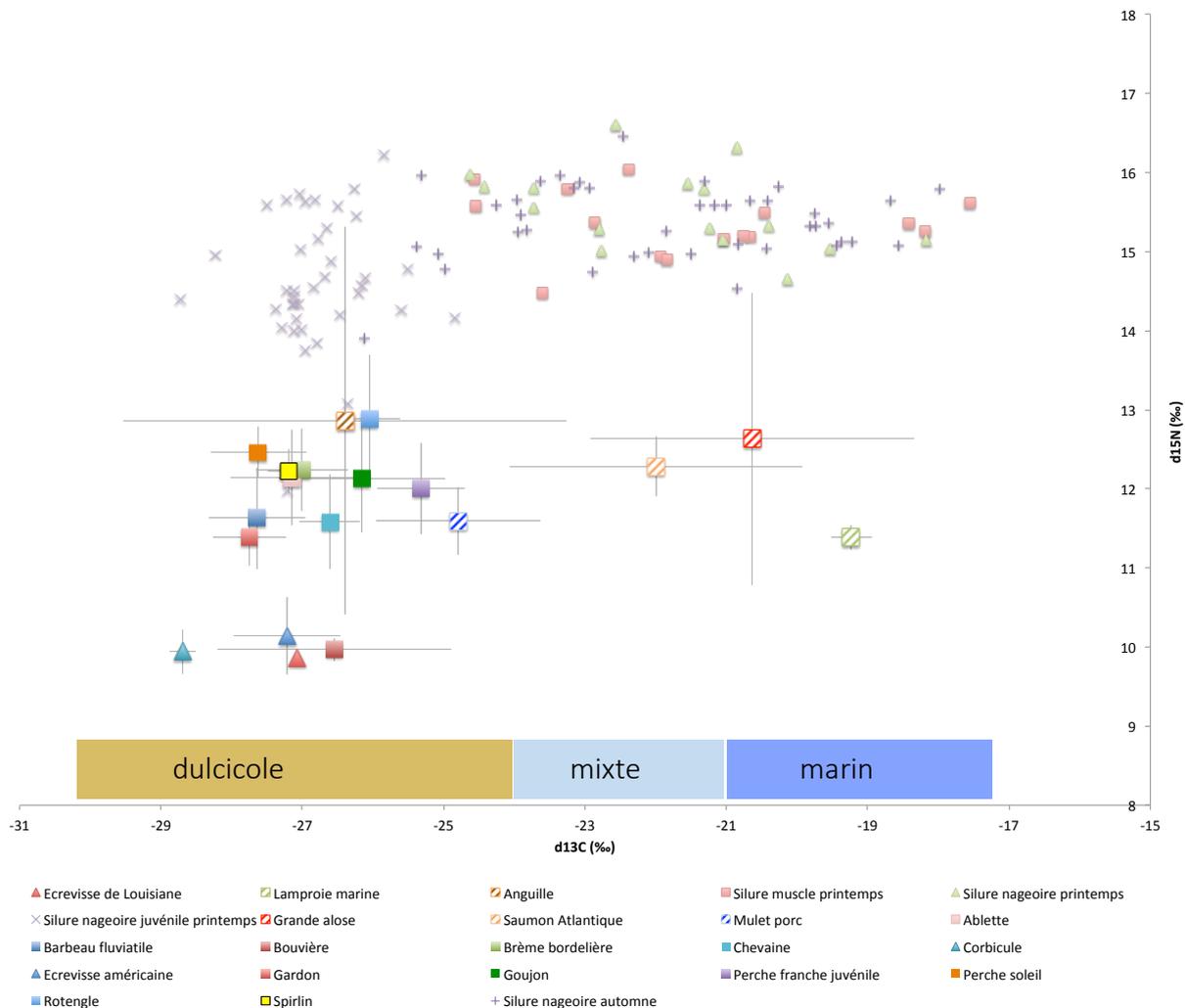
Pour les effectifs, les trois saisons sont significativement différentes entre elles ( $G_{\text{ajusté}}$  varie de 74,13 à 128,97, ddl=8,  $p < 0,05$ ). Les silures consomment une majorité de Cyprinidae en hiver (78 %), proportion qui diminue au printemps (17 %), ces derniers étant remplacés par la lamproie marine (41 %) et les crustacés (35 %). Le régime change à nouveau fortement en été avec la disparition de la lamproie et des Cyprinidae au profit des mollusques (81 %). Les crustacés sont le deuxième taxon le plus retrouvé dans les estomacs avec 17 %. Les anguilles jaunes sont des proies secondaires et ne sont présentes qu'en hiver (6 %) et au printemps (3 %).

Ces proportions changent fortement si l'on s'intéresse aux biomasses puisque la lamproie marine devient dominante en hiver et au printemps (respectivement 59 et 84 %) avant de laisser sa place au mulot (51 %) et aux autres vertébrés (mammifères et oiseaux, 40 %). L'anguille jaune représente environ 4% et seulement en hiver et au printemps. Statistiquement, comme pour les effectifs, les trois saisons sont significativement différentes entre elles ( $G_{\text{ajusté}}$  varie de 5646 à 13646, ddl =8,  $p < 0,05$ ).

### 3.1.5. Analyses isotopiques : Réseau trophique global

Une analyse de plusieurs tissus a été conduite en fonction des types de prélèvements qui ont pu être menés sur les silures. La comparaison entre les nageoires et les muscles conduite sur 10 individus n'a pas révélé de différence significative ( $F_{1,9} = 1,74$  ;  $p = 0,21$  pour le C et  $F_{1,9} = 3,20$  ;  $p = 0,09$  pour le N). Concernant le sang, l'analyse a été conduite sur 81 individus pour la comparaison sang/muscle) et sur 29 pour la comparaison sang/nageoire. Que les signatures isotopiques du sang soient comparées au muscle ou aux nageoires, le constat est le même, il n'y a pas de différence significative concernant le carbone ( $F_{1,80} = 0,01$  ;  $p = 0,91$  entre le sang et les nageoires et  $F_{1,80} = 0,58$  ;  $p = 0,45$  entre le sang et le muscle). Une différence significative apparaît cependant pour l'azote ( $F_{1,80} = 51,39$ ,  $p < 0,05$  entre le sang et les nageoires et  $F_{1,80} = 36,12$  ;  $p < 0,05$  entre le sang et le muscle). L'écart moyen n'est cependant que de  $0,85 \pm 0,30$  ‰ et de  $0,64 \pm 0,38$  ‰, respectivement entre le sang et les muscles et entre le sang et les nageoires. Il semble donc que ces tissus soient globalement interchangeables pour caractériser la signature isotopique du silure. En toute rigueur, un test de temps d'intégration des signatures devrait être mené pour s'en assurer. En effet, la similitude de ces signatures pourrait être le fait d'une absence de changement de régime alimentaire sur une longue période qui intégrerait le turnover de ces tissus comparés deux à deux. Ceci était attendu entre le muscle et les nageoires mais pas entre le sang et les deux autres tissus compte tenu du turnover plus rapide des cellules sanguines (Buchheister & Latour, 2010).

Les signatures isotopiques des espèces susceptibles de rentrer dans le régime alimentaire des silures sont présentées dans la **Figure 7**. On y trouve plusieurs espèces de poissons d'eau douce, les principaux amphihalins, des mollusques et des crustacés représentés par la moyenne des signatures individuelles de chaque espèce en  $\delta^{13}\text{C}$  et en  $\delta^{15}\text{N}$  ( $\pm$  sd). Les silures sont quant à eux représentés individuellement selon le tissu analysé, la saison à laquelle les prélèvements de tissus ont été effectués et la distinction entre les tailles (<1,2 m et >1,2 m).



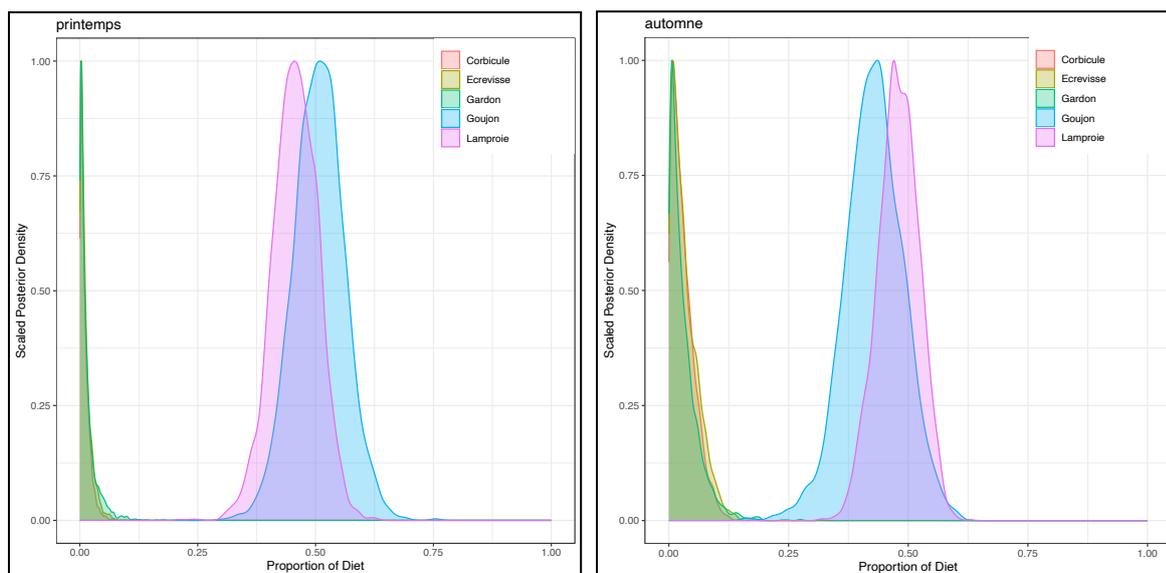
**Figure 7 : Biplot des signatures isotopiques ( $\delta^{13}\text{C}$  et en  $\delta^{15}\text{N}$ ) du réseau trophique de la Loire, comprenant différentes espèces de poissons d'eau douce (carrés pleins), amphihalins (carrés hachurés), des crustacés et des mollusques. Les silures sont représentés individuellement selon le tissu analysé, la saison et selon leur stade (adultes quand cela n'est pas précisé). Les signatures des autres espèces apparaissent sous forme de moyennes ( $\pm$  sd).**

Concernant la dispersion des valeurs de  $\delta^{15}\text{N}$  (proxy du niveau trophique), il apparaît tout d'abord très clairement la dominance du silure, occupant une gamme de valeurs situées entre 14 et 17 ‰ y compris pour la majorité des individus < 1,2 m. L'espèce se trouve en position de top-prédateur. Pour les autres taxa, on retrouve assez logiquement les mollusques et les crustacés (filtreurs et détritivores ou omnivores) en bas de la chaîne trophique au niveau « primaires ». Ils sont accompagnés de la bouvière. La grande majorité des poissons d'eau douce et les amphihalins sont particulièrement regroupés et occupent une position intermédiaire de consommateurs secondaires à tertiaires.

Pour le  $\delta^{13}\text{C}$ , il apparaît une gamme de valeurs très large qui peut s'interpréter comme suit. Les valeurs les plus appauvries (à gauche de la figure) correspondent aux espèces d'eau douce strictes, i.e. qui s'y alimentent à partir de sources de carbone dulcicoles. A l'inverse, les valeurs les plus enrichies, sur la droite de la figure, correspondent aux espèces d'origine marine ou qui se sont alimentés sur des sources de carbone marines. C'est le cas de la lamproie marine, du

saumon, de l'aloise. Le mulot pourrait faire partie de cette catégorie notamment lorsqu'il rentre dans le fleuve. Sa signature dulcicole vient du fait que contrairement aux autres amphihalins, il continue de s'alimenter lors de sa migration et notamment de sources dulcicoles. Il perd alors sa signature marine après quelques semaines (pour les muscles). Cette discrimination des sources potentielles de nourriture pour les silures permet de voir assez clairement que les individus ont exclusivement consommé des proies dulcicoles ( $\delta^{13}\text{C} < -24 \text{ ‰}$  en appliquant le facteur d'enrichissement trophique de 1 ‰ aux taxons dulcicoles les plus enrichis (mulet, perche franche). A l'opposé et selon la même logique, les silures ayant consommé en majorité des proies à signature marine auront des valeurs supérieures à  $-21 \text{ ‰}$ . Tous les individus consommant un mélange de proies à signatures marines et dulcicoles auront des valeurs de ratio isotopiques comprises entre  $-24$  et  $-21 \text{ ‰}$ .

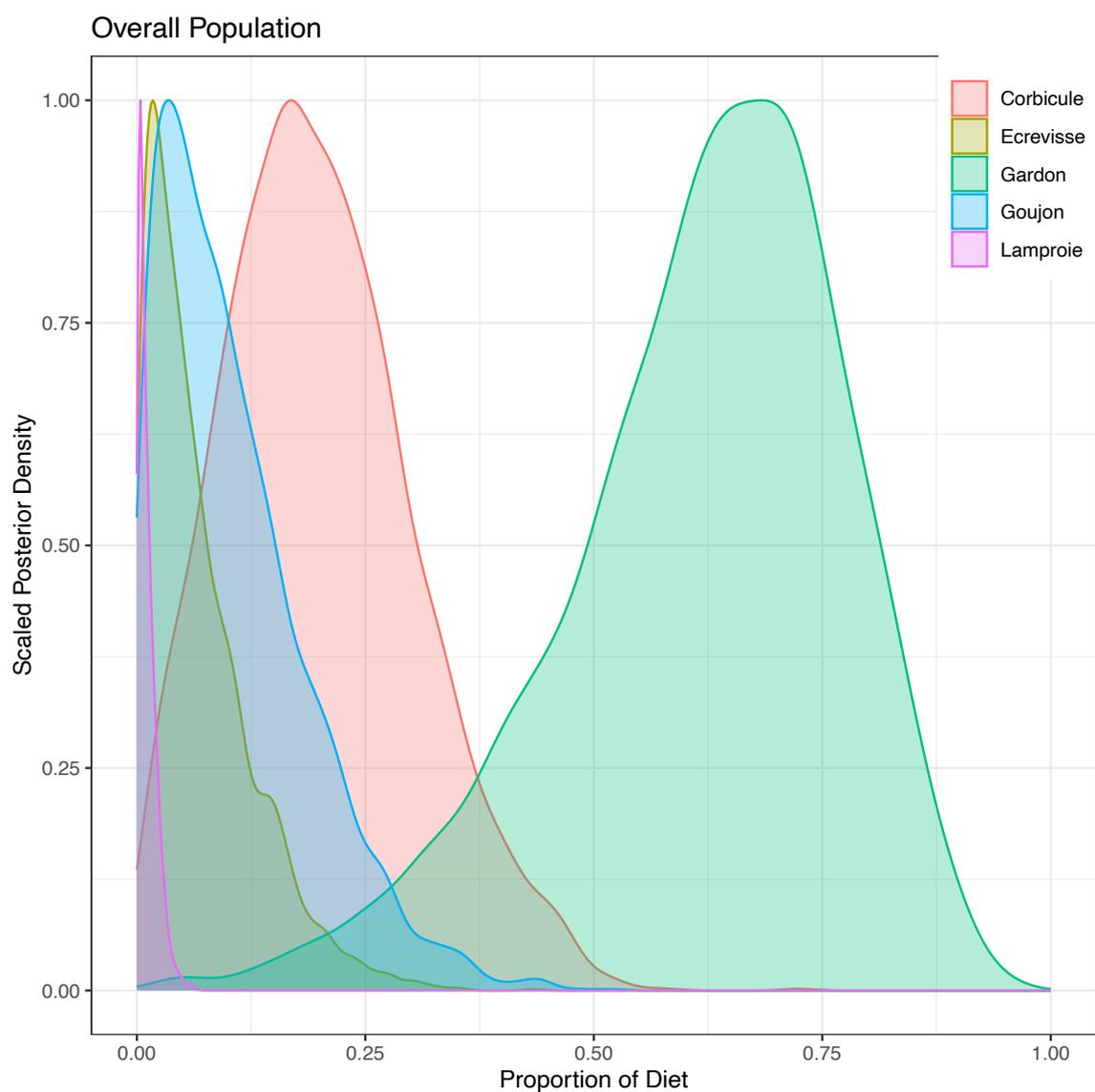
A partir de ce constat, il est possible d'estimer la contribution des différentes sources au régime alimentaire des silures au travers de modèles bayésiens de type Mixsiar. Ces modèles ont été paramétrés afin de connaître la contribution de cinq proies « types » pour chaque individu de trois groupes de silures prédéfinis («  $< 1,2 \text{ m}$  », «  $> 1,2 \text{ m}$  du printemps » et «  $> 1,2 \text{ m}$  de l'automne »). La signature du goujon et du gardon pour les poissons d'eau douce, de la corbicule et de l'écrevisse américaine (niveau trophique inférieur) et enfin de la lamproie marine pour la signature marine. Attention, il s'agit bien de proies « type », leur contribution relative n'est donc qu'indicative du « groupe » qu'elles représentent : poissons d'eau douce pélagique pour le gardon, poissons d'eau douce benthique pour le goujon et poissons migrateurs anadromes pour la lamproie marine (signature marine). Pour les adultes, les contributions des différentes proies à l'échelle des fractions de population de silure échantillonnées sont particulièrement claires (**Figure 8**) et identiques au printemps et en automne. Le goujon contribue à 51 % au printemps (intervalle de confiance bayésien 40-60 %) et 43 % (intervalle de confiance bayésien 30-55 %) en automne, la lamproie contribue à 48% au printemps (intervalle de confiance bayésien 36-55 %) et 46 % en automne (intervalle de confiance bayésien 39-56 %). Les autres taxa ont une contribution variant entre 0 et 3 %.



**Figure 8 : Sorties de la modélisation bayésienne des contributions relatives de 5 proies représentatives du régime alimentaire des silures adultes (prélèvement de nageoire et de muscle au printemps, de nageoire en automne).**

Au niveau individuel, la contribution estimée de proies à signature marine dans le régime alimentaire des silures varie de 10 à 95 % (intervalle de confiance bayésien variant de 2 à 98 %) et se répartie de la façon suivante : cinq individus présentent une contribution estimée inférieure à 24 % au printemps et 10 en automne, huit individus présentent une contribution comprise entre 25 et 49 % au printemps et 10 en automne, 12 individus entre 50 et 74 % au printemps, 12 en automne et cinq individus entre 75 et 95 % au printemps, 10 entre 75 et 93 % en automne.

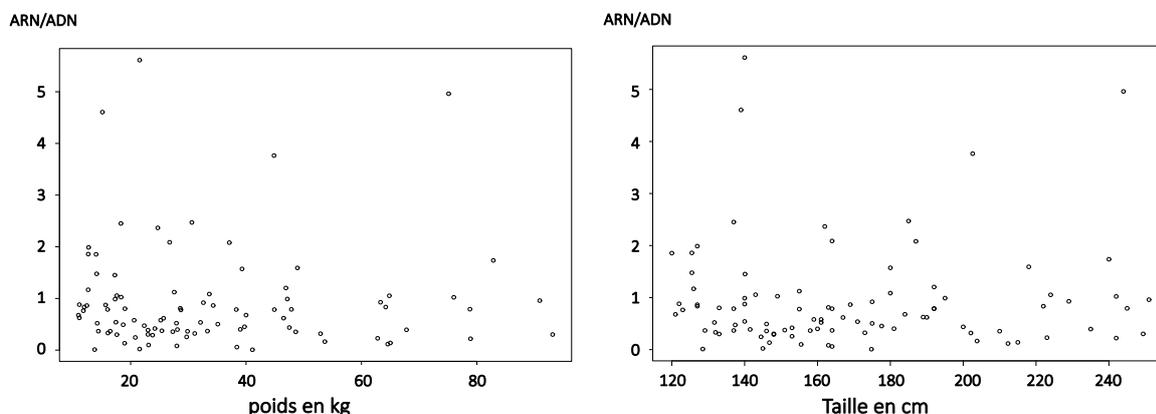
Concernant les individus < 1,2 m (**Figure 9**), les proies d'eau douce, et notamment le gardon, dominent les contributions avec une estimation de 64 % (intervalle de confiance bayésien 26-84 %), les corbicules viennent ensuite (19 % (intervalle de confiance bayésien 2-38 %)), le goujon (9 % (intervalle de confiance bayésien 0-27 %)), les écrevisses (5 % (intervalle de confiance bayésien 0-18 %)), les lamproies ayant une contribution nulle.



*Figure 9 : Sorties de la modélisation bayésienne des contributions relatives de 5 proies représentatives du régime alimentaire des silures < 1,2 m (prélèvement de nageoire au printemps).*

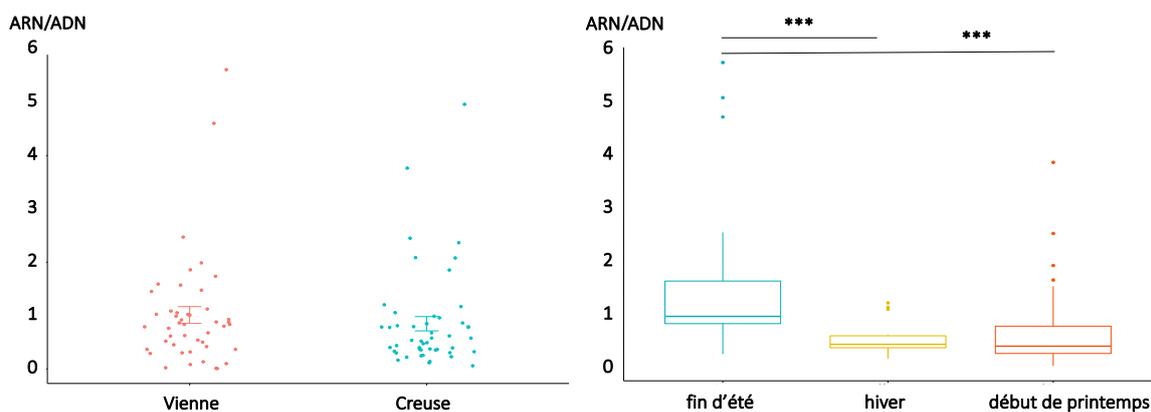
### 3.2. Condition physiologique des silures

Les taux d'ARN/ADN observés chez les silures adultes (taille > 120cm) ne sont pas corrélés à leur poids (Test de Pearson :  $t=-0,091$ ,  $ddl=92$ ,  $p=0,926$ ), ni à leur taille (Test de Pearson :  $t=-0,214$ ,  $ddl=92$ ,  $p=0,830$ ) (**Figure 10**).



**Figure 10** : Variations du taux d'ARN/ADN des silures selon leur poids et taille.

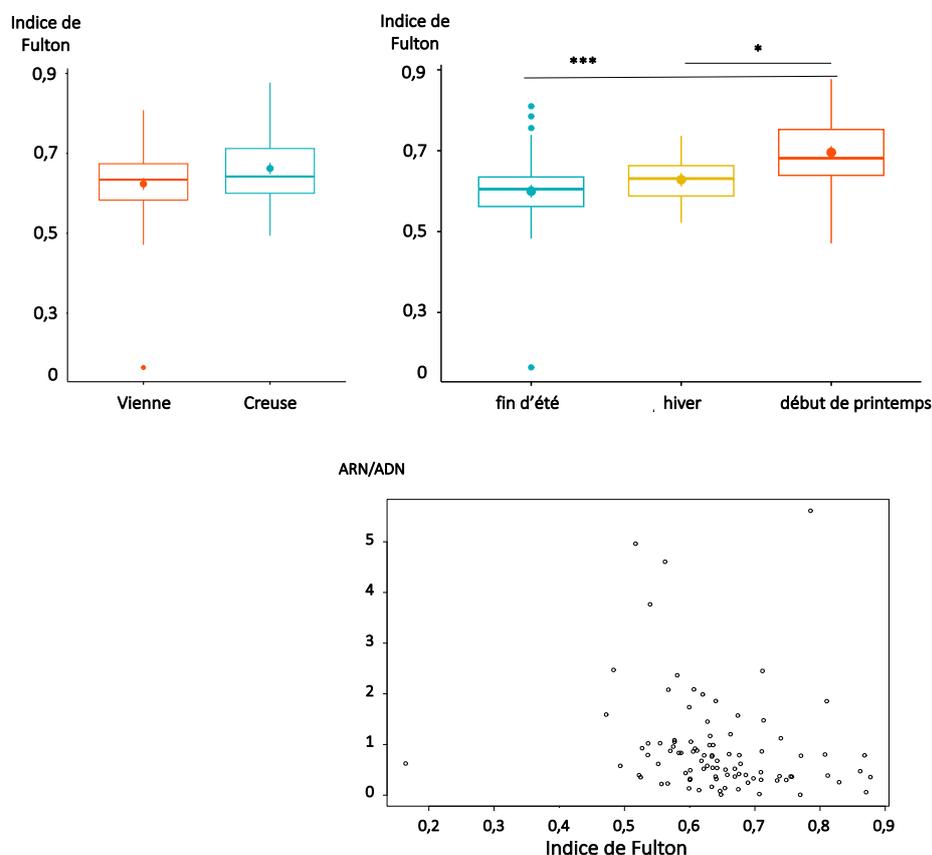
De la même manière, les taux d'ARN/ADN des silures adultes ne sont pas significativement différents selon les sites de capture (Vienne ou Creuse) (Test de Kruskal-Wallis :  $\chi^2=2,167$ ,  $ddl=1$ ,  $p=0,141$ ). Par contre, les taux d'ARN/ADN varient significativement avec la saison (Test de Kruskal-Wallis :  $\chi^2=27,686$ ,  $ddl=2$ ,  $p=9,728^{-7}$ ), avec des taux significativement plus élevés en fin d'été qu'en hiver (Test de Wilcoxon, correction de Bonferroni :  $p=1,9^{-4}$ ) et début de printemps (Test de Wilcoxon, correction de Bonferroni :  $p=1,6^{-6}$ ) (**Figure 11**).



**Figure 11** : Variations du taux d'ARN/ADN des silures selon les sites de capture (Vienne ou Creuse) et la saison (fin d'été, hiver ou début de printemps). \*\*\* :  $p<0,001$ .

L'indice de Fulton des silures adultes ne varie pas significativement selon le site de capture (Vienne ou Creuse) (Test de Kruskal-Wallis :  $\chi^2=1,587$ ,  $ddl=1$ ,  $p=0,208$ ). Par contre, il varie significativement avec la saison (Test de Kruskal-Wallis :  $\chi^2=21,112$ ,  $ddl=2$ ,  $p=2,604^{-5}$ ), avec un indice de Fulton significativement supérieur en début de printemps qu'en fin d'été (Test de

Wilcoxon, correction de Bonferroni :  $p=2,5^{-5}$ ) et en hiver (Test de Wilcoxon, correction de Bonferroni :  $p=0,04$ ). Par contre, le taux d'ARN/ADN des silures n'est pas significativement corrélé à leur indice de Fulton (Test de Pearson :  $t = -1,605$ ,  $ddl=92$ ,  $p=0,111$ ) (**Figure 12**).



**Figure 12 : Variations de l'indice de Fulton des silures les sites de capture (Vienne ou Creuse) et la saison (fin d'été, hiver ou début de printemps) et variations du taux d'ARN/ADN des silures selon leur indice de Fulton. \*\*\* :  $p < 0,001$ , \* :  $p < 0,05$ .**

## 4. DISCUSSION

### 4.1. Régime alimentaire des silures

Nos résultats apportent un certain nombre d'informations importantes sur le régime alimentaire du silure sur le secteur d'étude (tronçon Loire et confluence Creuse et Vienne). Bien que méritant d'être complétée, l'étude des contenus stomacaux a révélé une grande diversité de proies, avec un contraste saisonnier marqué. La variabilité spatiale semble cependant relativement faible notamment concernant la pression de prédation sur les lamproies. En effet, la participation des lamproies au régime alimentaire des silures sur le tronçon Loire est à peu près équivalente à celles mesurées sur les tronçons Vienne et Creuse. Les résultats saisonniers indiquent quant à eux le caractère opportuniste de l'espèce pour son alimentation. Les lamproies sont particulièrement représentées dans les régimes au printemps et secondairement en hiver, en adéquation avec le pic de passage de l'espèce sur les sites. Cette ressource est

même majoritaire et semble remplacer les Cyprinidae. Elle disparaît par contre complètement en été et en automne pour être remplacée à nouveau par une plus grande diversité de proies (mollusques, mulot porc, écrevisses et des vertébrés « terrestres » (oiseaux et mammifères)). Ces analyses des contenus stomacaux souffrent de certains biais et parmi eux la faiblesse du jeu de données en automne qu'il conviendrait de compléter. L'identification des proies est parfois également compliquée par un niveau plus ou moins avancé de digestion qui de surcroît pourrait être différent selon les taxons (crustacés et mollusques vs poissons par exemple). Les taxons les plus résistants peuvent éventuellement être détectés plus longtemps que les poissons. Nous avons cependant systématiquement recherché des pièces osseuses dures de type otolithe, mâchoires ou ossements divers afin de nous approcher au plus près de l'identification à l'espèce. Enfin, il ne nous a pas été possible de maîtriser l'échantillonnage des silures pour l'analyse des contenus stomacaux car dépendants des captures professionnelles notamment sur la Loire. Par ailleurs, beaucoup des individus capturés pour les suivis en télémétrie avaient l'estomac vide. Il manque donc des échantillons sur certaines rivières à certaines saisons, échantillons qui auraient pu contribuer à améliorer la comparaison spatio-temporelle des régimes alimentaires.

Ces résultats ne sont qu'en partie corroborés par les analyses des traceurs biochimiques (isotopes stables) qui rappelons-le, sont plus intégrateurs que les contenus stomacaux. Fait intéressant tout d'abord, il y a un fort contraste entre les signatures des individus < 1,2 m de ceux > 1,2 m. L'ensemble des individus <1,2 m ne s'alimente que sur des proies dulcicoles, la taille conséquente des amphihalins adulte leur étant probablement moins accessible. Ces résultats corroborent ceux de Belhamiti & Boisneau (2015) réalisés en Loire 10 ans auparavant et qui avaient permis de mettre en évidence la contribution de proies amphihalines dans le régime alimentaire des silures. L'observation des signatures individuelles suggérait déjà une différenciation du régime alimentaire des individus à partir de 125 cm sur des proies d'eau douce ou amphihalines.

S'agissant des adultes, en considérant l'ensemble des individus, la contribution des amphihalins semble globalement importante avec une probabilité estimée à environ 50 %. Si l'on s'en réfère aux contenus stomacaux, la lamproie marine est particulièrement ciblée au printemps (fin avril) mais d'autres migrateurs comme le saumon ou l'aloise pourraient être consommés. Ces deux derniers n'ont cependant jamais été identifiés dans les estomacs contrairement à l'étude de Belhamiti & Boisneau (2015). Cela est aussi à mettre en lien avec des flux migratoires en forte baisse pour ces deux espèces en Loire (données Logrami). Au niveau individuel, il s'avère que cette proportion en amphihalins est extrêmement variable estimée entre 0 et près de 95 %. Les très fortes contributions évoquent une spécialisation de certains individus sur ces proies au printemps. Nous relevons par exemple cinq individus sur 30 dont la contribution des amphihalins est estimée à plus de 75 % et 12 avec une contribution estimée entre 50 et 74 %.

Les résultats sont très similaires en automne (fin septembre) évoquant là aussi la contribution de proies à signatures enrichies en carbone pour une majorité d'entre eux. Ces résultats posent question car les amphihalins sont absents à cette saison, ce qui est confirmé par les quelques contenus stomacaux analysés à cette saison. Les silures semblent donc consommer des proies

que nous n'avons pas détecté à cette saison ce qui mériterait des investigations supplémentaires. L'analyse des différents tissus n'a pas permis de résoudre cette question car nous ne trouvons pas de différence de signature en carbone entre le sang, les muscles ou encore les nageoires. Si, comme l'étude de Buchheister et Latour (2010) semble le démontrer chez un poisson plat, (écart significatif de turnover entre le sang (22 à 44 jours) et les muscles (49 à 107 jours)), alors l'hypothèse serait que les silures n'ont pas changé de source de carbone dans leur alimentation entre l'été et l'automne. La persistance des signatures marines pendant plusieurs semaines est envisageable mais le changement d'alimentation devrait être visible à travers une baisse significative des ratios isotopiques du carbone au bout de deux à trois semaines quel que soit le tissu analysé.

Ces résultats sont concordants avec la littérature disponible sur le sujet. Le silure est décrit comme omnivore et opportuniste dans une review de Copp et al. (2009), s'adaptant au spectre de proies disponibles (Stolyarov 1985). Son régime alimentaire reflèterait l'ensemble des proies de taille adéquate et dans les habitats accessibles, s'adaptant en cas de changement dans les peuplements (Mukhamediyeva & Sal'nikov 1980). L'espèce est capable de consommer aussi bien des crustacés que des poissons (notamment des Cyprinidae) (Carol et al. 2009, Djait et al. 2019, Ferreira et al. 2019) et ce, avec des variations saisonnières parfois marquées en lien à la fois avec la température et la disponibilité en proies (Omarov & Popova 1985). Ces études portent sur des populations natives mais semblent également valables pour des habitats où l'espèce est arrivée récemment (Vagnon et al. 2022). La consommation d'espèces amphihalines semble décrite plus récemment (e. g. saumon atlantique, alose, lamproie marine; Boisneau et Belhamiti 2018 ; Boulêtreau et al. 2018 ; Guillerault et al. 2018 ; Boulêtreau et al. 2020 ; Boulêtreau et al. 2021) ainsi que la consommation d'oiseaux d'eau et de petits mammifères (Carol et al. 2009 ; Cucherousset et al. 2012 ; Haubrock et al. 2020). Les impacts du silure dans ces aires d'introduction sont relativement peu documentés mais le fait est que les silures adultes peuvent être jusqu'à deux fois plus gros que les prédateurs natifs (Cucherousset et al. 2017). Ils ont donc accès à des proies ayant normalement atteint leur taille refuge (Wysujack et Mehner 2005), elles sont donc potentiellement plus naïves face à un nouveau prédateur. La plus étonnante capacité de l'espèce à s'adapter à de nouvelles ressources est peut-être illustrée par l'étude de Cucherousset et al. (2017) qui démontre la spécialisation de certains individus sur des pigeons venant s'abreuver en rive.

#### 4.2. Condition physiologique des silures

D'après nos résultats sur l'analyse des taux d'ARN/ADN, les silures adultes ne présentent pas un métabolisme différent selon leur poids ou taille. Cela signifie qu'un silure adulte plus lourd ou plus grand n'aura pas un métabolisme supérieur à un silure moins lourd ou plus petit. Ce résultat n'est pas surprenant car la croissance des poissons une fois la maturité sexuelle atteinte est, même si elle se poursuit, relativement faible en comparaison avec la croissance des juvéniles (voir la review de Copp et al. (2009)).

Le métabolisme des silures adultes est similaire entre les sites de capture (Vienne ou Creuse). La Vienne et la Creuse sont donc des milieux sensiblement similaires pour les silures, que ce soit en termes de proies, contaminants, stress etc. Cependant, on observe une augmentation du métabolisme des silures en fin d'été, par rapport à l'hiver ou au début du printemps. En fin d'été, les silures adultes sortent de leur période de reproduction ; période où la croissance est ralentie, voire nulle car l'énergie et les réserves sont allouées à la production de gamètes, fécondation et ponte. L'énergie étant allouée à la reproduction au printemps et début été, cela se traduit par un taux d'ARN/ADN plus faible dans le muscle. A l'inverse, une fois la reproduction terminée, en fin d'été, l'énergie est orientée préférentiellement dans la croissance, se traduisant ainsi par un métabolisme supérieur dans le muscle. En hiver, les températures froides et l'absence de proies potentielles suggèrent que la croissance des silures adultes est ralentie, et cela se traduit par un taux d'ARN/ADN plus faible dans le muscle à cette période.

L'indice de Fulton, qui est très utilisé chez les poissons, intègre à la fois le poids et la taille (Nash et al. 2006). On l'assimile généralement à un indice de condition, avec une meilleure condition à mesure que le Fulton augmente (Nash et al. 2006). En réalité, il mesure plutôt les réserves ou l'embonpoint de l'organisme, car plus le poids augmente pour une taille donnée, plus l'indice de Fulton augmente. Les silures adultes ne présentent pas un embonpoint différent selon les sites de capture. Cela signifie qu'ils ont accès aux mêmes ressources alimentaires sur ces deux sites (type et nombre de proies suffisants). En revanche, l'indice de Fulton des silures varie avec les saisons, avec un indice supérieur en début de printemps qu'en fin d'été ou hiver. En début de printemps, les silures adultes allouent leur énergie à la production de gamètes et œufs, ce qui augmente sûrement leur poids. Cela pourrait expliquer l'augmentation de l'indice de Fulton en début de printemps. Les silures adultes ne seraient ainsi pas forcément en meilleure condition en début de printemps par rapport à la fin d'été ou à l'hiver (période d'activité et d'apports alimentaires réduits), mais plutôt en période de préparation de la reproduction. L'indice de Fulton n'est d'ailleurs pas corrélé avec le taux d'ARN/ADN, ce qui signifie que ces deux indices ne traduisent pas le même phénomène physiologique.

Le taux d'ARN/ADN est un indice complémentaire à l'indice de Fulton car il apporte des indications directement sur la croissance des organismes et n'est pas biaisé par la période de reproduction comme peut l'être l'indice de Fulton.

## 5. CONCLUSION

De cette partie portant sur le régime alimentaire et la condition physiologique des silures de Loire amont, Vienne et Creuse, il ressort que l'espèce semble consommer un large spectre de proies selon la taille des individus (juvéniles vs adultes), indépendamment du site de prélèvement des individus. Une partie des individus > 1,2 m semble profiter de l'arrivée des lamproies marines au printemps, observations confirmées à la fois sur la base des contenus stomacaux et de la signature isotopique des individus. La condition physiologique des silures, si elle ne varie pas avec la taille, est dépendante de la saison en lien potentiel avec le cycle de reproduction et l'éventuel bénéfice des apports de sources marines du printemps.

## 6. Bibliographie

- Belhamiti N., Boisneau C. 2015. SILURUS: Etude du silure à l'échelle de la Loire en région Pays de la Loire. AADPPMFEDLA, Université de Tours, 120 p.
- Berg J., 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes with a reference to preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens*. Marine Biology 50: 263-273.
- Boisneau C., Belhamiti N. 2018. Prédation des poissons migrateurs par le silure en Loire.
- Boulêtreau S., Gaillagot A., Carry L., Tetard S., De Oliveira E., Santoul F. 2018. Adult Atlantic salmon have a new freshwater predator. PLoS One 13(4): e0196046.
- Boulêtreau S., Carry L., Meyer E., Filloux D., Menchi O., Mataix V., Santoul F. 2020. High predation of native sea lamprey during spawning migration. Scientific Reports 10(1): 6122.
- Boulêtreau S., Fauvel T., Laventure M., Delacour R., Bouyssonnié W., Azémar F., Santoul F. 2021. "The giants' feast": Predation of the large introduced European catfish on spawning migrating allis shads. Aquatic Ecology 55: 75–83.
- Boulêtreau S., Santoul F. 2016. The end of the mythical giant catfish. Ecosphere 7(11): e01606.
- Buchheister A., Latour R.J. 2010. Turnover and fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of a migratory coastal predator, summer flounder (*Paralichthys dentatus*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 67: 445-461.
- Buckley L., Caldarone E., Ong T.-L. 1999. RNA-DNA ratio and other nucleic acid-based indicators for growth and condition of marine fishes. Hydrobiologia 401: 265-277.
- Bunn S.E., Loneragan N.R., Kempster M.A. 1995. Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: implications for food-web studies using multiple stable isotopes. Limnology and Oceanography 40: 622-625.
- Carol J., Benejam L., Benito J., García-Berthou E. 2009. Growth and diet of European catfish (*Silurus glanis*) in early and late invasion stages. Fundamental Applied Limnology 174: 317-328.
- Caut S., Angulo E., Courchamp F. 2009. Variation in discrimination factors ( $\Delta^{15}\text{N}$  and  $\Delta^{13}\text{C}$ ): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. Journal of Applied Ecology 46: 443-453.
- Chícharo L.M.Z., Chícharo M.A., Alves F., Amaral A., Pereira A., Regala J. 2001. Diel variation of the RNA:DNA ratios in *Crassostrea angulata* (Lamarck) and *Ruditapes decussatus* (Linnaeus 1758) (Mollusca, Bivalvia). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 259: 121-129.
- Chícharo M.A., Chícharo L. 2008. RNA:DNA Ratio and Other Nucleic Acid Derived Indices in Marine Ecology. International Journal Molecular Sciences 9: 1453-1471.

- Clemmensen C. 1994. The effect of food availability, age or size on the RNA/DNA ratio of individually measured herring larvae: laboratory calibration. *Marine Biology* 178: 377-382.
- Copp G.H., Britton R., Cucherousset J., García-Berthou E., Kirk R., Peeler E., Stakènas S. 2009. Voracious invader or benign feline? A review of the environmental biology of European catfish *Silurus glanis* in its native and introduced ranges. *Fish and Fisheries* 10: 252-282.
- Cucherousset J., Bouletreau S., Azemar F., Compin A., Guillaume M., Santoul F. 2012. "Freshwater killer whales": beaching behavior of an alien fish to hunt land birds. *PLoS One* 7: e50840.
- Cucherousset J., Horky P., Slavík O., Ovidio M., Arlinghaus R., Boulêtreau S., Britton R., García-Berthou E., Santoul F. 2017. Ecology, behaviour and management of the European catfish. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 28(1): 177-190.
- DeNiro M.J., Epstein S. 1978. Influence of diet on the distribution of carbone isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 42: 495-506.
- DeNiro M.J., Epstein S. 1981. Influence of diet on the distribution of nitrogen isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 45: 341-351.
- Djait H., Bahri-Sfar L., Laouar H., Missaoui N., Ben Hassine O.K. 2019. Dietary comparison of pike-perch, *Sander lucioperca* (Linnaeus, 1758) and catfish, *Silurus glanis* Linnaeus, 1758 in Sidi Salem dam reservoir (Tunisia). *International Journal of Ichthyology* 13: 61-69.
- Ferreira M., Gago J., Ribeiro F. 2019. Diet of European Catfish in a Newly Invaded Region. *Fishes* 4: 58.
- Ferron A., Leggett W.C. 1994. An appraisal of condition measures for marine fish larvae. *Advances in Marine Biology* 30: 217-303.
- Foley C.J., Bradley D.L., Höök T.O. 2016. A review and assessment of the potential use of RNA:DNA ratios to assess the condition of entrained fish larvae. *Ecological Indicators* 60: 346-357.
- Gookhova E., Kyle M. 2002. Analysis of nucleic acids in *Daphnia*: development of methods and ontogenetic variations in RNA-DNA content. *Journal of Plankton Research* 24: 511-522.
- Guillerault N., Boulêtreau S., Santoul F. 2018. Predation of European catfish on anadromous fish species in an anthropised area. *Marine and Freshwater Research* 70(5): 682-686.
- Gwak W.-S., Tanaka Y., Tominaga O., Tsusaki T., Tanaka M. 2003. Field evaluation by RNA/DNA ratios on post-release nutritional status of released and wild Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* juveniles. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 293: 107-124.
- Herzka S.Z. 2005. Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotope ratio analysis. *Estuarine and Coastal Shelf Science* 64: 58-69.
- Haubrock P.J., Azzini M., Balzani P., Inghilesi A., Tricarico E. 2020. When alien catfish meet. Resource overlap between the North American *Ictalurus punctatus* and immature European

- Silurus glanis* in the Arno River (Italy). Ecology of Freshwater Fish 29: 4-17.
- Hobson K.A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. Oecologia 120: 314-326.
- Holm-Hansen O., Sutcliffe W.H.Jr., Sharp J. 1968. Measurement of the deoxyribonucleic acid in the ocean and its ecological significance. Limnology and Oceanography 13: 507-514.
- Kim J.-H., Kim S.-J., Min G.-S., Han K.-N. 2008. Nutritional condition determined using RNA/DNA ratios of the river pufferfish *Takifuga obscurus* under different salinities. Marine Ecology Progress Series 372: 243-252.
- Kostecki C., Le Loc'h F., Roussel J.-M., Desroy N., Huteau D., Riera P., Le Bris H., Le Pape O. 2010. Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. Journal of Sea Research 64: 54-60.
- Kostecki C., Roussel J.-M., Desroy N., Roussel G., Lanshere J., Le Bris H., Le Pape O. 2012. Trophic ecology of juvenile flatfish in a coastal nursery ground: contributions of intertidal primary production and freshwater particulate organic matter. Marine Ecology Progress Series 449: 221-232.
- Lloret J., Planes S. 2003. Condition, feeding and reproductive potential of white seabream *Diplodus sargus* as indicators of habitat quality and the effect of reserve protection in the northwestern Mediterranean. Marine Ecology Progress Series 248: 197-208.
- Mukhamediyeva F.D., Sal'nikov V.B. 1980. On the morphology and ecology of *Silurus glanis* Linne. in the Khauz Khan Reservoir. Izvestiya Akademii Nauk Turk-menskoi SSR, Seriya Biologia: 34-39.
- Nash R.D.M., Valencia A.H., Jeffen A.J. 2006. The Origin of Fulton's Condition Factor— Setting the Record Straight. Fisheries 31: 236-238.
- Omarov O.P., Popova O.A. 1985. Feeding behavior of pike, *Esox lucius*, and catfish, *Silurus glanis*, in the Arakum Reservoirs of Dagestan. Journal of Ichthyology 25: 25-36.
- Peterson B.J., Fry B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 18: 293-320.
- Phillips D.L., Gregg J.W. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. Oecologia 136(2): 261-269
- Post D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods and assumptions. Ecology 83: 703-718.
- Rau G.H., Mearns A.J., Young D.R., Olson R.J., Schafer H.A., Kaplan I.R. 1983. Animal  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  correlates with trophic level in pelagic food webs. Ecology 64: 1314-1318.
- Reis-Santos P., Tanner S.E., França S., Vasconcelos R.P., Gillanders B.M., Cabral H.N. 2015. Connectivity within estuaries: an otolith chemistry and muscle stable isotope approach. Ocean & Coastal Management 118 : 51-59.

- Rosecchi E., Nouaze Y. 1987. Comparaison de cinq indices utilisés dans l'analyse des contenus stomacaux. *Revue des Travaux de l'Institut des Pêches Maritimes* 49: 111-123.
- Stolyarov I.A. 1985. Dietary features of catfish, *Silurus glanis*, and pike-perch, *Stizostedion lucioperca* in Kizlyarsk Bay, northern Caspian Sea. *Journal of Ichthyology* 25: 140-145.
- Vagnon C., Bazin S., Cattaneo F., Goulon C., Guillard J., Frossard V. 2022. The opportunistic trophic behaviour of the European catfish (*Silurus glanis*) in a recently colonised large peri-alpine lake. *Ecology of freshwater fish* 31(4): 650-661.
- Wysujack K., Mehner T. 2005. Can feeding of European catfish prevent cyprinids from reaching a size refuge? *Ecology of Freshwater Fish* 14: 87-95.