

Université du Québec
Institut national de la recherche scientifique
Centre Eau, Terre et Environnement

**Utilisation des transpondeurs passifs dans l'étude du comportement spatial et
de la dynamique énergétique des saumons atlantique juvéniles (*Salmo salar*) le
long de tronçons sédimentaires**

Par

Patricia Johnston

Thèse présentée

pour l'obtention

du grade de Philosophiae Doctor (Ph.D.)

en sciences de l'eau

Jury d'évaluation

Examineurs externes

Dr. Steven J. Cooke
Université de Carleton

Dr. Pascal Sirois
Université du Québec à Chicoutimi

Examineur interne

Dr. Patrice Couture
INRS-Eau, Terre et Environnement

Directeur de recherche

Dr. Normand E. Bergeron
INRS-Eau, Terre et Environnement

Codirecteur de recherche

Dr. Julian J. Dodson
Université Laval

*Lorsque vous arrivez au bout de votre corde,
faites un nœud et accrochez-vous.*

Franklin D. Roosevelt

Remerciements

Pour réaliser tout grand projet, il faut : une idée, du temps, des gens et partenaires qui croient au projet...et qui le financent. Donc je remercie d'abord ceux qui ont rendu ce projet possible financièrement : les Réseaux de centres d'excellence du Canada (RCE) et le réseau GÉOIDE, le Fonds Québécois de Recherche sur la Nature et les Technologies (FQRNT), ainsi que le Centre Interuniversitaire de Recherche sur le Saumon Atlantique (CIRSA). Merci également l'Association de la rivière Sainte-Marguerite (ARSM) et la Société de gestion des rivières de Gaspé qui nous ont permis d'effectuer des activités de recherche parfois peu communes sur leur territoire.

J'aimerais ensuite dédier cette thèse à ceux qui sont derrière tout ce que j'ai pu entreprendre : mes parents. À ma mère, qui nous a quittés en mai 2006, juste avant ma 3^e saison de terrain. Tu me manques tous les jours. Avant de partir, tu m'as enseigné la plus grande leçon de vie qui soit : j'ai vu de mes yeux le courage, le vrai. Réaliser une thèse semble bien futile en comparaison de ce combat que tu as mené et de l'intensité de l'amour de la vie qui t'habitait. C'est toi qui m'as donné le courage de continuer malgré les difficultés. Tu étais si fière de voir ta fille réaliser un doctorat, saches que je suis encore plus fière d'avoir eu une mère comme toi. Papa, merci pour tous ces petits téléphones au bureau, toujours courts mais qui me font sentir que tu es là et que je suis importante. Je suis contente d'avoir hérité de ton caractère entêté, il m'a bien servi et me servira toujours !

Je ne saurais passer sous silence l'énorme contribution de mon directeur de recherche, Normand Bergeron. Il y a maintenant 10 ans, alors que j'étais encore au baccalauréat, tu m'as engagé pour l'été et envoyé dans les confins du Saguenay pour échantillonner des tonnes de roches dans une rivière à saumons. Je n'oublierai jamais que c'est à ce moment que je suis tombée en amour avec la Sainte-Marguerite et ses saumons. J'ai pu me découvrir moi-même en cours de route. Je n'ai jamais regretté mon choix de poursuivre au doctorat sous ta supervision. Merci pour toutes les bonnes idées, ta passion pour la recherche et tes suggestions sans oublier les discussions plus personnelles dans les périodes tumultueuses de la vie.

Merci également à mon codirecteur Julian Dodson. Tu as su me garder dans la voie des biologistes, moi qui me crois parfois plus géomorphologue que biologiste. Tu m'as permis de garder l'équilibre et de ne pas oublier qu'il ne faut pas se laisser convaincre par les conclusions faciles. C'est toujours plus complexe que ce qu'on croit, surtout quand il s'agit de comprendre les voies obscures de la sélection naturelle !

Un merci tout spécial à Jean-Nicolas Bujold. Sans toi, toutes ces saisons de terrain auraient été tellement différentes ! Tu as su apporter une contribution qui dépasse de beaucoup ce que j'aurais pu oser demander. Merci pour le courage, le support et la bonne humeur dont tu as teinté chacune de ces belles et parfois moins belles journées. Les embûches sont tellement plus faciles à affronter quand on le fait avec une personne à qui on peut faire entièrement confiance et avec qui on peut se comprendre sans parler.

Plusieurs autres personnes ont mis de l'huile de coude (et de l'huile à mouche) dans mon projet. Les voici dans un ordre pas du tout logique ni prémédité : Jeff Bisaillon (M. Leica waterproof), Giselle Wagner, Vincent Bélanger, Audrey Mainguy, Rémi Leduc (ti-gars), Annick Picard, Gabriel Tremblay, Elsa Goerig, Julie Smith (un petit café ?), Charles Beaudette, Pierre Clévenot (c'est dur ce matin), Véronique Tremblay et Élisabeth Simard (un petit uppercut les filles ?), France Godin, Patrice Carbonneau, Audrey Moffett. Merci aussi à tous les cirsiéens rencontrés au long du parcours, que de belles soirées à la station en votre compagnie, celle des étoiles, les feux de camps...et les Lays au ketchup (hein Sandra ?). Un immense merci à André Boivin pour tout...tu es l'âme du CIRSA, mentor de tarot, support moral et logistique...on n'est jamais mal pris avec toi et on a du fun en plus !

Merci à ceux qui sont à l'origine des technologies que j'ai utilisées et qui ont répondu à de nombreux appels de détresse de ma part : Francis Bérubé et Marc-André Pouliot. Sans vous, je serais encore dans l'eau en train de me demander où vont les poissons !

J'aimerais aussi mentionner les personnes ayant agi à titre de support moral : Mylène (ma complice de plans de n...), les Stéphanie (Cuven et Roy), Mathieu (cher coloc et supporter de fin de course), François (pour les conversations de coin de bar à la Barberie), Claudine (toujours

fidèle au poste), Steve (grand frère bientôt docteur), Barbara (mi prima), Valérie (la malade du département) et Mathieu (réveille pis bois !), et tous mes amis(es) que je ne vois pas assez souvent mais qui m'ont encouragés comme ils ont pu dans cette aventure. Une mention spéciale à Daniel, le saumonier-coureur des bois et homme de mes rêves devenus réalité. Merci d'être là et de me permettre d'être moi : une scientifique, uneoureuse et une maman comblée. Je termine en remerciant tous ceux qui m'ont mis des bâtons dans les roues, ce qui ne nous tue pas nous rends plus fort et vous m'avez bien aidée pour ça.

Résumé

Les processus écologiques qui gouvernent la dynamique des populations animales sont influencés de façon importante par les patrons spatiaux de la répartition des ressources dans le paysage. En effet, la localisation de ces dernières sur un territoire, leur position relative (ex. refuges à proximité d'une source de nourriture), ainsi que leur variabilité à différentes échelles de temps et d'espace déterminent les déplacements que les organismes doivent effectuer afin d'atteindre les ressources essentielles à la réalisation de leur cycle vital. La réponse de ces derniers face aux différentes échelles d'hétérogénéité intrinsèques à leur milieu est une question pourtant rarement explicitement abordée en écologie, possiblement dû à la difficulté de caractériser à la fois la dynamique de l'habitat et la dynamique des organismes vivants. La meilleure façon d'évaluer à quelle échelle un organisme répond à son environnement est sûrement l'étude du comportement spatial de celui-ci à travers la mosaïque des habitats disponibles dans son milieu.

L'objectif général de cette thèse consiste à déterminer l'influence des patrons spatiaux des habitats sur le comportement spatial et la dynamique énergétique des saumons atlantique (*Salmo salar*) juvéniles. Le saumon atlantique constitue un bon modèle écologique car il utilise une variété d'habitats localisés à des distances variables au cours de son cycle de vie. Par conséquent, plusieurs échelles spatio-temporelles ont été considérées dans la réalisation des trois objectifs spécifiques de la thèse. Ces derniers sont 1) d'étudier l'effet des caractéristiques de l'habitat sur le comportement spatial des saumons juvéniles, 2) de caractériser leur dynamique énergétique en lien avec la structure de l'habitat et 3) de développer et d'améliorer les méthodes de suivi des déplacements de poissons en milieu naturel.

L'effet des caractéristiques de l'habitat sur le comportement spatial des saumons juvéniles a été étudié le long de tronçons sédimentaires, où on retrouve des séquences d'habitats créés par l'affinement longitudinal du substrat. Cette unité géomorphologique d'échelle spatiale intermédiaire est considérée comme particulièrement importante puisque la qualité et la quantité d'habitat pour les saumons atlantique et autres organismes lotiques sont liées en grande partie à la granulométrie. Les déplacements journaliers entre les microhabitats de jour et de nuit des saumons juvéniles ont été évalués à l'aide d'individus marqués avec des transpondeurs passifs et

suivis avec un système d'antenne portable. Il a été observé que les distances journalières de déplacements ainsi que leur étendue augmentaient de l'amont vers l'aval des tronçons sédimentaires, soit des habitats composés de blocs jusqu'aux habitats plus homogènes composés de graviers. Malgré cela, l'écart entre les valeurs jour/nuit des caractéristiques d'habitats (substrat, vitesses, profondeur) n'a pas varié. Ainsi, comparativement aux sites amont, des plus longues distances de déplacements sont requises en aval des tronçons sédimentaires pour atteindre les différents microhabitats associés à l'alimentation et aux refuges. Ces résultats mettent non seulement en valeur les liens existants entre la composition de l'habitat et les déplacements journaliers mais aussi l'ensemble de la dynamique des déplacements dans la succession longitudinale des habitats des tronçons sédimentaires.

Le deuxième objectif de la thèse consistait à caractériser la dynamique énergétique des saumons juvéniles le long des tronçons sédimentaires. La composition corporelle des poissons en termes de lipides et de protéines est liée directement au métabolisme, à leur activité (*i.e.* leurs déplacements), à leur stratégie de vie et aux variations de leur environnement. La composition corporelle des saumons juvéniles a été documentée le long des mêmes tronçons sédimentaires que ceux étudiés lors de la réalisation de l'objectif précédent. Les résultats n'ont pas permis de vérifier l'hypothèse à l'effet que les poissons vivant en amont, dans les habitats hétérogènes, ont un contenu énergétique plus élevé que les individus des sites plus en aval. En contrepartie, il a été observé que les variations des différentes composantes corporelles augmentaient vers l'aval, ce qui semble indiquer une variété croissante de stratégies. De plus, il est intéressant de constater que ces résultats concordent avec ce qui a été observé au niveau des déplacements journaliers des saumons juvéniles, étudiés dans le premier objectif de la thèse.

Le dernier objectif consistait à développer et à améliorer les méthodes de suivi des déplacements de poissons en milieu naturel. En effet, le suivi des déplacements de poissons de petite taille en rivière constitue un défi car peu de méthodes sont utilisables. La technologie des transpondeurs passifs offre depuis peu l'opportunité d'étudier ces derniers mais la résolution temporelle des systèmes disponibles est encore limitative. Nous avons par conséquent développé un nouveau système d'antennes fixes multiples afin d'augmenter la résolution temporelle des suivis de l'utilisation de l'habitat par les poissons. Ce nouveau système a été comparé à la méthode

existante de suivi qui consiste en l'utilisation d'une antenne portable. Il a été démontré que l'efficacité des deux types de systèmes dépend de l'intervalle de temps sur lequel les données sont analysées et du comportement spatial des poissons. Le système d'antennes fixes multiples offre une grande résolution temporelle mais une moins grande résolution spatiale comparativement au système d'antenne portable. Il apparaît que l'utilisation conjointe des deux systèmes offre un potentiel important dans l'acquisition de connaissances plus poussées de l'utilisation des habitats de rivière par les poissons.

Table des matières

Remerciements.....	v
Résumé.....	ix
Table des matières	xiii
Liste des figures	xix
Liste des tableaux	xxiii
 Chapitre 1 : Introduction.....	 1
1.1 Structure des habitats de rivière et saumon atlantique	1
1.2 Un manque d'outils pour le suivi des poissons en milieu naturel	2
1.3 Objectifs de recherche	3
1.4 Subdivision de la thèse	4
 Chapitre 2 : Revue de littérature	 7
2.1 Patrons spatio-temporels des habitats de rivière et écologie du saumon atlantique	7
2.1.1 Processus écologiques et patrons spatiaux du paysage	7
2.1.2 Fonctions écologiques des déplacements chez les poissons	9
2.1.3 Structure des habitats de rivière.....	12
2.1.4 Qualité des habitats et implications sur les déplacements, la croissance et l'allocation énergétique chez les poissons.....	18
2.1.5 Les déplacements et l'exploitation des habitats de rivière par le saumon atlantique	19
2.1.5.1 Cycle de vie et phases de déplacements.....	20
2.1.5.2 Habitat estival.....	22
2.1.5.3 Habitat hivernal.....	23
2.1.5.4 Distribution spatiale des microhabitats.....	24
2.2 Revue des outils de suivis des déplacements des poissons en milieu naturel.....	25
2.2.1 Approche de capture-marquage-recapture	29
2.2.2 Marques naturelles internes ou externes.....	29
2.2.2.1 Caractéristiques morphologiques	29
2.2.2.2 Marqueurs génétiques.....	30
2.2.2.3 Éléments traces et isotopes	31
2.2.2.4 Parasites	31

2.2.3 Marques synthétiques non-électroniques	32
2.2.3.1 <i>Marques externes</i>	32
2.2.3.2 <i>Marques internes</i>	33
2.2.4 Marques électroniques.....	37
2.2.4.1 <i>Émetteurs à batteries</i>	37
2.2.4.2 <i>Senseurs</i>	40
2.2.4.3 <i>Transpondeurs passifs</i>	40
 Chapitre 3 : Résumé des travaux de recherche	 45
 3.1 Variations des déplacements journaliers et de l'allocation énergétique des saumons atlantique juvéniles le long de tronçons sédimentaires	 45
3.1.1 <i>Présentation des sites d'étude.....</i>	45
3.1.2 <i>Variations des déplacements journaliers des saumons atlantique juvéniles le long de tronçons sédimentaires</i>	49
3.1.2.1 <i>Matériel et méthodes</i>	49
3.1.2.2 <i>Résultats</i>	50
3.1.2.3 <i>Conclusions</i>	52
3.1.3 <i>Composition proximale corporelle des saumons atlantique juvéniles le long de tronçons sédimentaires</i>	53
3.1.3.1 <i>Matériel et méthodes</i>	53
3.1.3.2 <i>Résultats</i>	54
3.1.3.3 <i>Conclusions</i>	54
3.2 <i>Développement et utilisation d'un système à transpondeurs passifs à antennes multiples pour le suivi en continu de poissons dans des cours d'eau naturels.....</i>	56
3.2.1 <i>Développement et description du système.....</i>	56
3.2.1.1 <i>Comparaison du nouveau système avec une antenne portable</i>	57
3.2.1.2 <i>Avantages et potentiel d'utilisation du système fixe à antennes multiples</i>	59
 Chapitre 4 : Intermediate spatial scales influence the daily movements of a stream-dwelling fish: sedimentary links and juvenile Atlantic salmon (<i>Salmo salar</i>).....	 61
 Abstract.....	 63
Introduction	65
Materials and Methods	67
Study area.....	67

Fish tagging.....	68
Fish tracking.....	69
Habitat characterization.....	70
Data analysis	70
Results	71
Movement distances along sedimentary links.....	71
Movement distances and habitat selection	72
Movement distances and water temperature	73
Discussion.....	74
Acknowledgments.....	77
References	78

Chapitre 5 : Variation of juvenile Atlantic salmon (<i>Salmo salar</i>) body composition along sedimentary links.....	93
--	-----------

Abstract.....	95
Introduction	97
Study area and sampling sites	99
Material and methods	100
Results	101
Dartmouth River.....	102
Sainte-Marguerite River.....	103
Comparison between DMR and SMR.....	104
Relationship between body constituents	104
Discussion.....	105
Trends in the variations along sedimentary links	105
Dartmouth River.....	107
Sainte-Marguerite River.....	109
Conclusion.....	109
Acknowledgments.....	110
References	111

Chapitre 6 : Development of a flatbed passive integrated transponder antenna grid for continuous monitoring of fish in natural streams 125

Abstract.....	127
Development of a flatbed passive integrated transponder antenna grid for continuous monitoring of fish in natural streams	129
Acknowledgements.....	137
References	138

Chapitre 7 : Comparison between stationary antenna grid and portable antenna PIT systems for studying fish habitat use..... 147

Abstract.....	149
Introduction	151
Flatbed antenna grid description.....	152
Portable antenna description and surveys	152
Comparison between the flatbed antenna grid and the portable antenna datasets	153
Number of detections and individuals.....	153
Spatial positioning of fish	154
Day/night movements	155
Conclusions	157
Acknowledgements.....	158
References	159

Chapitre 8 : Conclusion générale 171

8.1 Variabilité du comportement spatial et de l'allocation énergétique.....	172
8.2 Distribution et déplacements longitudinaux à l'échelle du cours d'eau	173
8.3 Liens entre les déplacements et la composition de l'habitat.....	174
8.4 Composition corporelle le long des tronçons sédimentaires.....	175
8.5 Outils de suivi du comportement spatial des poissons	176
8.6 Recommandations et travaux futurs	178

Références bibliographiques des chapitres 1, 2, 3 et 8 183

Liste des figures

Figure 2.1	Représentation schématique des variations des propriétés du chenal dans un bassin de drainage.....	14
Figure 2.2	Affinement ponctuel de la granulométrie le long d'une section de la rivière Pine (Colombie-Britannique), montrant des changements dans la texture du substrat du lit là où il y a des apports latéraux de sédiments et montrant les tronçons sédimentaires qui structurent l'affinement des particules vers l'aval.....	15
Figure 2.3	Organigramme de la classification des techniques pour l'étude du comportement spatial des poissons d'eau douce et saumâtre.....	27
Figure 2.4	Schéma de (a) différentes marques externes et leur emplacement sur le poisson et (b) marques internes et leur emplacement sur le poisson	35
Figure 2.5	Principaux types d'antennes à transpondeurs passifs : (a) antenne portable typique et (b) antenne fixe transversale.	43
Figure 3.1	Photos aériennes des sites le long des tronçons sédimentaires de la rivière Dartmouth (a) DMR1, (b) DMR3, (c) DMR5, et de la rivière Sainte-Marguerite (d) SMR1, (e) SMR2, (f) SMR3.	48
Figure 4. 1	Daily movement distances exceeding 1 m along sedimentary links for pooled data of the summer and autumn surveys.....	89
Figure 4. 2	Habitat variables along sedimentary links for pooled data of the summer and autumn surveys. Day/night differences in a) substrate, d) velocity and g) depth values. Maximum values of b) substrate, e) velocity and h) depth. Minimum values of c) substrate, f) velocity and i) depth.	91

Figure 5. 1	Aerial photos of the study sites along the sedimentary links of the Dartmouth River (a) DMR1, (b) DMR3, (c) DMR5, and of the Sainte-Marguerite River (d) SMR1, (e) SMR2, (f) SMR3.....	121
Figure 5. 2	Mean body constituent's values for all sampling sites according to their relative location along sedimentary links for fish of the DMR (a) specific water content, (b) specific lipid content and (c) energy density.....	122
Figure 5. 3	Mean body constituent's values for all sampling sites according to their relative location along sedimentary links for fish of the SMR (a) specific water content, (b) specific lipid content and (c) energy density.....	123
Figure 6.1	(a) Schematic diagram of the electronic system. (b) Map of the study site with the location of the antennas with round, rectangular and rod antennas.....	142
Figure 6.2	Spatio-temporal dynamic of habitat use of a selected juvenile <i>Salmo salar</i> , with (a) successive night-time positions. (b) Night-time positions over the whole study period with associated mean position inferred from the spatial co-ordinates of the positions.....	143
Figure 6.3	Daily temporal dynamic of movements. (a) Activity levels expressed as the number of movements for a selected fish per hour for 2 days. (b) Activity levels expressed as the proportion of movements per hour of the day for all detected salmon over the whole study period. (c) Total number of movements per day for a selected fish over the whole study period.....	145
Figure 7.1	Map of the study site showing its structure: a riffle-pool sequence, a gravel bar and a secondary channel. Also showing is the distribution of fish positions recorded with (a) the antenna grid system and (b) the portable antenna system.	

Photographs of (c) the antennas of the flatbed before burying in the substrate and (d) the portable antenna.....	165
--	-----

Figure 7.2	Number of individuals detected with the antenna grid over eight 24-hour periods compared with (a) total number detected with the portable antenna, number detected at night and number detected during the day and (b) total number detected with the portable antenna when restricted to the grid area, number detected at night and number detected during the day.....	166
------------	---	-----

Figure 7.3	Maximum extent of fish positions: (a) measured with the antenna grid compared with the portable antenna, (b) measured with the antenna grid compared with the total extent of both datasets (pooled data) and (c) measured with the portable antenna compared with the total extent of both datasets.....	167
------------	---	-----

Figure 7.4	Distance between central positions (m) of fish calculated with the portable antenna and the antenna grid relative to the number of detections for (a) the portable antenna surveys and (b) the antenna grid and (c) relative to the total extent of fish positions.	168
------------	--	-----

Figure 7.5	Day/night movement distances over the whole study period for (a) the portable antenna surveys and (b) the antenna grid.....	169
------------	---	-----

Liste des tableaux

Tableau 2.1	Caractéristiques des différents types de marques.....	28
Table 4. 1	Physical characteristics of the sampling sites	85
Table 4. 2	Mean relative densities, fish size at tagging and number of fish tagged for each study site and each sampling period	86
Table 4. 3	Number and proportion (%) of detected fish for the analyses of movement distances. Columns 1 and 2 show the number and proportion (%) of detected individuals on the total number of tagged fish. The number and proportion (%) of individuals detected during both the day and the night relative to the total number of fish detected are indicated in columns 3 and 4. In the last two columns, the numbers of movement distances shorter than 1 m (nonmovers) are shown with the corresponding proportions (%) relative to the total number of movement distances calculated for each survey.....	87
Table 4. 4	LMM results for habitat variables showing the effect of sedimentary links and study sites on the day/night differences, maximum and minimum values selected by juvenile salmon	88
Table 5.1	Physical characteristics of the sampling sites	117
Table 5.2	Mean relative densities, fish size (LF) and fresh mass (<i>W</i>)	119
Table 5.3	Analysis of variance (ANOVA) tables for the effect of site and age-class on the body constituents of fish for the Dartmouth River and Sainte-Marguerite River.....	120
Table 7.1	Relative efficiency (%) of the flatbed antenna grid and of the portable antenna over eight 24-hours periods restricted to the grid area.....	161

Chapitre 1 : Introduction

1.1 Structure des habitats de rivière et saumon atlantique

Les patrons spatiaux du paysage influencent grandement les différents processus écologiques qui régissent les populations animales. La compréhension des relations entre un organisme et son environnement repose sur la compréhension des variations intrinsèques à son milieu de vie, de l'échelle à laquelle l'organisme peut y répondre et de l'échelle à laquelle les interrelations sont étudiées. Cette question très importante est rarement explicitement abordée en écologie car il est difficile d'étudier simultanément la dynamique de l'habitat et celle des organismes qui l'utilise. Cette lacune est particulièrement évidente au niveau de l'écologie des poissons de rivière, dû à la fois à des contraintes d'ordre méthodologique pour les suivis en milieu naturel mais aussi d'ordre conceptuel, à savoir l'idée répandue que les poissons se déplacent peu dans la mosaïque des habitats de rivière.

L'étude de l'utilisation de l'espace par la faune ichthyenne est cruciale à la compréhension de la dynamique des populations ainsi qu'à la gestion et à la conservation des stocks. Connaître où se trouvent les poissons, dans quels habitats, à quels moments de l'année selon leur cycle de vie ainsi que le nombre d'individus et la taille des populations, est de ce fait très important. Les bénéfices liés aux différents habitats ou encore la réponse des poissons face aux changements dans leur environnement risquent de se refléter beaucoup plus rapidement au niveau de leurs déplacements qu'au niveau des paramètres de la population tels que la densité, la fécondité ou la survie. L'étude des déplacements est donc très informative de la dynamique de l'habitat et par conséquent de la dynamique des populations.

Le saumon atlantique (*Salmo salar* L.) constitue un modèle écologique idéal pour l'étude des liens entre le comportement spatial, la dynamique énergétique et la structure de l'habitat. En effet, au cours de son cycle de vie étalé sur plusieurs années, le saumon utilise une variété d'habitats localisés à des distances allant de quelques mètres à quelques milliers de kilomètres. L'étude de la dynamique de cette espèce inclut donc implicitement une variété d'échelles spatiales et temporelles.

La segmentation des rivières en tronçons sédimentaires crée une succession longitudinale de types d'habitats à l'intérieur desquels la dynamique d'utilisation par la faune lotique n'est pas encore bien documentée. Ces tronçons sont délimités par des zones d'apports de sédiments grossiers le long des rivières. À leur origine, ils sont composés de substrat grossier qui s'affine vers l'aval jusqu'au prochain apport de sédiments grossiers. Les tronçons sédimentaires ont récemment été proposés comme étant une unité géomorphologique fort importante qui affecte la composition et l'abondance longitudinale des organismes aquatiques. Le tronçon sédimentaire consiste en une structure d'échelle intermédiaire entre le bassin versant et l'échelle locale, ce qui permet de généraliser les résultats obtenus à une échelle permettant la comparaison entre divers tronçons d'une même rivière mais également entre des tronçons de rivière différentes.

1.2 Un manque d'outils pour le suivi des poissons en milieu naturel

Bien qu'il existe une multitude d'outils pour suivre l'utilisation de l'habitat par les poissons en milieu naturel, seulement quelques méthodes permettent une mesure directe des caractéristiques des déplacements (*i.e.* moment, distance, direction, vitesse). Il s'agit des méthodes dites 'avec marquage', lesquelles nécessitent une manipulation initiale des individus, suivi de l'observation de leurs caractéristiques corporelles ou encore de l'application d'une marque synthétique (ex. étiquette, émetteur, etc.). Les marques synthétiques non-électroniques et la plupart des marques naturelles nécessitent que les spécimens soient recapturés ultérieurement alors que plusieurs types de marques électroniques peuvent être détectées à distance (*i.e.* émetteurs à batteries, certains senseurs et certains transpondeurs passifs). Parmi la panoplie de marques synthétiques pouvant être détectées à distance, seulement les transpondeurs passifs ('PIT-tags') sont utilisables sur des poissons de petites tailles. La disponibilité récente de ce type de marque permet de combler plusieurs lacunes dans les connaissances concernant les déplacements et l'utilisation de l'habitat par les poissons.

La technologie des transpondeurs passifs offre de nombreux autres avantages par rapport aux autres types de marques électroniques, notamment au niveau du coût et de la durée de vie des transpondeurs. Les principales limites à l'utilisation de cette technologie sont liées à la faible distance de détection des transpondeurs par les antennes et à la résolution spatio-temporelle des

systèmes existants. Plusieurs développements dans les systèmes de détection sont par conséquent nécessaires dans le but de pallier à ces limitations. Les modes d'utilisation des systèmes à transpondeurs passifs comprennent les antennes fixes et les antennes portables. Les antennes fixes permettent le suivi du passage des poissons en un point précis alors que les systèmes portables permettent de couvrir des plus grandes surfaces mais aux dépens d'une résolution temporelle plus limitée que celle des systèmes fixes. Des améliorations et développements dans les systèmes d'antennes permettraient d'obtenir des informations plus représentatives des déplacements des poissons en milieu naturel.

1.3 Objectifs de recherche

L'objectif général de la thèse consiste à déterminer l'influence des patrons spatiaux des habitats sur le comportement spatial et la dynamique énergétique des saumons atlantique juvéniles. Plusieurs échelles spatio-temporelles sont considérées dans la réalisation des trois objectifs spécifiques du projet. Ces derniers sont 1) d'étudier l'effet des caractéristiques de l'habitat sur le comportement spatial des saumons juvéniles, 2) de caractériser la dynamique énergétique de ces derniers en lien avec la structure de l'habitat et 3) de développer et améliorer les méthodes de suivi des déplacements de poissons en milieu naturel.

Le premier objectif consiste en l'étude de l'effet des caractéristiques de l'habitat sur le comportement spatial des saumons juvéniles le long des séquences d'habitats des tronçons sédimentaires. Les déplacements journaliers entre les habitats d'alimentation et de refuge ont été ciblés puisqu'ils impliquent des microhabitats de caractéristiques différentes et que la proximité de ces habitats varie le long des tronçons sédimentaires. L'étude des déplacements journaliers dans les différents types d'habitats retrouvés le long des tronçons sédimentaires devrait permettre de mettre en valeur les liens entre la structure de l'habitat et la dynamique de mouvements des saumons juvéniles.

Faisant suite au premier objectif, le deuxième volet de la thèse consiste à déterminer la dynamique énergétique des saumons juvéniles le long de tronçons sédimentaires. Il existe normalement un lien étroit entre les ressources disponibles dans un habitat donné et l'allocation

énergétique des individus dans la croissance somatique ou l'accumulation de réserves lipidiques. L'atteinte de cet objectif nous renseignera donc sur les avantages relatifs pour les saumons juvéniles de vivre dans des habitats de structure différente. Est-ce qu'il y a des habitats plus avantageux que d'autres le long des tronçons sédimentaires ? Est-ce qu'il existe un lien entre les patrons de déplacements journaliers documentés dans l'objectif précédent et l'allocation des ressources énergétiques ?

Le dernier objectif de cette thèse est de développer un nouvel outil utilisant la technologie des transpondeurs passifs, ceci dans le but d'effectuer le suivi en continu des déplacements de poissons en milieu naturel avec une grande précision de positionnement et à une échelle spatiale pertinente à l'échelle des déplacements des saumons juvéniles. L'efficacité de ce nouvel outil, qui consiste en un système d'antennes fixes multiples, sera comparée avec celle des outils de suivi existants (*i.e.* antennes portables) afin de dégager les avantages et les limites respectives de ces systèmes. De plus, cette comparaison permettra de jeter un éclairage nouveau sur les conclusions obtenues lors de la réalisation du premier objectif de la thèse, qui implique des suivis de poissons marqués à l'aide d'un système d'antenne portable.

1.4 Subdivision de la thèse

Cette thèse comprend huit chapitres. Suite à une brève introduction, le contexte de la recherche est exposé par une revue de littérature dont le but est de présenter des notions générales d'écologie du paysage, les déplacements des poissons en rivière et enfin les différentes méthodes de suivi des poissons en milieu naturel. Le troisième chapitre présente un résumé en français des travaux réalisés dans le cadre de cette thèse. Dans les chapitres 4, 5, 6 et 7, le détail des méthodes, résultats et interprétations des travaux réalisés sont présentés sous forme d'articles scientifiques en anglais. Le chapitre quatre présente des travaux portant sur les déplacements journaliers des saumons juvéniles à l'échelle des tronçons sédimentaires. Le chapitre cinq présente des travaux complémentaires le long de liens sédimentaires, qui visaient à documenter la dynamique énergétique des saumons juvéniles. Les chapitres six et sept présentent respectivement le développement et l'utilisation d'un système à transpondeurs passifs pour le suivi en continu des déplacements et de l'utilisation de l'habitat par les saumons atlantique

juvéniles. Enfin, le chapitre huit conclut la thèse en mettant en contexte l'ensemble des enseignements tirés de la thèse et en discutant des avenues de recherche futures.

Chapitre 2 : Revue de littérature

2.1 Patrons spatio-temporels des habitats de rivière et écologie du saumon atlantique

Dans cette section, les concepts de base dans l'étude des processus écologiques en lien avec les patrons spatiaux des habitats seront exposés ainsi que les fonctions écologiques des déplacements des poissons en rivière. Par la suite, les éléments structuraux des habitats de rivière pouvant influencer la dynamique de déplacement, d'utilisation des ressources et d'allocation énergétique des poissons seront présentés. Finalement, l'état des connaissances sur les déplacements et l'exploitation des habitats de rivière par les saumons atlantique sera détaillé.

2.1.1 Processus écologiques et patrons spatiaux du paysage

Toute espèce est associée à une niche écologique particulière car elle occupe une situation spécifique au sein des écosystèmes. Cette situation est généralement définie par les relations avec d'autres espèces ainsi que par des variables fonctionnelles (température, humidité, climat, etc.) et spatiales (altitude, latitude, etc.) (Quirion et Bourbeau, 1994). La distribution des espèces sur un territoire n'est donc pas aléatoire car elle résulte de la répartition spatiale des variables fonctionnelles nécessaires à la survie, la croissance et la reproduction des individus. Les patrons spatiaux du paysage influencent donc grandement les différents processus écologiques qui régissent les populations. La localisation des ressources (nourriture, refuges, etc.) sur un territoire, la proximité de parcelles de caractéristiques différentes (ex. proximité des refuges à une source de nourriture), l'évolution des éléments du paysage à différentes échelles de temps et d'espace est le sujet principal de l'écologie des paysages (Schlosser, 1991; Wiens, 2002). Le terme « riverscape » (par rapport à « landscape ») a été proposé pour désigner l'étude des paysages de rivière (Langbein, 1972; Fausch *et al.*, 2002). Cette nouvelle manière de percevoir l'arrangement spatial des habitats de rivière est très importante conceptuellement car elle amène une vision plus globale et à plus grande échelle des processus écologiques chez les populations lotiques.

Les processus écologiques opérant à l'échelle des paysages peuvent être classifiés en quatre grands types : la complémentarité, la supplémentarité, les relations source-puit et l'effet de voisinage (Dunning *et al.*, 1992; Schlosser, 1995). On parle de complémentarité des habitats lorsque des ressources nécessaires à une espèce au cours de son cycle de vie sont situées dans des parcelles d'habitats distinctes. Ces ressources étant essentielles, l'animal doit se déplacer d'une parcelle à l'autre pour combler l'ensemble de ses besoins. En théorie, les parties du territoire où les habitats complémentaires sont à proximité les uns des autres peuvent supporter une plus grande population que les parties où les habitats sont éloignés (Dunning *et al.*, 1992; Schlosser, 1995; Kocik et Ferreri, 1998). La proximité des habitats complémentaires favoriserait donc la croissance et la survie des individus en diminuant les coûts énergétiques liés aux déplacements entre les différents habitats, elle ferait diminuer également le temps de déplacement et de ce fait, réduirait le temps d'exposition aux prédateurs (Schlosser, 1995). Lorsque deux ressources sont substituables, c'est-à-dire qu'elles ne sont pas toutes deux essentielles en même temps, on parle alors de supplémentarité des habitats. Les organismes peuvent donc utiliser des ressources additionnelles, en cas de besoin, en se déplaçant jusqu'à une autre parcelle d'habitat (Dunning *et al.*, 1992). Les relations sources-puits se produisent lorsqu'une espèce occupe à la fois des habitats riches, capables de soutenir une grande quantité d'individus, et des habitats trop pauvres pour maintenir une population locale. Sans l'habitat-source, la population de l'habitat-puit ne pourrait pas se maintenir. Enfin, l'effet de voisinage exprime explicitement la physionomie des parcelles d'habitat. Les organismes sont affectés davantage par les parcelles d'habitats situées à proximité que par les parcelles plus distantes (Dunning *et al.*, 1992). Leur dispersion est aussi affectée par les frontières entre les différents habitats. Cela signifie que même si une parcelle d'habitat est d'excellente qualité mais qu'il faut traverser une parcelle où il y a des prédateurs ou des conditions environnementales néfastes pour y accéder, l'animal préférera une parcelle d'habitat de moins bonne qualité mais plus accessible. Afin d'évaluer lesquels de ces processus écologiques déterminent la structure des populations, l'étude de leur dynamique doit donc s'effectuer à une échelle spatiale et temporelle assez grande (Dunning *et al.*, 1992) pour inclure l'ensemble de la variabilité.

L'échelle se définit comme étant la dimension spatiale et temporelle d'un processus ou d'une entité (Lewis *et al.*, 1996). L'échelle peut être subdivisée en trois aspects : l'étendue spatiale

(dimension), l'étendue temporelle (durée) et le grain (résolution) (Folt *et al.*, 1998). Les conclusions qui peuvent être tirées d'une étude et leur généralisation dépendent entièrement de ces trois aspects. Traditionnellement, les écologistes ont assumé que les processus écologiques opéraient à des échelles locales (petite étendue). L'étude de ces processus à l'échelle du paysage est pourtant essentielle à la compréhension de la distribution des espèces et des populations dans une mosaïque d'habitats. Cette échelle est située entre l'échelle du domaine vital et l'échelle de la distribution régionale de l'espèce à l'étude (Dunning *et al.*, 1992). En plus de la variation spatiale des composantes de l'habitat, ces composantes varient aussi de manière temporelle. La durée des études en milieu naturel est souvent assez courte (*i.e.* quelques mois à une année) dû à un manque de ressources et à la logistique requise pour effectuer des suivis à long terme des processus écologiques sur un grand territoire (Folt *et al.*, 1998). Il est par conséquent difficile d'évaluer l'importance relative de la variation spatiale des habitats par rapport à leur variation temporelle dans la détermination de la dynamique des populations.

Pour bien comprendre la relation d'un organisme avec son environnement, il est d'abord nécessaire de comprendre les différentes échelles d'hétérogénéité intrinsèques à son milieu de vie et ensuite il est possible d'évaluer à quelle échelle l'organisme peut répondre à cette hétérogénéité (Fahrig, 1992). Cette question semble triviale mais pourtant elle est rarement explicitement abordée, possiblement dû à la difficulté de caractériser à la fois la dynamique de l'habitat et la dynamique de l'organisme à l'étude. La meilleure façon d'évaluer à quelle échelle un organisme répond à son environnement est sûrement l'étude des déplacements de ce dernier au cours du cycle de vie.

2.1.2 Fonctions écologiques des déplacements chez les poissons

La grande variabilité spatio-temporelle des déplacements des poissons est liée à la multitude des causes qui les engendrent. Les causes directes des déplacements migratoires et non-migratoires sont quelques peu différentes mais tous les déplacements ont en commun qu'ils sont adaptatifs et visent à maximiser la croissance et la survie des individus. Les déplacements non-synchronisés à petite échelle se produisent généralement plus fréquemment que les déplacements plus étendus, qu'ils soient synchronisés ou non. Le choix de se déplacer sur une certaine distance comporte des

conséquences en termes de dépenses énergétiques (Forseth *et al.*, 1999), de croissance (Fraser *et al.*, 2001), de susceptibilité à la prédation (Gilliam et Fraser, 2001) et de mortalité (Steingrímsson et Grant, 2003).

Les théories de la dispersion chez les poissons soutiennent que les déplacements sont adaptatifs et qu'ils confèrent des avantages aux individus au niveau de leur succès reproducteur à vie (fitness) (Gross, 1987). Cela signifie que si les coûts des déplacements sont égaux ou inférieurs aux bénéfices du nouvel habitat, les individus qui se déplacent seront favorisés en termes de fitness et donc d'évolution de l'espèce à long terme (Gross *et al.*, 1988). Suivant cette théorie, les poissons de rivière augmenteraient leur chance de survie en se déplaçant pour trouver des habitats essentiels pour compléter certains stades de vie ou pour chercher des habitats optimaux lorsque leur milieu devient inadéquat (Fausch et Young, 1995). Comme les rivières sont des habitats hétérogènes et variables spatio-temporellement, les poissons qui y vivent ont avantage à se déplacer pour répondre à leurs besoins (Fausch et Young, 1995).

On distingue généralement les déplacements migratoires des déplacements qui sont liés à l'exploitation quotidienne ou saisonnière des habitats. On parle de migration lorsque les déplacements sont directionnels entre deux habitats distincts (suivi d'un retour), qu'ils sont synchronisés temporellement et qu'ils impliquent une large proportion de la population (Northcote, 1978). Ce n'est donc pas tant la distance parcourue qui distingue une migration d'un déplacement mais plutôt la temporalité, la périodicité et la proportion d'individus de la population impliqués dans le déplacement. Un changement d'habitat effectué par un seul individu sera donc considéré comme un simple déplacement même s'il implique une grande distance parcourue.

Les migrations sont vues comme étant un phénomène adaptatif qui vise à augmenter la croissance, la survie et l'abondance des individus en profitant des caractéristiques spécifiques de différents habitats à des moments précis du cycle de vie d'une espèce (Northcote, 1978). Généralement, les migrations sont effectuées à des fins de reproduction et d'alimentation ou encore pour fuir un habitat peu propice pendant certaines périodes de l'année (Northcote, 1978; Dingle, 1980). La synchronisation des migrations est normalement basée, à différents degrés, sur

la photopériode, la température de l'eau, les débits et elle est possiblement sous un contrôle inné ou génétique (Dingle, 1980). Les causes des déplacements non-migratoires sont similaires à celles des migrations, à savoir l'alimentation, la reproduction et l'optimisation de la croissance et de la survie, ce qui comprend également l'évitement de prédateurs et de la compétition intra- ou interspécifique (Gowan *et al.*, 1994; Armstrong *et al.*, 1997; Gilliam et Fraser, 2001; Kahler *et al.*, 2001; Johansen *et al.*, 2005). Les déplacements sont donc entrepris lorsque les besoins individuels ne sont pas comblés dans un environnement donné. L'incompatibilité entre l'habitat et les besoins peut s'expliquer par la variabilité des attributs de l'habitat et/ou des besoins du poisson pendant son cycle de vie. Par exemple, les déplacements peuvent résulter de changements dans la qualité de l'habitat provenant d'une diminution de l'abondance de nourriture, d'une diminution dans la disponibilité de refuges, d'une dégradation des conditions hydrauliques et thermiques ou encore de la présence d'interactions compétitives et prédatrices (Armstrong *et al.*, 1997; Kahler *et al.*, 2001; Heggenes *et al.*, 2007). Certaines variables environnementales agissent de plus comme des stimuli au déplacement. En milieu fluvial, le débit et la température de l'eau sont des facteurs régulièrement cités comme influençant les poissons à bouger lorsque ceux-ci y étaient déjà prédisposés (Heggenes *et al.*, 2007). Les variables environnementales peuvent ainsi agir en tant que stimulus du déplacement plutôt que d'en être directement la cause. En plus des facteurs environnementaux, les besoins changeants entre les stades de vie, les classes de tailles et les saisons peuvent expliquer un grand nombre de déplacements (Gowan *et al.*, 1994; Johansen *et al.*, 2005; Gresswell et Hendricks, 2007).

L'échelle spatiale et temporelle des déplacements doit être considérée afin d'effectuer des études appropriées à l'échelle de l'histoire de vie de l'animal et non pas à celle de l'investigateur (Addicott *et al.*, 1987; Gowan *et al.*, 1994). Les réponses des poissons face aux changements de leur habitat risquent de se refléter beaucoup plus rapidement au niveau de leurs déplacements qu'au niveau des paramètres de la population tels que la densité, la fécondité ou la survie (Gowan *et al.*, 1994). L'étude des déplacements est donc très informative de la dynamique de l'habitat et par conséquent de la dynamique de population. Par contre, on dispose de relativement peu de connaissances actuellement sur les déplacements des poissons de rivière en fonction des variations de leur environnement. Comme les poissons démontrent une grande capacité

d'adaptation dans tous les aspects de leur biologie et de leur cycle de vie, l'étude de leurs déplacements est difficile mais très intéressante (Gowan *et al.*, 1994).

2.1.3 Structure des habitats de rivière

L'étude de la structure des cours d'eau peut être divisée en deux dimensions principales qui varient toutes deux à diverses échelles spatiales allant de l'ordre du centimètre à l'ordre du kilomètre : la dimension longitudinale et la dimension latérale (Schlosser, 1991). Les différentes structures du cours d'eau varient aussi de façon temporelle. Dans cette section, les processus et les formes des cours d'eau selon les différents axes et les différentes échelles seront exposés.

Deux importantes composantes interreliées déterminent l'hétérogénéité des écosystèmes de rivière à grande échelle : le bassin versant et le chenal de la rivière comme tel. Le bassin versant participe au développement des habitats car il constitue un territoire contribuant en eau, en sédiments inorganiques et organiques vers la rivière. Le bassin versant consiste en une entité topographique et hydrographique dans la quelle se produisent des entrées d'eau sous la forme de précipitations. L'écoulement et le transport des matériaux mobilisés par l'érosion sont accommodés par un système de pentes et de drains naturels en direction d'un exutoire unique qui est l'embouchure du cours d'eau collecteur (Bravard et Petit, 2000). L'hétérogénéité du chenal de la rivière, à petite ou à grande échelle, provient du flux d'énergie associé au mouvement de l'eau vers l'aval, transportant des sédiments et des débris provenant du bassin versant ou du chenal (Schlosser, 1991; Wiens, 2002). Les processus physiques qui ont lieu dans les rivières et qui déterminent leur morphologie sont d'une manière générale : le débit de la rivière (dépendant des précipitations), les apports en sédiments (volume, propriétés, distribution temporelle), la nature du lit de la rivière (propriétés et taille des sédiments) et enfin la topographie (pente) (Robert, 2003). Les apports en eau à un point donné du bassin de drainage sont liés à la taille de ce dernier. Par contre, le changement du débit à un endroit donné dans le cours d'eau suite à une précipitation est fonction des différents processus de ruissellement et de plusieurs variables environnementales (type de sol, présence et nature de la végétation, etc.) plus locales. Quand la superficie de drainage augmente, de l'amont vers l'aval des cours d'eau, la taille des sédiments diminue et d'autres propriétés du chenal varient systématiquement (figure 2.1). En effet, le

gradient du chenal diminue, l'entreposage de sédiments augmente, la largeur du chenal, sa profondeur et les vitesses d'écoulement augmentent également. Les changements longitudinaux de ces différentes propriétés illustrent bien les interactions complexes qui ont lieu le long du chenal (Robert, 2003).

Des interactions entre les sédiments de la rivière (taille, apports), la pente, les apports en eau et la stabilité du chenal, résultent de nombreuses configurations de cours d'eau. Les lits fluviaux sont classifiés en quatre grands types selon des critères de sinuosité et de multiplicité des chenaux : rectiligne, à méandre, en tresses et anastomosé. Il n'est pas rare qu'un cours d'eau présente une combinaison de ces types le long de son cours ou encore qu'il présente des types intermédiaires. Ceci a donné naissance à la notion de continuum fluvial qui est la transformation progressive des écosystèmes fluviaux de l'amont vers l'aval des cours d'eau (Bravard et Petit, 2000). Selon cette notion, un cours d'eau débute par un lit torrentiel en amont, qui devient en tresses puis à méandres vers l'aval. Cette progression se matérialise au fur et à mesure que plusieurs propriétés du chenal se transforment longitudinalement (figure 2.1) (Bravard et Petit, 2000). On peut associer ce concept à celui du « river continuum concept » qui adresse particulièrement l'évolution longitudinale des variables biologiques telles que les apports en nutriments, la faune et la flore (Vannote *et al.*, 1980). Ces deux concepts permettent une vision d'ensemble de la structure générale longitudinale à grande échelle d'un cours d'eau au point de vue physique et biologique.

L'affinement des particules du substrat vers l'aval des cours d'eau est parfois interrompu par des apports latéraux de substrat grossier provenant par exemple de tributaires ou d'érosion de dépôts anciens (Rice et Church, 1998). À partir de ces sources, la granulométrie s'affine vers l'aval jusqu'au prochain apport de sédiments grossiers (figure 2.2) (Rice et Church, 1998). Ces tronçons, compris entre deux zones d'apports de sédiments grossiers, sont appelés tronçons sédimentaires ('sedimentary links'). L'affinement des particules de l'amont vers l'aval des tronçons est produit soit par abrasion ou soit par tri hydraulique lors d'événements de transport sédimentaire où les particules sont transportées de manière sélective (Knighton, 1998). La présence et la longueur des tronçons sédimentaires dépendent de la structure du réseau hydrographique mais aussi de la lithologie sur laquelle la rivière coule (Knighton, 1998).

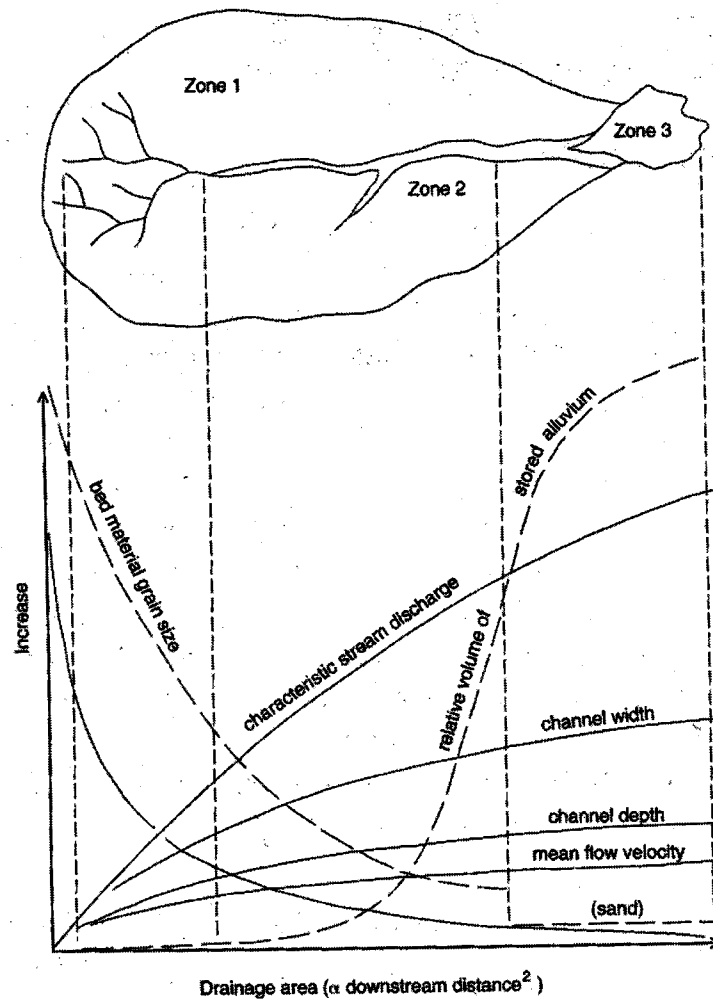


Figure 2.1 Représentation schématique des variations des propriétés du chenal dans un bassin de drainage. Tiré de Robert (2003).

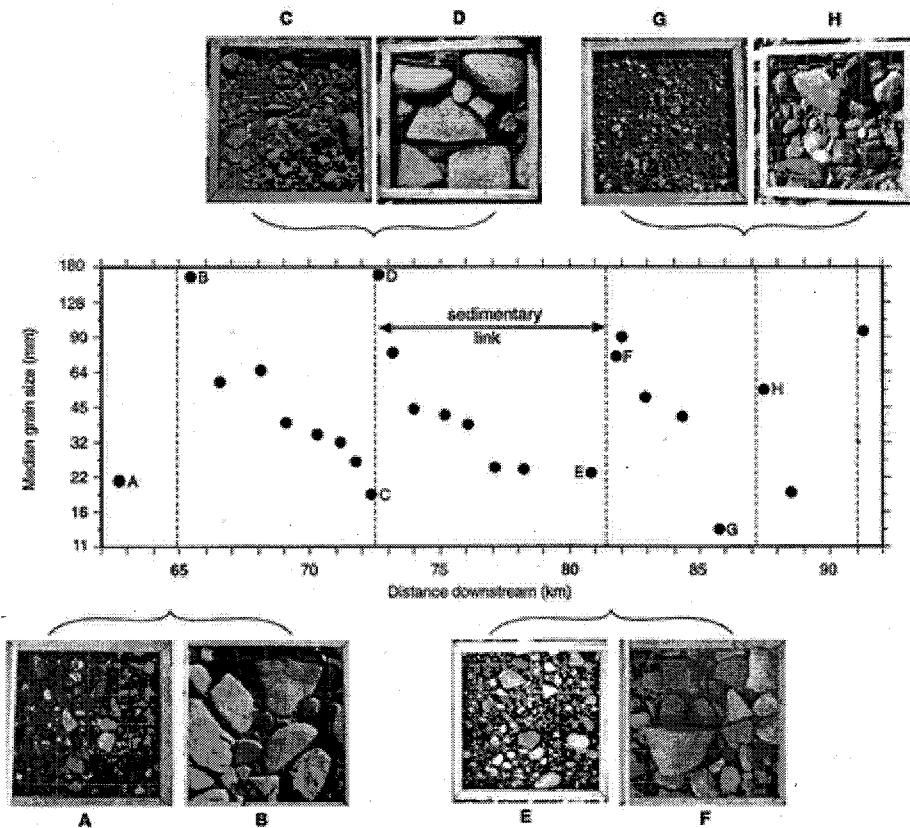


Figure 2.2 Affinement ponctuel de la granulométrie le long d'une section de la rivière Pine (Colombie-Britannique), montrant des changements dans la texture du substrat du lit là où il y a des apports latéraux de sédiments (lignes pointillées) et montrant les tronçons sédimentaires qui structurent l'affinement des particules vers l'aval. Tiré de Rice *et al.* (2001).

Ce premier modèle de tronçons sédimentaires par Rice et Church (1998) est applicable aux rivières alpines pour lesquelles les tronçons sédimentaires sont initiés principalement par les confluences de tributaires qui amènent du substrat grossier. Des études subséquentes sur d'autres types de rivières ont démontré que ce modèle initial devait être ajusté selon le type d'environnement dans lequel la rivière évolue. Davey et Lapointe (2007) ont étudié la structure d'une rivière coulant sur le bouclier canadien à travers des vallées en U modelées par le passage des glaciers. Dans ce type de cours d'eau, les tronçons sédimentaires sont initiés principalement par l'érosion de dépôts fluvio-glaciaires, ce qui diffère des zones sources créées par l'arrivée de

tributaires. Les processus menant à l'affinement du substrat vers l'aval demeurent toutefois les mêmes que dans les rivières alpines décrites par Rice et Church (1998). Le concept des tronçons sédimentaires a de plus été testé pour des rivières coulant dans des vallées en V (Kim, 2009). La structure des tronçons sédimentaires de ce dernier type de rivières se distingue des deux autres par la présence de zones dites 'intermédiaires' entre les zones sources et les zones d'affinement mais aussi par la présence de chenaux formés par la roche-mère en place qui sert parfois de zone source de sédiments grossiers. Les tronçons sédimentaires sont une unité géomorphologique fort importante puisque la qualité et la quantité d'habitat pour les saumons atlantique et autres organismes lotiques sont liées à la granulométrie. Il a en effet été démontré que la structure en tronçons sédimentaires affecte la composition et l'abondance longitudinale des macroinvertébrés (Rice *et al.*, 2001), la distribution des zones de fraie des saumons atlantique (Davey et Lapointe, 2007; Kim, 2009) et la distribution spatiale des saumons juvéniles (Bouchard et Boisclair, 2008; Kim, 2009). Les tronçons sédimentaires constituent une échelle spatiale longitudinale intermédiaire entre l'échelle du bassin versant et l'échelle locale.

À plus petite échelle, les variations longitudinales dans la structure du chenal sont associées à des variations dans les vitesses d'écoulement, de la profondeur et du substrat souvent associées à la structure en seuil-mouille des rivières à méandres. Ces rivières sont très dynamiques et comportent des méandres actifs qui migrent latéralement, érodent les berges et déposent des alluvions. Ces méandres sont aussi parfois contrôlés par la roche en place (Bravard et Petit, 2000). La mouille ou fosse est creusée par l'érosion de la zone de convergence du courant (localisée dans le creux du méandre), ceci libère des sédiments qui se déposent sur le seuil (zone de divergence du courant, partie peu profonde où l'écoulement est rapide). Le banc de convexité, ou dépôt latéral, est généralement situé à l'intérieur de la courbe du méandre. L'intervalle entre deux seuils ou deux mouilles est généralement égal à $\lambda/2$, λ étant la longueur d'onde du méandre. Plus les méandres sont éloignés, plus la distance entre les seuils ou les mouilles augmente. Ceci est aussi lié à la largeur du chenal, la distance entre deux seuils ou deux mouilles étant d'environ 5 à 7 fois la largeur du chenal (Robert, 2003). Cet arrangement en seuil-mouille et la distance entre les différents éléments structuraux du chenal sont des éléments importants dans la détermination du degré d'hétérogénéité du cours d'eau.

L'hétérogénéité associée au chenal s'exprime non seulement de façon longitudinale mais aussi de façon latérale (Schlosser, 1991). La forme et la taille de la section transversale sont évidemment liées à leur position longitudinale dans le cours d'eau. Les sections transversales localisées en amont du chenal sont normalement plus petites en dimensions, les habitats latéraux sont donc à proximité les uns des autres (Schlosser, 1991). Les variations de profondeurs sont aussi moins grandes par rapport aux sections transversales localisées en aval du cours d'eau. La largeur de ces dernières est plus importante et donc la distance entre les habitats d'une berge à l'autre est plus élevée (Schlosser, 1991). Les formes des sections transversales vont aussi varier le long des structures en seuil-mouille, les sections étant plus uniformes lorsqu'elles sont sur un seuil alors que leur topographie varie davantage d'une berge à l'autre lorsqu'une mouille est présente. La présence de végétation, de débris végétaux ou encore d'arbres morts contribue également à l'hétérogénéité latérale.

À l'échelle locale, la structure de la rivière semble parfois chaotique dû à la présence passée ou actuelle de larges débris de bois, de substrat grossier tel que des blocs, de structures sédimentaires telle que des clusters de roches ou encore toute autre structure de provenance naturelle ou anthropique (Bunte et Abt, 2001; Robert, 2003). La présence de ces différents éléments dans une section de cours d'eau va contribuer à l'hétérogénéité en influençant l'écoulement et par conséquent, la dynamique de transport sédimentaire (érosion et déposition).

Enfin, il faut garder en tête qu'un cours d'eau peut être en équilibre mais que cela ne signifie pas qu'il est statique. Les rivières sont des entités dont la morphologie évolue dans le temps en fonction des processus naturels de transport sédimentaire et de la dynamique des formes du cours d'eau (Bravard et Petit, 2000; Robert, 2003). De plus, des variations saisonnières des précipitations, de leur forme (pluie vs. neige) et des températures amènent des variations des apports en eau et de leur distribution ainsi que des variations des apports en sédiments. Les processus hivernaux, comprenant la formation du couvert de glace, les événements de génération de frasil et de glace de fond, contribuent aussi à modeler les habitats de rivière.

Malgré le fait que les formes et les processus qui ont lieu dans les cours d'eau soient bien documentés, peu d'études ont établi de façon explicite l'influence de la dynamique des cours

d'eau sur les populations de poissons. Comment exploitent-ils la mosaïque des habitats de rivière qui sont variables spatio-temporellement ? Est-ce que leur répartition obéit à la distribution spatiale des habitats complémentaires et supplémentaires ? Comment, quand et à quels endroits les poissons se déplacent-ils en réponse à la dynamique de l'habitat ? Des études multidisciplinaires sont nécessaires pour l'obtention d'une réponse à ces questions d'une grande complexité adressées à une grande échelle.

2.1.4 Qualité des habitats et implications sur les déplacements, la croissance et l'allocation énergétique chez les poissons

La qualité d'un habitat dépend des ressources qu'il peut fournir à un organisme donné afin qu'il puisse survivre, croître et se reproduire. L'énergie acquise par l'exploitation des ressources alimentaires est investie dans différents processus vitaux, notamment dans la maintenance corporelle, la croissance, l'accumulation de réserves énergétiques, la maturation précoce ou encore dans la smoltification chez les salmonidés anadromes (Jonsson et Jonsson, 1998; Post et Parkinson, 2001; Morgan *et al.*, 2002; Dempson *et al.*, 2004). La composition corporelle des poissons en termes de lipides, de protéines, de glucides et d'eau est la conséquence directe de la relation entre les gains et les dépenses d'énergie. La composition corporelle intègre à la fois la relation entre l'alimentation (gains) et le métabolisme (dépenses vs. réserves), le niveau d'activité (dépenses), la stratégie de vie (allocation croissance vs. réserves) et les variations de l'environnement (variations de la disponibilité et dépenses associées à l'acquisition de nourriture) (Gardiner et Geddes, 1980; Berg et Bremset, 1998; Jonsson et Jonsson, 1998; Dedual, 2002; Morgan *et al.*, 2002; Dempson *et al.*, 2004; Berg *et al.*, 2006). L'effet de la variation spatio-temporelle des habitats se reflète donc dans la composition corporelle des poissons. Chez les salmonidés des régions tempérées et subarctiques, il a été documenté que les réserves lipidiques sont accumulées pendant l'été et mobilisées durant la saison hivernale alors que la disponibilité de nourriture est réduite (Gardiner et Geddes, 1980; Berg et Bremset, 1998; Finstad *et al.*, 2004; Næsje *et al.*, 2006). Étant donné le lien qui existe entre le contenu corporel de lipides et la survie hivernale (Gardiner et Geddes, 1980; Berg et Bremset, 1998), il existe un important compromis entre la croissance somatique et l'allocation aux réserves énergétiques. La quantité de réserves

lipidiques qu'un individu peut allouer à la croissance repose notamment sur la qualité de l'habitat dans lequel il se trouve.

Les variations spatiales dans les compromis d'allocation corporelle des ressources alimentaires sont moins bien documentées que les variations temporelles. Seulement quelques études ont traité de la composition corporelle des salmonidés en lien avec leur habitat (Cunjak *et al.*, 1990; Jonsson *et al.*, 1997 ; Dedual, 2002; Dempson *et al.*, 2004; Berg *et al.*, 2006). Les poissons provenant d'habitats contrastants démontrent en général une composition corporelle différente (Cunjak *et al.*, 1990; Jonsson *et al.*, 1997). À plus petite échelle, des régimes de température qui diffèrent entre des tributaires ou des sections d'une même rivière peuvent être suffisants pour causer une différence dans le contenu lipidique de saumons juvéniles (Dedual, 2002; Berg *et al.*, 2006). De même, des individus provenant d'habitats à première vue similaires peuvent exprimer une allocation différente en lipides et protéines (Dempson *et al.*, 2004). L'effet des variables biotiques et abiotiques sur l'allocation des ressources chez les salmonidés n'est donc pas clair et n'a pas été documenté suffisamment jusqu'à maintenant. Compte tenu de la grande diversité des habitats occupés par ces derniers, les variations spatiales dans la dynamique énergétique pourraient être d'une importance égale à la composante temporelle (saisonnière) dans la dynamique de population (Gardiner et Geddes, 1980; Berg *et al.*, 2006). Cela demeure toutefois à être évalué dans un contexte de dynamique globale de différents types d'habitats fluviaux.

2.1.5 Les déplacements et l'exploitation des habitats de rivière par le saumon atlantique

Le saumon atlantique (*Salmo salar* L.) constitue un modèle écologique idéal pour l'étude de l'effet des patrons spatiaux du paysage et leur variation temporelle sur la dynamique de population. En effet, au cours de son cycle de vie étalé sur plusieurs années, le saumon utilise une variété d'habitats localisés à des distances allant de quelques mètres à des milliers de kilomètres. L'étude de la dynamique de cette espèce inclut donc une variété d'échelles spatiales et temporelles. Au cours de ce chapitre, le cycle de vie du saumon atlantique sera exposé brièvement. Ensuite, les connaissances actuelles sur l'utilisation des habitats de rivière par les saumons juvéniles seront exposées.

2.1.5.1 Cycle de vie et phases de déplacements

Le saumon atlantique est un poisson anadrome, c'est-à-dire qu'il naît en rivière, effectue un séjour en mer pour acquérir l'essentiel de sa croissance puis il regagne l'eau douce des rivières pour se reproduire. Les saumons juvéniles qui demeurent en rivière quelques années avant de migrer en eau salée effectuent une variété de déplacements qui démontrent la grande plasticité comportementale du saumon atlantique. Plusieurs grandes phases de déplacements ont ainsi pu être mises à jour, comprenant : (1) la dispersion des alevins du nid, (2) l'établissement des territoires d'alimentation, (3) les déplacements de fraie des individus précoces, (4) déplacements vers et en provenance des habitats d'hiver, (5) mouvement de dévalaison des smolts (McCormick *et al.*, 1998).

La dispersion des alevins du nid (habitat-source) débute lors de leur émergence du substrat, environ un mois après l'éclosion des œufs au printemps. Plusieurs individus demeurent dans la frayère alors que les autres vont dériver avec le courant vers l'aval, colonisant ainsi d'autres parties du cours d'eau (habitat-puit) (Heland *et al.*, 1995). Par la suite, ils se dispersent de façon plus active au cours de l'établissement des territoires et selon les interactions intraspécifiques (Elliot, 1990; Heland *et al.*, 1995). On retrouve généralement les alevins dans les eaux peu profondes à courant modéré (Rimmer *et al.*, 1983, 1984; Cunjak, 1988). Au cours de leur croissance, ils vont occuper progressivement des zones où les vitesses de courant sont plus élevées. Ceci est dû à leurs besoins énergétiques plus importants qui les amènent à maximiser leur accès aux invertébrés en dérive dans l'écoulement. Cela leur est possible grâce à leur capacité de nage qui s'accroît avec leur taille.

Les alevins deviennent des tacons lorsqu'ils atteignent une longueur d'environ 6,5 cm et que leurs flancs présentent des marques verticales caractéristiques en plus d'une rangée de points rouges, distribuée le long de la ligne latérale (Bernatchez et Giroux, 1991). Les tacons 1+ sont les saumons juvéniles qui ont vécu une première année de vie en rivière. On nomme ensuite tacons 2+ ceux qui ont deux années de vie de complétées et ainsi de suite. Au cours de leur ontogénie, les juvéniles vont potentiellement effectuer des déplacements sur des distances plus ou moins grandes soit pour répondre à leurs besoins alimentaires, en réponse à la compétition pour les ressources ou encore pour minimiser les risques de prédation (Rimmer *et al.*, 1983, 1984; Cunjak,

1988; McCormick *et al.*, 1998). Il y aura aussi des déplacements entre l'habitat de jour et de nuit (habitats complémentaires), entre l'habitat d'été et celui d'hiver (habitats supplémentaires) (Hunt, 1969; Gibson, 1978; Rimmer *et al.*, 1983; Cunjak, 1988; Baltz *et al.*, 1991; McCormick *et al.*, 1998). L'ampleur de ces déplacements dépendra de la distance et de l'arrangement spatial des habitats dans le cours d'eau. Des déplacements sont aussi possibles dus à la variabilité temporelle du milieu, par exemple lors d'évènements de crues ou lors de changements de la température de l'eau (Gowan *et al.*, 1994).

Les saumons juvéniles croissent en rivière pendant deux à cinq ans avant de subir d'importants changements physiologiques visant à les rendre aptes à vivre en eau salée. Suite à ce processus, appelé smoltification, la morphologie, le comportement et la capacité de nage des tacons sont grandement modifiés (Danie *et al.*, 1984; Graham *et al.*, 1996; Bardonnnet et Baglinière, 2000). Les tacons perdent alors leurs marques verticales sur les flancs au profit d'une pigmentation argentée. Lorsqu'ils ont atteint ce stade, les jeunes saumons sont alors appelés smolts. L'empreinte olfactive de la rivière se produit à ce stade, ce qui va permettre aux futurs adultes de retrouver leur rivière natale (Bernatchez et Giroux, 1991; Campbell, 1995). Il a été observé que les tacons en phase de smoltification, appelés présmolts, effectuent parfois des mouvements vers l'aval du cours d'eau à l'automne qui précède leur migration vers la mer, sans entrer en eau salée (McCormick *et al.*, 1998). Ceci serait dû à un habitat devenu inadéquat pour combler leurs besoins énergétiques et leurs besoins en termes de refuges (*i.e.* interstices du substrat) (Riddell et Leggett, 1981; McCormick *et al.*, 1998).

La dévalaison des smolts a lieu en mai ou en juin (Leim et Scott, 1972). Certains individus séjournent en mer pendant seulement une année, alors que d'autres vont y passer deux ou trois ans. Quand les saumons atteignent une taille suffisante et qu'ils sont matures, ils entreprennent la migration qui les mènera de nouveau, à des milliers de kilomètres de là, en eau douce. Après la fraie, la plupart des adultes hivernent en rivière et retournent vers la mer lors de la crue printanière. Contrairement aux saumons du Pacifique, le saumon atlantique survit à la fraie et peut se reproduire plusieurs fois (Bernatchez et Giroux, 1991). L'espèce peut aussi réaliser l'ensemble de son cycle de vie en eau douce ; on l'appelle alors « ouananiche ». Dans le cadre de cette thèse, nous parleront exclusivement de la forme anadrome du saumon atlantique.

Il existe une tactique de reproduction chez le saumon qui ne nécessite pas de maturation en eau salée. En effet, certains mâles développent des gonades pendant leur séjour en eau douce alors qu'ils ne sont âgés que de un ou deux ans. À l'automne, ces mâles dits « précoces » sont susceptibles de se déplacer vers les frayères à l'approche de la période de reproduction (Buck et Youngson, 1982). Les mâles précoces fertiliseraient en moyenne 30% des œufs contenus dans les nids (Jones et Hutchings, 2002). La fréquence d'apparition de cette tactique est très variable, allant de 0 à 100% des mâles selon la population et l'âge des individus (Myers *et al.*, 1986) mais aussi selon la localisation dans le cours d'eau et les années (Aubin-Horth, 2002). Il s'agit d'une stratégie conditionnelle dont l'expression est liée à la taille corporelle des individus. L'expression de cette tactique a bien sûr des répercussions sur l'histoire de vie des individus, notamment sur leur taille corporelle, leur âge à la dévalaison et leur risque de mortalité hivernale (Whalen et Parrish, 1999; Aubin-Horth, 2002). Plusieurs mâles précoces survivent tout de même à l'hiver qui suit la fraie, deviennent subséquemment des smolts et migrent éventuellement vers la mer.

2.1.5.2 Habitat estival

Les saumons atlantique juvéniles sont des généralistes qui se nourrissent d'invertébrés aquatiques (Danie *et al.*, 1984; Rader, 1997). On retrouve ces organismes soit dans la dérive ou encore sur le substrat de la rivière. Lors des périodes d'alimentation, les saumons juvéniles attendent leurs proies en demeurant stationnaire, face au courant et près du substrat, généralement juste derrière une roche (Rimmer *et al.*, 1983; Stradmeyer et Thorpe, 1987). En été, les saumons juvéniles sont retrouvés plus fréquemment sur les seuils que dans les fosses (Rimmer *et al.*, 1983). Ils occupent une gamme étendue de profondeurs d'eau allant de 6 à 54 cm mais ils se concentrent principalement dans les profondeurs situées entre 24 et 36 cm. La vitesse focale, ou vitesse au nez, sélectionnée par les saumons juvéniles varie de 10 à 50 cm s⁻¹ selon l'âge et la taille des individus. L'axe longitudinal de la roche associé aux positions individuelles mesure généralement moins de 20 cm et très souvent moins de 10 cm, suivant les tailles de substrat disponibles (Rimmer *et al.*, 1984). Les saumons juvéniles présentent une certaine fidélité à leur site d'alimentation et ils le défendent contre les individus qui s'y introduisent (Stradmeyer et Thorpe, 1987). Lorsque l'espace disponible est limité et que la densité de juvéniles est importante, une compétition pour les sites d'alimentation peut s'installer (Stradmeyer et Thorpe, 1987; Grant et Kramer, 1990).

Durant l'été, alors que la température de l'eau excède 8-12 °C, les saumons juvéniles s'alimentent principalement durant la journée mais ils peuvent s'alimenter aussi durant la nuit (Higgins et Talbot, 1985; Fraser *et al.*, 1993; Amundsen *et al.*, 1999, 2000). Lorsqu'ils ne sont pas actifs dans la colonne d'eau, les saumons juvéniles sont enfouis dans les interstices du substrat (Gries et Juanes, 1998). À l'automne et à l'hiver, l'activité diurne est abandonnée et l'alimentation nocturne devient prédominante. Dans le cas des rivières plus froides, où la température de l'eau est située entre 8 et 12 °C pendant l'été, les patrons d'activités varient selon le stade de vie plutôt qu'en fonction de la température (Johnston *et al.*, 2004). Enfin, pour les rivières nordiques ou encore celles qui sont alimentées par l'eau de glaciers, les saumons juvéniles adoptent un patron d'activité nocturne toute l'année (Fraser *et al.*, 1995).

2.1.5.3 Habitat hivernal

Malgré un patron d'activité jour-nuit différent en hiver, les saumons juvéniles utilisent sensiblement le même type d'habitat que durant l'été soit les seuils et, moins fréquemment, les fosses (Rimmer *et al.*, 1983). Lors de leurs sorties nocturnes, les saumons juvéniles recherchent des zones de courant relativement faible. On les retrouve à des vitesses allant de 0 à 45 cm s⁻¹ mais en moyenne inférieures à 19 cm s⁻¹ (Whalen et Parrish, 1999). Les zones de courant faible permettent la localisation et la capture des proies avant qu'elles ne dérivent hors d'atteinte. Puisque les saumons juvéniles sont des prédateurs visuels (Fraser et Metcalfe, 1997), la distance de détection des proies diminue à faible intensité lumineuse. L'endroit le plus profitable pour l'alimentation nocturne dépend donc de l'intensité lumineuse : lors des nuits très sombres, ils choisissent des zones de vitesses plus faibles que lorsque la lune et les étoiles sont présents (Metcalfe *et al.*, 1997).

Alors qu'il existe une compétition pour les territoires d'alimentation durant l'été, la situation est différente durant l'hiver. En effet, des observations nocturnes du comportement des saumons juvéniles n'ont permis de dénoter aucun comportement agressif et la proximité de congénères était tolérée jusqu'à des distances de 10-20 cm (Whalen et Parrish, 1999). Des observations effectuées par Heggenes *et al.* (1993) chez la truite brune (*Salmo trutta*) ont permis de constater un comportement similaire. Il semble que cette stratégie aurait pour but de minimiser les dépenses énergétiques au cours de l'hiver (Rimmer *et al.*, 1984; Cunjak et Power, 1986; Cunjak,

1988; Griffith et Smith, 1993; Riehle et Griffith, 1993; Whalen et Parrish, 1999; Huusko *et al.*, 2007), d'où une réduction des comportements territoriaux. En effet, durant cette saison, les besoins énergétiques sont moins importants dus au ralentissement du métabolisme en lien avec la diminution de la température de l'eau (Brett et Groves, 1979; Higgins et Talbot, 1985). La priorité pour les juvénile n'est donc pas de s'alimenter pour croître mais plutôt de s'alimenter pour maintenir une condition corporelle acceptable.

Durant le jour en saison hivernale, on retrouve les saumons juvéniles dans des habitats différents de ceux où on les retrouve durant la nuit. Ils trouvent refuge sous des roches ayant un diamètre inférieur à 40 cm situées sur des fonds où la profondeur moyenne est de 18-49 cm et où la vitesse moyenne de l'écoulement se situe entre 10 et 50 cm s⁻¹ (Rimmer *et al.*, 1984; Cunjak, 1988). Il a été observé que la taille du poisson est généralement proportionnelle au diamètre de la roche sous laquelle il peut se réfugier (Rimmer *et al.*, 1984; Cunjak, 1988; P. Johnston, non publié). La taille des particules composant le substrat revêt donc une grande importance pour l'habitat hivernal. Un substrat grossier ne suffit pas nécessairement à fournir un habitat de qualité puisque la disponibilité des interstices peut être affectée par le colmatage associé à la présence de sédiments fins (Cunjak, 1988; Griffith et Smith, 1993; Cunjak, 1996) et par l'accumulation de glace de fond sur le lit de la rivière. La disponibilité d'interstices est aussi réduite là où il y a une forte densité de poissons trouvant refuge sous les roches du substrat. En effet, la proportion de saumons juvéniles utilisant un interstice durant le jour en hiver, semble fortement dépendante de la densité (Armstrong et Griffith, 2001). Certains individus ne trouvent pas de refuges lorsque les densités sont élevées, la disponibilité d'interstices étant alors limitée. Généralement, un seul individu utilise un interstice donné mais parfois deux ou trois individus peuvent occuper le même abri (Cunjak, 1988; Armstrong et Griffith, 2001). Il a été suggéré que la compétition pour les refuges pourrait contrôler la survie des saumons juvéniles et, conséquemment, la capacité de support des cours d'eau (Armstrong et Griffith, 2001). Outre les saumons juvéniles, bien d'autres espèces de poissons utilisent les interstices du substrat comme abri (Cunjak, 1988, 1996) et pourraient donc être la source de compétition interspécifique pour les refuges.

2.1.5.4 Distribution spatiale des microhabitats

Globalement, les habitats d'hiver sont souvent localisés aux mêmes endroits que les habitats d'été (Rimmer *et al.*, 1983). Cependant, des déplacements ont tout de même été observés à l'automne,

possiblement en réponse à des variations des conditions physiques dans le cours d'eau, en réponse à la disponibilité de nourriture ou encore en réaction à des besoins spécifiques par exemple chez les présmolts (Riddell et Leggett, 1981; Cunjak et Randall, 1993; Cunjak, 1996; McCormick *et al.*, 1998). Il est à noter que ces causes probables et plausibles d'initiation des déplacements demeurent spéculatives car il semble qu'aucune étude n'ait caractérisé spécifiquement les déplacements des saumons juvéniles en fonction des caractéristiques de l'habitat. Un autre aspect intéressant de la dynamique d'utilisation des habitats par les saumons juvéniles est qu'ils utilisent des habitats différents selon leurs patrons d'activité journaliers, ce qui est particulièrement évident durant la période hivernale et lorsque que la température de l'eau est froide. En effet, durant le jour ils vont trouver refuge dans les interstices disponibles là où le substrat est grossier et non imbriqué, alors qu'ils vont sortir durant la nuit pour s'alimenter dans les zones de vitesses faibles où la granulométrie est plus fine. Les refuges et les sites d'alimentation, qu'on pourrait considérer comme des habitats complémentaires, ne sont pas nécessairement distribués aux mêmes endroits dans la rivière. Les déplacements des saumons juvéniles en fonction de la répartition spatiale des habitats complémentaires ont été peu étudiés (Kocik et Ferreri, 1998). Pourtant, il est essentiel de caractériser ces aspects pour comprendre les facteurs limitant les populations de saumon atlantique en rivière. Ce manque de connaissance des déplacements et de l'utilisation des habitats est dû à la difficulté inhérente d'effectuer des suivis à une échelle spatio-temporelle appropriée pour percevoir des déplacements et les relier aux conditions de l'habitat, combiné à des lacunes méthodologiques pour le suivi de poissons de petite taille en milieu naturel.

2.2 Revue des outils de suivis des déplacements des poissons en milieu naturel

Pour mieux comprendre l'origine des lacunes dans les connaissances au sujet du lien existant entre les habitats de rivière et le comportement spatial des poissons, il est nécessaire de se pencher sur les différentes méthodes d'observation et de suivi des poissons en milieu naturel. À chaque méthode correspond un domaine d'application particulier. Le choix de la technique la plus appropriée dépend de l'espèce de poisson à l'étude, de l'environnement dans lequel les suivis sont effectués, de l'échelle de temps impliquée, du type de données voulues (comptage vs. mesure de distances parcourues), de la précision désirée, du nombre de spécimens requis et des ressources disponibles pour l'étude (Lucas et Baras, 2000). Cette section a pour but de résumer

les différentes méthodes actuellement disponibles pour le suivi des poissons en milieu naturel ainsi que leurs avantages et limites d'applications.

Les méthodes de suivi des poissons sont classifiées en deux grandes catégories selon Lucas et Baras (2000) : les méthodes capture-dépendantes et capture-indépendantes. La classification des principales méthodes est présentée à la figure 2.3. Dans le cadre de cette thèse, seulement les méthodes de suivis avec marquage seront présentées puisque ce sont ces dernières qui permettent une évaluation directe des caractéristiques des déplacements des poissons.

Le suivi des déplacements des poissons marqués permettent de recueillir davantage d'informations que les méthodes sans marquage car elles permettent d'évaluer les distances parcourues et d'obtenir des données biologiques sur les individus lors du marquage. Il existe une grande diversité de marques : naturelles internes ou externes ; synthétiques externes ou internes ; électroniques. Les méthodes avec marquage nécessitent une manipulation initiale des spécimens. Les marques synthétiques et la plupart des marques naturelles nécessitent que les spécimens soient recapturés tandis que parmi les marques électroniques, plusieurs types de marques peuvent être détectées à distance (*i.e.* émetteurs à batteries, certains senseurs et certains transpondeurs passifs). Le tableau 2.1 résume certaines caractéristiques des différents types de marques.

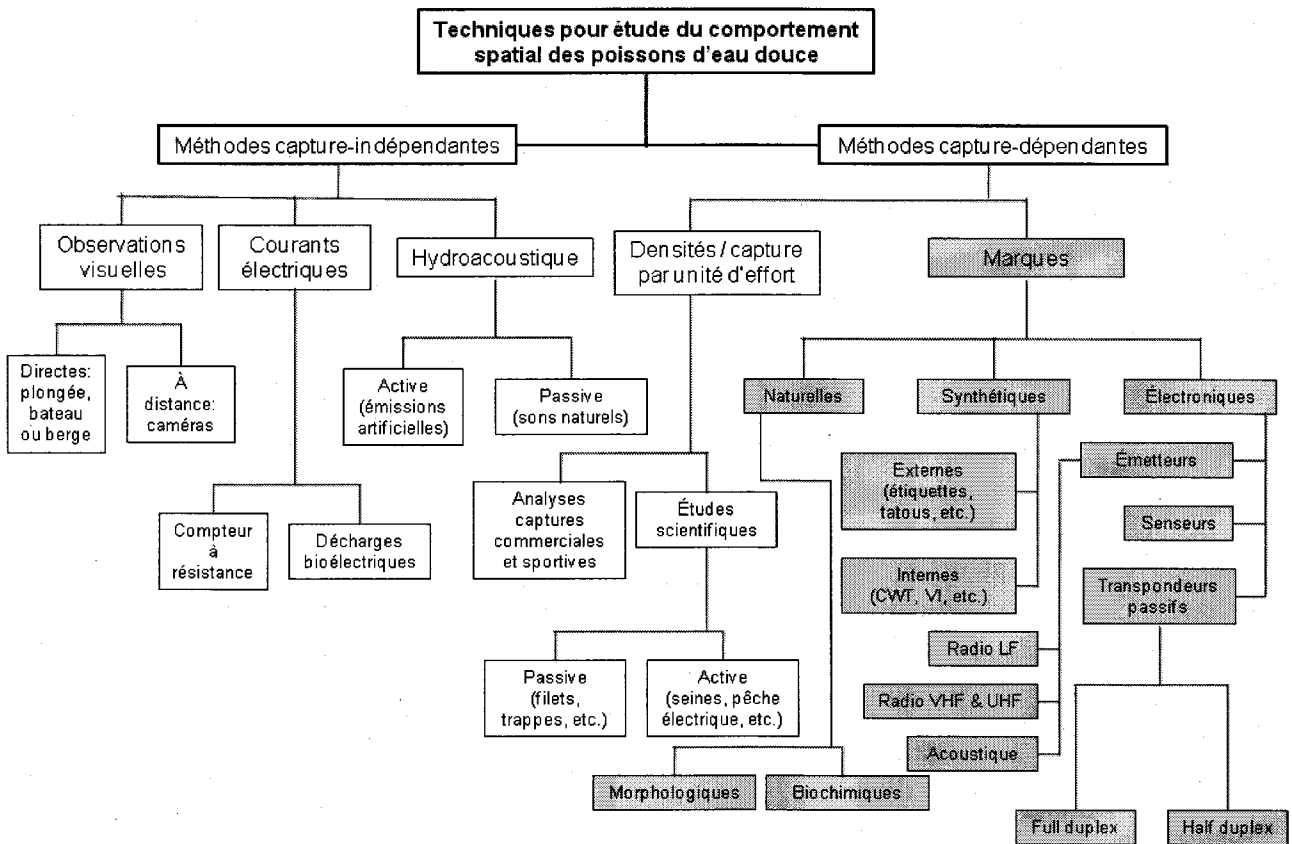


Figure 2.3 Organigramme de la classification des techniques pour l'étude du comportement spatial des poissons d'eau douce et saumâtre. Les méthodes impliquant le marquage des poissons à l'étude sont ombragées. CWT : tiges codées ('coded wire tags'), VI : implants visibles ('visible implants'), LF : basses fréquences ('low frequency'), VHF et UHF : très- et ultra-hautes fréquences ('very- et ultra-high frequency'). Modifié de Lucas et Baras (2000).

Tableau 2.1 Caractéristiques des différents types de marques.

			Caractéristiques					
Catégorie de marque	Type de marque	Variante	Individuelle / de groupe	Coûts	Recapture / distance de détection	Suivi continu	Difficulté technique	Durée de la marque
Marques naturelles	Morphologiques		Individuelle	\$	Recapture	Non	Faible - moyenne	Indéfinie/ changeante
	Biochimiques	Génétiques	Individuelle	\$\$				Indéfinie
		Isotopes, éléments traces						Indéfinie
	Parasites		Groupe (site)	\$				Indéfinie / changeante
Marques synthétiques	Externes	Étiquettes, teintures, tatous, entailles	Ind. \ groupe	\$	Recapture	Non	Faible -moyenne	Limitée
	Internes	Élastomère, CWT, VI	Individuelle	\$	Recapture \ présence*	Non	Faible -moyenne	Indéfinie / permanente
		Biochimique	Groupe		Recapture	Non	Faible	Indéfinie
Marques électroniques	Transpondeurs passifs	Full-duplex	Individuelle	\$\$	0.1- 1 m	Non/oui**	Moyenne -élevée	Indéfinie / permanente
		Half-duplex						
	Senseurs		Individuelle	\$\$\$	0-5000 m	Oui	Moyenne	Limitée
	Émetteurs	LF radio	Individuelle	\$\$\$	2-30 m	Oui	Élevée	30-300 jours
		VHF & UHF radio			20-5000 m		Moyenne	20-600 jours
	Acoustique			20-1000 m		Moyenne	10-300 jours	

* La présence des CWT peut être détectée à l'aide d'un détecteur de métal.

** Certains systèmes d'antennes fixes peuvent être actifs en continu.

2.2.1 Approche de capture-marquage-recapture

Les méthodes de capture-marquage-recapture sont les plus largement utilisées parce qu'elles permettent non seulement l'estimation des abondances de façon précise mais elles permettent aussi le suivi des déplacements des poissons, de leur croissance, de leur histoire de vie et de leur utilisation de l'habitat. L'approche de capture-marquage-recapture consiste en une capture initiale de spécimens, que l'on marque, que l'on relâche au lieu de capture ou ailleurs et que l'on recapture ultérieurement après un intervalle de temps donné. Connaissant le lieu où les individus ont été relâchés, le lieu de recapture indique si les individus se sont déplacés et, le cas échéant, quelle distance ils ont parcouru. Dans le cas où la recapture est effectuée à l'endroit même où les individus marqués avaient été relâchés, le nombre d'individus recapturés permet de modéliser les processus d'émigration-immigration et de mortalité, bien qu'il soit alors difficile de discriminer entre l'un et l'autre. Dans tous les cas, des données biologiques peuvent aussi être recueillies lors de la recapture.

2.2.2 Marques naturelles internes ou externes

Les caractéristiques naturelles internes ou externes des individus peuvent être utilisées à des fins d'identification. Le principal avantage de ce type de marques est l'absence de biais lié à la procédure d'implantation et/ou à la présence d'un dispositif de marquage. De plus, la méthode ne nécessitant pas l'utilisation d'équipement spécialisé, les coûts demeurent faibles. Par contre, l'identification des individus peut être plus ou moins ardue selon les marques utilisées, et le sacrifice de l'individu est souvent nécessaire pour prélever l'information contenue dans les marques naturelles internes.

2.2.2.1 Caractéristiques morphologiques

Les caractéristiques morphologiques telles que les patrons de coloration et de pigments peuvent être utilisées mais sont fréquemment sujets à des changements ontogénétiques ou peuvent être similaires entre individus causant potentiellement des erreurs d'identification (McFarlane *et al.*, 1990; Lucas et Baras, 2000). Les caractéristiques morphologiques s'avèrent parfois être la seule approche possible lorsque les individus sont trop petits pour être marqués ou dans le cas

d'espèces observables mais difficiles à capturer. Un exemple d'application de cette approche est la comparaison des patrons de taches chez les alevins de saumon atlantique et de truite brune en utilisant une approche par analyse comparative de photos (Garcia de Leaniz *et al.*, 1994). Cette méthode est simple et rapide d'utilisation sur le terrain mais elle demande par contre un temps considérable d'analyse des images *a posteriori* et le degré de stabilité temporelle des patrons de taches est encore mal connu.

2.2.2.2 Marqueurs génétiques

Parmi les marques naturelles internes, les marqueurs génétiques offrent plusieurs options de suivi tant au niveau populationnel (polymorphisme enzymatique ou ADN mitochondrial) qu'individuel (VNTRs ou microsatellites) (Duchesne et Bernatchez, 2007). L'assignation parentale et l'allocation à un groupe sont deux grandes applications de la génétique qui peuvent être utilisées à différentes fins comprenant l'étude de la dispersion des poissons dans leur milieu. L'allocation parentale consiste à trouver la combinaison de génotypes parentaux qui ont produit le génotype retrouvé chez la progéniture. Il est donc nécessaire de disposer de données génétiques provenant à la fois des parents et des jeunes. Plusieurs méthodes d'assignation existent selon qu'il s'agit d'un système fermé où tous les parents possibles sont connus (ex. situation d'aquaculture) ou d'un système ouvert où une certaine proportion de la progéniture provient de parents non-échantillonnés (Duchesne et Bernatchez, 2007). L'allocation à un groupe, qui peut être une population ou une souche, fonctionne sur un principe similaire. Connaissant les fréquences alléliques de plusieurs groupes, on réassigne les individus au groupe où la combinaison d'allèles de l'individu est la plus probable. L'assignation d'un individu à ses parents ou à sa population d'origine peut fournir des informations sur la provenance de l'individu et par conséquent sur ses déplacements. Par exemple, si l'endroit où les œufs déposés par un couple de parents génotypés est connu, il est possible de déterminer la provenance d'un juvénile et ainsi de mesurer la distance à partir du nid. L'obtention d'un échantillon de génome se fait relativement facilement par le prélèvement de tissus externes (nageoires) mais certaines analyses requièrent l'utilisation d'autres tissus qui peuvent nécessiter le sacrifice des spécimens. Les coûts de cette approche sont généralement assez élevés et ils sont principalement liés à l'acquisition du matériel de laboratoire, du personnel et du temps impliqué pour les manipulations des tissus ainsi que pour les analyses de réassignation basée sur des modèles statistiques.

2.2.2.3 *Éléments traces et isotopes*

Les éléments traces ou ratios isotopiques sont aussi utilisées pour reconstituer les habitats utilisés et les déplacements des poissons (Campana, 1999; Cunjak *et al.*, 2005). Les conclusions que l'on peut tirer de l'analyse de ces éléments proviennent du fait qu'ils sont variables d'un environnement à l'autre. Les éléments traces sont mesurés dans les structures osseuses ou cartilagineuses (os, écailles, otolithes) et sont représentatifs de la composition chimique de l'eau. Les isotopes stables sont quant à eux mesurés dans la chair et représentent la source de nourriture et le niveau trophique. Un poisson qui fréquente plusieurs habitats où il se nourrit de proies distinctes assimile des isotopes en proportion différente que les individus qui sont demeurés dans un seul de ces habitats. Connaissant préalablement les compositions en isotopes de la source alimentaire dans différents milieux susceptibles d'être fréquentés par les individus étudiés, il est donc possible d'inférer les déplacements (Cunjak *et al.*, 2005). La composition en isotopes est surtout adaptée à l'étude de l'écologie alimentaire ou encore des déplacements qui impliquent une alternance entre des habitats d'eau douce et d'eau salée. Il faut aussi noter que dans la plupart des cas, il s'avère nécessaire de sacrifier les spécimens.

2.2.2.4 *Parasites*

De façon similaire à la méthode des isotopes, les parasites présents dans l'organisme (tissus, cavité abdominale, tractus digestif, téguments, etc.) des poissons peuvent permettre de différencier les stocks, leur provenance, leurs déplacements ou encore leur recrutement (MacKenzie, 1983; Buckley et Blankenship, 1990). Une connaissance préalable de l'écologie des parasites est nécessaire et le niveau d'infection par les parasites doit être variable dans la zone d'étude pour constituer un indicateur fiable. De plus, les parasites ne doivent pas causer d'effets pathologiques marqués sur le poisson-hôte afin de ne pas biaiser les conclusions. À moins d'utiliser des parasites externes, le sacrifice des individus sera dans la plupart des cas nécessaire pour procéder à la détection de parasites dans les tissus internes. Peu d'exemples d'utilisation de cette méthode sont retrouvés dans la littérature, ce qui est vraisemblablement lié d'une part, au manque de connaissances sur l'écologie des parasites (Buckley et Blankenship, 1990) et d'autre part, à l'existence de méthodes de suivi plus performantes.

2.2.3 Marques synthétiques non-électroniques

La catégorie des marques synthétiques non-électroniques comprend les marques externes telles que les tatouages, entailles, teintures, étiquettes et les marques internes telles que les implants d'élastomère, les implants visibles VI, les tiges codées et les marques biochimiques. Tout comme plusieurs des marques naturelles, les marques synthétiques nécessitent une manipulation initiale. Par la suite, une marque est apposée, les individus sont relâchés et sont recapturés ou observés ultérieurement. On peut ensuite inférer les déplacements selon les informations dont on dispose sur les individus retrouvés. Le choix d'utiliser des marques internes ou externes dépend principalement du nombre d'individus que l'on désire suivre, de leur taille et du milieu dans lequel les poissons marqués se déplacent. La plupart des dispositifs synthétiques non-électroniques sont peu coûteux.

2.2.3.1 Marques externes

Les marques synthétiques externes peuvent prendre la forme de tatouages ('branding'), d'entailles partielles des nageoires (fin clip), de teintures synthétiques ou encore d'étiquettes fixées aux nageoires ou à la musculature des poissons (McFarlane *et al.*, 1990) (figure 2.4a). Les tatouages, entailles et pigments synthétiques sont des méthodes plutôt adaptées au marquage de masse car il existe peu de codes possibles et elles sont rapides et peu coûteuses (Lucas et Baras, 2000). Les tatouages sont effectués à l'azote liquide et sont relativement durables mais la logistique liée à la manipulation de l'azote liquide en fait une méthode un peu lourde pour l'utilisation sur le terrain (Knight, 1990). L'entaille des nageoires est rapide et simple mais de durabilité limitée étant donné que les nageoires repoussent assez rapidement (McFarlane *et al.*, 1990). La coloration des nageoires à l'aide de teintures peut aussi être utilisée, ce qui permet d'augmenter le nombre de codes possibles en utilisant différentes combinaisons de couleurs, de nombres de marques et de nageoires (McFarlane *et al.*, 1990; Lucas et Baras, 2000). Cette méthode est souvent utilisée dans les études en laboratoire afin d'identifier des groupes expérimentaux ou encore lorsqu'un petit nombre d'individus est observé pour une courte durée. Les tatouages, entailles et teintures ont comme point en commun une fiabilité limitée car elles peuvent facilement être confondues avec des blessures ou pigments naturels et s'effacent au cours du temps (McFarlane *et al.*, 1990; Lucas et Baras, 2000).

Les étiquettes externes (ex. spaghetti tags, anchor tags, carlin tags) constituent une approche très populaire car elles permettent l'identification à l'individu tout en étant facilement détectables, même par une personne inexpérimentée. De plus, elles sont peu coûteuses, relativement durables et rapidement implantées sur le poisson. Les étiquettes prennent différentes formes : disques, rubans ou timbres de métal de différents formats, de couleurs variées et sur lesquelles un numéro d'identification peut être inscrit. Les étiquettes sont généralement fixées à l'aide de fils de nylon ou de métal (figure 2.4a). Certains types d'étiquettes peuvent potentiellement induire des effets négatifs sur les poissons, entre autres des blessures au site d'attachement, des réductions de croissance et des risques d'emmêlement dans la végétation ou autres structures. Leur taux de rétention peut aussi être limité et il est très variable selon le type d'étiquette, l'opérateur, l'espèce et l'environnement (intensité des courants) (Lucas et Baras, 2000).

2.2.3.2 Marques internes

Les problèmes de rétention et d'emmêlement des étiquettes externes ont donné lieu au développement des marques internes. Cette catégorie de marques synthétiques comprend l'élastomère ('visible implant elastomer' ou 'VIE'), les implants visibles ('VI tags') et les tiges codées ('CWT' : 'coded wire tags'). L'élastomère est un polymère biocompatible appliqué par injection, généralement dans les nageoires ou le cartilage (figure 2.4b). Ces marques permettent l'identification individuelle en utilisant des combinaisons de couleur et différentes localisation sur le corps du poisson (Bruyndoncx *et al.*, 2002; Steingrímsson et Grant, 2003). L'élastomère constitue une méthode non invasive et rapide, mais qui, tout comme les marques de type teintures, s'estompe avec le temps (Lucas et Baras, 2000; Bruyndoncx *et al.*, 2002; Steingrímsson et Grant, 2003). Cette méthode a l'avantage d'être utilisable sur des poissons de petite taille sans effets négatifs sur leur croissance et leur survie (Jensen *et al.*, 2008).

De façon similaire aux injections d'élastomère, les implants visibles VI sont des petites plaquettes rectangulaires fluorescentes qui peuvent être implantées dans le cartilage près de l'œil du poisson ou dans tout autre tissu transparent (figure 2.4b). En plus d'être colorées, elles comprennent un code alphanumérique à trois caractères qui permet l'identification à l'individu. Les réactions corporelles à l'implant et la pigmentation peuvent parfois rendre la lecture du code

difficile (Lucas et Baras, 2000), ce qui est un des inconvénients de cette méthode. Aussi, les implants sont souvent perdus chez les poissons de moins de 150 mm de longueur et ne peuvent être utilisés chez certaines espèces dû à une absence de tissus appropriés pour l'implantation (Northwest Marine Technology Inc.). Ce type de marque a toutefois l'avantage d'être peu coûteux en plus d'être permanent et facile d'implantation.

Les marques internes considérées comme les moins coûteuses et qui sont les plus utilisées sont les tiges codées (Lucas et Baras, 2000). Ils consistent en une minuscule section de fil d'acier inoxydable magnétisé sur lequel un code est apposé. Les tiges codées sont injectées dans le corps du poisson, généralement dans la région de l'ethmoïde mais plusieurs autres localisations sont possibles et ce, avec peu d'effets sur la santé du poisson (Buckley et Blankenship, 1990). La présence de la marque peut être révélée par un détecteur de métal, ce qui minimise les risques de non-détection comparativement aux marques qui doivent être détectées visuellement telles que les implants visibles VI ou l'élastomère. Cependant pour que le code individuel soit lu, on doit utiliser des rayons-X ou encore extraire le dispositif du poisson, ce qui nécessite généralement son sacrifice. L'implantation et la récupération de ce type de marque nécessite de l'équipement spécialisé. Le marquage aux tiges codées est très utilisé pour identifier les poissons ensemencés et pour les suivis de population à long terme où plusieurs individus sont sacrifiés de façon routinière (Buckley et Blankenship, 1990; Peterson *et al.*, 1994).

Les marques internes peuvent aussi prendre la forme de marques chimiques ou structurales dans les tissus. Par exemple, les structures osseuses peuvent être marquées à l'aide de radionucléides ou de tétracycline qui sont intégrés dans les tissus (Muncy *et al.*, 1990). Les otolithes peuvent également être marqués thermiquement en soumettant le poisson à des cycles de température, ce qui laisse une signature visible dans le patron des anneaux (Buckley et Blankenship, 1990). L'application de telles méthodes nécessite un processus en laboratoire relativement long, permet seulement le marquage de masse et l'identification des marques requiert le sacrifice du poisson, ce qui rend ces méthodes relativement peu populaires lorsqu'il s'agit de suivre les déplacements des poissons (Lucas et Baras, 2000).

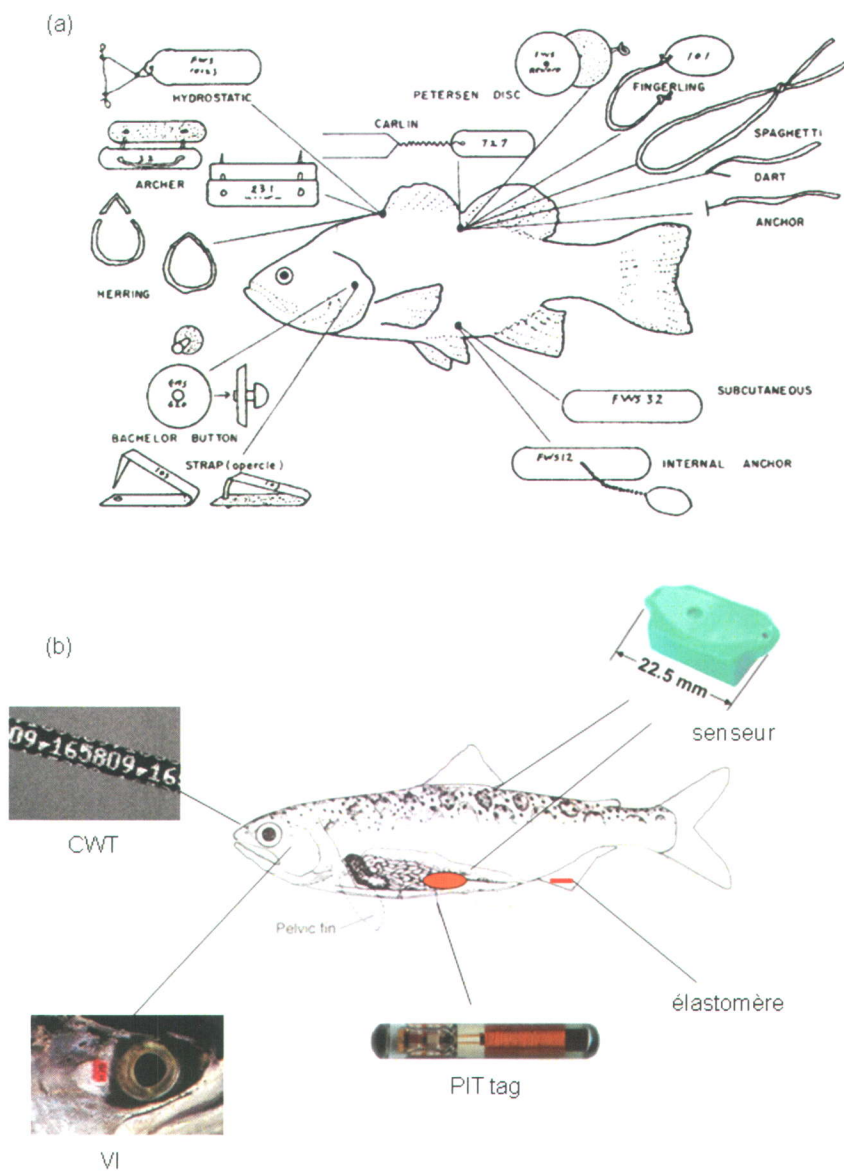


Figure 2.4 Schéma de (a) différentes marques externes et leur emplacement sur le poisson (tiré de McFarlane *et al.*, 1990) et (b) marques internes et leur emplacement sur le poisson. Noter que les dispositifs ne sont pas à l'échelle. Tiges codées (CWT) : Northwest Marine Technology. Senseur de température : IBCollar, Alpha Mach Inc. PIT tag : Texas Instruments. Visible implant (VI) et élastomère : Northwest Marine Technology.

2.2.4 Marques électroniques

Les marques électroniques permettent l'identification rapide, à long terme, et souvent à relativement grande distance des poissons. Ceci permet donc de les positionner avec une grande résolution spatiale et temporelle dans divers environnements. Les marques électroniques permettent directement l'étude des déplacements des poissons, de leur utilisation de l'habitat, de l'efficacité et de la perméabilité des structures à leur passage, de leur survie et de leur migrations ainsi que de leur réponse aux changements dans les conditions environnementales (quelques exemples : Breukelaar *et al.*, 1998; Lucas et Baras, 2000; Greenberg et Giller, 2000; Robertson *et al.*, 2003; Berland *et al.*, 2004; Höjesjö *et al.*, 2007; Stradmeyer *et al.*, 2008). Les marques électroniques comprennent les émetteurs à batteries, les senseurs et les transpondeurs passifs.

2.2.4.1 Émetteurs à batteries

Il existe trois grands types d'émetteurs à batteries : les émetteurs acoustiques, les émetteurs radio de hautes (VHF) et ultra-hautes fréquences (UHF) et les émetteurs de basses fréquences (LF). L'application optimale de chacun de ces systèmes dépend largement des conditions environnementales dans lequel le système est déployé. Tous les émetteurs à batteries ont comme point commun une durée de vie limitée et des coûts élevés mais ils permettent de suivre précisément les déplacements des poissons marqués.

Émetteurs acoustiques

Les émetteurs acoustiques nécessitent la présence d'un hydrophone immergé dans l'eau afin de capter les signaux acoustiques (généralement de 30-300 kHz) émis par un émetteur implanté de façon externe ou interne sur un poisson. Les signaux acoustiques ont comme caractéristique de se déplacer de manière omnidirectionnelle et à vitesse constante dans l'eau à toute température et salinité. Les émetteurs acoustiques peuvent donc en principe être utilisés dans la plupart des environnements d'eau douce ou d'eau salée. La distance de détection est par contre fortement dépendante du niveau du son ambiant, ce qui en fait une méthode plutôt appropriée aux eaux relativement calmes et profondes telles que les estuaires, fleuves ou grands réservoirs (Lucas et Baras, 2000). La distance de détection est également influencée par l'air et les frontières physiques telles que les thermoclines, ce qui peut limiter l'application dans les étendues d'eaux

stratifiées thermiquement. Les distances de détection peuvent varier de 20 à 1000 m selon les environnements et les équipements utilisés. Le positionnement des poissons marqués est effectué en suivant la ligne du signal le plus fort et/ou en triangulant les positions à l'aide de plusieurs hydrophones. Les hydrophones peuvent être fixes et répartis dans l'aire d'étude ou encore être utilisés de manière mobile. Les émetteurs acoustiques requièrent en général plus d'énergie que les émetteurs radio mais permettent un positionnement précis de l'ordre du 10 cm avec des systèmes 3D (Lucas et Baras, 2000). Pour tous les types d'émetteurs, qu'ils soient radio ou acoustiques, l'identification à l'individu se fait selon la fréquence spécifique d'émission. Il existe une grande variété de systèmes de détection et d'émetteurs de différentes tailles, ce qui permet l'utilisation de ce type de marque pour diverses espèces de poissons et de contextes. Les spécifications techniques des émetteurs font varier leur coût d'achat qui se situe en général autour de 200 à 400 \$ CDN l'unité.

Émetteurs radio

Les émetteurs radio sont très employés et ils sont disponibles en différents formats, ce qui les rend utilisables pour une grande variété de tailles de poissons. Selon les caractéristiques de l'espèce à l'étude, l'implantation des émetteurs peut être externe, interne ou encore stomacale. Les signaux radio peuvent être détectés dans l'eau ou dans l'air et ce, à partir d'un bateau, de la terre ferme ou même d'un avion/hélicoptère. Les émetteurs radio sont généralement utilisés dans les eaux peu profondes (moins de 5 m) et de basse conductivité (plus basse que $500 \mu\text{S cm}^{-1}$) tels que les lacs, rivières et étangs (Lucas et Baras, 2000). Les signaux radio se propagent de façon omnidirectionnelle dans l'eau, tout comme les signaux acoustiques, mais seulement les vecteurs d'ondes perpendiculaires à l'interface eau-air peuvent être détectés par une antenne aérienne. Par conséquent, la profondeur et la conductivité de l'eau influencent considérablement la distance de détection. Le choix de la fréquence utilisée et du type d'émetteur doit donc tenir compte de ces aspects. La capacité de transmission du signal étant proportionnelle à son atténuation par la profondeur et la conductivité, les basses fréquences (30-50 MHz) sont plus utilisées en eaux profondes et/ou conductrices. La taille de l'antenne réceptrice a, de plus, une grande influence sur la logistique d'application des systèmes radio. En effet, dans certaines conditions de terrain, une antenne réceptrice de taille plus réduite pour des signaux de plus haute fréquence peut être plus avantageuse malgré une distance de détection plus faible. Les émetteurs avec antenne émettrice

externe au corps du poisson permettent aussi une plus grande distance de détection et sont de tailles réduites. Par contre, certains inconvénients découlent du fait que les émetteurs sont généralement implantés dans l'abdomen des poissons et que l'antenne émettrice est saillante du corps. Parmi ceux-ci, on compte des risques d'infection élevés dû à la présence d'un corps étranger, des effets potentiels sur la nage du poisson et également des risques d'emmêlement de l'antenne dans les structures environnantes (Moore *et al.*, 1990; Adams *et al.*, 1998; Lucas et Baras, 2000). Les émetteurs radio sont relativement coûteux (du même ordre que les émetteurs acoustiques, 200-400 \$ CDN l'unité en général) de même que le système d'antennes requis pour effectuer les suivis (variable selon les spécifications techniques). Les systèmes VHF sont plus utilisés que les systèmes UHF en raison de la plus petite taille des émetteurs et de leurs coûts plus réduit. Les systèmes radio UHF sont utilisés lorsque les données sont transférées par satellites, comme c'est le cas pour le système ARGOS ('Advanced Research and Global Observation by Satellite') (Lucas et Baras, 2000). Parce que le signal est toutefois rapidement atténué dans l'eau, l'émetteur doit cependant être situé près de la surface afin d'en optimiser la détection. Ces émetteurs sont assez lourds et ne peuvent être utilisés que sur des poissons de grandes tailles. Il existe également des dispositifs qui peuvent émettre des signaux acoustiques et radio (émetteurs CARTs) en alternance selon les besoins (Lucas et Baras, 2000).

Les émetteurs électromagnétiques (LF) ou encore les transpondeurs à batteries émettent des signaux de mêmes fréquences que celles utilisés par les transpondeurs passifs, soit des basses fréquences de 30 à 300 kHz. Ces types d'émetteurs sont normalement utilisés dans les environnements conducteurs mais bruyants ou encore en présence de structures physiques complexes qui empêchent l'utilisation des émetteurs acoustiques ou radios de plus haute fréquence (Lucas et Baras, 2000). Les distances de détection des émetteurs LF couvrent quelques dizaines de mètres, ce qui est intermédiaire entre les distances de détection obtenues pour les transpondeurs passifs, pour les émetteurs radios (VHF et UHF) et pour les émetteurs acoustiques. L'utilisation des transpondeurs à batteries est limitée dû à leur grande dimension qui restreint leur emploi aux poissons de grande taille (≥ 1.4 kg). Il existe toutefois des émetteurs LF assez petits (40 mm X 10 mm, 36 g) pour permettre le marquage de poissons de tailles moyennes (Breukelaar *et al.*, 1998; Smith *et al.*, 1998; Lucas et Baras, 2000).

2.2.4.2 Senseurs

Il existe toute une panoplie de marques électroniques associées à des senseurs physiologiques ou environnementaux. Ces types de marques enregistrent en continu les données qui sont ensuite récupérées à un moment ultérieur lorsque le dispositif est retrouvé. Les variables environnementales qui peuvent être enregistrées sont la température, la salinité, la profondeur et la concentration en oxygène (Gowans *et al.*, 1999; Lucas et Baras, 2000; Myers *et al.*, 2005). Ces données permettent de relier le comportement des poissons aux variables environnementales sans toutefois mesurer directement les déplacements. Cependant, lorsque des données environnementales indépendantes des enregistrements du senseur sont disponibles, il est parfois possible de retracer *a posteriori* les déplacements du poisson entre des habitats aux propriétés physiques différentes. Des données physiologiques telles que le rythme cardiaque et les contractions musculaires peuvent aussi être enregistrées, permettant ainsi des études sur les dépenses énergétiques des poissons en milieu naturel (Lucas et Baras, 2000; Cooke *et al.*, 2004). Pour les mêmes raisons que pour les émetteurs radio et acoustiques, les senseurs sont relativement coûteux (plusieurs centaines de dollars CDN par unité) et ont une durée de vie limitée.

2.2.4.3 Transpondeurs passifs

Les transpondeurs passifs ('passive integrated transponders' ou 'PIT-tags') constituent une catégorie de marque électronique de plus en plus utilisée pour l'identification et le suivi des déplacements des poissons tant en laboratoire qu'en milieu naturel. Les principaux avantages des transpondeurs passifs se situent au niveau de leur petite taille, de leur faible coût (~ 4 \$ CDN l'unité) comparativement aux autres types de marques électroniques, de leur grande durée d'utilisation (théoriquement illimitée) et du fait qu'ils permettent l'identification individuelle des poissons marqués. Contrairement aux autres types d'émetteurs et de senseurs, les transpondeurs passifs ne possèdent pas de pile interne, ce qui permet de réduire considérablement leur taille et leur assure une durée de vie illimitée. Puisque les transpondeurs passifs sont beaucoup plus petits que les autres types de marques électroniques, ils peuvent être utilisés sur des poissons de quelques grammes seulement (Prentice *et al.*, 1990a), ce qui les rend utiles pour l'étude de presque toutes les espèces de poissons et certains stades juvéniles.

Les transpondeurs passifs sont composés d'un circuit intégré et d'une antenne hélicoïdale protégés par une capsule de verre. La présence du circuit intégré permet à l'utilisateur de programmer lui-même le code individuel de son choix parmi une possibilité de 10^9 codes différents (Prentice *et al.*, 1990a b). L'interrogation du tag se fait à l'aide d'une antenne qui induit un champ électromagnétique ayant pour effet d'énergiser le transpondeur qui retransmet alors son code individuel à l'antenne. Selon le système utilisé, le code peut alors être affiché sur un écran ou stocké en mémoire.

Il existe plusieurs formes et tailles de transpondeurs passifs et ceux-ci peuvent fonctionner sur des fréquences de 125 à 400 kHz. Ils fonctionnent cependant tous selon l'un ou l'autre des deux modes de transmission : le *full-duplex* et le *half-duplex*. La distinction entre les deux modes de transmission est importante car ceux-ci présentent des caractéristiques différentes au niveau de la vitesse d'interrogation, de la taille des transpondeurs, de la distance de détection et de la consommation d'énergie. Alors que les systèmes full-duplex émettent et reçoivent les signaux simultanément, les systèmes transmettant en *half-duplex* ont un cycle un peu plus lent car ils émettent et reçoivent en alternance. En contrepartie, la distance de détection des transpondeurs est beaucoup plus grande pour les systèmes *half-duplex* et ils sont aussi beaucoup moins énergivores, ce qui représente un avantage certain pour les applications en région éloignée sans accès à l'électricité.

Plusieurs types d'antennes existent actuellement afin effectuer des études en milieu de laboratoire ou naturel (figure 2.5). Les systèmes d'antennes portables permettent de se déplacer facilement dans la zone à l'étude, ce qui rend possible la détection d'individus marqués sur de grandes surfaces et dans divers habitats (Roussel *et al.*, 2000; Zydlewski *et al.*, 2001; Linnansaari et Cunjak, 2007). Par contre, la résolution temporelle des suivis est limitée étant donné que les suivis doivent s'effectuer manuellement par un opérateur. Quant à eux, les systèmes d'antennes fixes permettent de suivre en continu le passage des poissons à un endroit spécifique (Armstrong *et al.*, 1996; Castro-Santos *et al.*, 1996; Greenberg et Giller, 2000; Zydlewski *et al.*, 2001; Ibbotson *et al.*, 2004). Ce type de système est par conséquent plutôt approprié pour des études sur les déplacements longitudinaux ou migratoires que pour l'étude de l'utilisation de l'habitat à petite échelle.

La technologie des transpondeurs passifs est utilisée dans une grande gamme d'applications allant de la simple identification des poissons en aquaculture aux études comportementales de laboratoire, de sélection d'habitat et de déplacements en milieux naturels (Prentice *et al.*, 1990b; Armstrong *et al.*, 1996; Castro-Santos *et al.*, 1996; Lucas et Baras, 2000; Greenberg et Giller, 2000; Roussel *et al.*, 2000; Zydlewski *et al.*, 2001; Ibbotson *et al.*, 2004; Linnansaari et Cunjak, 2007). Les coûts liés à l'utilisation des systèmes PIT sont principalement liés à l'achat et à l'implantation du système d'antenne puisque les transpondeurs passifs comme tels sont peu dispendieux. La limite principale à l'utilisation de cette technologie est la distance de détection qui varie actuellement de quelques centimètres à un mètre environ (Armstrong *et al.*, 1996; Greenberg et Giller, 2000; Roussel *et al.*, 2000; Zydlewski *et al.*, 2001; Ibbotson *et al.*, 2004; Hill *et al.*, 2006). Ceci restreint actuellement leur application à des cours d'eau de petites tailles ou à des endroits où les poissons sont contraints à passer près des antennes. Des développements visant à augmenter les distances de détection et la résolution spatio-temporelle des systèmes d'antennes PIT repousseraient considérablement les limites à l'utilisation de cette technologie dans le suivi des déplacements de poissons à petite et grande échelle.



Figure 2.5 Principaux types d'antennes à transpondeurs passifs : (a) antenne portable typique et (b) antenne fixe transversale.

Chapitre 3 : Résumé des travaux de recherche

Ce chapitre a pour but de résumer, en français, l'ensemble des objectifs spécifiques, des méthodologies utilisées et des résultats obtenus dans le cadre des articles en anglais de cette thèse. Des références fréquentes aux articles scientifiques présentés aux chapitres 4, 5, 6 et 7 seront effectuées lorsque nécessaire. Il est à noter que l'ordre des auteurs sur chacun de ces écrits a été déterminé selon le degré d'implication. La candidate a réalisé la planification, la collecte de données, la compilation, l'analyse des résultats et la rédaction des textes. Les autres auteurs ont effectué soit de la supervision sur le terrain ou lors de l'analyse des données et de la rédaction.

Le chapitre trois comporte deux sections principales, la première résumant l'étude du comportement spatial et de l'allocation énergétique des saumons juvéniles le long des tronçons sédimentaires tandis que la deuxième partie traite des développements des outils de suivi de poissons utilisant la technologie des transpondeurs passifs.

3.1 Variations des déplacements journaliers et de l'allocation énergétique des saumons atlantique juvéniles le long de tronçons sédimentaires

Les deux premiers objectifs de cette thèse sont, premièrement, d'étudier l'effet des caractéristiques de l'habitat sur le comportement spatial des saumons juvéniles et deuxièmement, de caractériser leur dynamique énergétique en lien avec la structure de l'habitat. L'étude des liens entre l'habitat et sa dynamique d'utilisation par les saumons atlantique juvéniles est particulièrement intéressante car le cycle de vie de cette espèce est complexe et s'étale sur une gamme d'échelles temporelles et spatiales.

3.1.1 Présentation des sites d'étude

L'échelle spatiale des tronçons sédimentaires a été choisie pour la réalisation des objectifs de la thèse car cette segmentation constitue une structure géomorphologique d'importance qui contrôle la distribution longitudinale des habitats. Étant donné que la succession des habitats le long des tronçons sédimentaires est une caractéristique fréquente en milieu fluvial, il sera possible de

généraliser les résultats et ainsi d'acquérir une meilleure connaissance globale des processus physiques et biologiques à cette échelle. Dans le cadre de cette thèse, deux tronçons sédimentaires situés dans un contexte lithologique distinct, de dimensions différentes et comportant des populations de saumons d'abondances variées, ont été choisis afin de déterminer si cette structure produit des effets écologiques semblables dans divers environnements.

Le premier tronçon sédimentaire choisi est localisé sur la rivière Dartmouth (48°54' N, 64°35' W) en Gaspésie (Québec, Canada). Cette rivière s'écoule dans une vallée en V au cœur de la formation des Appalaches et draine une superficie de 748 km² avec un débit moyen annuel de 15 m³ s⁻¹ (Centre d'expertise hydrique du Québec station 020602, approx. 13 km de l'embouchure, 2001-2005). Le deuxième tronçon sédimentaire sélectionné pour l'étude est situé sur la rivière Sainte-Marguerite (48°27' N, 69°95' W) qui s'écoule dans une vallée glaciaire en U à l'intérieur du bouclier canadien dans la région du Saguenay (Québec, Canada). Cette rivière comporte deux branches ayant des bassins versants de tailles similaires totalisant 2115 km². Le débit annuel moyen de la branche Nord-Est est de 35 m³ s⁻¹ (Centre d'expertise hydrique du Québec station 062803, approx. 7 km de l'embouchure, 2000-2005) et celui de la branche principale, où cette étude a été effectuée, est estimé à 25 m³ s⁻¹ (non publié). La population de saumon atlantique est plus abondante sur la rivière Dartmouth, avec un nombre de géniteurs environ deux fois plus élevé que sur la rivière Sainte-Marguerite (Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, 2009).

Sur la rivière Sainte-Marguerite, la localisation des tronçons sédimentaires a été déterminée précédemment par Davey et Lapointe (2007) à partir d'une méthode utilisant des données cartographiques validées ensuite sur le terrain. La même méthode a été utilisée par la suite sur la rivière Dartmouth afin de localiser les sources de substrat grossier initiatrices des tronçons sédimentaires. Le tronçon choisi sur la rivière Dartmouth est situé dans sa portion aval, s'étendant de l'exutoire jusqu'à 12 km en amont. Celui de la rivière Sainte-Marguerite est plutôt localisé dans la partie amont, approximativement à 66 km de l'embouchure. Ce dernier est d'ailleurs beaucoup plus court et moins large que le tronçon choisi sur la rivière Dartmouth, soit 3.5 km de longueur et 20 m de largeur en moyenne comparativement aux 12 km de longueur et 40 m de largeur sur la rivière Dartmouth. Le long de ces deux tronçons, plusieurs sites

représentatifs des variations géomorphologiques ont été sélectionnés (figure 3.1). La longueur des sites a été déterminée de manière à inclure une séquence seuil-mouille et à constituer des surfaces mouillées similaires. Trois sites ont été documentés dans chacun des tronçons sédimentaires en ce qui concerne le comportement spatial alors que deux sites supplémentaires ont été ajoutés sur la rivière Dartmouth pour l'étude de l'allocation énergétique des saumons juvéniles.

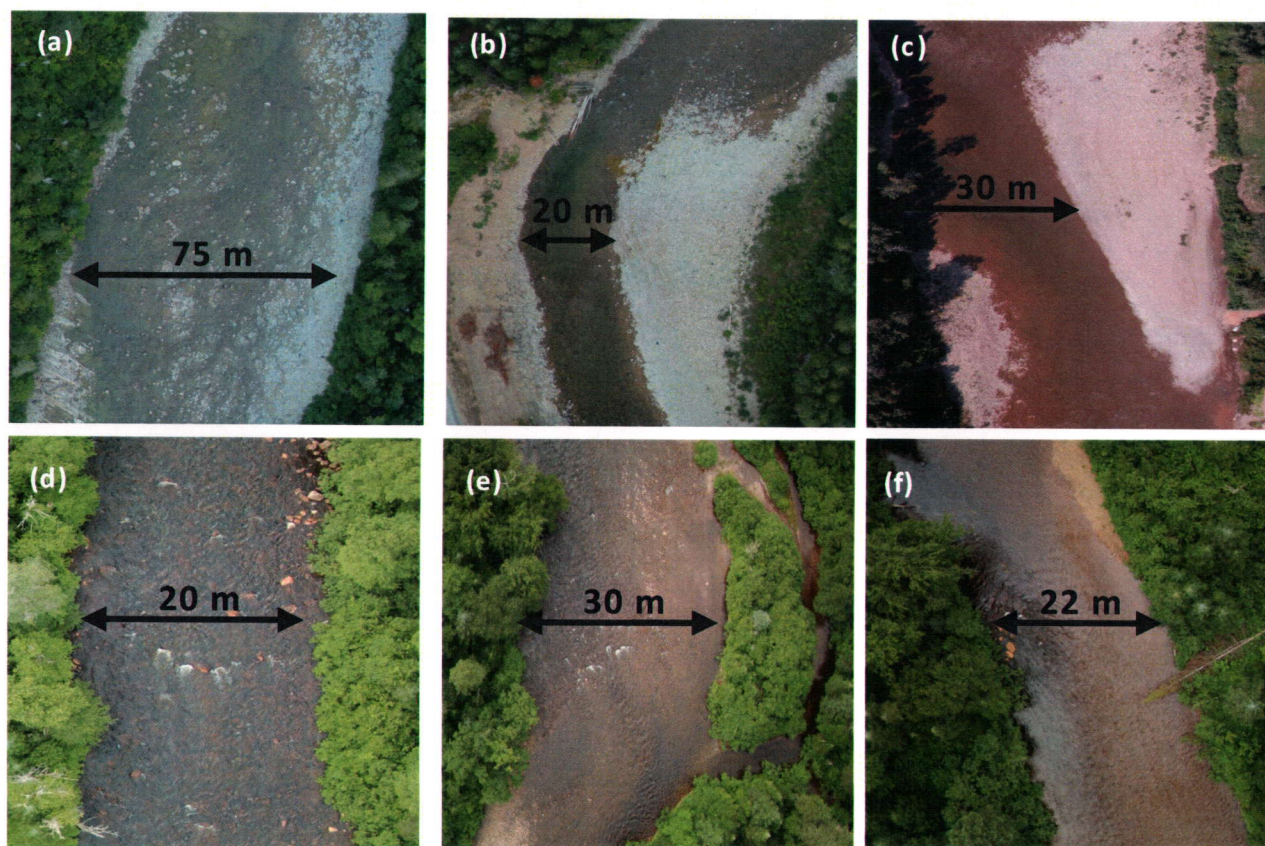


Figure 3.1 Photos aériennes des sites le long des tronçons sédimentaires de la rivière Dartmouth (a) DMR1, (b) DMR3, (c) DMR5, et de la rivière Sainte-Marguerite (d) SMR1, (e) SMR2, (f) SMR3. La largeur des sites est indiquée. Les photos de la rivière Sainte-Marguerite ont été prises dans le cadre du projet Geosalar en 2002 et celle de la rivière Dartmouth dans le cadre de Geosalar II en 2005.

3.1.2 Variations des déplacements journaliers des saumons atlantique juvéniles le long de tronçons sédimentaires

Cette section résume en français les travaux relatifs à l'objectif 1 et sont présentés plus en détail au chapitre 4 de la thèse.

Le premier objectif de la thèse consiste à évaluer l'effet des caractéristiques de l'habitat sur le comportement spatial des saumons juvéniles le long des séquences d'habitats des tronçons sédimentaires. Les déplacements journaliers entre les habitats d'alimentation et de refuge ont été ciblés puisqu'ils impliquent des microhabitats de caractéristiques différentes et que la proximité de ces habitats est présumée variable le long des tronçons sédimentaires. La première hypothèse testée est que les déplacements journaliers des saumons juvéniles sont plus courts en amont qu'en aval des tronçons sédimentaires. Le second objectif est d'examiner les liens entre les distances de déplacements et les caractéristiques physiques des habitats d'alimentation et de refuge occupés par les saumons juvéniles. Des déplacements de plus grande envergure sont attendus en aval des tronçons sédimentaires pour des variations similaires des caractéristiques d'habitat entre les habitats d'alimentation et les habitats de refuge. Des différences sont également attendues dans les caractéristiques physiques des habitats sélectionnés étant donné que la disponibilité de ces dernières va varier en fonction des sections de rivière. L'effet des changements de température saisonniers a aussi été étudié. Nous posons l'hypothèse que les poissons vont se déplacer sur de plus courtes distances à l'automne comparativement à la période estivale, et que la réduction dans les distances de déplacement sera plus apparente vers l'aval des tronçons sédimentaires. L'approche méthodologique utilisée a été de relever les positions diurnes et nocturnes de saumons juvéniles marqués à l'aide de transpondeurs passifs à l'intérieur des sites choisis le long des tronçons sédimentaires.

3.1.2.1 Matériel et méthodes

Les saumons juvéniles ont été capturés et marqués à deux occasions, soit à l'été et à l'automne 2005. Tous les juvéniles d'âge 1+ et 2+ mesurant plus de 75 mm (longueur à la fourche) ont été marqués à l'aide de transpondeurs passifs modifiés, développés par des membres de notre équipe de recherche. Après la courte chirurgie d'implantation du transpondeur, les poissons marqués ont

été gardés en observation pendant 24 heures avant d'être relâchés dans les sites d'étude. La densité, la taille des poissons marqués et la taille des échantillons pour chacun des sites sont présentées au tableau 4.2 (p. 86).

Le suivi des positions de poisson effectué à l'aide d'une antenne portable a débuté environ deux semaines après que les individus marqués aient été relâchés dans les sites. Les poissons marqués ont été positionnés à l'aide d'une antenne portable (figure 2.5a, p. 43). Les saumons juvéniles ont été positionnés à midi et à minuit sur une même période de 24 heures afin d'estimer les déplacements journaliers. Les suivis jour/nuit ont été répétés à trois reprises sur les sites de la rivière Sainte-Marguerite et à deux reprises sur les sites de la rivière Dartmouth. Des débits élevés suivis d'une prise des glaces rapides ont empêché le troisième suivi prévu sur cette rivière. En conséquence, les analyses qui suivent ont été réalisées avec les données des deux premiers suivis afin de pouvoir comparer les rivières à l'étude. Les températures et les débits ont été enregistrés à l'aide de thermographes et de senseurs de pression pendant toute la période d'étude.

Les vitesses de courant, la profondeur et la taille du substrat ont été caractérisés afin de d'évaluer leur influence dans la détermination des distances de déplacements des saumons juvéniles. Les mesures de vitesses et profondeurs ont été prises à chaque suivi et à chaque endroit où un poisson marqué a été localisé. Des mesures additionnelles ont été effectuées de façon systématique à l'intérieur des sites à des débits représentatifs de la période d'étude afin de caractériser l'ensemble de la surface des sites. La taille du substrat a été évaluée visuellement lors des relevés topographiques, suivant la technique décrite par Latulippe *et al.* (2001). Ces valeurs ponctuelles ont par la suite été interpolées afin de calculer la taille du substrat aux positions des poissons détectés.

3.1.2.2 Résultats

Les distances journalières de déplacements ont été estimées en utilisant les coordonnées relatives des positions d'individus détectés lors de suivis jour/nuit consécutifs (distances euclidiennes). Les individus s'étant déplacés sur une distance de moins d'un mètre sont considérés comme ne s'étant pas déplacés et n'ont pas été inclus dans les analyses de déplacements (tableau 4.3, p. 87). Les résultats suggèrent une augmentation de l'amont vers l'aval des valeurs médianes, des écarts

interquartiles et des étendues des déplacements le long des deux tronçons sédimentaires (figure 4.1., p. 89). Des modèles linéaires mixtes ont été utilisés pour analyser la variation des distances de déplacement le long des tronçons sédimentaires. Les variables 'tronçons sédimentaires (rivière)' ($n = 2$) et 'sites' ($n = 6$) ont été incluses comme étant des facteurs fixes alors que la variable 'suivi (été, automne)' ($n = 2$) a été considéré comme aléatoire. Les résultats ont montré qu'il y avait un effet significatif du site sur les distances de déplacement mais qu'il n'y avait pas d'effet du tronçon sédimentaire, ni du suivi et qu'il n'y avait pas d'interaction entre les variables 'tronçon sédimentaire' et 'site'. Les déplacements à l'intérieur des sites amont (DMR1/SMR1) et centraux (DMR3/SMR2) étaient similaires alors que ceux des sites aval (DMR5/SMR3) étaient significativement plus grands (figure 4.1, p. 89).

Les relations entre les distances de déplacements et les caractéristiques de l'habitat ont été évaluées (table 4.4, p. 88; figure 4.2, p. 90-91). Les analyses ont d'abord été effectuées sur les différences absolues des valeurs jour/nuit des vitesses de courant, des profondeurs et des tailles de substrat. Aucune variation significative dans les différences jour/nuit des valeurs d'habitat n'a pu être détectée par les modèles linéaires mixtes, que ce soit pour le substrat, les vitesses de courant ou les profondeurs sélectionnées par les poissons.

Pour l'analyse subséquente des caractéristiques des habitats sélectionnés, les valeurs de substrat, de vitesses et de profondeur ont été classées en valeurs minimales et maximales pour chacun des individus. Les valeurs maximales des trois paramètres ont été présumées comme représentant les habitats de refuge alors que les valeurs minimales furent attribuées aux conditions d'alimentation. Les valeurs de substrat sélectionnées étaient généralement plus élevées sur le tronçon sédimentaire de la rivière Dartmouth (table 4.4, p. 88; figure 4.2, p. 90-91). Les vitesses sélectionnées par les saumons juvéniles ne variaient pas en fonction des facteurs testés. Les profondeurs maximales (refuge) quant à elles, étaient moins élevées pour la rivière Dartmouth que pour la rivière Sainte-Marguerite, cette différence étant causée par les valeurs des sites situés en aval des tronçons sédimentaires. Somme toute, assez peu de différences ont été observées pour l'ensemble des caractéristiques d'habitat sélectionnées (table 4.4, p. 88; figure 4.2, p. 90-91).

Aucun effet du suivi, et donc de la température, n'a pu être détecté dans les analyses des distances de déplacements ni dans les proportions de poissons non-mobiles (tableau 4.3, p. 87).

3.1.2.3 Conclusions

L'hypothèse initiale voulant que les distances journalières de déplacements entre les habitats de refuge et d'alimentation soient plus courtes en amont des tronçons sédimentaires comparativement à l'aval a été vérifiée. Les distances de déplacements et leur étendue ont augmenté de l'amont vers l'aval des tronçons sédimentaires pour les deux rivières à l'étude, illustrant la relation entre la dynamique de déplacements et la structure de l'habitat. Malgré cela, l'écart entre les valeurs de jour et de nuit des caractéristiques d'habitats (substrat, vitesses, profondeur) n'a pas varié. Ainsi, comparativement aux sites amont, des plus longues distances de déplacements sont requises en aval des tronçons sédimentaires pour atteindre les différents microhabitats associés à l'alimentation et aux refuges.

L'augmentation de la variabilité des distances de déplacements suggère une plus grande variation des patrons d'exploitation des ressources vers l'aval des tronçons sédimentaires. Cette augmentation de la variation vers l'aval pourrait être interprétée comme une réponse à une augmentation de l'hétérogénéité de l'habitat vers l'aval. Dans cette interprétation, l'échelle considérée est d'une importance cruciale. À l'échelle des sites d'étude, les parcelles d'habitat sont plus uniformes et distantes les unes des autres vers l'aval des tronçons sédimentaires comparativement à l'amont (ex. proximité des seuils et des mouilles est plus grande en amont). Par conséquent, la localisation du poisson dans une parcelle et la position relative de cette dernière par rapport aux parcelles ayant des attributs différents déterminera la distance à parcourir entre l'habitat de refuge et celui d'alimentation. Plus en amont, la disposition des blocs amène une grande hétérogénéité dans l'écoulement en créant des zones de courant élevé à proximité des parcelles de contre-courants. Dans ce cas, la localisation des individus importe peu, leur accès aux parcelles de refuge ou d'alimentation se situe à des courtes distances.

Étonnamment, les changements saisonniers de la température de l'eau n'ont pas causé de changement significatifs dans les distances de déplacement des saumons juvéniles ni dans leur mobilité globale (*i.e.* proportion de poissons ne s'étant pas déplacés). Typiquement, lorsque la

température de l'eau diminue, les saumons juvéniles diminuent graduellement leur niveau d'activité afin de réduire leurs dépenses énergétiques. Cette réduction d'activité n'a pas été observée dans cette étude, ce qui suggère que les poissons poursuivent leur activité alimentaire durant la majeure partie de l'automne en parcourant des distances similaires à celles observées durant la période estivale. De plus, l'influence de la température est possiblement plus difficile à détecter durant cette période de transition qu'est l'automne, alors que tout un éventail de patron d'activité est exprimé.

3.1.3 Composition proximale corporelle des saumons atlantique juvéniles le long de tronçons sédimentaires

Cette section résume en français les travaux relatifs à l'objectif 2 et sont présentés plus en détail au chapitre 5 de la thèse.

Faisant suite au premier objectif de la thèse, le deuxième volet consiste à examiner la dynamique énergétique des saumons juvéniles le long de tronçons sédimentaires. L'hypothèse testée est que les saumons juvéniles vivant dans les sites plus favorables en amont des tronçons sédimentaires ont un contenu énergétique plus important que les individus vivant en aval.

3.1.3.1 Matériel et méthodes

Les spécimens pour l'étude ont été prélevés à l'automne 2007, à la fin de la période de croissance. Les caractéristiques des poissons prélevés et les tailles d'échantillons sont présentées au tableau 5.2 (p. 119). Seuls les juvéniles immatures âgés de un et deux ans ont été prélevés afin de s'assurer que tous les spécimens étaient dans un même état physiologique. Les poissons prélevés ont été mesurés et pesés sur le terrain suivant une procédure standardisée, puis ils ont été congelés jusqu'au moment des manipulations de laboratoire. Les spécimens ont été séchés afin de déterminer leur contenu en eau, puis ils ont été réduits en poudre. Une fraction de cet homogénat a par la suite été analysée pour en déterminer le contenu lipidique. Ce dernier a été obtenu en procédant à des extractions au chloroforme-méthanol suivant une version modifiée de la méthode de Blight et Dyer (1959). Le contenu protéique a été obtenu en attribuant 3% de la masse corporelle fraîche à la fraction inorganique (selon les estimations de Dempson *et al.*, 2004), puis

en soustrayant les fractions attribuées au contenu en eau et en lipides obtenues précédemment à la masse totale des spécimens. Le contenu énergétique total a été estimé en assignant une valeur calorique précédemment déterminée pour les lipides et les protéines (Jobling, 1994) et en effectuant la sommation de ces valeurs en tenant compte de la masse initiale des spécimens.

3.1.3.2 Résultats

Sur la rivière Dartmouth, les analyses ont montré que le contenu en eau n'était pas influencé significativement par le site ou la classe d'âge des individus (tableau 5.3, p. 120). Néanmoins, le contenu en eau était légèrement plus bas pour les juvéniles d'âge 1+ comparativement aux 2+ (figure 5.2a, p. 122). De façon similaire, le contenu lipidique n'était pas différent entre les sites ou les classes d'âge (tableau 5.3, p. 120 et figure 5.2b, 122). Les coefficients de variations avaient tendance à augmenter de l'amont vers l'aval pour les trois sites localisés au milieu du tronçon et ils étaient constamment plus élevés chez les juvéniles d'âge 2+ (figure 5.2b, p. 122). Suivant ces résultats, le contenu énergétique total n'a pas montré de différence entre les sites et les classes d'âge (tableau 5.3, p. 120 et figure 5.2c, p. 122).

Sur la rivière Sainte-Marguerite, des différences significatives dans les contenus en eau ont été détectées alors qu'il n'y avait pas d'effet de la classe d'âge (tableau 5.3, p. 120 et figure 5.3a, p. 123). Ces différences provenaient des deux sites amont pour lesquels les contenus en eau étaient beaucoup élevés que pour le site à l'aval. Le contenu en lipides n'a pas présenté de différence entre les sites ou les classes d'âge mais une interaction entre ces deux facteurs a été observée (tableau 5.3, p. 120 et figure 5.3b, p. 123). La proportion de lipides a augmenté de l'amont vers l'aval pour les juvéniles d'âge 2+ alors que cette tendance a été inverse pour les poissons 1+ (figure 5.3b, p. 123). Les coefficients de variations étaient élevés et augmentaient de l'amont vers l'aval pour les deux classes d'âge (figure 5.3b, p. 123). Pour ce qui est du contenu énergétique total, un effet significatif lié aux sites a été observé, car les poissons du site SMR3 avait un contenu énergétique plus élevé (tableau 5.3, p. 120 et figure 5.3c, p. 123).

3.1.3.3 Conclusions

Bien que des variations dans les contenus énergétiques, les contenus lipidiques et les contenus en eau aient été observés entre les sites d'étude, la tendance attendue, c'est-à-dire une diminution du

contenu énergétique vers l'aval des tronçons sédimentaires, n'a pas été démontrée. Tous les constituants corporels évalués étaient variables tant à l'intérieur qu'entre les échantillons. Le patron de variation était néanmoins commun aux deux tronçons sédimentaires, avec une tendance vers l'augmentation de la variation des constituants corporels de l'amont vers l'aval des tronçons sédimentaires.

L'absence des tendances longitudinales attendues pourrait être attribuable à des effets locaux ou à des différences entre les sites qui ne se reflètent pas directement dans la composition corporelle. En effet, l'adaptation et la réponse des individus face aux conditions environnementales peuvent prendre différentes formes et l'absence de tendances claires dans la composition corporelle le long des liens sédimentaires ne signifie pas nécessairement que les habitats sont équivalents. La variation longitudinale des coefficients de variations pourrait indiquer des variations de l'amont vers l'aval des stratégies alimentaires en lien avec la structure de l'habitat, et/ou d'allocation des ressources. De façon similaire à ce qui a été observé dans l'étude des déplacements journaliers (voir section 3.1.2 et le chapitre 4), il est important de considérer l'échelle d'interprétation et de caractérisation lorsqu'il est question de mettre en relation l'habitat avec les processus écologiques.

En ce qui concerne la rivière Dartmouth, les saumons d'âge 2+ ont présenté des proportions lipidiques plus faibles que les juvéniles 1+. Ceci a été interprété comme une conséquence de la crue qui s'est produite quelques semaines avant l'échantillonnage. Il est possible que la croissance de juvéniles d'âge 2+, pour lesquels l'accumulation de lipides pendant l'été est particulièrement importante en vue de la smoltification, ait été affectée. Pour la rivière Sainte-Marguerite, il a été observé que les contenus en eau étaient plus élevés pour les deux sites localisés en amont. Des contraintes liées à des forces sélectives selon la taille (*i.e.* prédation, compétition) pourraient expliquer que les individus augmentent leur contenu en eau. En effet, ceci permet au poisson d'augmenter sa taille corporelle sans dépenses énergétiques, ce qui pourrait augmenter ses chances de survie dans un cas de sélection accrue. L'ensemble de ces résultats ont été obtenus en une seule année et il serait particulièrement intéressant d'évaluer les variations interannuelles de l'allocation énergétique le long des tronçons sédimentaires afin de mieux cibler les processus sous-jacents à la grande variabilité observée.

3.2 Développement et utilisation d'un système à transpondeurs passifs à antennes multiples pour le suivi en continu de poissons dans des cours d'eau naturels

Cette section résume en français les travaux relatifs à l'objectif 3 et sont présentés plus en détail aux chapitres 6 et 7 de la thèse.

Le troisième objectif de cette thèse est de développer un nouvel outil utilisant la technologie PIT pour le suivi en continu des déplacements de poissons en milieu naturel avec une grande précision de positionnement et à une échelle spatiale intermédiaire. Alors que ce type de système existe pour les transpondeurs passifs fonctionnant au mode de transmission *full-duplex*, intrinsèquement plus rapide mais avec des portées de détections limitées, ce type de système n'a pas encore été développé pour le *half-duplex* qui est pourtant le type de transpondeurs passifs offrant une portée de détection adéquate pour le suivis de poisson en rivière. L'efficacité du nouvel outil développé dans le cadre de cette thèse sera comparée avec celle des outils de suivis préexistants, c'est-à-dire l'antenne portable, afin de dégager les avantages et les limites respectives de ces systèmes.

3.2.1 Développement et description du système

Le système fixe à antennes multiples développé pour ce projet est un ensemble d'antennes enfouies sous le substrat du lit d'une rivière. Le système consiste en un réseau de 242 antennes *half-duplex* permettant de détecter des transpondeurs passifs de 23 mm (Texas Instruments (TIRIS) modèle RI-TRP-RRHP, 134.2 kHz). Les différentes composantes du système sont schématisées à la figure 6.1 (p. 141-142). Le système est alimenté par des panneaux solaires et des batteries à charge profonde. Quand un transpondeur est détecté par une des antennes du système, la date, l'heure, le numéro d'antenne et l'identifiant du poisson (numéro de transpondeur) sont enregistrés. Toutes les antennes du système sont activées de façon séquentielle, ce qui requiert 120 ms par antenne. L'interrogation de toutes les antennes du système nécessite 33 secondes.

La majorité des antennes du système ($n = 160$) sont des antennes circulaires de 50 cm de diamètre. La distance de détection varie selon l'orientation des transpondeurs. La distance de détection maximale est de 40 cm de hauteur et 80 cm de diamètre sur le plan horizontal lorsque le transpondeur est perpendiculaire à l'antenne. Des antennes rectangulaires de 3 X 1 m ($n = 22$) conçues afin de couvrir une plus grande surface que les antennes rondes ont également été installées. Le dernier type d'antenne ($n = 60$) est constitué d'antennes en bâtonnets de manganèse-zinc. Elles ont toutefois une distance de détection plus faible comparativement aux deux autres types d'antennes, soit 20 cm.

Le système a été installé dans un ruisseau naturel en 2006 et a été testé en 2007 pour suivre les déplacements des poissons. Le ruisseau Xavier, un tributaire de la rivière Sainte-Marguerite Nord-Est (Québec, Canada) a été sélectionné pour l'étude. Ce tributaire est un cours d'eau de 2^e ordre d'environ 10 m de largeur et composé de séquences seuil-mouille dans la partie aval où le système a été installé. Le site sélectionné pour l'installation des antennes est une section de 100 m de longueur localisée à 425 m de la confluence avec la rivière. Le site est composé d'un chenal principal et d'un chenal secondaire séparé par un banc d'accumulation (figure 6.1b, p. 141-142). Le substrat est composé de galets et de blocs sur les seuils et d'un mélange de galets, cailloux, sable et aussi de plaques d'argile cohésive dans les mouilles. La profondeur maximale est de 1.5 m au débit moyen de $0.46 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. Les antennes ont été distribuées dans le site de manière à couvrir le plus de surface possible, tout en étant suffisamment distancées pour éviter les interférences (figure 6.1b, p. 141-142). Après leur installation, les antennes ont été géoréférencées à l'aide d'une station totale. Les positions des poissons marqués ont été obtenues en convertissant les numéros d'antennes en coordonnées relatives.

3.2.1.1 Comparaison du nouveau système avec une antenne portable

Acquisition de données à l'aide du système fixe à antennes multiples

Le système à antennes multiples a été utilisé pour enregistrer les déplacements de poissons marqués à l'été et à l'automne 2007 (17 juillet au 19 novembre). Un total de 36 saumons juvéniles et de 17 ombles de fontaine ont été marqués au préalable à l'aide de transpondeurs passifs.

Description de l'antenne portable et acquisition de données

L'antenne portable utilisée pour les suivis a été construite suivant le modèle décrit par Roussel *et al.* (2000) et Zydlewski *et al.* (2001). Cette antenne consiste en un fil encapsulé dans une gaine de plastique en forme d'anneau monté sur un manche (figure 2.5a, p. 43) L'antenne est connectée à un détecteur, un ordinateur de poche et des batteries, qui sont contenues dans un sac à dos. La distance de détection de cette antenne varie de 0.7 m à 1 m, en fonction de l'orientation du transpondeur.

À l'été et à l'automne 2007, des suivis de jour et de nuit ont été effectués à midi et à minuit à l'intérieur d'une même période de 24 heures afin de mesurer les déplacements journaliers des poissons marqués. Un total de 16 suivis (8 jours / 8 nuits) ont été réalisés.

Comparaison entre les deux systèmes

Sur les huit périodes de 24 heures où les suivis d'antenne portable ont été effectués, cette dernière a permis de détecter un plus grand nombre d'individus que le système fixe. Toutefois, sur de longues périodes, ce dernier a permis de détecter davantage de poissons marqués (figure 7.2, p. 166). Ceci serait attribuable à la plus grande résolution temporelle du système fixe par rapport à la meilleure résolution spatiale du système portable. Par ailleurs, le système fixe permet aussi une meilleure évaluation de l'utilisation de l'habitat, ce qui a été observé en estimant l'étendue de la surface utilisée par les poissons, qui était en général plus grande lorsque calculée avec les données du système fixe comparativement aux données obtenues à l'aide de l'antenne portable (figure 7.3, p. 167). La répartition spatiale des détections individuelles ainsi que les distances entre les positions de jour et celle de nuit ont également permis de constater des différences entre les jeux de données (figure 7.4 et 7.5, p. 168-169). Le nombre de détections, les paramètres calculés, le comportement spatial des individus et l'intervalle de temps considéré sont autant de facteurs qui influencent les conclusions tirées des données acquises avec un ou l'autre des systèmes d'antennes. Ces résultats soulignent l'importance de bien connaître les forces et limites des systèmes utilisés lors de l'interprétation des données.

3.2.1.2 Avantages et potentiel d'utilisation du système fixe à antennes multiples

Le nouveau système fixe à antennes multiples peut être utilisé afin de caractériser l'utilisation de l'habitat, les déplacements, les domaines vitaux et les patrons d'activité de poissons marqués sur une base horaire, journalière ou saisonnière. Ce système constitue un outil utilisable dans le but d'acquérir de l'information au sujet des liens entre la structure de l'habitat et les patrons de mobilité des poissons. Il pourrait également être utilisé quand les conditions ne permettent pas les suivis à l'antenne portable, par exemple lors de crues ou lors de la formation du couvert de glace. Les variations interindividuelles dans les patrons d'activité peuvent de plus être documentées à l'aide de ce système car il permet de savoir à quel moment de la journée les poissons se déplacent. Le système présenté ici offre un compromis entre la résolution spatiale, l'étendue de la couverture et la distance de détection. Plusieurs autres configurations peuvent toutefois être envisagées selon les environnements étudiés. Des systèmes fixes comportant un plus grand nombre d'antennes ou encore des antennes de tailles différentes pourraient être développés afin de permettre d'adresser des questions de recherche spécifiques. Enfin, la combinaison de systèmes fixes et de suivi à l'antenne portable peut permettre d'acquérir davantage de connaissances sur les déplacements journaliers de petite et de plus grande envergure et cette approche aurait tout avantage à être utilisée à des échelles variées. Des développements futurs conduisant à une plus grande distance de détection des transpondeurs pourraient permettre des suivis plus poussés et à plus grande échelle, notamment à l'échelle des tronçons sédimentaires.

Chapitre 4 : Intermediate spatial scales influence the daily movements of a stream-dwelling fish: sedimentary links and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*)

Patricia Johnston*¹, Normand E. Bergeron¹ & Julian J. Dodson²

¹ INRS-Eau, Terre et Environnement, 490 rue de la Couronne, Québec, QC, G1K 9A9, Canada.

*Author to whom correspondence must be addressed

Present address: Hydro-Québec Équipement, 855 rue Sainte-Catherine Est, 18^e étage, Montréal, QC, H2L 4P5, Canada. Phone: +1 514 840-3000, ext. 5692. Fax. +1 514 840-3355.

Email: molgula_sp@hotmail.com (until 11-oct-2011); johnston.patricia@hydro.qc.ca

² Département de biologie, Faculté des Sciences et Génie, Pavillon Alexandre-Vachon, Université Laval, 1045 avenue de la Médecine, Québec, QC, G1V 0A6, Canada

Soumis à *Oecologia* (mai 2011)

Abstract

We tested the hypothesis that intermediate spatial scales in rivers, reflected in the sequence of aquatic habitat types created by longitudinal changes in riverbed substrate (*i.e.* sedimentary links units), significantly influence the daily movements of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). To do so, we used PIT-telemetry to track juvenile salmon during the day and at night in river sections positioned along two sedimentary links located in two geologically contrasting rivers. We observed that daily movement distances and the total extent of movements gradually increased downstream of sedimentary links, from complex boulder rich habitats upstream to more homogenous habitats downstream. Although movement distances increased along sedimentary links, day/night differences in habitat values (substrate, velocity, depth) selected by salmon did not. Compared to upstream sites, longer movement distances are thus required at the downstream end of links to reach different microhabitat characteristics associated with feeding and sheltering. This is consistent with the hypothesis that boulder habitats at the head of sedimentary links provide spatially concurrent feeding and sheltering habitats.

Introduction

Large-scale spatial variations in physical properties and biological communities along river systems are often viewed as a longitudinal gradient of conditions from headwaters to mouth (Vannote *et al.*, 1980; Robert, 2003). However at intermediate scales (10^{-2} - 10^0 km), longitudinal trends in geomorphologic and hydrological attributes are frequently interrupted by inputs of water and (or) sediments associated with tributary entry-point or other point-sources of sediments such as valley-side landslides, tributary fans or glacial deposits. These interruptions of the normal downstream trend towards finer sediment size delineate a series of discrete river sections named “sedimentary links” (Rice and Church, 1998). Sedimentary links are characterized by an upstream node of coarse sediment recruitment followed by a gradual downstream fining of substrate and an associated reduction of channel slope. This creates a longitudinal sequence of aquatic habitat types moving from steep, fast flowing and turbulent boulder bed channels at the head of links to meandering, slow-flowing sand or small gravel channels at the downstream end. Sedimentary links have been documented in alpine rivers (Rice and Church, 1998), in rivers flowing in U-shaped glacial valleys (Davey and Lapointe, 2007) and in V-shaped valleys (Kim, 2009; Kim and Lapointe, 2011). Sedimentary link structures can provide a useful framework for studying the variability of running water habitats and its influence on the distribution, abundance and habitat use of aquatic fauna and flora (Rice *et al.*, 2001; Davey and Lapointe, 2007; Kim, 2009; Johnston and Bergeron, 2010; Kim and Lapointe, 2011). So far, sedimentary links have been shown to explain the organization of macroinvertebrate benthos (Rice *et al.*, 2001) and the distribution of spawning zones of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) (Davey and Lapointe, 2007; Kim, 2009). Higher abundances of juvenile Atlantic salmon have also been observed at the head of sedimentary links (termed ‘source zones’) where preferred boulder rich habitats can be found (Coulombe-Pontbriand and Lapointe, 2004; Davey and Lapointe, 2007; Bouchard and Boisclair, 2008; Finstad *et al.*, 2009; Kim, 2009).

Riverbed sediment size and flow velocities are critical variables in defining habitat suitability for juvenile Atlantic salmon. While large substrate is essential to provide sheltering habitat, specific current velocities are needed for feeding on drifting invertebrates. Moderate flow velocities are typically used for daytime feeding activities (10 to 50 cm s^{-1} ; Rimmer *et al.*, 1984) and

correspond to areas where suitable substrate for refuges (2 to 70 cm in diameter, 0-73 cm s⁻¹; Rimmer *et al.*, 1984; Gries and Juanes, 1998) can be found. When active at night, young salmon use slow water velocities (< 21 cm s⁻¹; Whalen and Parrish, 1999; Whalen *et al.*, 1999) and shallow depths (Whalen and Parrish, 1999; Whalen *et al.*, 1999; Heggenes and Dokk, 2001) generally located along the riverbanks or behind protruding obstacles (boulders, large woody debris, etc.). Thus, a combination of coarse substrate providing shelters and the proximity of low velocity zones for feeding at night over distances compatible with the scale of mobility of juvenile salmon may be necessary to sustain high densities and optimal growth. The spatial proximity of sheltering and feeding areas may vary longitudinally according to the downstream trends in the caliber of the substrate and its distribution along sedimentary links. Associated changes in the hydraulic environment and in the relative position of complementary habitats (feeding and resting areas) (*sensu* Dunning, 1992) could have a significant influence on juvenile salmon mobility and habitat use.

While the necessity for large substrate providing shelters and the water velocities needed for feeding have been extensively studied (Rimmer *et al.*, 1983; Cunjak, 1988; Heggenes and Saltveit, 1990; Metcalfe *et al.*, 1997; Gries and Juanes, 1998; Whalen and Parrish, 1999; Whalen *et al.*, 1999; Heggenes and Dokk, 2001), the movement dynamic of juvenile salmon in relation to the proximity of these complementary habitats had not previously received much attention. The first objective of this paper is to assess the general hypothesis that variation of juvenile Atlantic salmon daily movements is function of sedimentary link structure. We first hypothesized that in boulder habitats at the head of links, the daily movement distances between resting and feeding habitats would be shorter than in more homogenous stretches located downstream of sedimentary links. Boulder habitats should provide spatially concurring feeding and sheltering habitats, while these complementary habitats are expected to be located farther away in meandering, slow-flowing river sections located in the fining zones of sedimentary links. Secondly, we examine the relationship between movement distances and physical characteristics of feeding/resting habitats occupied by fish. We predict longer movements for similar habitat variations between feeding and sheltering habitats at the downstream end of sedimentary links. We also expect differences regarding specific selected characteristics since the availability of habitat variables will vary across river sections.

Changes in fish mobility associated with seasonal changes in water temperature may differ between habitat types and this was also evaluated in this study. Water temperature has well known effects on fish metabolism, activity patterns and behavioral trade-offs (Rimmer *et al.*, 1983, 1984; Cunjak, 1988; Fraser *et al.*, 1993, 1995; Valdimarsson *et al.*, 1997; Bremset, 2000; Heggenes and Dokk, 2001; Johnston *et al.*, 2004). For salmonids, decreasing water temperature in autumn typically induces changes in the diel activity patterns with fish gradually suppressing daytime activity and reducing their overall level of activity to minimize energy expenditure (Rimmer *et al.*, 1983; Cunjak, 1988; Fraser *et al.*, 1993, 1995; Metcalfe *et al.*, 1998, 1999; Bremset, 2000; Johnston *et al.*, 2004). We thus hypothesized that fish would move over shorter distances in autumn compared to summer and that the reduction in movement distances would be greater in the downstream zones of sedimentary links.

The general approach for this study was to use PIT-telemetry to track juvenile salmon during the day and at night in river sections along two sedimentary links located in two geologically contrasting rivers.

Materials and Methods

Study area

We conducted the study in two rivers with different geological context, structure, size and salmon population abundances to determine if the structure imposed by sedimentary links has similar ecological effects in diverse environments. The rivers selected for the study are located in Québec (Canada). The Dartmouth River (DMR) (48°54' N, 64°35' W) flows on the Appalachian Rocks of the Gaspé Peninsula where it drains an area of 748 km² with a mean annual discharge of 15 m³ s⁻¹ (Water survey of Quebec gauge 020602, approx. 13 km from river mouth, 2001-2005). The Sainte-Marguerite River (SMR) (48°27' N, 69°95' W) drains the Canadian Shield in the Saguenay region. The SMR consists of two main branches of similar sized sub-basins totaling 2115 km². The mean annual discharge of the main branch, where this study was conducted, is estimated at about 25 m³ s⁻¹ (CIRSA database, unpublished data). Atlantic salmon is more

abundant in the DMR, with about twice as many spawners than in the SMR (Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, 2009).

One sedimentary link was chosen on each river. On the SMR, sedimentary links were previously determined by Davey and Lapointe (2007) using a field and cartography-based method. The same method was used to determine significant sediment inputs along the DMR (Kim, 2009; Johnston, 2011). The sedimentary link chosen on the DMR is located in the last 12 km of the river while the sedimentary link of the SMR is located in the upper portion of the drainage basin approximately 66 km from the river's mouth. The latter is much shorter (3.5 km vs. 12 km) and smaller in width than the former (ca 20 m vs. ca 40 m). We sampled three study sites representative of the geomorphologic variations along each of the two sedimentary links. The length of each site includes at least one complete riffle-pool sequence and encompasses a similar wetted surface between sites (table 4.1).

Fish tagging

Atlantic salmon parr were captured in July and September 2005 with a backpack electrofisher (Smith-Root model 12-A). All fish larger than 75 mm fork length (FL), corresponding to age 1+ and 2+, were kept for tagging with modified passive integrated transponders (hereafter referred to as modified PIT-tags). Modified PIT-tags were developed by members of our research team (unpublished) to tag salmon juveniles smaller than 84 mm FL, which was previously established as the minimum length required to ensure the survival of fish tagged with regular 23 mm PIT-tag (Roussel *et al.*, 2000). Modified PIT-tags consist of a 23 mm PIT-tag from which the glass encapsulation has been removed and replaced by a shell made of a more form fitting plastic (Plasti Dip, Plasti-Dip International, Performix BrandTM). This transformation allows a 4 mm reduction of the length and a 50 % reduction of the weight compared to the original tags. Preliminary field tests in 2004 showed that modified PIT-tags had small but similar effects as 23 mm tags on growth and survival of juvenile salmon (Johnston, unpublished data). These observations were further confirmed in an experimental study by J.-N. Bujold (INRS-Eau, Terre et Environnement, Québec, Canada, unpublished data).

Captured fish were anaesthetized in a solution of clove oil (Taylor and Roberts, 1999), measured (FL) and weighed. Specimens were tagged with modified PIT-tags inserted into the peritoneal cavity. The surgery consisted of a 5 mm incision along the ventral line anterior to the pelvic fins, followed by the insertion of a sterilized modified PIT-tag and closure of the incision with cyanoacrylate glue (3M VetbondTM). After the surgery, tagged fish were held in an oxygenated tank for 2 to 3 hours before being placed in a flow-through netted box for 24 hours to ensure full recovery before releasing in the study sites. Tagged fish were released in small groups distributed over the central portion of each site. Fish densities, size at tagging (FL) and sample sizes are presented in table 4.2. A total of 198, 83 and 183 juvenile salmon were tagged in the upstream (site DMR1), middle (site DMR3) and downstream site (site DMR5) of the DMR, respectively. On the SMR, 32 individuals were tagged in the upstream site (site SMR1), 52 in the middle site (site SMR2) and 17 fish in the downstream site (site SMR3). Fish FL at tagging was similar between sites except for DMR1 where fish were significantly larger than in the other sites at the second tagging (table 4.2). There was no difference in FL between the first and the second tagging occasion except for site DMR5 where fish were smaller in autumn (table 4.2).

Fish tracking

Fish tracking began two weeks after releasing the tagged individuals in the study sites to allow time for surgical wounds to heal and for fish to recover from handling. Tagged fish were located at each site by moving the antenna above the water surface in an upstream direction from bank to bank with the antenna immersed in water when water depth exceeded the detection range. The round portable antenna (diameter 60 cm, mounted on a wand) was built following the design described by Roussel *et al.* (2000) and Zydlewski *et al.* (2001). The detection range of the antenna was between 0.7 m and 1 m, depending on the orientation of the tag (Linnansaari *et al.*, 2007). At each study site, fish were positioned at noon and midnight over a 12-hour period to measure fish movements between their daytime and nighttime habitats. When a tagged fish was detected, a colored numbered metal washer was placed at its location. After completing the tracking surveys, fish positions were georeferenced with an electronic theodolite and the washers were removed. Day/night surveys were conducted during the summer and autumn on both rivers in 2005. The summer survey on the SMR was conducted August 7-10 (mean water temperature

$\pm$ S.D.: 19.9 ± 1.3 °C) and the autumn survey on October 4-7 (10.9 ± 1.1 °C). The summer survey on the DMR was conducted August 2-5 at a mean water temperature of 16.3 ± 1.3 °C and the autumn survey October 12-15 at a mean water temperature of 7.7 ± 1.0 °C. Water discharge was relatively similar during the summer and autumn surveys for the DMR (summer: 1.34 ± 0.03 m³ s⁻¹, autumn: 1.95 ± 0.28 m³ s⁻¹) and higher on the SMR in autumn (summer: 8.41 ± 0.19 m³ s⁻¹, autumn: 21.34 ± 1.49 m³ s⁻¹). After the autumn survey, an extensive survey was made with a large (rectangular 5 X 1 m) portable antenna (model similar to that of Linnansaari and Cunjak, 2007) over a 500 m distance both upstream and downstream of the study sites to determine if some tagged fish settled outside the boundaries of the sites.

Habitat characterization

We assessed general habitat characteristics (flow velocity, depth, and substrate size) to determine the influence of these variables on fish daily movement distances. Flow velocity and water depth measurements were obtained at fish locations after each survey. Flow velocities were recorded and averaged over 60 seconds at 0.4 of the depth from the riverbed with a current meter (Marsh-McBirney Flow-Mate or Sontek FlowTracker ADV®). Additional water depths and flow velocity measurements were taken at a number of locations distributed systematically in the study sites (at discharges of 5 m³ s⁻¹ for the DMR and 12 m³ s⁻¹ for the SMR) in autumn 2005 and summer 2006. Substrate size was estimated concurrently with a riverbed topography survey. Visual estimations of substrate size (b-axis, D₁₆, D₅₀ and D₈₄, representing respectively 16%, 50% and 84% of the cumulative grain size distribution) were made at each topographic measurement location according to the technique described by Latulippe *et al.*, (2001). Substrate size values were thereafter interpolated by a kriging procedure over the study sites area. Substrate values at fish locations were thereafter determined and used in the further analyses.

Data analysis

We calculated daily movement distances using the relative coordinates of the locations of individuals found on consecutive day/night tracking (Euclidian distance). Individuals that did not move or that moved over a distance shorter than 1 m are hereafter referred to as nonmovers, in accordance with Stickler *et al.*, 2008. Nonmovers were not included in the analyses.

Linear mixed models (LMM) were used to analyze daily movement distances as a function of sedimentary links ($n = 2$), study sites ($n = 6$) and tracking occasions ($n = 2$). Sedimentary links and sites were considered as fixed factors while tracking occasions were categorized as a random variable. Analyses were carried out on log-transformed movement distances to comply with the assumptions of normality and homogeneity of variances.

The relationship between movement distances and the variation of habitat characteristics along sedimentary links was also examined using a LMM procedure. We first analyzed the differences in habitat values (substrate, velocity and depth) occupied by fish during the day and night. These values were calculated as the absolute difference in the habitat parameters between daytime and nighttime individual fish positions. Differences in substrate values were log-transformed while depth and velocity differences were square-rooted to comply with LMM assumptions. These analyses are free of any assumptions about fish diel activity patterns (*i.e.* fish active during the day and hidden at night or vice versa). Since fish behavior was not directly observed in this study and because juvenile salmon have changing day/night activity patterns, we could not presume that daytime or nighttime locations corresponded to sheltering or feeding behaviors. Thus, we classified values of substrate size, velocity and depth in two groups, with maximum and minimum values determined for each individual. Maximum values of substrate, velocity and depth were assumed to represent sheltering habitat, while minimum substrate, velocities and depth were assumed to represent feeding conditions. LMM were used to examine if microhabitat selection was different between sedimentary links, study sites or tracking occasions. Maximum and minimum values for all individuals were analyzed separately using LMM and were log-transformed or square-rooted when necessary.

Results

Movement distances along sedimentary links

Overall, 294 (52 %) of the 565 tagged fish were detected during the summer and autumn surveys. Of these, only 29 (10 %) individuals including 18 (3 %) movers were detected on both tracking

occasions. Because of this small percentage of individuals that were detected on both tracking occasions, the two surveys were considered as independent observations. Nonmovers represented a variable proportion of the detected fish (table 4.3). The extensive autumn survey only allowed the detection of two individuals outside the study sites, suggesting that the size of the sites was sufficient to limit the loss of fish due to individuals moving outside the boundaries.

Daily movement distances were highly variable, from 1 to 61 m. Daily movement distances were not correlated with fish body size (*FL*) (DMR: $r = -0.05$, $P = 0.73$; SMR: $r = 0.04$, $P = 0.82$) and there was no differences in the length of fish detected at the summer survey compared to the autumn survey either for DMR (ANOVA, site: $F_2 = 0.85$, $P = 0.43$; survey: $F_1 = 0.51$, $P = 0.48$; interaction: $F_2 = 0.51$, $P = 0.61$) or SMR (ANOVA, site: $F_2 = 0.59$, $P = 0.56$; survey: $F_1 = 1.53$, $P = 0.23$; interaction: $F_2 = 1.19$, $P = 0.32$). There was a general downstream increase in the median values, interquartile ranges and total extent of movement distances along both sedimentary links (figure 4.1). LMM showed that there was a significant effect of the site on movement distances ($F_{2,6} = 6.72$, $P = 0.03$) but there was no effect of the sedimentary link ($F_{1,6} = 0.96$, $P = 0.37$), tracking occasion ($Z = 0.31$, $P = 0.38$) nor interaction between sedimentary link and sites ($F_{2,6} = 3.79$, $P = 0.45$). Upstream sites (DMR1/SMR1) and middle sites (DMR3/SMR2) were similar ($t_6 = -0.28$, $P = 0.79$) while downstream sites (DMR5/SMR3) differed significantly from the upstream ($t_6 = -3.48$, $P = 0.01$) and middle sites ($t_6 = -3.03$, $P = 0.02$) with longer movement distances (figure 4.1). Since there was no effect of the tracking occasion, this parameter was not included in the subsequent analyses of movement distances and habitat selection.

Movement distances and habitat selection

Differences in substrate size of habitat occupied during the day and night were similar between sedimentary links and study sites with no interaction between the two (table 4.4, figure 4.2a). Nevertheless, maximum values of substrate were different between the two sedimentary links and the interaction between links and study sites was significant (table 4.4, figure 4.2b). This interaction was due mostly to upstream sites, with higher values of substrate for DMR1 (mean $\pm$ S.D., 89.0 ± 32.9 mm; median 88.1 mm) compared to site SMR1 (mean $\pm$ S.D., 47.0 ± 19.9 mm; median 51.5 mm). Maximum selected substrate size was higher for the DMR link (mean $\pm$ S.D.,

67.7 ± 31.2 mm; median 56.9 mm) compared to the SMR link (mean ± S.D., 49.1 ± 16.7 mm; median 50.1 mm). For the minimum values of substrate, there was also a significant effect of the sedimentary link and there was, in addition, an effect of the study sites but no interaction (table 4.4, figure 4.2c). Minimum values of selected substrate were again higher on the DMR (mean ± S.D., 54.8 ± 27.3 mm; median 48.9 mm) than for the SMR link (mean ± S.D., 38.2 ± 20.5 mm; median 37.4 mm). Upstream sites (DMR1/SMR1) and middle sites (DMR3/SMR2) were similar ($t_6 = 0.14$, $P = 0.89$) while downstream sites (DMR5/SMR3) had significantly lower values than the upstream ($t_6 = 3.48$, $P = 0.01$) and middle sites ($t_6 = 3.18$, $P = 0.02$).

For day/night differences in flow velocity, there was no difference between sedimentary links, sites and no interaction (table 4.4, figure 4.2d). Similarly, for minimum and maximum values selected by fish, no significant differences were observed between the tested factors (table 4.4, figure 4.2e, f).

For day/night differences in depth, there was no effect of sedimentary links, sites and there was no interaction between study sites and sedimentary links (table 4.4, figure 4.2g). Differences were observed in the maximum values of selected depth between links and study sites (table 4.4, figure 4.2h). Maximum values of depth were lower for the DMR link (mean ± S.D., 0.32 ± 0.16 m; median 0.31 m) than on the SMR (mean ± S.D., 0.41 ± 0.18 m; median 0.38 m). Upstream sites (DMR1/SMR1) and middle sites (DMR3/SMR2) were similar ($t_6 = 1.87$, $P = 0.11$) while downstream sites (DMR5/SMR3) had higher values of depth than the upstream ($t_6 = -2.48$, $P = 0.04$) and middle sites ($t_6 = -3.88$, $P = 0.001$). For minimum values of depth selected by fish, no significant differences were observed (table 4.4, figure 4.2i).

Movement distances and water temperature

No effect of tracking occasion, and hence temperature, was detected in the analyses of movement distances along links (see the 'Movement distances along sedimentary links' section).

Discussion

In this study, we assessed the variation of juvenile Atlantic salmon daily movements along sedimentary links. We verified our initial hypothesis that in the boulder habitats located at the head of links, the daily movement distances between refuge and feeding habitats are shorter than in more homogenous stretches located downstream. Daily movement distances did not differ between sedimentary links, but they were longer downstream of links, associated with changes in habitat composition and channel structure.

Our observations of fish movement distances and selected habitat variables were consistent with the presumed association between movement patterns and the selection of habitat characteristics for sheltering or feeding. Movement distances increased along sedimentary links while day/night differences in habitat values did not. This result shows that for different movement distances in the different habitat types found along sedimentary links, the amplitude of habitat change in substrate, velocity or depth was the same. The increase of movement distances in the downstream sections of sedimentary links indicates that longer movement distances were required to reach similar day/night differences of microhabitat variables compared to upstream sites. This supports our hypothesis that the proximity of feeding and sheltering habitat influences daily movements of juvenile salmon. This is further supported by the fact that there was no difference in movement distances between the two studied links even in the presence of differences in microhabitat values for substrate (maximum and minimum values) and maximum depth. Larger substrate and shallower depths selected in the DMR did not significantly influence daily movement distances or the day/night difference in habitat values. This suggests that larger substrate and shallower depths are used when available but that the distance covered by fish between suitable microhabitats is not affected by the substrate size or depth *per se*. Habitat selection is based on a combination of physical variables rather than specific habitat values of substrate, velocity or depths. Moreover, daily movement distances between sheltering and feeding habitat result from energetic trade-offs. Thus, selected habitats result from physical characteristics and energetic trade-offs altogether (Rimmer *et al.*, 1983, 1984; Cunjak, 1988; Gries and Juanes, 1998; Whalen and Parrish, 1999; Heggenes and Dokk, 2001; Økland *et al.*, 2004; Finstad *et al.*, 2007; Stickler *et al.*, 2008).

The combination of environmental and biological factors might create varying selective pressures leading to different trade-offs in habitat use and movement dynamics. In this study, fish exhibited a larger range of variations in their daily movements downstream of sedimentary links. This increased variability suggests a larger range of habitat exploitation patterns downstream. Although we may interpret such increased variations in movements as a response to increased habitat heterogeneity or complexity, the scale considered in the analyses is of crucial importance. At the river reach scale, habitat heterogeneity is generally considered higher in large low gradient rivers or in downstream sections due to a larger range of depths, velocities, substrate and to the presence of woody debris or underwater macrophytes, which generally offers adequate conditions to sustain a higher biological diversity (Yarnell, 1996; Kemp *et al.*, 1999; Ward, 2002; Robert, 2003). On the other hand, at smaller spatial scales (*i.e.* microhabitat), habitat patches are more uniform and more distant from each other. For example, in large low gradient rivers or in downstream sections, pools and riffles will be located farther from each other (Robert, 2003). Thus, depending on the precise location of individuals, some fish will need to move longer distances while some others will be located at the boundary of a habitat patch containing feeding/sheltering zones. Conversely, upstream microhabitats containing boulders are uniformly heterogeneous in the sense that each boulder creates an array of microhabitats with high velocity zones on either side, a slow velocity zone in the lee and a shelter underneath. Therefore, regardless of where the individuals are located in the section, they have access to a wide variety of conditions over a small spatial scale. We also observed a trend towards a higher number of fish detected at the upstream sites and larger fish (DMR), which suggest a higher retention of (large) individuals (*i.e.* lower emigration). This observation highlights further the importance of upstream heterogeneous zones for the production of juvenile salmon.

While this study focused mainly on spatial variations in movements, temporal stability of habitat conditions and associated responses of fish regarding movements and habitat use should be considered in future studies. In another study conducted in a different year (2007) but in the same study sites (Johnston and Bergeron, 2010), the variability in fish body constituents (lipids, water, energy content) were shown to increase downstream along sedimentary links. This suggests that the variability is expressed at various ecological levels and the temporal stability of this trend

should be verified. These results are consistent with the hypothesis of varying selective pressures creating a high variation in fish habitat use, feeding strategies and associated movement patterns.

Surprisingly, seasonal changes in water temperature did not produce significant changes in juvenile salmon daily movement distances or on their overall mobility (*i.e.* proportion of nonmovers) as hypothesized. Movement distances of individuals detected during both surveys were also similar. There was only a slight trend toward an increased proportion of nonmovers during the autumn survey. Typically, decreasing water temperatures in autumn induce changes in the diel activity patterns with juvenile salmon gradually suppressing daytime activity and reducing their overall level of activity in order to minimize energy expenditure (Rimmer *et al.*, 1983; Cunjak, 1988; Fraser *et al.*, 1993, 1995; Metcalfe *et al.*, 1998, 1999; Bremset, 2000; Johnston *et al.*, 2004). This reduction in activity was not apparent in our study, neither in the number of detected fish nor in the number of movers/nonmovers individuals. There was no change in the daily movement distances of active fish. Økland *et al.* (2004) found that juvenile salmon changed their habitat use in autumn but that there was no reduction in fish movements (total distance moved and length of river stretch used). We presume that fish pursue their feeding activity through most of the autumn period, which results in similar daily movement distances in summer as compared to autumn. Moreover, the influence of water temperature might be difficult to detect when fish are in the transition period during which they may express the whole range of activity patterns.

There are a number of ecological aspects that were not investigated in this study but could have contributed to increase variation in the association between habitat characteristics and fish daily movements. These include food availability, fish fidelity to specific locations, competition, predation and density-dependent effects. These factors can force fish to select non-optimal microhabitats or can influence daily movements. The results of this study nevertheless suggest that the habitat structure was a prevailing factor for defining juvenile salmon daily movements.

In conclusion, this study of daily movements of juvenile Atlantic salmon showed that they were increasingly longer and variable at the downstream end of sedimentary links located in two different rivers. Movement distances increased along sedimentary links while day/night

differences in habitat values did not. This result shows that for different movement distances in different habitat types along sedimentary links, the amplitude of habitat change in substrate, velocity or depth was the same. Longer movement distances are thus required at the downstream end of links to reach different microhabitat characteristics compared to upstream sites. This is consistent with the hypothesis that boulder habitats provide spatially concurrent feeding and sheltering habitats, which influence fish movement dynamics and habitat use by reducing daily movement distances. Consequences of the distribution of complementary habitats along sedimentary links in terms of growth and recruitment of juvenile salmon represent a promising research avenue. Intermediate spatial scales are often overlooked in the study of fish ecology (Fausch *et al.*, 2002), thus sedimentary links constitute a promising framework to study the relationship between fish distribution and environment variability.

Acknowledgments

We would like to thank Francis Bérubé and Marc-André Pouliot for the development of our antenna and modified PIT-tags as well as for their help in the field. We also would like to thank Jean-Nicolas Bujold, Vincent Bélanger, Rémy Leduc, Patrice Carbonneau, Charles Beaudette, Pierre Clévenot, Giselle Wagner, Audrey Mainguy, Annick Picard and Gabriel Tremblay for their incredible work in the field under all meteorological conditions. Thanks to Véronique Tremblay and Francis Bérubé for help with the habitat analyses (interpolations). We would like to thank Hélène Crépeau from Service de consultation statistique at Université Laval. Thanks to partners: Société de gestion des rivières de Gaspé, Association de la rivière Sainte-Marguerite. GEOIDE and NSERC (Discovery grants) funding to N.E. Bergeron and J.J. Dodson supported this study. A postgraduate scholarship grant by the Fonds de recherche sur la nature et les technologies was provided to Patricia Johnston. This paper is a contribution to the scientific program of CIRSA (Centre Interuniversitaire de Recherche sur le Saumon Atlantique). The reported experiments comply with the current laws of Canada concerning animal experimentation.

References

- Bouchard J. and Boisclair D. 2008. The relative importance of local, lateral, and longitudinal variables on the development of habitat quality models for a river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**: 61-73. Doi: 10.1139/F07-140
- Bremset G. 2000. Seasonal and diel changes in behaviour, microhabitat use and preferences by Young Pool-dwelling Atlantic Salmon, *Salmo salar*, and Brown Trout, *Salmo trutta*. *Environmental Biology of Fishes* **59**: 163-179. Doi: 10.1023/A:1007691316864
- Coulombe-Pontbriand M. and Lapointe M. 2004. Landscape controls on the availability of coarse substrate and winter habitat and their effects on Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr abundance patterns along two rivers in the Gaspé Peninsula, Quebec. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**: 648-658. Doi: 10.1139/f04-023
- Cunjak R. A. 1988. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**: 2156-2160. Doi: 10.1139/f88-250
- Davey C. and Lapointe M. 2007. Sedimentary links and the spatial organization of Atlantic salmon (*Salmo salar*) spawning habitat in a Canadian Shield river. *Geomorphology* **83**: 82-96. Doi: 10.1016/j.geomorph.2006.06.011
- Dunning J. B., Danielson B. J. and Pulliam H. R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**: 169-175.

- Fausch K. D., Torgersen C. E., Baxter C. V. and Li H.W. 2002. Landscape to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *BioScience* **52**: 483-498. Doi: 10.1641/0006-3568(2002)052[0483:LTRBTG]2.0.CO;2
- Finstad A. G., Einum S., Forseth T. and Ugedal O. 2007. Shelter availability affects behaviour, size-dependent and mean growth of juvenile Atlantic salmon. *Freshwater Biology* **52**: 1710-1718. Doi: 10.1111/j.1365-2427.2007.01799.x
- Finstad A. G., Einum S., Ugedal O. and Forseth T. 2009. Spatial distribution of limited resources and local density regulation in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Animal Ecology* **78**: 226-235. Doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01476.x
- Fraser N. H. C., Metcalfe N. B. and Thorpe J. E. 1993. Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of the Royal Society London B* **252**: 135-139. Doi: 10.1098/rspb.1993.0057
- Fraser N. H. C., Heggenes J., Metcalfe N. B. and Thorpe J. E. 1995. Low summer temperatures cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal. *Canadian Journal of Zoology* **73**: 446-451. Doi: 10.1139/z95-051
- Gries G. and Juanes F. 1998. Microhabitat use by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) sheltering during the day in summer. *Canadian Journal of Zoology* **76**: 1441-1449. Doi: 10.1139/cjz-76-8-1441
- Heggenes J. and Dokk J. G. 2001. Contrasting temperatures, waterflows, and light: seasonal habitat selection by young Atlantic salmon and brown trout in a boreonemoral river. *Regulated Rivers: Research and Management* **17**: 623-635. Doi: 10.1002/rrr.620

- Heggenes J. and Saltveit S. J. 1990. Seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in a Norwegian river. *Journal of Fish Biology* **36**: 707-720.
- Johnston P. 2011. Utilisation des transpondeurs passifs dans l'étude du comportement spatial et de la dynamique énergétique des saumons atlantique juvéniles (*Salmo salar*) le long de tronçons sédimentaires. Ph.D. thesis. INRS-Eau, Terre et Environnement, Université du Québec, Québec. 208 pp.
- Johnston P. and Bergeron N. E. 2010. Variation of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) body composition along sedimentary links. *Ecology of Freshwater Fish* **19**: 187–196. Doi: 10.1111/j.1600-0633.2009.00403.x
- Johnston P., Bergeron N. E. and Dodson J. J. 2004. Diel activity patterns of juvenile Atlantic salmon in rivers with summer water temperature near the temperature-dependent suppression of diurnal activity. *Journal of Fish Biology* **65**: 1305–1318. Doi: 10.1111/j.0022-1112.2004.00532.x
- Kemp J. L., Harper D. M. and Crosa G. A. 1999. Use of 'functional habitats' to link ecology with morphology and hydrology in river rehabilitation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **9**: 159-178. Doi: 10.1002/(SICI)1099-0755(199901/02)9:1<159::AID-AQC319>3.0.CO;2-M
- Kim M. 2009. The controls of sedimentary links on the spatial distribution of Atlantic salmon (*Salmo salar*) juveniles and spawning activity along rivers in the Gaspé Peninsula, Canada. M.Sc. thesis, McGill University, Montréal, 141 pp.
- Kim M. and Lapointe M. 2011. Regional variability in Atlantic salmon (*Salmo salar*) riverscapes: a simple landscape ecology model explaining the large variability in size of salmon runs across Gaspé watersheds, Canada. *Ecology of Freshwater Fish* **20**: 144–156.

- Latulippe C., Lapointe M. F. and Talbot T. 2001. Visual characterization technique for gravel-cobble river bed surface sediments; validation and environmental applications. *Earth Surface Processes Landforms* **26**: 307-318. Doi: 10.1002/1096-9837(200103)26:3<307::AID-ESP160>3.0.CO;2-R
- Linnansaari T. P. and Cunjak R. A. 2007. The performance and efficacy of a two-person operated portable PIT-antenna for monitoring spatial distribution of stream fish populations. *River Research and Applications* **23**(6): 559-554. Doi: 10.1002/rra.1003
- Linnansaari T., Roussel J.-M., Cunjak R. A. and Halleraker J. H. 2007. Efficacy and accuracy of portable PIT-antennae when locating fish in ice-covered streams. *Hydrobiologia* **582**: 281-287. Doi: 10.1007/978-1-4020-6237-7_26
- Metcalf N. B., Fraser N. H. C. and Burns M. D. 1998. State-dependent shifts between nocturnal and diurnal activity in salmon. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **265**: 1503-1507. Doi: 10.1098/rspb.1998.0464
- Metcalf N. B., Fraser N. H. C. and Burns M. D. 1999. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *Journal of Animal Ecology* **68**: 371-381.
- Metcalf N. B., Valdimarsson S. K. and Fraser N. H. C. 1997. Habitat profitability and choice in a sit-and-wait predator: juvenile salmon prefer slower currents on darker nights. *Journal of Animal Ecology* **66**: 866-875.
- Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec. 2009. Bilan de l'exploitation du saumon au Québec. Secteur faune Québec, secteur des opérations régionales. 154 pp. <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/publications/faune/bilan-saumon-2008.pdf>

- Økland F., Thorstad E. B. and Næsje T. F. 2004. Is Atlantic salmon production limited by number of territories? *Journal of Fish Biology* **65**: 1047-1055. Doi: 10.1111/j.0022-1112.2004.00513.x
- Rice S. and Church M. 1998. Grain size along two gravel-bed rivers: statistical variation, spatial pattern and sedimentary links. *Earth Surface Processes Landforms* **23**: 345–363. Doi: 10.1002/(SICI)1096-9837(199804)23:4<345::AIDESP850>3.0.CO;2-B
- Rice S. P., Greenwood M. T. and Joyce C. B. 2001. Tributaries, sediment sources, and the longitudinal organisation of macroinvertebrate fauna along river systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 824-840. Doi: 10.1139/cjfas-58-4-824
- Rimmer D. M., Paim U. and Saunders R. L. 1983 Autumnal habitat shift of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **40**: 671-680. Doi: 10.1139/f83-090
- Rimmer D. M., Paim U. and Saunders R. L. 1984. Changes in the selection of microhabitat by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the summer-autumn transition in a small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **41**: 469-475. Doi: 10.1139/f84-056
- Robert A. 2003. River processes: an introduction to fluvial dynamics. Arnold Publishers, London, U.K. 214 pp.
- Roussel J.-M., Haro A. and Cunjak R. A. 2000. Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive integrated transponder (PIT) technology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**: 1326-1329. Doi: 10.1139/cjfas-57-7-1326

- Stickler M., Enders E. C., Cote D., Alfredsen K. and Scruton D. A. 2008. Stream gradient-related movement and growth of Atlantic salmon parr during winter. *Transactions of the American Fisheries Society* **137**: 371-385. Doi: 10.1577/T06-265.1
- Taylor P. W. and Roberts S. D. 1999. Clove oil: an alternative anaesthetic for aquaculture. *North American Journal of Aquaculture* **61**: 150-155. Doi: 10.1577/1548-8454(1999)061<0150:COAAAF>2.0.CO;2
- Valdimarsson S. K., Metcalfe N. B., Thorpe J. E. and Huntingford F. A. 1997. Seasonal changes in sheltering: effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon. *Animal Behaviour* **54**: 1405-1412. Doi: 10.1006/anbe.1997.0550.
- Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R., Cushing C. E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**: 130-137. Doi: 10.1139/f80-017
- Ward J. V., Tockner K., Arscott D. B. and Claret C. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology* **47**: 517-539. Doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00893.x
- Whalen K. G. and Parrish D. L. 1999. Nocturnal habitat use of Atlantic salmon parr in winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**: 1543-1550. Doi: 10.1139/cjfas-56-9-1543
- Whalen K. G., Parrish D. L. and Mather M. E. 1999. Effect of ice formation on selection of habitats and winter distribution of post-young-of-the-year Atlantic salmon parr. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**: 87-96. Doi: 10.1139/cjfas-56-1-87

Yarnell S. M., Mount J. F. and Larsen E. W. 2006. The influence of relative sediment supply on riverine habitat heterogeneity. *Geomorphology* **80**: 310-324. Doi: 10.1016/j.geomorph.2006. 03.005

Zydlowski G. B., Haro A., Whalen K. G. and McCormick S. D. 2001. Performance of stationary and portable passive transponder detection systems for monitoring of fish movements. *Journal of Fish Biology* **58**: 1471-1475. Doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb02302.x

Table 4. 1 Physical characteristics of the sampling sites. Habitat characteristics were assessed in autumn 2005 and summer 2006. The measurement of water velocity was made at random locations. Visual estimations of substrate size (D_{16} , D_{50} and D_{84} , representing respectively 16 %, 50 % and 84 % of the cumulative grain size distribution) were made according to the technique described by Latulippe *et al.*, (2001). Substrate size and water velocities were measured at a minimum of 100 locations for each study site. *At discharges of $5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ for the DMR and $12 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ for the SMR.

Site	Distance downlink (fractional distance) (km)	Channel type	Wetted width* Min-max (m)	Maximum depth* (m)	Mean velocity* ($\pm$ SE) (m s^{-1})	Substrate sorting (D_{16} : D_{50} : D_{84}) (mm)
DMR1	0.01 (0.00)	rapid headwaters	45-50	0.92	0.25 ($\pm$ 0.21)	18:51:163
DMR3	3.05 (0.25)	high gradient riffle-pool	15-30	1.00	0.39 ($\pm$ 0.32)	16:67:97
DMR5	9.16 (0.76)	low gradient riffle-pool	25-40	1.16	0.33 ($\pm$ 0.26)	14:41:68
SMR1	0.54 (0.12)	rapid headwaters	18-25	0.78	0.24 ($\pm$ 0.24)	7:32:180
SMR2	2.02 (0.46)	high gradient riffle-pool	15-30	1.06	0.36 ($\pm$ 0.29)	5:56:161
SMR3	3.1 (0.70)	low gradient riffle-pool	18-25	1.20	0.46 ($\pm$ 0.28)	13:26:48

Table 4. 2 Mean relative densities, fish size at tagging and number of fish tagged for each study site and each sampling period. The mean relative density is the mean density of 1+ and older juvenile salmon evaluated by electrofishing in summer and autumn 2005. ¹ Significantly larger in FL compared to the other sites at this tagging occasion (Kruskal-Wallis Test, $H_2 = 16.47$, $P < 0.01$). ² Significantly smaller in FL from the first tagging occasion (Kruskal-Wallis Test, $H_1 = 8.87$, $P < 0.01$).

Site	Mean relative density (mean $\pm$ S.D.) (nb ind./100 m ²)	FL of tagged fish July median (min-max) (mm)	<i>n</i>	FL of tagged fish September median (min-max) (mm)	<i>n</i>
DMR1	29.5 ($\pm$ 2.3)	95 (75-121)	78	94 (75-138) ¹	120
DMR3	16.3 ($\pm$ 8.5)	91 (75-105)	22	86 (75-115)	61
DMR5	19.6 ($\pm$ 3.5)	94 (75-120)	72	86 (75-129) ²	111
SMR1	6.9 ($\pm$ 4.6)	92 (83-107)	17	89 (75-102)	15
SMR2	10.2 ($\pm$ 6.0)	93 (78-108)	26	92 (75-112)	26
SMR3	3.4 ($\pm$ 0.4)	94 (80-108)	12	85 (77-98)	5

Table 4. 3 Number and proportion (%) of detected fish for the analyses of movement distances. Columns 1 and 2 show the number and proportion (%) of detected individuals on the total number of tagged fish (see Table 4.2 for the number of tagged fish). The number and proportion (%) of individuals detected during both the day and the night relative to the total number of fish detected are indicated in columns 3 and 4. In the last two columns, the numbers of movement distances shorter than 1 m (nonmovers) are shown with the corresponding proportions (%) relative to the total number of movement distances calculated for each survey.

Site	Nb fish detected (% of tagged fish) Summer	Nb fish detected (% of tagged fish) Autumn	Nb fish detected day/night (% of fish detected) Summer	Nb fish detected day/night (% of fish detected) Autumn	Nb mov. < 1m (% of mov.) Summer	Nb mov. < 1m (% of mov.) Autumn
DMR1	50 (64 %)	71 (36 %)	29 (58%)	22 (31%)	13 (45%)	10 (46%)
DMR3	9 (41 %)	38 (46 %)	4 (44%)	23 (61%)	1 (25%)	17 (74%)
DMR5	29 (40 %)	54 (31 %)	12 (41%)	23 (40%)	3 (25%)	10 (44%)
SMR1	10 (59 %)	19 (59 %)	5 (50%)	9 (47%)	0 (0%)	2 (22%)
SMR2	13 (50 %)	18 (35 %)	8 (62%)	12 (57%)	1 (13%)	4 (33%)
SMR3	5 (42 %)	7 (41 %)	1 (20%) ¹	5 (71%)	0 (0%)	1 (20%)

Table 4. 4 LMM results for habitat variables showing the effect of sedimentary links and study sites on the day/night differences, maximum and minimum values selected by juvenile salmon. Asterisks indicate significant results at $P < 0.05$.

Variable	Source of variation	df	Day/night difference		Maximum		Minimum	
			<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Substrate	Sed. link	1,6	3.85	0.10	8.24	0.03*	17.95	0.005*
	Site	2,6	1.35	0.33	2.96	0.13	6.97	0.03*
	Site X sed. link	2,6	1.84	0.24	5.03	0.05*	0.16	0.86
Velocity	Sed. link	1,6	2.86	0.14	3.54	0.11	4.97	0.07
	Site	2,6	3.17	0.12	1.19	0.37	0.45	0.66
	Site X sed. link	2,6	0.73	0.52	0.36	0.71	0.37	0.70
Depth	Sed. link	1,6	4.39	0.08	12.14	0.01*	3.33	0.12
	Site	2,6	2.84	0.14	7.52	0.02*	3.06	0.12
	Site X sed. link	2,6	0.18	0.84	0.78	0.50	0.97	0.43

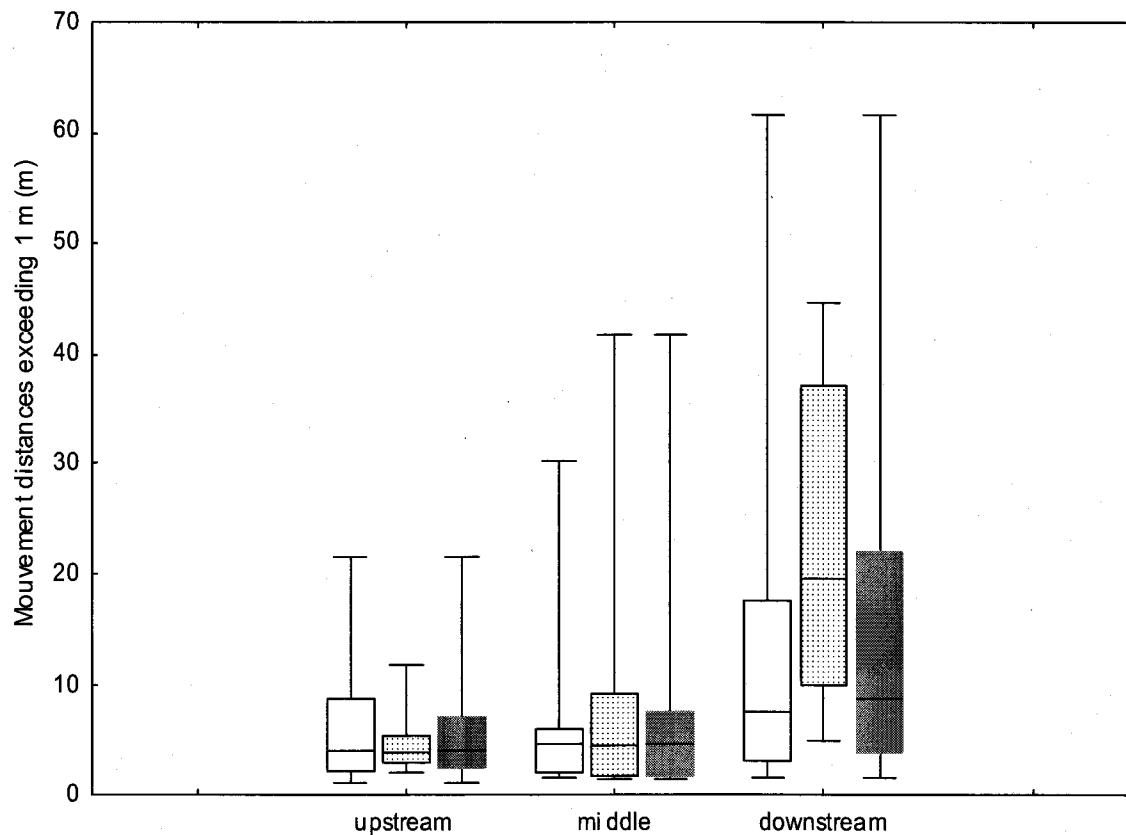


Figure 4. 1 Daily movement distances exceeding 1 m along sedimentary links for pooled data of the summer and autumn surveys. DMR data is represented by white boxes, SMR by dotted boxes and combined data by grey boxes. Boxes are 25 and 75 percentiles (interquartile range), whiskers are the minimum and maximum values, and the solid line is the median. Upstream: sites DMR1 and SMR1, middle: DMR3 and SMR2, downstream: DMR5 and SMR3.

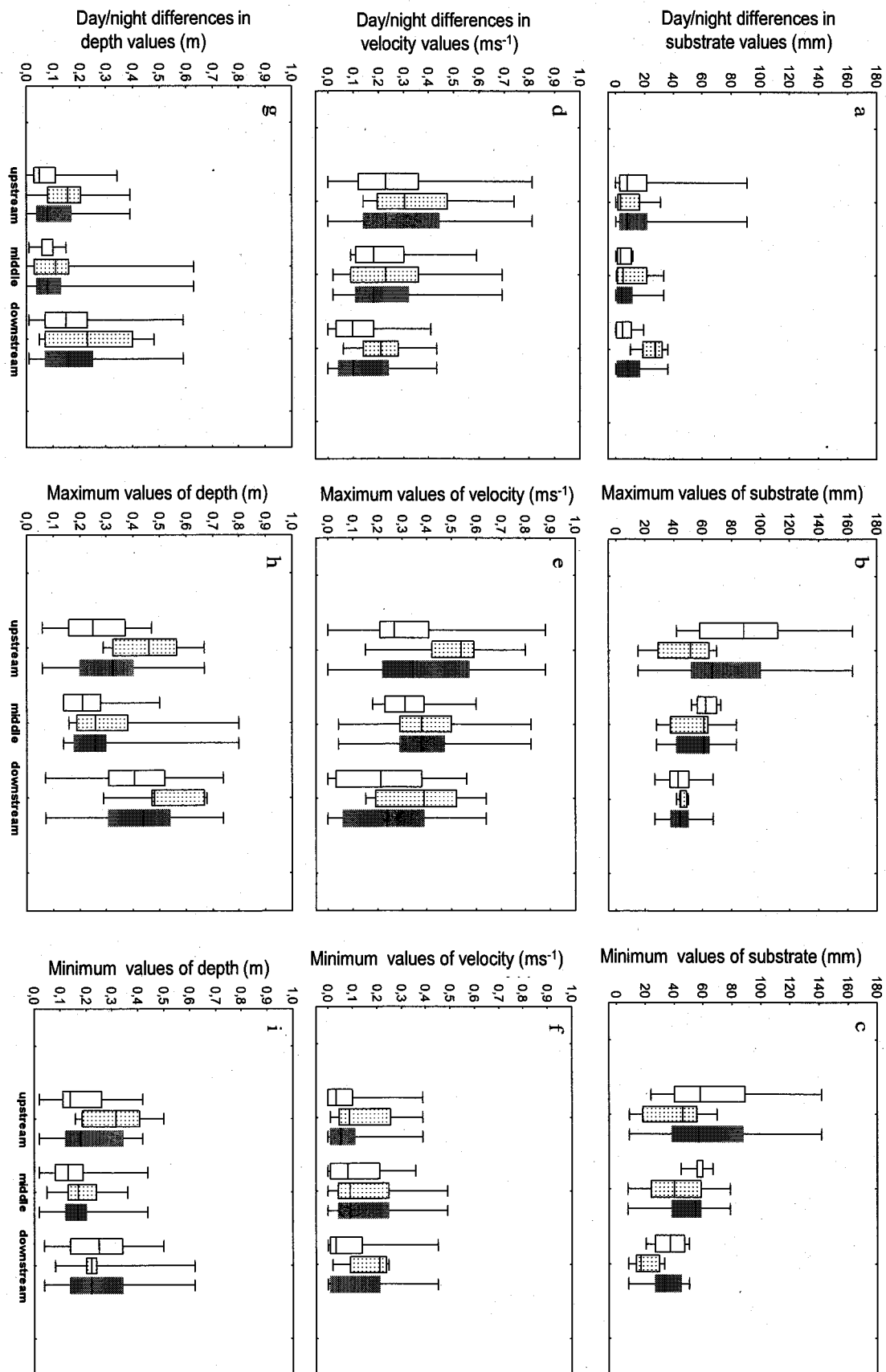


Figure 4. 2 Habitat variables along sedimentary links for pooled data of the summer and autumn surveys. Day/night differences in a) substrate, d) velocity and g) depth values. Maximum values of b) substrate, e) velocity and h) depth. Minimum values of c) substrate, f) velocity and i) depth. DMR data is represented by white boxes, SMR by dotted boxes and combined data by grey boxes. Boxes are 25 and 75 percentiles (interquartile range), whiskers are the minimum and maximum values, and the solid line is the median. Upstream: sites DMR1 and SMR1, middle: DMR3 and SMR2, downstream: DMR5 and SMR3.

Chapitre 5 : Variation of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) body composition along sedimentary links

Patricia Johnston* & Normand E. Bergeron

INRS-Eau, Terre et Environnement, 490 rue de la Couronne, Québec, QC, G1K 9A9, Canada.

Phone: + 1 418 654-2625, Fax: +1 418 654-2600

*Author to whom correspondence must be addressed: patricia.johnston@ete.inrs.ca

Accepté pour publication le 20 novembre 2009

Référence pour citation :

Johnston P. & Bergeron N. E. 2010. Variation of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) body composition along sedimentary links. *Ecology of Freshwater Fish* **19**: 187–196. Doi: 10.1111/j.1600-0633.2009.00403.x

Abstract

The objective of this study was to determine the proximate body composition of juvenile Atlantic salmon along the sequence of aquatic habitat types created by longitudinal changes in the riverbed substrate of two rivers (*i.e.*, sedimentary links units). Interesting trends in the body composition were observed but our initial hypothesis, that fish of the upstream sections have higher energy content, was nevertheless not verified. No common longitudinal pattern was detected in the body composition (water, lipid, energy density) along the studied rivers. Trends in the body constituents were different between age-classes and rivers, whereas they were highly variable within- and among-samples. There was however a common trend in the pattern of variations, with the coefficient of variations increasing in the downstream direction for almost all constituents, age-classes and rivers. Potential abiotic and biotic factors that might have contributed to these observations are discussed.

Introduction

For juvenile salmonids, energy acquired through feeding is allocated for processes such as maintenance, somatic growth, overwinter survival and early maturation or smoltification (Jonsson and Jonsson, 1998; Post and Parkinson, 2001; Morgan *et al.*, 2002; Dempson *et al.*, 2004). Proximate body composition is the direct consequence of the allometric relationships of feeding and metabolism, the activity levels, life-history strategy and the spatio-temporal variations in biotic and abiotic factors (Gardiner and Geddes, 1980; Berg and Bremset, 1998; Jonsson and Jonsson, 1998; Dedual, 2002; Morgan *et al.*, 2002; Dempson *et al.*, 2004; Berg *et al.*, 2006). The influence of seasonal variations of these factors is especially evident in temperate and sub- Arctic regions where lipids are stored during summer to be mobilised during winter when food is scarce (Gardiner and Geddes, 1980; Berg and Bremset, 1998; Finstad *et al.*, 2004; Næsje *et al.*, 2006). Several studies have associated low energy reserves (*i.e.*, lipid content) with high winter mortality (Gardiner and Geddes, 1980; Berg and Bremset, 1998), showing the importance of balancing the allocation of energy between growth and storage.

While many previous studies have covered the variations in the proximate body composition of wild juvenile salmonids at specific locations through time (Gardiner and Geddes, 1980; Berg and Bremset, 1998; Dedual, 2002; Morgan *et al.*, 2002; Dempson *et al.*, 2004; Berg *et al.*, 2006; Næsje *et al.*, 2006), only little information is available on the spatial variations related to habitats conditions (Dedual, 2002; Dempson *et al.*, 2004; Berg *et al.*, 2006). Differences in the body composition of adult and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) originating from contrasting environments such as riverine / estuarine and fluvial / lacustrine habitats have been previously observed (Cunjak *et al.*, 1990; Jonsson *et al.*, 1997). The influence of distinct fluvial habitat types over smaller spatial scales is however less documented. Dempson *et al.* (2004) observed that body composition and energy content varied significantly between replicate sampling locations in fluvial habitat suggesting that variable rearing conditions within freshwater systems are sufficient to influence the body composition of juvenile Atlantic salmon. Similarly, other studies have reported differences in lipid content of rainbow trout juveniles (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) reared in different tributaries (Dedual, 2002) and of juvenile Atlantic salmon originating from sites differing in water temperature (Berg *et al.*, 2006). On the other hand, a study found a similar

body composition between two Atlantic salmon populations living in tributaries with different abiotic conditions (temperature and flow velocity) but with a comparable biological context (fish densities and benthic biomass) (Riddell and Leggett, 1981). Thus, the effect of rearing habitats on body composition and energy storage is not clear. Given the wide range of habitat types used by juvenile salmonids, spatial variations in body composition could potentially be as important as the seasonal component in the energetic dynamic of a population (Gardiner and Geddes, 1980; Berg *et al.*, 2006).

Recently, intermediate-scale longitudinal structuring of gravel-bed rivers into 'sedimentary links' have received increased interest due to their potential biological significance (Rice and Church, 1998; Rice *et al.*, 2001; Davey and Lapointe, 2007; Bouchard and Boisclair, 2008; Johnston, 2009; Kim, 2009). These links consist of discrete river sections initiated by interruptions in the normal downstream fining trend in sediment size (Rice and Church, 1998). Sedimentary links are characterised by an upstream node of coarse sediment recruitment followed by a gradual downstream fining of substrate and an associated reduction of channel slope. This creates a longitudinal sequence of aquatic habitat types moving from steep, fast flowing and turbulent boulder bed channels at the head of links to meandering, slow-flowing sand channels at the downstream end. Sedimentary link structure can provide a useful framework for studying the variability of running water habitats and its influence on the distribution, abundance and habitat use of aquatic fauna and flora (Rice *et al.*, 2001; Davey and Lapointe, 2007; Kim, 2009). So far, sedimentary links have been shown to explain the organisation of macroinvertebrate benthos (Rice *et al.*, 2001) and the distribution of spawning zones of Atlantic salmon (Davey and Lapointe, 2007; Kim, 2009). Moreover, greater abundances of juvenile Atlantic salmon have been observed at the head of sedimentary links where large substrate providing shelters can be found (Coulombe-Pontbriand and Lapointe, 2004; Davey and Lapointe, 2007; Bouchard and Boisclair, 2008; Finstad *et al.*, 2009; Kim, 2009). Shorter and less variable daily movements of juvenile salmon between refuges and feeding zones have also been observed at the head of links (Johnston, 2009). Thus, the sedimentary link structuring is of potential significance regarding fish rearing conditions and energetic dynamic.

The objective of this study was to determine the body composition of juvenile Atlantic salmon along the longitudinal sequence of aquatic habitat types found in sedimentary links. Lipid content is considered as a reliable indicator of the energetic status of fish. We hypothesised that fish located at the head of sedimentary links, where preferred habitats are located, would have a higher energy content than the fish found at the end of links. Several sampling sites were chosen along sedimentary links in two temperate rivers.

Study area and sampling sites

The study was conducted on two different rivers with different geological context, structure, size and salmon population abundances in order to determine if the structuring in sedimentary links have similar ecological effects in diverse environments. The rivers selected for the study are located in Québec (Canada). The Dartmouth River (DMR) (48° 54' N, 64° 35' W) flows on the Appalachian Rocks of the Gaspé Peninsula where it drains an area of 748 km² with a mean annual discharge of 15 m³ s⁻¹ (Water survey of Quebec gauge 020602, approximately 13 km from river mouth, 2001–2005). The Sainte-Marguerite River (SMR) (48° 27' N, 69° 95' W) is draining the Canadian Shield in the Saguenay region. The SMR consist of two main branches of similar sized subbasins totalling 2115 km². The mean annual discharge of the northeast branch is 35 m³ s⁻¹ (Water survey of Quebec gauge 062803, approximately 7 km from river mouth, 2000-2005) and that of the main branch, where this study was conducted, is estimated at about 25 m³ s⁻¹ (CIRSA Database). In the DMR, Atlantic salmon coexist with brook trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchell), American eel *Anguilla rostrata* (LeSueur), threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L., banded killifish *Fundulus diaphanus* (LeSueur) and the sea lamprey *Petromyzon marinus* L. Fish species composition differs slightly in the SMR where there is white sucker *Catostomus commersoni* (Lacepède), longnose sucker *Catostomus catostomus* (Forster), longnose dace *Rhinichthys cataractae* (Valenciennes) in addition of brook trout, American eel and sea lamprey. Atlantic salmon is more abundant in the DMR, with about two times more spawners than in the SMR (Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec, 2009).

One sedimentary link was chosen for each river. On the SMR, sedimentary links were previously determined by Davey and Lapointe (2007) using a field and office based method. The same

method was used to determine significant sediment inputs along the DMR (Johnston, 2009; Kim, 2009). The sedimentary link chosen on the DMR is located in the last 12 km of the river while the sedimentary link of the SMR is located in the upper portion of the drainage basin approximately 66 km from the river mouth. The latter is much shorter (3.5 km vs. 12 km) and smaller in width (20 m approximately vs. 40 m approximately) than the former. Sampling sites representative of the geomorphologic variations along each of the two sedimentary links were selected (figure 5.1). There were five sampling sites on the DMR and three sampling sites on the SMR. General characteristics of the sampling sites are presented in table 5.1. Water temperatures were similar between the sampling sites (table 5.1) and daily water temperatures prior to the fish sampling were within the normal summer range. The water discharge in summer 2007 was low and stable on the SMR, whereas the DMR experienced a high flood in July due to abnormal precipitations (table 5.1).

Material and methods

Atlantic salmon parr were collected by electrofishing in the sampling sites in autumn 2007 (SMR: 10-11 September, DMR: 21-24 September), at the end of the growth season when energy density is expected to be the highest (Berg and Bremset, 1998). Since the three sampling sites of the SMR and three of the five sites on the DMR (*i.e.*, DMR1, DMR3, DMR5) were used in a previous study on fish movements (Johnston, 2009), the whole surface of these sites (approximately 100 m X 30 m) was fished and specimens were taken randomly. For the two remaining sites of the DMR, the first 25 fish captured were retained and killed (table 5.2). Only immature 1+ and 2+ parr were kept in order to ensure that the specimens were in a similar physiological state. The fish were weighed ($W \pm 0.01$ g) and lengths were measured ($LF \pm 0.5$ mm) directly in the field. All fish were weighed in a standardised manner following Berg and Bremset (1998). The fish were manipulated with tweezers and allowed to drip for about 4 s, then the head of the fish was held in contact with blotting paper before being weighed. Specimens were packed individually in marked plastic bags and stored at -80 °C until further analyses. The fresh mass obtained was used in the later calculations of water content and of the mass-specific values of body constituents.

For water content determination, fish were thawed for a few minutes and placed on numbered, preweighed, rectangular pieces of aluminium foil. These were folded to minimise the contact area between the fish and the foil (Berg and Bremset, 1998). The fish and the foil were then weighed together and placed in a drying cabinet (55 °C) for 1-4 days, until a stable drymass value was obtained. Then, individual dried fish were homogenised using a pestle and mortar. A subsample of the homogenate (~30 mg) was analysed for lipid contents. Total lipid content was estimated by extraction, using chloroform (CHCl₃) and methanol (CH₃OH) in a 1:1 ratio using an extraction method adapted from Blight and Dyer (1959). Subsamples of the homogenate were placed in tubes and 3 ml of the chloroform-methanol solution was added. The tubes were then vortexed during 5 s and another 3 ml of the chloroform-methanol solution was added. Lipids were extracted during 30 min and then the mixture was filtrated on dried preweighed filter papers (Whatman no. 3). Tubes were rinsed at least three times with the solvent mixture and they were weighed afterwards to ensure that no tissues adhered to the sides. Filter papers were rinsed, dried and weighed. Total lipid content was determined as the mass difference between the lipid-free subsamples and the subsamples before extraction. Specimens from the different samples were analyzed in a random order with samples from at least two sites for each of the extractions. Protein content was estimated by subtracting the proportion of the estimated inorganic fraction (determined as being 3 % of the fresh body mass by Dempson *et al.*, 2004) from the remaining mass not previously attributed to water or lipid. Carbohydrates have been shown to constitute a negligible proportion of the body mass (0-2.4 %; Jonsson *et al.*, 1997) and thus were not considered in the analyses.

Results

All statistical analyses were conducted separately for each river. The distribution of fresh masses, lengths and values of body constituents (water, lipid) deviated significantly ($P < 0.05$ Shapiro-Wilk test) from normality for the majority of the sites. The log-transformed values of these variables did not deviate significantly from normality and were used in the statistical analyses. Neither the fresh masses nor lengths were found to vary between sites of the SMR (LF: $F_2 = 0.80$, $P = 0.45$; W: $F_2 = 0.94$, $P = 0.39$) or the DMR (LF: $F_4 = 1.47$, $P = 0.21$; W: $F_4 = 1.34$, $P = 0.26$). Water and lipid contents were generally not correlated with fish mass or length except for DMR

where specific water content (proportion per unit of fresh mass) was weakly correlated with both (LF: $r = 0.39$, $P < 0.01$; W: $r = 0.35$, $P < 0.01$). Therefore, values of water and lipid (dry and specific content) were used in ANOVA analyses, except for DMR water content analyses where ANCOVAs with length as a covariate were used. The fish were classified as 1+ and 2+ based on known age-length distribution (table 5.2). Lengths of parr found near the study sites in the SMR vary from 40 to 80 mm for 1+ parr and from 81 to 120 mm for 2+ parr (Centre Interuniversitaire de Recherche sur le Saumon Atlantique (CIRSA) database, Québec, unpublished data). Parr of the DMR were classified as 1+ from 67 to 82 mm and as 2+ parr from 83 to 116 mm (P. Johnston, unpublished data).

Total energy content was determined as the sum of the caloric values of the different tissues, where lipid was assigned a value of $39,000 \text{ J g}^{-1}$ and protein $24,000 \text{ J g}^{-1}$ (Jobling, 1994). Dry and wet mass (specific) energy were calculated and is hereafter referred to as energy density. Dry or wet energy density values were generally not correlated with fish mass or length in SMR but were weakly correlated in DMR (LF: $r = -0.38$, $P < 0.01$; W: $r = -0.33$, $P < 0.01$). Therefore, ANOVA analyses were used for SMR and ANCOVAs with length as a covariate were used for DMR.

Dartmouth River

For fish of the DMR, specific water content varied from 68.4 to 77.6 %. The ANCOVA of specific water content with length as a covariate, revealed a significant effect of length ($F_1 = 12.1$, $P < 0.01$) but no effect of site or age (table 5.3). Nevertheless, specific water content tended to be lower for 1+ parr compared to 2+ parr (figure 5.2a). The effect of age-class was not statistically significant because it was accounted for by using length as the covariate in the analyses. The coefficients of variations (CV) were within 1.9 and 3.6 %. For the three middle sites, CVs were slightly higher for 2+ parr compared to 1+ parr (figure 5.2a).

Specific lipid content varied from 0.8 to 6.1 % and was not significantly influenced by the sampling site or the age-class (table 5.3, figure 5.2b). A significant effect of age-class was however detected on the proportion of lipid on dry mass (table 5.3), as the lipid content was

constantly slightly lower for 2+ parr than for 1+ parr. The CVs were high and varied from 29.7 to 52.5 %. Similarly to the water content, CVs tended to increase throughout the three middle sites and were constantly higher for 2+ parr (figure 5.2b).

No significant effect of site or age-class was detected in energy density values (table 5.3, figure 5.2c), which varied from 4915 to 7475 J g⁻¹. Similarly to what was observed with water contents, the energy density appeared different between 1+ and 2+ parr but was not statistically significant because this effect was accounted for by using length as the covariate in the analyses. For 1+ parr, CVs increased throughout the three middle sites and were always lower compared to 2+ parr. The CVs increased along DMR1 to DMR4 for 2+ parr (figure 5.2c). The CVs values were from 5.6 to 13.1 %.

Sainte-Marguerite River

For fish of the SMR, values of specific water content were comprised between 70.7 % and 83.3 %. There were significant differences in water content between sites, whereas no effect of age was apparent (table 5.3, figure 5.3a). Parr from sites SMR1 and SMR2 (all individuals pooled, mean $\pm$ SD, SMR1: 78.5 $\pm$ 1.4 %, SMR2: 78.9 $\pm$ 1.2 %) had a significantly higher water content than parr from the downstream site SMR3 (all individuals pooled, mean $\pm$ SD, 74.2 $\pm$ 1.9 %). The CVs were relatively low (1.0-3.1 %) and increased towards downstream for 2+ parr whereas they were relatively similar at all sites for 1+ parr (figure 5.3a).

Specific lipid content varied from 0.6 to 5.7 % and it was not significantly influenced by site or age although the interaction between these two variables was significant (table 5.3, figure 5.3b). This was because the lipid content of 2+ parr of site SMR3 (mean $\pm$ SD, 3.5 $\pm$ 1.5 %) was higher than for 1+ fish (mean $\pm$ SD, 2.3 $\pm$ 1.5 %) and was the highest of all SMR sites while the lipid content of 1+ parr was the lowest. Thus, there was a downstream trend towards increasing lipid content for 2+ parr, while this trend was reversed for 1+ parr (figure 5.3b). The CVs were high (20.6-45.7 %) and increased towards downstream for both age-classes (figure 5.3b).

The energy density values were from 3454 to 6803 J g⁻¹ and an effect of site was detected (table 5.3, figure 5.3c). Energy density was higher at site SMR3 (all individuals pooled, mean $\pm$ SD, 5868 $\pm$ 582 J g⁻¹) compared to the other sites (all individuals pooled, mean $\pm$ SD, SMR1: 4870 $\pm$ 426 J g⁻¹, SMR2: 4826 $\pm$ 369 J g⁻¹). The CVs were within 4.9 % to 12.3 %. Values increased downstream for 2+ parr while they were similar between sites for 1+ parr (figure 5.3c).

Comparison between DMR and SMR

There were a few differences in the body constituents between the DMR and the SMR rivers. Specific water content was similar between fish of the DMR (all sites pooled, mean $\pm$ SD, 72.9 $\pm$ 2.0 %) and fish of SMR3, while it was higher for sites SMR1 and SMR2. For specific lipid content, there was a marginal difference between fish from the DMR (all sites pooled, mean $\pm$ SD, 3.2 $\pm$ 1.1 %) and fish of the SMR (*t*-test: $t_{206} = -1.95$, $P = 0.05$), which had a slightly lower lipid content (all sites pooled, mean $\pm$ SD, 2.9 $\pm$ 1.1 %). Consequently, energy density was lower for fish of the SMR (all sites pooled, mean $\pm$ SD, 5203 $\pm$ 675 J g⁻¹) compared with the DMR (all sites pooled, mean $\pm$ SD, 6263 $\pm$ 552 J g⁻¹) (*t*-test: $t_{208} = -12.0$, $P < 0.01$). Common trends in CVs were observed, with values generally increasing downstream for most body constituents and age-classes. However, CVs of site DMR5 were always low and did not contribute to the observed trends.

Relationship between body constituents

The relationships between water and lipid proportions were examined. Specific lipid content was correlated with specific water content for fish of the DMR but this relationship was different between age-classes (ANCOVA with lipid content as covariate, age: $F_1 = 9.80$, $P < 0.01$; site: $F_4 = 1.69$, $P = 0.16$; covariate: $F_1 = 21.86$, $P < 0.01$). The strength of this correlation was low and less steep for 1+ parr ($r = -0.24$, $P = 0.02$, $\ln \text{lipid} = -4.73 - 3.93 * \ln \text{water}$) compared with 2+ parr ($r = -0.48$, $P < 0.01$, $\ln \text{lipid} = -5.92 - 7.63 * \ln \text{water}$) because of high variations in specific lipid content for given contents of water. In the SMR, the relationship between specific lipid and water content was clearly different for site SMR3 compared with the two others (ANCOVA with lipid content as covariate, age: $F_1 = 0.01$, $P = 0.97$; site: $F_2 = 72.50$, $P < 0.01$; covariate: $F_1 = 22.43$, P

< 0.01), while sites SMR1 and SMR2 were not different (ANCOVA with lipid content as covariate, age: $F_1 = 1.69$, $P = 0.20$; site: $F_1 = 1.91$, $P = 0.17$; covariate: $F_1 = 14.92$, $P < 0.01$). The relationship between specific lipid content and specific water content was thus calculated for sites SMR1 and SMR2 combined ($r = -0.46$, $P < 0.01$, $\ln \text{lipid} = -5.91 - 9.79 \cdot \ln \text{water}$) and for SMR3 separately ($r = -0.48$, $P < 0.01$, $\ln \text{lipid} = -6.80 - 10.25 \cdot \ln \text{water}$) for which there was no effect of age (ANCOVA with lipid content as covariate, age: $F_1 = 1.21$, $P = 0.28$; covariate: $F_1 = 7.42$, $P < 0.01$). Slopes were similar for both 1+ and 2+ fish. Thus, the detected difference between SMR3 and the other sites was due to the difference in specific content of water.

Discussion

This study aimed at determining the spatial patterns in water, lipid and overall energy content of wild juvenile salmon along rivers longitudinally structured in sedimentary links. Interesting trends in the body composition and associated variations were observed but our initial hypothesis, that fish of the upstream sections have higher energy content than fish located downstream of links, was nevertheless not verified. No common longitudinal pattern was detected along the studied sedimentary links regarding the specific contents. Trends were different between age-classes and rivers, whereas values in body constituents were highly variable within- and among-samples. There was however a common trend in the patterns of variations, with the CVs increasing in the downstream direction for almost all constituents, age-classes and rivers. Resource allocation variations were previously found to be highest in late summer, when fish are accumulating lipid reserves (Biro *et al.*, 2005), so this could explain in part, the large variations in the body composition observed in this study. To our knowledge, this is the first study where such trends in local variations of body constituents have been observed.

Trends in the variations along sedimentary links

The absence of the expected longitudinal trends in the specific water, lipid and energy content along sedimentary links could be due to local effects or to differences in the physical structure of the sampling sites that were not consistently reflected in the body composition. Ecological variables influencing body compositions might not have varied in a gradual manner along

sedimentary links or might have induced biological responses not detectable in the body constituents' relative proportions. Riddell and Leggett (1981) found similar body compositions for juvenile salmon dwelling in dissimilar tributaries but they documented differences in body morphology and time of downstream migration. Responses of fish to environmental conditions and habitat structure can take several forms and a lack of consistent trends in the body composition does not necessarily imply that the sampled habitats were equivalent. Finstad *et al.*, (2009) showed that in closed experimental streams, fish performance (growth) scaled negatively with decreasing shelter availability and increasing densities but fish in open stream channels dispersed and their performance did not depend on initial density or shelters. In our study, flow velocity, depth, substrate size and the spatial repartition of these parameters, creating several channel types, varied between sites. Relative densities of juvenile salmon also varied between the sites indicating a certain influence of habitat structure and composition. The results of this study therefore show that the body composition did not differ between the sites even if the population dynamic was likely different.

While the increased variations (CVs) in the body constituents downstream could be interpreted as a response to increased habitat heterogeneity or complexity, the scale considered in the analyses is of crucial importance. At the river reach scale, habitat heterogeneity is generally considered higher in large low gradient rivers or in downstream sections due to a larger range of depths, velocities, substrate and to the presence of woody debris or underwater macrophytes, which generally offers adequate conditions to sustain a higher biological diversity (Kemp *et al.*, 1999; Ward *et al.*, 2002; Robert, 2003; Yarnell *et al.*, 2006). On the other hand, at smaller spatial scales (*i.e.*, microhabitat), habitat patches are more uniform and more distant from each other. For example, in large low gradient rivers or in downstream sections, pools and riffles will be located farther away due to hydraulic geometry (Robert, 2003). Conversely, upstream sites containing boulders are homogeneously heterogeneous with close locations that may be completely different in velocities, substrate or depths (*ex.* in front *vs.* behind a boulder). Spatial arrangement of resources can be an important factor influencing small-scale within population spatial structure in population dynamics (Finstad *et al.*, 2009).

Shelter availability, repartition of feeding zones and invertebrate abundance rely on the streambed variations in substrate size and embeddedness. Macroinvertebrate abundances and diversity have been shown to decrease downstream of sedimentary links (Rice *et al.*, 2001) and although benthos samples were not taken in this study, we can hypothesise this trend holds true for the DMR and SMR links. A study on juvenile salmon daily movements between refuges and feeding zones also showed that movement distances increased downstream of links, which indicate different patterns in habitat use associated with habitat structure and resource repartition (Johnston, 2009). A more patchy distribution of sheltering / feeding zones and less abundant invertebrates downstream of sedimentary links is likely to cause increased variability in feeding rate and associated strategies such as different activity patterns (day vs. night feeding), territoriality or dominance interactions. Moreover, energetic effects of reduced shelter availability have been observed (Millidine *et al.*, 2006; Finstad *et al.*, 2007) and interpreted to be caused by an increased alertness to predators (Hawkins *et al.*, 2004) or to more aggressive interactions (Harwood *et al.*, 2002). Thus, the influence of the rearing environment on the body composition of salmon parr may be expressed in many ways, including in the range of variation in resource allocation, rather than in the specific content of water, lipid and protein *per se*. As the energetic dynamic has also a temporal component, additional samples taken at different periods of the year along with the evaluation of growth would therefore be required to improve our understanding of the energetic dynamic of salmon parr along sedimentary links.

Dartmouth River

For fish of the DMR, the body constituents and their inter-relationships varied according to age-class (or length for the specific water content). Older (2+) parr had generally higher CVs, lower lipid contents with associated higher water contents and lower energy densities compared to 1+ parr. A higher proportion of lipid was expected in older parr because large fish are known to optimise survival through the allocation of energy in lipid reserves (Berg and Bremset, 1998; Jonsson and Jonsson, 1998; Post and Parkinson, 2001; Morgan *et al.*, 2002; Biro *et al.*, 2005). Energy allocation into proteins (*i.e.*, somatic growth) or into lipid reserves is dependent on the growth rate which relies to a great extent on food abundance (Weatherley and Gill, 1983; Post and Parkinson, 2001; Dempson *et al.*, 2004; Biro *et al.*, 2005; Descroix *et al.*, 2009). Since the

summer preceding the sampling was unusual in terms of water discharge, with the late-July flood, it is possible that invertebrate availability was reduced on the DMR affecting overall growth rates, relative differences in body composition between study sites and between age-classes. Reduced abundances of invertebrates in years of high spring floods or after summer high flows has previously been suggested as an explanation for observed reductions in fish growth (Arnekleiv *et al.*, 2006). Previous studies also found that cohorts of juvenile salmonids with low growth rates and small autumn body size, optimized survival by allocating energy to somatic growth while allocation to energy reserves was more advantageous for fast-growing cohorts or large-sized fish. For intermediate growth rates, the two strategies lead to similar survival (Post and Parkinson, 2001; Biro *et al.*, 2004). According to these observations, reduced growth rates on the DMR would result in a greater impact for 2+ parr compared to 1+ parr because of their tendency to accumulate lipid reserves due to their size and life-history strategy (Berg and Bremset, 1998; Jonsson and Jonsson 1998; Post and Parkinson, 2001; Morgan *et al.*, 2002; Biro *et al.*, 2005). The relationships between water and lipid contents for 1+ and 2+ parr found in this study suggest differences in resource allocation. Higher CVs observed for 2+ parr adds further evidence of higher variations in their relative performance. Since growth rates were not measured in this study, it is however difficult to determine if the observed differences are due to variations in growth rates or to age-specific strategies in the energetic dynamic of parr.

Even though no clear effect of sampling sites could be detected regarding the specific lipid contents on the DMR, some interesting longitudinal trends were observed. There was a slight trend towards decreasing lipid content from site DMR2 to DMR4 but this trend was not observed with the energy density values. Many factors, especially reduced growth rates (previously discussed), local effects or fish movements, may have contributed to minimise differences between sites. Some studies have shown that fish tend to redistribute themselves spatially during / after high flows (David and Closs, 2002; Albanese *et al.*, 2004), which may have contributed to reduce the hypothesized differences in the body composition of fish along the sedimentary link of the DMR. The various trends in the body constituents observed in this study could thus be higher under normal summer low flow conditions but this hypothesis remains to be tested.

Sainte-Marguerite River

For fish of the SMR, the sampling site had an effect on water, lipid (through site*age interaction) and energy density and an opposite longitudinal trend was observed in the lipid content between age-classes. The lipid content and associated coefficient of variation increased in the downstream direction for 2+ parr, while the lipid content of 1+ parr was similar for sites SMR1-SMR2 and was lower at SMR3. Moreover, parr of sites SMR1 and SMR2 had a higher proportion of water than fish of all the other study sites. High water content is normally associated with a low lipid and energy content (Gardiner and Geddes, 1980; Weatherley and Gill, 1983; Koskela *et al.*, 1997; Berg and Bremset, 1998; Jonsson and Jonsson, 1998; Dempson *et al.*, 2004). Fish at sites SMR1-SMR2 did not have a lower content of lipid while they had a lower estimated energy content. This lack of strong relationships between body constituents could indicate either an ongoing process of growth (anabolism) or, at the opposite, of catabolism causing disequilibrium in the relative proportions. Another possibility for this lack of consistency could be that the fish of sites SMR1-SMR2 maintained a high level of tissue water content to appear more robust than their true condition. This strategy has been suggested previously as a way to cope with size-selective selection pressures such as predation, competition or sexual selection at no energetic cost (Gardiner and Geddes, 1980; FitzGerald *et al.*, 1989; Post and Parkinson, 2001). In such circumstances, the size of the fish regardless of their lipid reserves (or protein content) is important in determining the chances of success in competitive interactions or in increasing chances of survival against gape-limited predators (Gardiner and Geddes, 1980; FitzGerald *et al.*, 1989; Post and Parkinson, 2001). Nevertheless, the variations in body constituents observed between sites and the differing trends between age-classes on the SMR were not consistent with our initial hypothesis. Without further information on growth rates and dominant ecological processes, it is difficult to elaborate on the causes or temporal stability of these patterns.

Conclusion

In summary, an evaluation of the variations of the body composition of wild juvenile Atlantic salmon along habitat gradients initiated by sedimentary links was made in this study. Variations in lipid, water and energy content of fish between the sampling sites and the two rivers studied were detected although no common longitudinal trend following the habitat gradient was

observed. The pattern of variations was nevertheless consistent along the two sedimentary links. Our results further highlight the complex relationships between biotic and abiotic factors in the energetic dynamic of juvenile salmon. The temporal stability of the observed patterns in body composition of juvenile salmon along sedimentary links and their biological significance will require further investigations.

Acknowledgments

We would like to thank Jean-Nicolas Bujold for his help in the field. Many thanks to Patrice Couture and Dominique Lapointe for advice and guidance with the laboratory analyses. Thanks also to Audrey Moffett for the lipid extraction manipulations. Julian J. Dodson provided useful comments that improved this manuscript. Comments of anonymous reviewers enhanced this manuscript. Thanks to partners: Société de gestion des rivières de Gaspé, Association de la rivière Sainte-Marguerite. This study was supported by funding to N. E. Bergeron from the GEOIDE Network from the Networks of Centres of Excellence of Canada. This paper is a contribution to the scientific program of CIRSA (Centre Interuniversitaire de Recherche sur le Saumon Atlantique).

References

- Albanese B., Angermeier P. L. and Dorai-Raj S. 2004. Ecological correlates of fish movement in a network of Virginia streams. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences* **61**: 857-869.
- Arnekleiv J. V., Finstad A. G. and Ronning L. 2006. Temporal and spatial variation in growth of juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **68**: 1062-1076. Doi: 10.1111/j.1095-8649.2006.00986.x
- Berg O. K. and Bremset G. 1998. Seasonal changes in the body composition of young riverine Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Fish Biology* **52**: 1272-1288. Doi: 10.1111/j.1095-8649.1998.tb00971.x
- Berg O. K., Arnekleiv J. V. and Lohrmann A. 2006. The influence of hydroelectric power generation on the body composition of juvenile Atlantic salmon. *River Research and Applications* **22**: 993-1008. Doi: 10.1002/rra.949
- Biro P. A., Morton A. E., Post J. R. and Parkinson E. A. 2004. Over-winter lipid depletion and mortality of age-0 rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**: 1513-1519.
- Biro P. A., Post J. R. and Abrahams M. V. 2005. Ontogeny of energy allocation reveals selective pressure promoting risk-taking behaviour in young fish cohorts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **272**: 1443-1448.
- Blight E. G. and Dyer W. J. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology* **37**: 911-917.

- Bouchard J. and Boisclair D. 2008. The relative importance of local, lateral, and longitudinal variables on the development of habitat quality models for a river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **65**: 61-73. Doi: 10.1139/F07-140
- Coulombe-Pontbriand M. and Lapointe M. 2004. Landscape controls on the availability of coarse substrate and winter habitat and their effects on Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr abundance patterns along two rivers in the Gaspé Peninsula, Quebec. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**: 648-658. Doi: 10.1002/rra.768
- Cunjak R. A., Saunders R. L. and Chadwick E. M. P. 1990. Seasonal variations in the smolt characteristics of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) from estuarine and riverine environments. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**: 813-820. Doi: 10.1139/f90-094
- Davey C. and Lapointe M. 2007. Sedimentary links and the spatial organization of Atlantic salmon (*Salmo salar*) spawning habitat in a Canadian Shield river. *Geomorphology* **83**: 82-96. Doi: 10.1016/j.geomorph.2006.06.011
- David B. O. and Closs G. P. 2002. Behavior of a stream-dwelling fish before, during, and after high-discharge events. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**: 762-771. Doi: 10.1577/1548-8659(2002)131<0762:BOASDF>2.0.CO;2
- Dedual M. 2002. Lipid content in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fry and parr reared in spawning tributaries of Lake Taupo, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **36**: 809-814.

- Dempson J. B., Schwarz C. J., Shears M. and Furey G. 2004. Comparative proximate body composition of Atlantic salmon with emphasis on parr from fluvial and lacustrine habitats. *Journal of Fish Biology* **64**: 1257-1271. Doi: 10.1111/j.0022-1112.2004.00389.x
- Descroix A., Desvillettes C., Martin P., Anneville, O., Bec A. and Bourdier G. 2009. Feeding, growth and nutritional status of restocked salmon parr along the longitudinal gradient of a large European river: the Allier. *Ecology of Freshwater Fish* **18**: 282-296. Doi: 10.1111/j.1600-0633.2008.00345.x
- Finstad A. G., Ugedal O., Forseth T. and Næsje T. F. 2004. Energy-related juvenile winter mortality in a northern population of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**: 2358-2368. Doi: 10.1139/f04-213
- Finstad A. G., Einum S., Forseth T. and Ugedal O. 2007. Shelter availability affects behaviour, size-dependent and mean growth of juvenile Atlantic salmon. *Freshwater Biology* **52**: 1710-1718. Doi: 10.1111/j.1365-2427.2007.01799.x
- Finstad A. G., Einum S., Ugedal O. and Forseth T. 2009. Spatial distribution of limited resources and local density regulation in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Animal Ecology* **78**: 226-235. Doi: 10.1111/j.1365-2656.2008.01476.x
- FitzGerald G. J., Guderley H. and Picard P. 1989. Hidden reproductive costs in the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Experimental Biology* **48**: 295-300.
- Gardiner W. R. and Geddes P. 1980. The influence of body composition on the survival of juvenile salmon. *Hydrobiologia* **69**: 67-72. Doi: 10.1007/BF00016537

- Harwood A. J., Metcalfe N. B., Griffiths S. W. and Armstrong J. D. 2002. Intra- and inter-specific competition for winter concealment habitat in juvenile salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 1515-1523. Doi: 10.1139/F02-119.
- Hawkins L. A., Armstrong J. D. and Magurran A. E. 2004. Predator-induced hyperventilation in wild and hatchery Atlantic salmon fry. *Journal of Fish Biology* **65**: 88-100. Doi: 10.1111/j.0022-1112.2004.00543.x
- Jobling M. 1994. *Fish bioenergetics*. London: Chapman & Hall. 328 pp.
- Johnston P. 2009. Utilisation des transpondeurs passifs dans l'étude du comportement spatial et de la dynamique énergétique des saumons atlantique juvéniles (*Salmo salar*) le long de tronçons sédimentaires. Ph.D. thesis. INRS-Eau, Terre et Environnement, Université du Québec, Québec. 208 pp.
- Jonsson N. and Jonsson B. 1998. Body composition and energy allocation in life-history stages of brown trout. *Journal of Fish Biology* **53**: 1306-1316. Doi: 10.1111/j.1095-8649.1998.tb00250.x
- Jonsson N., Jonsson B. and Hansen L. P. 1997. Changes in proximate composition and estimates of energetic costs during upstream migration and spawning in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **66**: 425-436.
- Kemp J. L., Harper D. M. and Crosa G. A. 1999. Use of 'functional habitats' to link ecology with morphology and hydrology in river rehabilitation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* **9**: 159-178. Doi: 10.1002/(SICI)1099-0755(199901/02)9:1<159::AIDAQC319>3.0.CO;2-M

- Kim M. 2009. The controls of sedimentary links on the spatial distribution of Atlantic salmon (*Salmo salar*) juveniles and spawning activity along rivers in the Gaspé Peninsula, Canada. M.Sc. thesis, McGill University, Montreal, 141 pp.
- Koskela J., Pirhonen J. and Jobling M. 1997. Growth and feeding responses of a hatchery population of brown trout (*Salmo trutta* L.) at low temperatures. *Ecology of Freshwater Fish* **6**: 116-121. Doi: 10.1111/j.1600-0633.1997.tb00152.x
- Latulippe C., Lapointe M. F. and Talbot T. 2001. Visual characterization technique for gravel-cobble river bed surface sediments; validation and environmental applications. *Earth Surface Processes and Landforms* **26**: 307-318. Doi: 10.1002/1096-9837(200103)26:3<307::AID-ESP160>3.0.CO;2-R
- Millidine K. J., Armstrong J. D. and Metcalfe N. B. 2006. Presence of shelter reduces maintenance metabolism of juvenile salmon. *Functional Ecology* **20**: 839-845. Doi: 10.1111/j.1365-2435.2006.01166.x
- Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec. 2009. Bilan de l'exploitation du saumon au Québec. Secteur faune Québec, secteur des opérations régionales. 154 pp. <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/publications/faune/bilan-saumon-2008.pdf>
- Morgan I. J., McCarthy I. D. and Metcalfe N. B. 2002. The influence of life-history strategy on lipid metabolism in overwintering juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **60**: 674-686. Doi: 10.1111/j.1095-8649.2002.tb01693.x
- Næsje T. F., Thorstad E. B., Forseth T., Aursand M., Saksgård R. and Finstad A. G. 2006. Lipid class content as an indicator of critical periods for survival in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Ecology of Freshwater Fish* **15**: 572-577. Doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00173.x

- Post J. R. and Parkinson A. 2001. Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. *Ecology* **82**: 1040-1051.
- Rice S. and Church M. 1998. Grain size along two gravel-bed rivers: statistical variation, spatial pattern and sedimentary link. *Earth Surface Processes and Landforms* **23**: 345-363. Doi : 10.1002/ (SICI)10969837(199804)23:4< 345:: AIDESP 850>3.0.CO;2 B
- Rice S. P., Greenwood M. T. and Joyce C. B. 2001. Tributaries, sediment sources, and the longitudinal organisation of macroinvertebrate fauna along river systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 824-840. Doi: 10.1139/cjfas-58-4-824
- Riddell B. E. and Leggett W. C. 1981. Evidence of an adaptative basis for geographic variation in body morphology and time of downstream migration of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences* **38**: 308-320. Doi: 10.1139/f81-042
- Robert, A. 2003. River processes: an introduction to fluvial dynamics. Arnold Publishers, London. 214 pp.
- Ward J. V., Tockner K., Arscott D. B. and Claret C. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology* **47**: 517-539. Doi: 10.1046/j.1365-2427.2002.00893.x
- Weatherley A. H. and Gill H. S. 1983. Protein, lipid, water and caloric contents of immature rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, growing at different rates. *Journal of Fish Biology* **23**: 653-673. Doi: 10.1111/j.1095-8649.1983.tb02944.x
- Yarnell S. M., Mount J. F. and Larsen E. W. 2006. The influence of relative sediment supply on riverine habitat heterogeneity. *Geomorphology* **80**: 310-324. Doi: 10.1016/j.geomorph.2006.03.005

Table 5.1 Physical characteristics of the sampling sites. Habitat characteristics were assessed in autumn 2005 and summer 2006. The measurement of water velocity was made at random locations using an acoustic Doppler velocimeter (Sontek FlowTracker ADV®). Visual estimations of substrate size (D_{16} , D_{50} and D_{84} , representing respectively 16 %, 50 % and 84 % of the cumulative grain size distribution) were made according to the technique described by Latulippe *et al.*, (2001). Substrate size and water velocities were measured at a minimum of 100 locations for each study site. Water temperatures were recorded at some of the sites in summer-autumn 2005. The discharge was recorded for the months of July and August 2007. ND, no data; DMR, Dartmouth River; SMR, Sainte-Marguerite River.

Site	Distance downlink (fractional distance) (km)	Channel type	Wetted width* Min-max (m)	Maximum depth* (m)	Mean velocity* ($\pm$ SE) (m s ⁻¹)	Substrate sorting (D ₁₆ : D ₅₀ :D ₈₄) (mm)	Water temperature Mean (min-max)	Discharge July-August Mean (min-max)
DMR1	0.01 (0.00)	rapid headwaters	45-50	0.92	0.25 ($\pm$ 0.21)	18:51:163	ND	15.7 m ³ s (3.1-308.8)
DMR2	2.06 (0.18)	long riffle	40-45	1.06	0.31 ($\pm$ 0.21)	ND:37:ND	ND	
DMR3	3.05 (0.25)	high gradient riffle-pool	15-30	1.00	0.39 ($\pm$ 0.32)	16:67:97	17.4°C (14.6-20.3)	
DMR4	4.03 (0.34)	low gradient riffle-pool	10-15	0.68	0.32 ($\pm$ 0.18)	ND:33:ND	ND	
DMR5	9.16 (0.76)	low gradient riffle-pool	25-40	1.16	0.33 ($\pm$ 0.26)	14:41:68	17.9°C (15.1-20.8)	
SMR1	0.54 (0.12)	rapid headwaters	18-25	0.78	0.24 ($\pm$ 0.24)	7:32:180	ND	14.6 m ³ s (8.5-31.5)
SMR2	2.02 (0.46)	high gradient riffle-pool	15-30	1.06	0.36 ($\pm$ 0.29)	5:56:161	16.5°C (13.8-21.0)	
SMR3	3.1 (0.70)	low gradient riffle-pool	18-25	1.20	0.46 ($\pm$ 0.28)	13:26:48	16.5°C (13.5-21.1)	

*At low discharges of 5 m³ s⁻¹ for the DMR and 12 m³ s⁻¹ for the SMR.

Table 5.2 Mean relative densities, fish size (LF) and fresh mass (*W*). The mean relative density is the mean density of parr evaluated by electrofishing in summer and autumn 2005. ND, no data; DMR, Dartmouth River; SMR, Sainte-Marguerite River.

Site	Mean relative density mean ($\pm$ SD) (nb ind./100 m ²)		LF of specimens mean ($\pm$ S.D.) (mm)	W of specimens mean ($\pm$ S.D.) (g)	<i>n</i>
DMR1	29.5 ($\pm$ 2.3)	1+	69 ($\pm$ 6.4)	3.53 ($\pm$ 0.96)	22
		2+	94 ($\pm$ 7.8)	8.61 ($\pm$ 2.11)	11
DMR2	ND	1+	70 ($\pm$ 4.5)	3.59 ($\pm$ 0.60)	14
		2+	99 ($\pm$ 5.5)	9.59 ($\pm$ 1.70)	10
DMR3	16.3 ($\pm$ 8.5)	1+	70 ($\pm$ 6.7)	3.50 ($\pm$ 0.93)	20
		2+	94 ($\pm$ 8.1)	8.08 ($\pm$ 1.97)	13
DMR4	ND	1+	68 ($\pm$ 5.8)	3.38 ($\pm$ 0.79)	19
		2+	94 ($\pm$ 6.8)	8.36 ($\pm$ 1.98)	7
DMR5	19.6 ($\pm$ 3.5)	1+	72 ($\pm$ 6.4)	3.81 ($\pm$ 0.97)	14
		2+	92 ($\pm$ 7.3)	7.75 ($\pm$ 1.78)	14
SMR1	6.9 ($\pm$ 4.6)	1+	71 ($\pm$ 3.9)	3.68 ($\pm$ 0.61)	13
		2+	93 ($\pm$ 9.8)	8.36 ($\pm$ 3.30)	7
SMR2	10.2 ($\pm$ 6.0)	1+	67 ($\pm$ 6.8)	3.14 ($\pm$ 0.91)	17
		2+	95 ($\pm$ 6.7)	8.28 ($\pm$ 2.24)	6
SMR3	3.4 ($\pm$ 0.4)	1+	69 ($\pm$ 5.6)	3.43 ($\pm$ 0.96)	16
		2+	100 ($\pm$ 10.1)	10.21 ($\pm$ 3.39)	7

Table 5.3 Analysis of variance (ANOVA) tables for the effect of site and age-class on the body constituents of fish for the Dartmouth River (DMR) and Sainte-Marguerite River (SMR). Asterisks indicate significant results at $P < 0.05$.

Body constituent	River	Source of variation	df	% fresh mass		% dry mass	
				<i>F</i>	<i>P</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
water	DMR*	Site	4	0.9	0.45		
		Age-class	1	1.6	0.22		
		Site X age	4	0.8	0.98		
	SMR	Site	2	49.8	< 0.01*		
		Age-class	1	0.1	0.71		
		Site X age	2	0.3	0.78		
lipid	DMR	Site	4	1.6	0.17	2.0	0.10
		Age-class	1	3.2	0.08	5.7	0.02*
		Site X age	4	0.7	0.60	0.7	0.59
	SMR	Site	2	0.6	0.58	0.8	0.47
		Age-class	1	0.2	0.63	0.1	0.88
		Site X age	2	3.8	0.03*	3.4	0.04*
energy density	DMR*	Site	4	0.7	0.58	1.1	0.34
		Age-class	1	1.1	0.29	2.1	0.15
		Site X age	4	0.1	0.98	0.8	0.54
	SMR	Site	2	30.4	< 0.01*	51.6	< 0.01*
		Age-class	1	0.2	0.65	1.06	0.31
		Site X age	2	0.4	0.68	0.26	0.77

* ANCOVA with LF as a covariate

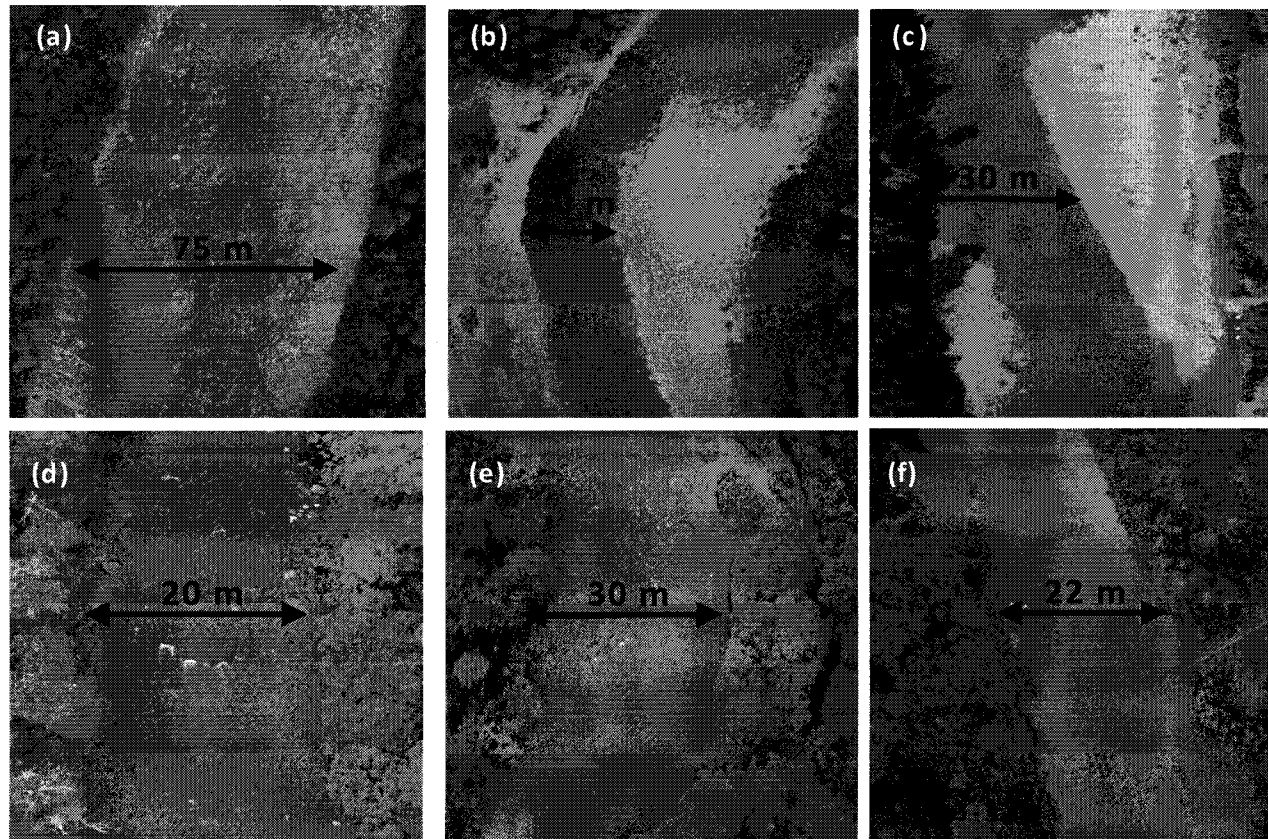


Figure 5. 1 Aerial photos of the study sites along the sedimentary links of the Dartmouth River (a) DMR1, (b) DMR3, (c) DMR5, and of the Sainte-Marguerite River (d) SMR1, (e) SMR2, (f) SMR3. The width of the study sites is indicated. (Photos were taken for the Geosalar I (2002) and Geosalar II (2005) projects).

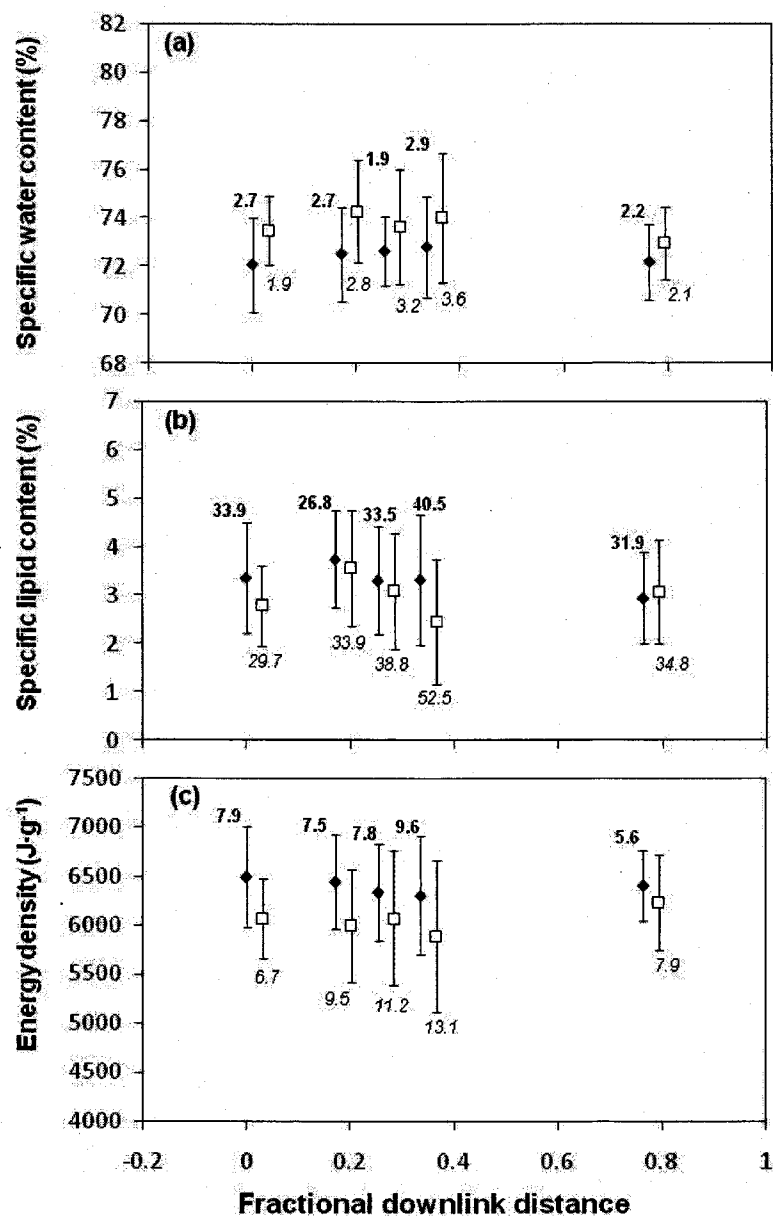


Figure 5.2 Mean body constituent's values for all sampling sites according to their relative location along sedimentary links for fish of the DMR (a) specific water content, (b) specific lipid content and (c) energy density. Dark symbols indicate values for 1+ parr and open symbols indicate 2+ parr. Whiskers indicate the standard deviation. The coefficient of variations ($CV\% = S.D. / \text{mean} * 100$) are indicated for 1+ and 2+ parr, respectively on top (**in bold**) and at the bottom (*italic*).

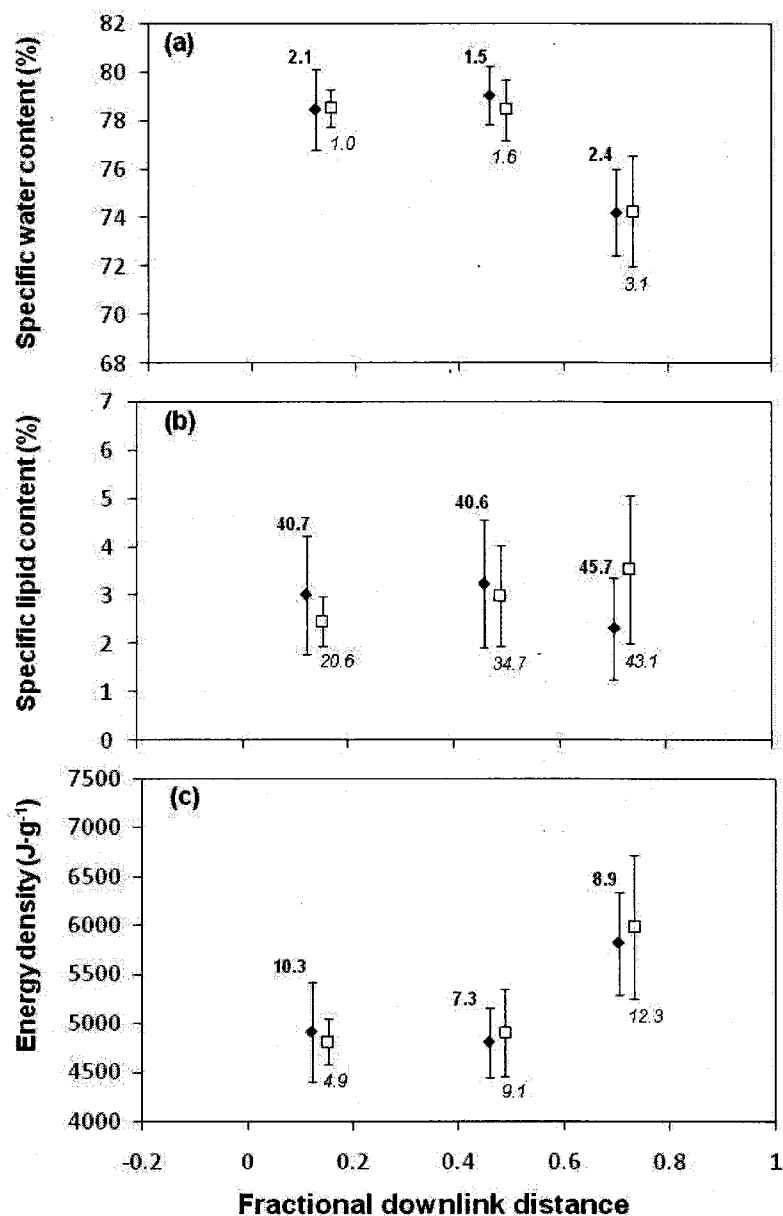


Figure 5.3 Mean body constituent's values for all sampling sites according to their relative location along sedimentary links for fish of the SMR (a) specific water content, (b) specific lipid content and (c) energy density. Dark symbols indicate values for 1+ parr and open symbols indicate 2+ parr. Whiskers indicate the standard deviation. The coefficient of variations ($CV\% = S.D. / \text{mean} * 100$) are indicated for 1+ and 2+ parr, respectively on top (**in bold**) and at the bottom (*italic*).

Chapitre 6 : Development of a flatbed passive integrated transponder antenna grid for continuous monitoring of fish in natural streams

Patricia Johnston*, Francis Bérubé, Normand E. Bergeron

INRS-Eau, Terre et Environnement, 490 rue de la Couronne, Québec, QC, G1K 9A9, Canada.

Phone: + 1 418 654-2625, Fax: +1 418 654-2600

*Author to whom correspondence must be addressed: patricia.johnston@ete.inrs.ca

Accepté le 26 janvier 2009

Référence pour citation :

Johnston P., Bérubé F. & Bergeron N. E. 2009. Development of a flatbed passive integrated transponder antenna grid for continuous monitoring of fish in natural streams. *Journal of Fish Biology* **74**: 1651-1661. Doi: 10.1111/j.1095-8649.2009.02211.x

Abstract

This paper describes a flatbed antenna grid designed for continuous remote monitoring of fish tagged with 23 mm passive integrated transponder (PIT) tags in a natural stream with extensive spatial coverage. A range of applications of the system is presented.

Development of a flatbed passive integrated transponder antenna grid for continuous monitoring of fish in natural streams

Passive integrated transponder (PIT) technology is increasingly being used to monitor the behaviour of freshwater fishes in both experimental and natural settings. This technology is versatile because PIT tags are small, inexpensive, last indefinitely and allow the individual identification of fishes. Early PIT systems were developed mainly for the continuous monitoring of fishes in fixed experimental settings or through hydroelectric facilities and fishways (Prentice *et al.*, 1990; Brännäs *et al.*, 1994; Armstrong *et al.*, 1996; Castro-Santos *et al.*, 1996; Burns *et al.*, 1997). Portable PIT detectors were then developed to allow the monitoring of fish distribution over a larger spatial extent in wadable streams (Morhardt *et al.*, 2000; Roussel *et al.*, 2000; Zydlewski *et al.*, 2001; Cucherousset *et al.*, 2005; Hill *et al.*, 2006; Linnansaari and Cunjak, 2007; Linnansaari *et al.*, 2007). Portable systems have nevertheless a limited temporal resolution compared to stationary systems because they must be operated manually by a person wading the stream, which is potentially disruptive for the fishes as well as making the task to survey a study section labour intensive and time consuming, thereby restricting the possible frequency of surveys. Recent developments in PIT systems have combined the advantages of both stationary and portable systems by adapting stationary, single and multiple, antennae systems to natural environments for continuous monitoring of fishes with higher spatial and temporal resolution (Armstrong *et al.*, 1996, 1999; Greenberg and Giller, 2000; Morhardt *et al.*, 2000; Zydlewski *et al.*, 2001, 2002; Riley *et al.*, 2003; Ibbotson *et al.*, 2004; Teixeira and Cortes, 2007).

The trade-off between accuracy in the location of the tag, spatial coverage, detection range and temporal resolution is dependent on the limitations inherent to the technology used to build the systems. An important aspect in the design of PIT systems is the choice of full duplex (FDX) or half duplex (HDX) technology. FDX transceivers send and receive signals simultaneously, whereas HDX transceivers send and receive signals to and from the tag asynchronously. Therefore, FDX systems are inherently faster but also more energy consuming compared to HDX systems. The size of the tag also has a great influence on the performance of PIT systems with large tags being detectable from farther away. Typically, FDX systems are used with 12 mm tags and achieve a detection range varying between 20 and 360 mm (Brännäs *et al.*, 1994; Armstrong

et al., 1996; Ibbotson *et al.*, 2004; Cucherousset *et al.*, 2005; Teixeira and Cortes, 2007), which can be increased to 900 mm with the use of larger FDX tags (*i.e.* 23 mm) and specific antenna designs (Hill *et al.*, 2006). Nevertheless, the short detection range of most FDX systems has been cited as being the main impediment to study fish behaviour in natural settings and improving the antennae or using larger tags has been suggested as a solution to broaden the application of PIT technology (Brännäs *et al.*, 1994; Armstrong *et al.*, 1996; Greenberg and Giller, 2000; Zydlewski *et al.*, 2001; Riley *et al.*, 2003; Teixeira and Cortes, 2007). Larger tags, however, have to be implanted in relatively large fishes (>84 mm fork length, LF) (Roussel *et al.*, 2000) in order to minimize possible adverse effects on growth and survival.

HDX systems used with large 23 or 32 mm tags can offer a detection range of 1000 mm either with portable or stationary equipment (Castro-Santos *et al.*, 1996; Roussel *et al.*, 2000; Zydlewski *et al.*, 2001; Linnansaari and Cunjak, 2007; Linnansaari *et al.*, 2007). Zydlewski *et al.* (2001) developed a stationary crossriver HDX system to record the longitudinal movements of marked fishes (with 23 mm tags) in a 8 m wide stream. This system scanned the entire water column at all discharges without disrupting fish movements, overcoming many of the previous limitations regarding the use of PIT systems in natural streams. While cross-river antennae enable the study of large-scale longitudinal movements, antenna grid systems that allow the study of fish space use over extended areas and with high spatio-temporal resolution need to be developed. This paper describes a flatbed antenna grid designed for continuous remote monitoring of PIT-tagged fishes in a natural stream at an intermediate spatial scale (*i.e.* reach scales *c.* 100 m).

The flatbed antenna grid is an antenna array buried underneath the bed surface of a stream. It consists of 242 HDX antennae that detect 23 mm PIT tags [Texas Instruments (TIRIS) model RI-TRP-RRHP, 134.2 kHz: Texas Instruments; www.ti.com] and other tags complying with the ISO 11784/11785 international standards. The antennae are connected to tuning capacitors units with 5 m long twin-axial wires (possible maximum distance: 10 m) (figure 6.1a). The tuning units are in turn linked to a CYTEC multiplexer (JX/256 series; mercury wetted 256 single poles relay; www.cytec-ate.com) either using cables composed of 10 multistrand wires (gauge 22) for round and rod antennae or using twin-axial wires for rectangular antennae (figure 6.1a). In this system, the longest cable is 60 m but it could be as long as 200 m if a greater distance from the

multiplexer was required. The multiplexer is connected to an Aquartis controller (custom made by Technologie Aquartis; www.aquartis.ca) composed of a TIRIS S-2000 reader (composed of high performance RA-RFM unit RI-RFM-008B and control module RI-CTL-MB2A; Texas Instruments), a datalogger and a custom-made controller unit. This unit manages the flux of information between the multiplexer, the RFID system (TIRIS reader) and the datalogger. The 75 W of power required by the system is provided by three 110 W solar panels linked to four 6 V rechargeable batteries connected in series, and to two 12 V deep-cycle marine batteries connected in parallel. Nonetheless, the number of batteries needed is dependent on the solar radiation available (*i.e.* photoperiod length and intensity) and the location of the panels, thus, a variable number of batteries could be used depending on the context. When a tag is detected by any of the antennae, the date (dd/mm/yy), time (hh:mm:ss), antenna ID (multiplexer card and port number) and fish ID (tag number) are recorded on a 1 GB SD card. All antennae in the system are activated sequentially requiring 120 ms per antenna. The interrogation of all the antennae (*i.e.* multiplexer ports) requires 33 s.

Most antennae in the grid ($n = 160$) are round antennae of 500 mm in diameter. They are made of PVC tubing, enclosing three loops of multistrand wire (gage 10, insulated copper wire). Reading range varies depending on the tag orientation and position. The maximum detection range achieved with this type of antenna is 400 mm in height and 800 mm in diameter on the horizontal plane when holding the tag perpendicular to the antenna. When the tag is held horizontally, the range is reduced to 300 mm in height by 600 mm in diameter. Tags positioned exactly in the centre and parallel to the antenna plane cannot be detected due to the normal 'blind spot' in the detection field (Linnansaari *et al.*, 2007). The second type of antennae are 3 X 1 m rectangular antennae ($n = 22$) built to cover a larger area than round antennae. These antennae are made with two loops of multistrand wire (gage 10, insulated copper wire) and achieve a detection range of 400 mm vertically. The third type of antennae ($n = 60$) are 200 mm long manganese–zinc ferrite rods (magnetic permeability adapted to a frequency of 134.2 kHz: $m = 850$) composed of a coil encapsulated in PVC tubing. The rod antennae were designed for easy installation in stream areas with coarse substratum, but they have a smaller detection range (*i.e.* 200 mm) than the other two antennae types. Interference problems were, however, experienced with these antennae at installation.

The flatbed antenna grid was installed in a natural stream in summer 2006 and was used to study fish movements in 2007. The Ruisseau Xavier, a 4 km long tributary of the Sainte-Marguerite Nord-Est River, Québec, Canada, (48°25'17'' N; 69°53'48'' W), was selected for installing the antenna grid. The tributary is a second order stream of *c.* 10 m in width, composed of short riffle-pool sequences in its lower part where the system was installed. The site chosen for the antenna grid is a 100 m long section of the stream located 425 m from its confluence with the main river. The site is composed of a main and a secondary channel separated by a gravel bar flooded during high flows (figure 6.1b). The substratum varies from cobble-boulders in the riffles to sand-gravel in the pools, and the maximum depth is 1.5 m at the median discharge of 0.46 m³ s⁻¹.

The antenna grid was installed in late August to early September 2006 at low flow. Prior to the installation of the antennae, fishes were removed from the study section by electrofishing. They were kept in flow-through enclosures, and put back in the stream after the installation was completed (*i.e.* 1 week). The antennae were buried flat *c.* 150 mm beneath the riverbed armour layer in order to resist most flow conditions. A small excavator was used to dig furrows where the antennae and wires were buried. Substratum disturbance was minimized by proceeding with one antenna line at a time and by covering the antennae with the substratum previously displaced when digging. The armour layer of the substratum was put back in place manually to recreate the original configuration and to ensure substratum stability by recreating the imbrication. The structure of the study site did not appear visually different from its original state after the installation of the antennae. It took a team of six people 7 days to build the antennae and an additional 7 days to complete burying the antennae in the streambed. Another 2 weeks and two people were needed to complete the configuration and tuning of the system. Costs are directly proportional to the spatial extent and geometrical configuration of the system because it determines the length of cables needed.

The three different antenna types were distributed to cover the largest possible area of the stream section (figure 6.1b). Round antennae were positioned in the low-flow wetted area of the stream. Rectangular antennae were buried along the wetted perimeter to monitor fish movements in case of extended flooding, and one rectangular antenna was used to cover the upstream access of the secondary channel. Rod antennae were located at the upstream end of the study site. All antennae

were positioned with sufficient distance from each other to avoid detecting tags on two antennae at the same time, but to minimize gaps where no detection was possible. Nevertheless, interference between rod antennae was found to be unexpectedly high after installation (due to single pole relays); therefore, they were never activated for studying fish movements. The section covered with antennae was thus shorter than originally planned, but the free ports on the multiplexer were used to add antennae in the secondary channel ($n = 5$) and in the downstream pool ($n = 5$) where many fishes were seen when snorkelling in summer 2007. After the installation was completed, the antennae were georeferenced with a total station. It was thereafter possible to interpolate fish positions by converting antenna ID into spatial co-ordinates. Overall, the detection field of the antenna grid covered 27 % of the wetted area of the site at a discharge of $0.07 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. All electronic components were contained in a shelter constructed on the riverbank, outside of the immediate flood zone of the stream (figure 6.1b).

The antenna grid was used to record the movements of PIT-marked juvenile salmonids from 17 July to 19 November 2007. Fishes were captured in the study site by electrofishing on 3 July and 4 September 2007. All fishes $>95 \text{ mm}$ LF were PIT tagged with 23 mm tags (Texas Instruments), for a total of 36 juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. (July: $n = 26$ and September: $n = 10$) and 17 juvenile brook trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchill) (July: $n = 9$ and September: $n = 8$). The minimum size for tagging was determined using the study of Roussel *et al.* (2000), which suggested tagging fishes $>84 \text{ mm}$ LF to avoid mortality, and on the study of J.-N. Bujold (unpubl. data) who suggested a minimum of 95 mm LF to avoid effects on growth of juvenile *S. salar*.

The maintenance of the system was minimal. Every week, two of the batteries powering the antenna system were changed for fully charged ones in order to avoid power failures. A control tag was placed on an antenna located on the bank to ensure that the system was continuously recording fish positions. The memory card was downloaded at least once a week, and the data were verified for any interruptions or irregularities. Some delays in the scanning cycle were attributed to interferences with electronic equipment used by the park warden working in the area. Occasional power breakdowns occurred but never lasted for more than a few hours at a time. They were due to cloudy conditions and a diminishing photoperiod in late autumn limiting

the solar radiation needed to charge the batteries. The system was configured to restart itself when enough power was available to turn on both the multiplexer and the Aquartis controller.

The antenna grid generated 128 903 detections over the whole study period. A total of 49 of the 53 tagged fishes (93 %) were detected at least once on the antenna grid. Most individuals were detected numerous times with a mean of 3173 detections per individual and a maximum of 26 811. Such a high number of detections was obtained because some individuals were constantly using areas with high density of antennae or were hiding in the substratum covering the antennae. MATLAB® (version R2007a; MathWorks Inc., www.mathworks.com) programmes were used to handle the large database generated by the antenna system.

There are many advantages in using this antenna grid system. The main advantage is the continuous remote monitoring of juvenile salmonids with high spatial and temporal resolution. The presence of an antenna nearly every 5 m² in the 100 m long study section provides a high scope or ratio of extent to grain size (Schneider, 2001). A high scope increases the ability to detect patterns across a range of scales by having many sample points, each covering a small area or volume (grain), with high sampling frequency over a relatively large area (extent). A complete record of fish positions over a 4 months period was obtained, allowing the potential description of habitat use, movements, home ranges and activity patterns of individuals on a diel, day-to-day and on a seasonal basis. As far as is known, this is the first time a system was developed to monitor fish positions *in situ* over extended areas, with high resolution and with the ability to collect data consistently over a 4-month period.

With this system, individual fishes' use of space can be monitored with high spatial resolution and integrated at a relevant scale. For example, the precise positioning of fishes can allow the study of microhabitat selection given a prior surveying of the physical variables surrounding the antennae of the grid. Mobility patterns can also be inferred as the timing of movements from one antenna to another is recorded (figure 6.2a). With each antenna activated every 33 s and 27 % of the wetted area covered, the spatial location of fishes cannot be explicitly known at all times for the whole population, but some very relevant interpretation can be carried out. Variations in habitat use can be examined over a desired time frame by computing home ranges, mean

positions (figure 6.2b) and probability density functions of fish locations. The antenna grid can be a useful tool to gather information about how the physical structure of a stream (e.g. depth, velocity, substratum and woody debris) affects patterns of habitat use and mobility. For example, comparing the use of riffles v. pools, day v. night microhabitat selection or seasonal changes between summer and winter habitats. In addition, the monitoring of fish behaviour in changing habitat conditions can be performed. Fish movements at high flows or during ice cover formation could also be recorded, providing fundamental information on mobility patterns when other sampling methods cannot be used.

Another interesting application of the antenna grid is the study of the activity patterns of fishes (figure 6.3). The number of movements made by one or many individuals over the diel cycle can be calculated for specific days (figure 6.3a) or integrated over a time interval (figure 6.3b, c), providing detailed information on the behaviour of individuals. In addition, visual observations of fish activity can be made in order to determine if the fishes are active in the water column or if they are hiding. Interindividual variations in time budgeting, for example diurnal v. nocturnal foraging strategies, and associated consequences on performance in terms of growth or survival can be studied if additional sampling of fish condition is carried out.

The detection range of this HDX system is greater than that of multiple antenna systems previously used in the field that relied on the FDX transmission mode (Armstrong *et al.*, 1996; Greenberg and Giller, 2000; Riley *et al.*, 2002, 2003; Teixeira and Cortes, 2007). With a vertical detection range of 400 mm, half of the antennae cover the entire water column at low flow, while the other half located in deeper areas cannot encompass it entirely. Because juvenile *S. salar* have a tendency to stay close to the substratum when moving in fast-flowing water (Armstrong *et al.*, 1996), the proportion of fish swimming higher than 400 mm from the bottom in deeper sections is assumed low but could not be evaluated. Further developments in PIT systems should include improvement of the detection range to enable their use in larger rivers or to broaden their application to the study of fishes moving higher in the water column.

The inability to distinguish two fishes in the same antenna field at the same time is a limitation of PIT systems (Armstrong *et al.*, 1996; Castro-Santos *et al.*, 1996; Burns *et al.*, 1997; Greenberg

and Giller, 2000; Morhardt *et al.*, 2000; Zydlewski *et al.*, 2001; Ibbotson *et al.*, 2004; Linnansaari *et al.*, 2007) and is an important concern especially when tracking fishes in high-density areas or shoaling species. The use of many small antennae helps to reduce the probability of having several fishes in the same antenna field simultaneously. If fishes are moving, there is a high probability that they will either be detected sequentially by the same antenna or that they will be detected by concomitant antennae. Tag collision (*i.e.* multiple tags blocking the detection of each other) did not appear problematic in the context of tracking juvenile salmonids with the flatbed antenna grid. Errors in reading tag codes due to collision or interference were 0.07 % of the data recorded. Moreover, during the frequent snorkeling and portable antenna surveys made in the study section in summer to autumn 2007 (P. Johnston, unpubl. data), more than one fish was never located on a given antenna. Some individuals were, however, found sheltering in the substratum over the same antenna for long periods, which certainly prohibited the detection of other fishes passing by but allowed the study of activity patterns of the hiding fish. The application of this system for other fish species displaying different social behaviour needs further evaluation.

The antenna grid system presented here offers a compromise between spatial resolution, spatial extent and detection range. Smaller antennae could have increased the spatial resolution but a larger number of them would have been required to achieve a similar spatial extent. On the other hand, increasing the number of antennae reduces sampling rate and thus the temporal resolution. Finally, detection range could be increased by using larger antennae but at the expense of the spatial resolution. In this antenna grid, the spacing between antennae is sufficiently small to allow the study of microhabitat use, yet the 242 antennae cover a surface large enough to enable the recording of larger movements. With a single multiplexer (of this particular model), it is nevertheless possible to have a maximum of 256 antennae and to cover a 400 m longitudinal extent, *i.e.* 200 m on each side of the multiplexer due to the maximum distance at which the tuning units can be located. The spatial coverage could be considerably extended by using many multiplexers because there are no limitations regarding the number of multiplexers that can be used in parallel.

An important question in ecology is how fishes respond to the high temporal and spatial variability of habitat conditions in streams. The use of PIT systems allows the gathering of empirical data on individual behaviour that is needed to understand population ecology and how individual behaviour translates into population dynamics (Greenberg and Giller, 2000). Multiple antenna PIT systems, such as the one presented here, enabling the study of fish movements at different time frames and spatial scales, have the potential to provide crucial information on habitat use, biotic interactions (competition and predation) and movements of stream fishes.

Acknowledgements

The authors would like to thank M.-A. Pouliot for his contribution to the development of the PIT system and its installation in the field. We also would like to thank C. Boyer, J.-N. Bujold, V. Tremblay, F. Godin and E. Simard for assistance in the field. Two anonymous reviewers provided useful comments to enhance the final version of this paper. GEOIDE funding to N. E. Bergeron supported this study. This paper is a contribution to the scientific programme of the Centre Interuniversitaire de Recherche sur le Saumon Atlantique (CIRSA).

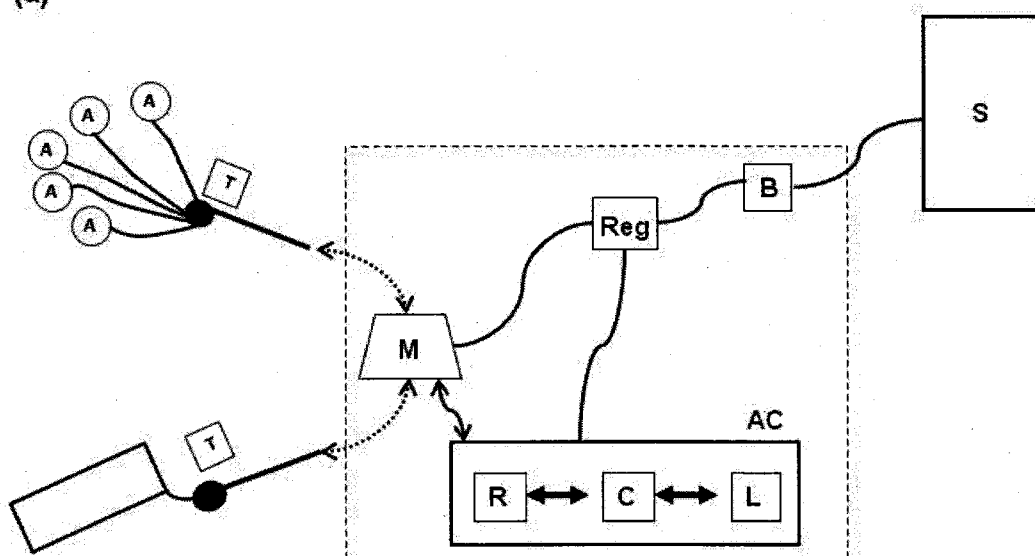
References

- Armstrong J. D., Braithwaite V. A. and Rycroft P. 1996. A flat-bed passive integrated transponder antenna array for monitoring behaviour of Atlantic salmon parr and other fish. *Journal of Fish Biology* **48**: 539–541. Doi: 10.1111/j.1095-8649.1996.tb01446.x
- Armstrong J. D., Huntingford F. A. and Herbert N. A. 1999. Individual space use strategies of wild juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **55**: 1201–1212. Doi: 10.1006/jfbi.1999.1126
- Brännäs E., Lundqvist H., Prentice E., Schmitz M., Brännäs K. and Wiklund B.-S. 1994. Use of the passive integrated transponder (PIT) in a fish identification and monitoring system for fish behavioral studies. *Transactions of the American Fisheries Society* **123**: 395–401. Doi: 10.1577/1548-8659
- Burns M. D., Fraser N. H. C. and Metcalfe N. B. 1997. An automated system for monitoring fish activity patterns. *Transactions of the American Fisheries Society* **126**: 1036–1040. Doi: 10.1577/1548-8659
- Castro-Santos T., Haro A. and Walk S. 1996. A passive integrated transponder (PIT) tag system for monitoring fishways. *Fisheries Research* **28**: 253–261. Doi: 10.1016/0165 7836(96)00514-0
- Cucherousset J., Roussel J.-M., Keeler R., Cunjak R. A. and Stump R. 2005. The use of two new portable 12-mm PIT tag detectors to track small fish in shallow streams. *North American Journal of Fisheries Management* **25**: 270–274. Doi: 10.1577/M04-053.1

- Greenberg L. A. and Giller P. S. 2000. The potential of flat-bed passive integrated transponder antennae for studying habitat use by stream fishes. *Ecology of Freshwater Fish* **9**: 74–80.
- Hill M. S., Zydlewski G. B., Zydlewski J. D. and Gasvoda J. M. 2006. Development and evaluation of portable PIT tag detection units: PITpacks. *Fisheries Research* **77**: 102–109. Doi: 10.1016/j.fishres.2005.08.001
- Ibbotson A. T., Beaumont W. R. C., Collinson D., Wilkinson A. and Pinderet A. C. 2004. A cross-river antenna array for the detection of miniature passive integrated transponder tags in deep, fast flowing rivers. *Journal of Fish Biology* **65**: 1441–1443. Doi: 10.1111/j.1095-8649.2004.00554.x
- Linnansaari T. P. and Cunjak R. A. 2007. The performance and efficacy of a two-person operated portable PIT-antenna for monitoring spatial distribution of stream fish populations. *River Research and Applications* **23**: 559–564. Doi: 10.1002/rra.1003
- Linnansaari T., Roussel J.-M., Cunjak R. A. and Halleraker J. H. 2007. Efficacy and accuracy of portable PIT-antennae when locating fish in ice-covered streams. *Hydrobiologia* **582**: 281–287. Doi: 10.1007/s10750-006-0546-9
- Morhardt J. E., Bishir D., Handlin C. I. and Mulder S. D. 2000. A portable system for reading large passive integrated transponder tags from wild trout. *North American Journal of Fisheries Management* **20**: 276–283. Doi: 10.1577/1548-8675
- Prentice E. F., Flagg T. A., McCutcheon C. S., Brastow D. F. and Cross D. C. 1990. Equipment, methods, and an automated data-entry station for PIT tagging. *American Fisheries Society Symposium* **7**: 335–340.

- Riley W. D., Eagle M. O. and Ives S. J. 2002. The onset of downstream movement of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in a chalk stream. *Fisheries Management and Ecology* **9**: 87–94. Doi: 10.1046/j.1365-2400.2002.00287.x
- Riley W. D., Eagle M. O., Ives M. J., Rycroft P. and Wilkinson A. 2003. A portable passive integrated transponder multi-point decoder system for monitoring habitat use and behaviour of freshwater fish in small streams. *Fisheries Management and Ecology* **10**: 265–268. Doi: 10.1046/j.1365-2400.2003.00343.x
- Roussel J.-M., Haro A. and Cunjak R. A. 2000. Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive integrated transponder (PIT) technology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**: 1326–1329. Doi: 10.1139/cjfas-57-7-1326
- Schneider D. C. 2001. The rise of the concept of scale in ecology. *Bioscience* **51**: 545–553.
- Teixeira A. and Cortes R. M. V. 2007. PIT telemetry as a method to study the habitat requirements of fish populations: application to native and stocked trout movements. *Hydrobiologia* **582**: 171–185. Doi: 10.1007/s10750-006-0551-z
- Zydlewski G. B., Haro A., Whalen K. G. and McCormick S. D. 2001. Performance of stationary and portable passive transponder detection systems for monitoring of fish movements. *Journal of Fish Biology* **58**: 1471–1475. Doi: 10.1006/jfbi.2000.1540
- Zydlewski G., Winter C., McClanahan, D., Johnson J., Zydlewski J. and Casey S. 2002. Evaluation of fish movements, migration patterns, and population abundance with streamwidth PIT tag interrogation systems. Bonneville Power Administration Report 2001-012-00. Available at http://www.delta.dfg.ca.gov/crfg/docs/pitTagEval_BPA.pdf

(a)



(b)

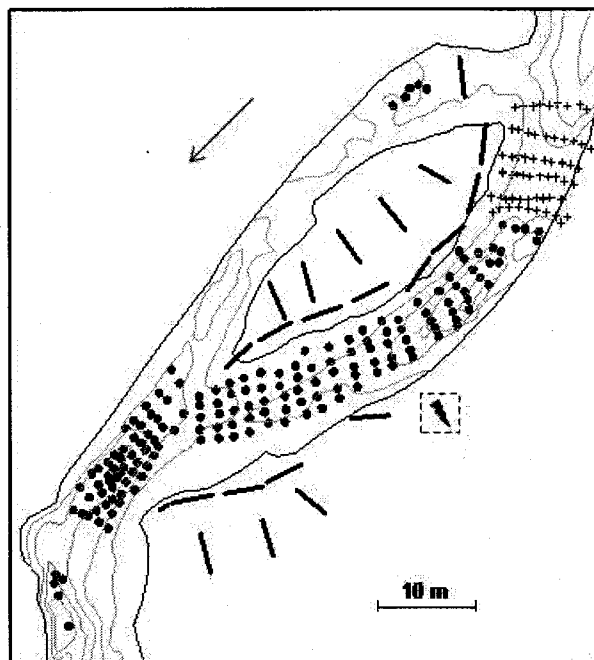


Figure 6.1 (a) Schematic diagram of the electronic system. Round and rod antennas (A) are connected in groups of five to a tuning capacitor units (T), while rectangular antennas have their own tuning units, which are in turn connected to a multiplexer (M). The multiplexer (M) is linked to the Aquartis controller (AC) containing an Aquartis controller (C), a TIRIS reader (R) and a datalogger (L). The multiplexer and the Aquartis controller are both connected to a DC converter (Reg) linked to the batteries (B) and solar panels (S). The multiplexer, Aquartis controller, DC converter and batteries are housed inside a shelter (dotted box). Arrows indicate the flux of information. (b) Map of the study site with the location of the antennas with round (circles), rectangular (bold lines) and rod (crosses) antennas. Isocontours of water depth at a discharge of $0.07 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ are displayed each 200 mm. Arrow indicates flow direction. The dotted box represents the shelter containing the electronic components (not to scale).

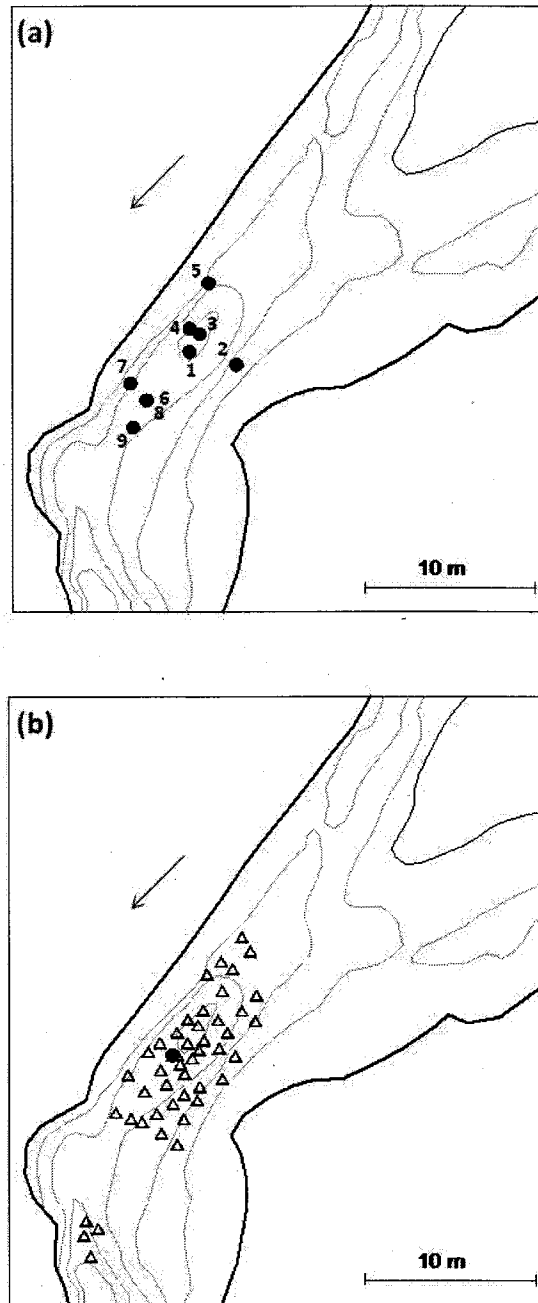


Figure 6.2 Spatio-temporal dynamic of habitat use of a selected juvenile *Salmo salar*, with (a) successive night-time positions (●) on 27 July 2007, at (1) 000747, (2) 000807, (3) 000808, (4) 012147, (5) 012730, (6) 020409, (7) 022547, (8) 023210 and (9) 040813 hours. (b) Night-time (Δ) positions over the whole study period with associated mean position (●) inferred from the spatial co-ordinates of the positions ($n = 3968$).

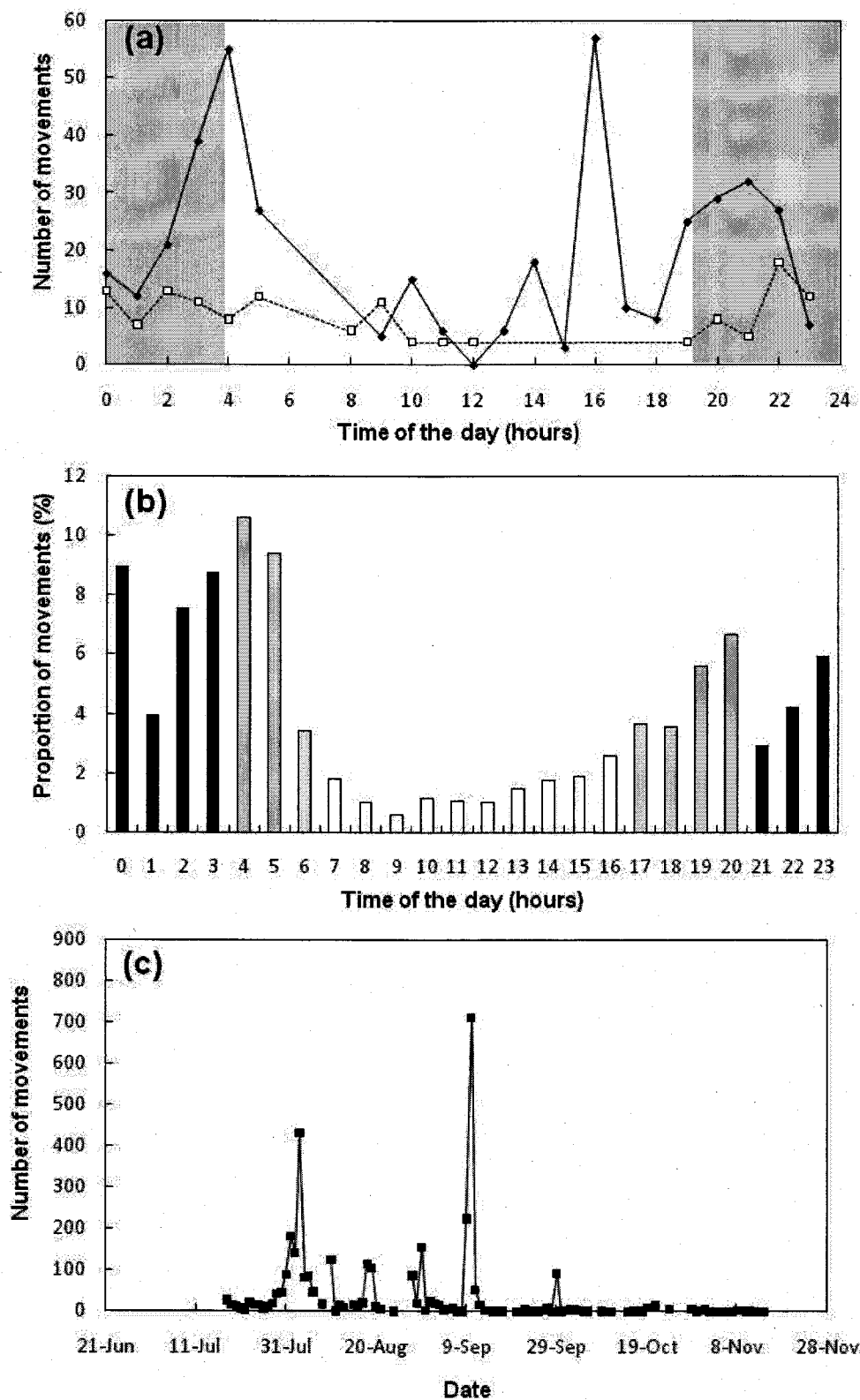


Figure 6.3 Daily temporal dynamic of movements. (a) Activity levels expressed as the number of movements for a selected fish per hour for 2 days, 1 (◆) and 2 (□) August 2007. The grey zones indicate nighttime. (b) Activity levels expressed as the proportion of movements per hour of the day for all detected salmon over the whole study period. Black bars represent nighttime, white bars represent daytime and grey bars represent the period of changing luminosity throughout the study period. (c) Total number of movements per day for a selected fish over the whole study period.

Chapitre 7 : Comparison between stationary antenna grid and portable antenna PIT systems for studying fish habitat use

Patricia Johnston* & Normand E. Bergeron

INRS-Eau, Terre et Environnement, 490 rue de la Couronne, Québec, QC, G1K 9A9, Canada.

Phone: + 1 418 654-2625, Fax: +1 418 654-2600

*Author to whom correspondence must be addressed: patricia.johnston@ete.inrs.ca

Accepté le 28 août 2009

Référence pour citation :

Johnston P. & Bergeron N. E. 2009. Comparison between stationary antenna grid and portable antenna PIT systems for studying fish habitat use. *Geomatica* **63**: 313-320.

Abstract

In this paper, we compare information on fish habitat use obtained from two passive integrated transponder (PIT) systems: a stationary antenna grid and a portable antenna. In 2007, 53 juvenile salmonids were PIT-tagged and released in Ruisseau Xavier (Quebec). Fish positions were monitored with both antenna systems from July to November. The number of individuals detected and the number of detections differed between the two systems, and they were dependent on the time interval used for the comparisons. While the antenna grid provided a temporally continuous monitoring, the portable antenna provided a spatially continuous coverage. Observed differences in the spatial patterns recorded with the two systems were dependent on fish spatial behaviour. Calculated movement distances of fish were also different between the two antenna systems. The results highlight the importance of considering the spatio-temporal resolution of the PIT systems that are used to monitor fish behaviour in natural rivers.

Introduction

The understanding of the link between habitat structure and fish populations has been impeded in the past by a lack of appropriate methods for tracking the movements of small individual fish in their natural environment. Passive integrated transponder (PIT) technology has partly resolved this problem in recent times by offering a versatile alternative to traditional telemetry methods (radio or acoustic). Indeed, PIT tags are small and inexpensive, last indefinitely and allow the identification of individual fish. They consist of an electronic microchip encapsulated in biocompatible glass and programmed with an alphanumeric code that is emitted when the tag is activated by an external antenna. The spatio-temporal resolution achieved when tracking PIT-tagged fish in natural settings depends mostly on the type of antenna system used. In natural rivers, stationary PIT systems typically allow the monitoring of fish passage at a single location (Armstrong *et al.*, 1996; Castro-Santos *et al.*, 1996; Greenberg and Giller, 2000), while a larger spatial extent is covered in wadable streams with portable PIT antennas (Morhardt *et al.*, 2000; Roussel *et al.*, 2000; Zydlewski *et al.*, 2001; Cucherousset *et al.*, 2005; Linnansaari *et al.*, 2007). The main disadvantage of portable systems is that they must be operated manually by a person wading the stream, which is time-consuming, restricts the frequency of surveys, and thus limits the temporal resolution of this type of antenna. Recent developments in PIT systems have combined the advantages of both stationary and portable systems by adapting stationary, single and multiple, antenna systems to natural environments for continuous monitoring of fish with higher spatial and temporal resolution (Armstrong *et al.*, 1996; Greenberg and Giller, 2000; Morhardt *et al.*, 2000; Zydlewski *et al.*, 2001; Riley *et al.*, 2003; Johnston *et al.*, 2009). A flatbed antenna grid designed for continuous remote monitoring of PIT-tagged fish at an intermediate spatial scale has recently been developed and used for the monitoring of juvenile salmonid movements (Johnston *et al.*, 2009). However, the influence of the spatio-temporal resolution of various antenna systems on the data collected and the subsequent conclusions regarding fish spatial behaviour has never been evaluated. Thus, this paper aims at comparing the data obtained using the flatbed antenna grid (Johnston *et al.*, 2009) with the data obtained using a portable antenna system (Roussel *et al.*, 2000; Zydlewski *et al.*, 2001). The two antenna systems were used in a riffle-pool section of Ruisseau Xavier (Quebec) to study juvenile salmonid movements and habitat use from July to November 2007. A total of 53 fish were captured in the study site

and PIT-tagged: 36 juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* L. and 17 juvenile brook trout *Salvelinus fontinalis* (Mitchill).

Flatbed antenna grid description

A brief description of the flatbed antenna grid is given here; we refer the reader to Johnston *et al.* (2009) for technical details. The flatbed antenna grid is an antenna array buried in the substrate of a stream. It is composed of 242 antennas that cover a stream section approximately 100 m long by 10 m wide and detect half-duplex 23-mm PIT tags (Texas Instruments (TIRIS) model RI-TRP-RRHP, 134.2 kHz; available from Texas Instruments, Dallas, TX 75243). Figure 7.1a shows the study site, the distribution of fish positions recorded with the antenna grid system, and the location of all the antennas, since all the antennas in the system detected at least one fish during the study period. The detection range of antennas is typically 20 to 40 cm in height depending on the antenna type (see Johnston *et al.* 2009 for a description of the antenna types). When a tag is detected by any of the antennas, the date (dd/mm/yy), time (hh:mm:ss), antenna ID, and fish ID (tag number) are recorded. Since all antennas are georeferenced, it is possible to interpolate fish positions by converting antenna ID into spatial coordinates. Antennas are activated sequentially and the interrogation of all antennas requires 33 s. Overall, the detection field of the antenna grid covered 27 % of the wetted area of the site at a discharge of $0.07 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. The antenna grid was used to record the position of PIT-tagged juvenile salmonids from 17 July to 19 November 2007.

Portable antenna description and surveys

The tagged fish were tracked periodically using a portable antenna that was constructed following the design described by Roussel *et al.* (2000) and Zydlewski *et al.* (2001). The portable antenna consists of a circular antenna (coil inductor loop) mounted on a wand and connected to a portable backpack unit that includes a reader, palmtop, and batteries. The detection range of this antenna is between 0.7 m and 1 m, depending on the orientation of the transponder. Day/night surveys were conducted at noon and midnight, 12 hours apart, in order to measure daytime and nighttime positions of fish in the study site. Eight day/night surveys were performed in 2007: (1) July 28-29, (2) August 9-10, (3) August 22-23, (4) September 3, (5) September 17, (6) October 1, (7)

October 18-19 and (8) October 29. When a tagged fish was detected, a coloured, numbered metal washer was placed at its location. The locations were then georeferenced with a total station before removing the washers. The whole surface covered by the antenna grid was surveyed with the addition of a 50-m-long section at the upstream and downstream ends of the study site. The secondary channel was also covered (figure 7.1b). The site was surveyed by moving the antenna above the riverbed surface in an upstream direction from bank to bank with the antenna immersed in water when water depth exceeded the detection range. During the portable antenna surveys, the flatbed antenna grid was shut down in order to avoid possible interferences between the two magnetic fields, which could have resulted in a reduction of the detection range for both.

Comparison between the flatbed antenna grid and the portable antenna datasets

Number of detections and individuals

The flatbed antenna grid monitored fish positions continuously during four months and provided 128 903 detections over that period. The eight day/night surveys with the portable antenna generated 140 detections. A total of 49 (93 %) of the 53 fish initially tagged were detected at least once by the antenna grid, while 35 individuals (66 %) were detected using the portable antenna. Over the eight 24-hour periods of portable surveys, there was a higher total number of individuals detected with the portable system than with the antenna grid (figure 7.2a). A higher number of individuals were detected at nighttime with a lower or equal number of fish detected during the day. From survey 5 on, the number of fish detected with the portable antenna increased because more fish were present in the study site following a second tagging campaign. The higher number of individuals detected with the portable system was mostly due to the larger surface covered, as there were many fish detected just outside the antenna grid and in the secondary channel (figure 7.1b). When analysing the data of the portable antenna surveys over the surface overlapping the antenna grid, there was still a higher total number of individuals detected with the portable antenna, but the difference between the two systems was smaller (figure 7.2b). For three out of the eight day/night surveys, a higher number of fish were detected at night with the portable system than with the antenna grid, while an equal number of fish were detected for two surveys

and a lower number for the remaining three surveys. For the daytime surveys, a lower number of fish were detected with the portable antenna for all occasions except for survey 8. Similarly, the relative efficiency (Cucherousset *et al.*, 2008) (calculated as the number of individuals detected by each system divided by the total number of individuals detected over the 24-hour periods, expressed as a percentage) indicated a lower efficiency for daytime surveys compared to nighttime and to the antenna grid (table 7.1). Overall, the relative efficiency was constantly higher for the portable system than for the antenna grid except for tracking occasion 4. Nighttime relative efficiency of the portable antenna was nevertheless close to that of the antenna grid. Thus, over short periods of time (*i.e.* 24 hours), the number of individuals detected was slightly higher with the portable antenna due to the continuous spatial coverage offered by this system (*i.e.* fish detected between antennas of the grid), while over longer periods (*i.e.* months) a larger number of fish were detected with the antenna grid system due to a higher temporal resolution.

Spatial positioning of fish

The spatial patterns of fish positions recorded with the two systems were highly dependent on the spatial behaviour of each fish. For each individual, the distance between the two farthest locations was calculated with the dataset of the antenna grid, the dataset of the portable antenna and both datasets combined for the entire period. For some individuals, the spatial distribution of the recorded positions was similar between the antenna grid and the portable antenna, while for most fish the extent of the recorded positions was larger with the antenna grid (figure 7.3a). The total extent calculated with both datasets combined was generally larger than for each system taken separately (figure 7.3b, c). For the antenna grid data, no information was added by the portable surveys for six individuals (35 % of the 19 individuals for which the extent could be calculated with both datasets). Conversely, adding the antenna grid data to the portable recordings did not provide a better sampling for three individuals (18 %) only. The antenna grid system was thus slightly better at recording the extent of fish habitat use. Since the antenna grid provides a continuous tracking, there were a higher number of detections for each fish, and thus higher variability in fish habitat use could be documented even if a smaller surface was covered.

Differences in the central positions (weighted mean location) were also apparent between the two datasets. For 52 % of the individuals, the overall central positions calculated with the antenna grid and the portable antenna were located within 10 m of each other (mean $\pm$ S.D.: 13.96 ± 15.41 m; median: 9.17 m; $n = 21$). The situation was similar when comparing daytime and nighttime central positions, where 45 % (mean $\pm$ S.D.: 21.64 ± 22.24 m; median: 11.55 m; $n = 20$) of daytime and 41 % (mean $\pm$ S.D.: 19.27 ± 19.77 m; median: 13.76 m; $n = 22$) of nighttime central positions calculated with the antenna grid were located within 10 m of those obtained with the portable antenna. This indicates that for the remaining individuals, the location of the recorded positions differed by more than 10 m between the two datasets. The biggest differences in central positions were for individuals for which there were a relatively low number of detections, either with the portable antenna or with the grid system (figure 7.4a, b). However, the opposite was not true because for some individuals there were a low number of detections and the distance between the central positions was nevertheless small. The influence of the number of detections was found to be dependent on the overall space use of individuals (figure 7.4c). For fish that used a restricted space, positions recorded with either one of the two antenna systems were generally located in the same area. For mobile individuals using a large surface of the site, a low number of detections caused a considerable difference in the space use patterns recorded. This effect was evidenced by a significant positive correlation between the central position distances and the total extent ($r = 0.65$, $p = 0.01$, $n = 14$). This is consistent with the observed underestimation of the extent of habitat use with both antenna systems (figure 7.3b, c).

Day/night movements

Juvenile salmonids typically exhibit day/night activity patterns according to feeding rhythms that change with the water temperature, season and life stage (Rimmer *et al.*, 1983; Valdimarsson *et al.*, 1997; Metcalfe *et al.*, 1998). It was thus important to compare the results of the two antenna systems regarding the study of daily fish movements. Three approaches were used to compare daily movements calculated with both datasets.

The first approach was to compare the day/night distances obtained with the two antenna systems for the dates of the portable antenna surveys. For the portable antenna data, straight-line distances

were calculated between day/night positions, as there was a single location at daytime and nighttime for each individual detected. For the antenna grid data, there was often more than one position per day or night; so it was necessary to first calculate a mean day and a mean night position and then calculate the distance between these two positions. For the eight day/night surveys, distances calculated with the portable antenna dataset were significantly longer (on average 5.25 m or 77 % longer, $n = 14$) than those determined from the antenna grid data for the same dates (Mann-Whitney test, $Z = 2.61$, $P < 0.01$). There was, however, a low number of individuals that were detected with both antenna types on the same dates.

The second approach was to compare the distributions of all calculated day/night distances between the two antenna systems. For the portable antenna dataset, the distances used were the same as those used in the previous analysis except that all the calculated distances were included without considering if the fish were detected on both systems on the same dates. For the antenna grid dataset, day/night distances were calculated for each day of the study period whenever there was available data allowing such calculation. Similar to the results obtained in the previous comparison, this analysis indicated that day/night distances were shorter for the antenna grid dataset (mean $\pm$ S.D.: 2.68 ± 4.30 m; median: 1.01 m; $n = 302$) than for the portable antenna dataset (mean $\pm$ S.D.: 6.55 ± 8.96 m; median: 3.70 m; $n = 52$) (Mann-Whitney test, $Z = 3.63$, $P < 0.01$) (figure 7.5).

The third approach was to compare mean day/night distances per individual averaged over the whole study period. For the portable antenna dataset, straight-line distances were calculated between the overall mean daytime and mean nighttime positions obtained by using all the positions of any given individual recorded over the eight day/night surveys. The same approach was used with the antenna grid dataset over the 128 days of the study period. For each individual fish, there was thus one mean day/night distance calculated with the portable antenna dataset and one mean day/night distance calculated with the antenna grid dataset. Surprisingly, individual mean distances were found to be higher with the antenna grid (mean $\pm$ S.D.: 16.42 ± 17.15 m; median: 7.93 m) than with the portable antenna (mean $\pm$ S.D.: 5.31 ± 8.35 m; median: 3.16 m) (Wilcoxon matched-pairs test, $Z = 2.90$, $P < 0.01$, $n = 19$). This discrepancy, relative to what was found with the two preceding analyses, is due to the influence of individuals for which there was

a high number of detections. Fish that moved frequently, but over short distances, generated a high number of detections on the antenna grid, and this contributed to the reduction of the overall mean movement distance calculated in the previous comparisons. It is also noticeable that the mean day/night distance calculated over the whole study period for individual fish was similar to the distribution of movement distances for the portable antenna dataset (mean distance: 5.31 m vs. 6.55 m), while it was different for the antenna grid dataset (mean distance: 16.42 m vs. 2.68 m). This result further highlights the impact of the temporal resolution of the antenna systems on the conclusions that can be drawn about fish movements.

Conclusions

Fixed PIT systems have been developed to offer continuous monitoring of fish passage at specific locations, while portable systems are more versatile but offer a limited temporal resolution. In this study, differences in the fish habitat use datasets obtained with these two different antenna systems were shown over the same study site. The continuous monitoring of PIT-tagged fish positions with the antenna grid provided not only a higher number of detections compared to the portable antenna surveys but also allowed the detection of a higher number of individuals. Nevertheless, over short periods (*i.e.* 24 hours) a slightly higher number of fish were detected with the portable antenna because individuals not located on the antennas of the grid (*i.e.* located between antennas or outside the antenna grid area) could be detected. The spatial patterns of fish positions recorded with the two systems were highly dependent on individual spatial behaviour. Both antenna systems tended to underestimate the extent of fish space use, and the number of detections considerably influenced the calculated central positions. The antenna grid system was, however, slightly better at recording the extent of fish habitat use due to continuous tracking. For fish that used a restricted space, both antenna systems performed equally, which was apparent through similar locations of point positions. The antenna grid system recorded short and frequent movements of fish in the study site that were impossible to monitor with periodic portable antenna surveys. This was reflected by observed differences in the movement distances between the two systems.

The results highlight the importance of considering the spatio-temporal resolution of the PIT antenna systems that are used to monitor fish behaviour in natural rivers. In addition to the spatio-temporal resolution, other important aspects have to be considered when choosing the appropriate system to use in a study. These include the cost, the time required to implement the system, study duration, site structure and temporal variations in habitat conditions. Stationary flatbed antenna grid systems are more costly, require some time for installation but allow long-term, continuous monitoring of fish under habitat conditions where portable surveys cannot easily be conducted (*e.g.* flood, ice cover). On the other hand, portable antenna systems are less costly and can be used in many study sites and habitat types, but surveys are periodic and time-consuming. Stationary and portable antenna systems thus complement each other, and combining both is believed to provide a complete representation of fish habitat use.

Acknowledgements

The authors would like to thank Francis Bérubé and Marc-André Pouliot for their contribution to the development of the PIT systems used in this study. We also would like to thank Jean-Nicolas Bujold for assistance in the field. GEOIDE funding to N.E. Bergeron for the Geosalar project supported this study. This paper is a contribution to the scientific program of CIRSA (Centre Interuniversitaire de Recherche sur le Saumon Atlantique).

References

- Armstrong J. D., Braithwaite V. A. and Rycroft P. 1996. A flat-bed passive integrated transponder antenna array for monitoring behavior of Atlantic salmon parr and other fish. *Journal of Fish Biology* **48**: 539-541.
- Castro-Santos T., Haro A. and Walk S. 1996. A passive integrated transponder (PIT) tag system for monitoring fishways. *Fisheries Research* **28**: 253-261.
- Cucherousset J., Marty P., Pelozuelo L. and Roussel J.-M. 2008. Portable PIT detector as a new tool for non-disruptively locating individually tagged amphibians in the field: a case study with Pyrenean brook salamanders (*Calotriton asper*). *Wildlife Research* **35**: 780-787.
- Cucherousset J., Roussel J.-M., Keeler R., Cunjak R. A. and Stump R. 2005. The use of two new portable 12-mm PIT-tag detectors to track small fish in shallow streams. *North American Journal of Fisheries Management* **25**: 270-274.
- Greenberg L. A. and Giller P. S. 2000. The potential of flat-bed passive integrated transponder antennae for studying habitat use by stream fishes. *Ecology of Freshwater Fish* **9**: 74-80.
- Johnston P., Bérubé F. and Bergeron N. E. 2009. Development of a flatbed passive integrated transponder antenna grid for continuous monitoring of fishes in natural streams. *Journal of Fish Biology* **74**: 1651-1661.
- Linnansaari T., Roussel J.-M., Cunjak R. A. and Halleraker J. H. 2007. Efficacy and accuracy of portable PIT-antennae when locating fish in ice-covered streams. *Hydrobiologia* **582**: 281-287.

- Metcalf N. B., Fraser N. H. C. and Burns M. D. 1998. State-dependent shifts between nocturnal and diurnal activity in salmon. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **265**: 1503-1507.
- Morhardt J. E., Bishir D., Handlin C. I., Mulder S. D. 2000. A portable system for reading large passive integrated transponder tags from wild trout. *North American Journal Fisheries Management* **20**: 276-283.
- Riley W. D., Eagle M. O., Ives M. J., Rycroft P. and Wilkinson A. 2003. A portable passive integrated transponder multi-point decoder system for monitoring habitat use and behaviour of freshwater fish in small streams. *Fisheries Management and Ecology* **10**: 265-268.
- Rimmer D. M., Paim U. and Saunders R. L. 1983. Autumnal habitat shift of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **40**: 671-680.
- Roussel J.-M., Haro A. and Cunjak R. A. 2000. Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive integrated transponder (PIT) technology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**: 1326-1329.
- Valdimarsson S. K., Metcalfe N. B., Thorpe J. E. and Huntingford F. A. 1997. Seasonal changes in sheltering: effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon. *Animal Behaviour* **54**: 1405-1412.
- Zydlewski G. B., Haro A., Whalen K. G. and McCormick S. D. 2001. Performance of stationary and portable passive transponder detection systems for monitoring of fish movements. *Journal of Fish Biology* **58**: 1471-1475.

Table 7.1 Relative efficiency (%) of the flatbed antenna grid and of the portable antenna over eight 24-hours periods restricted to the grid area. The relative efficiency is the number of individuals detected by either of the two systems ($N_{\text{ind grid}}$ or $N_{\text{ind portable}}$) over the total number of individuals detected over 24 hours ($N_{\text{ind grid}} + N_{\text{ind portable}}$).

tracking occasion	relative efficiency (%)			
	antenna grid	portable antenna total	portable antenna night	portable antenna day
1	66.7	83.3	75.0	41.7
2	58.3	83.3	58.3	33.3
3	60.0	60.0	60.0	40.0
4	100.0	62.5	62.5	50.0
5	66.7	75.0	41.7	41.7
6	70.0	90.0	80.0	50.0
7	66.7	75.0	58.3	58.3
8	62.5	100.0	75.0	75.0
mean $\pm$ S.D.	68.9 $\pm$ 13.2	78.6 $\pm$ 13.4	63.9 $\pm$ 12.4	48.8 $\pm$ 13.1

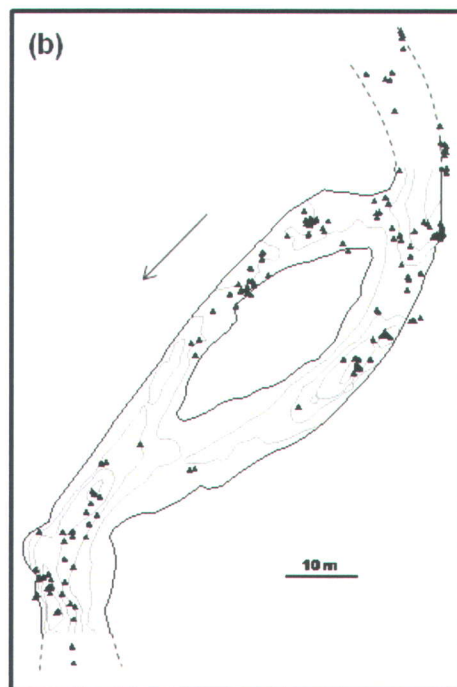
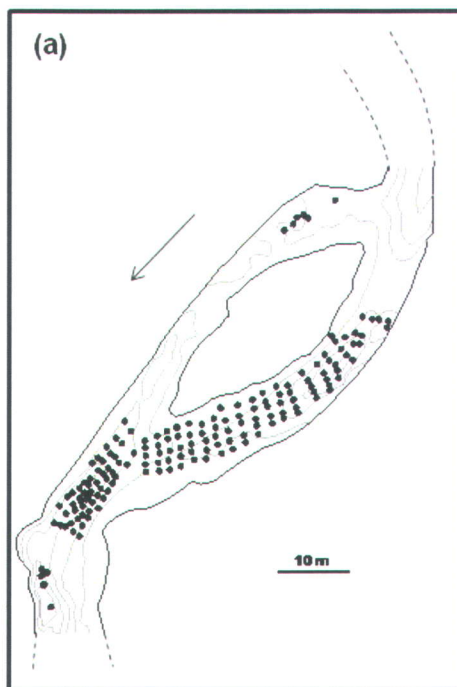


Figure 7.1 Map of the study site showing its structure: a riffle-pool sequence, a gravel bar and a secondary channel. Also showing is the distribution of fish positions recorded with (a) the antenna grid system and (b) the portable antenna system. Isocontours of water depth at a discharge of $0.07 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ are displayed each 20 cm. Dotted lines delineate approximate water line. Some points are outside the water line because the discharge was higher than $0.07 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ when some of the portable antenna surveys were conducted. Arrow indicates flow direction. Photographs of (c) the antennas of the flatbed before burying in the substrate and (d) the portable antenna.

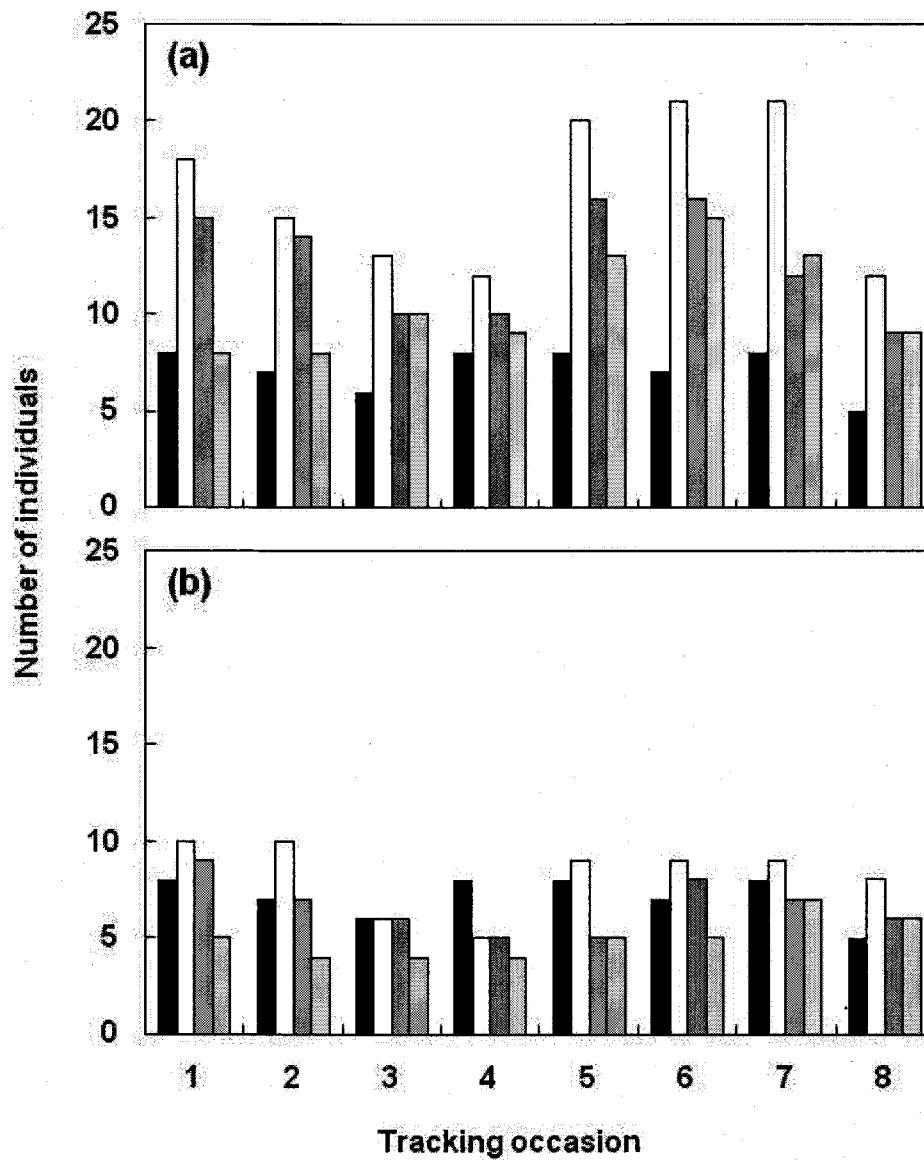


Figure 7.2 Number of individuals detected with the antenna grid (black bars) over eight 24-hour periods compared with (a) total number detected with the portable antenna (white bars), number detected at night (grey bars) and number detected during the day (light grey bars) and (b) total number detected with the portable antenna when restricted to the grid area (white bars), number detected at night (grey bars) and number detected during the day (light grey bars).

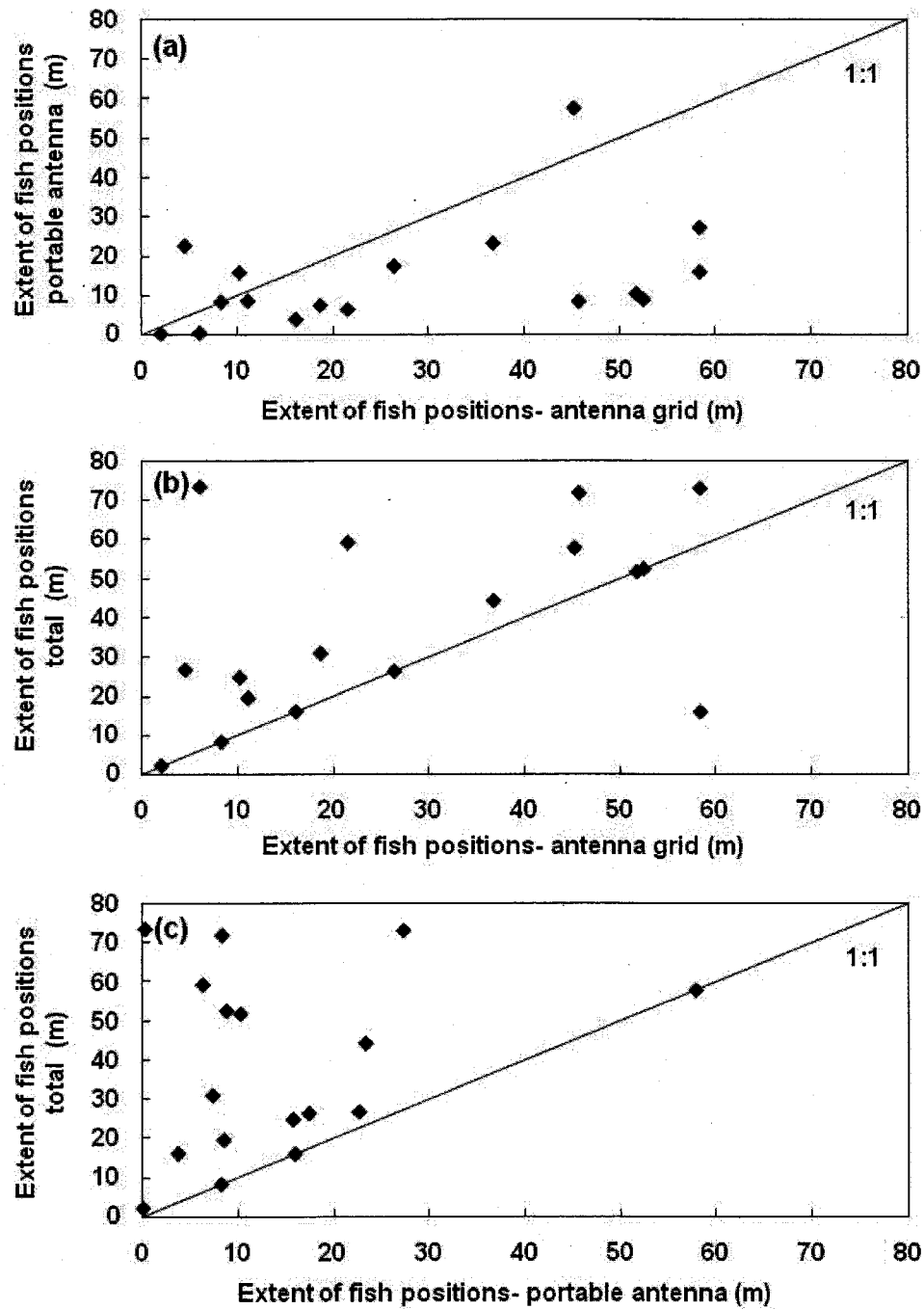


Figure 7.3 Maximum extent of fish positions: (a) measured with the antenna grid compared with the portable antenna, (b) measured with the antenna grid compared with the total extent of both datasets (pooled data) and (c) measured with the portable antenna compared with the total extent of both datasets.

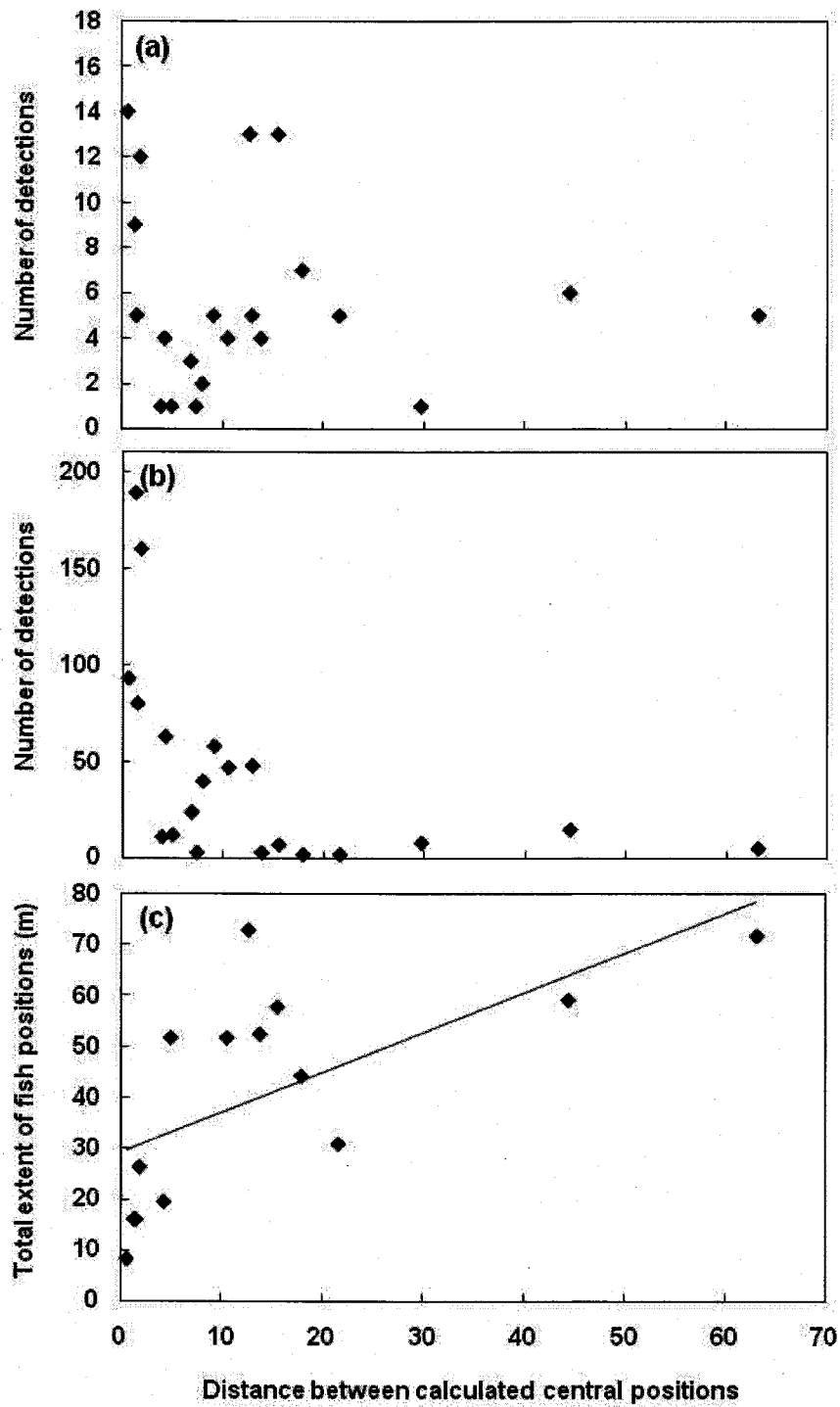


Figure 7.4 Distance between central positions (m) of fish calculated with the portable antenna and the antenna grid relative to the number of detections for (a) the portable antenna surveys and (b) the antenna grid and (c) relative to the total extent of fish positions.

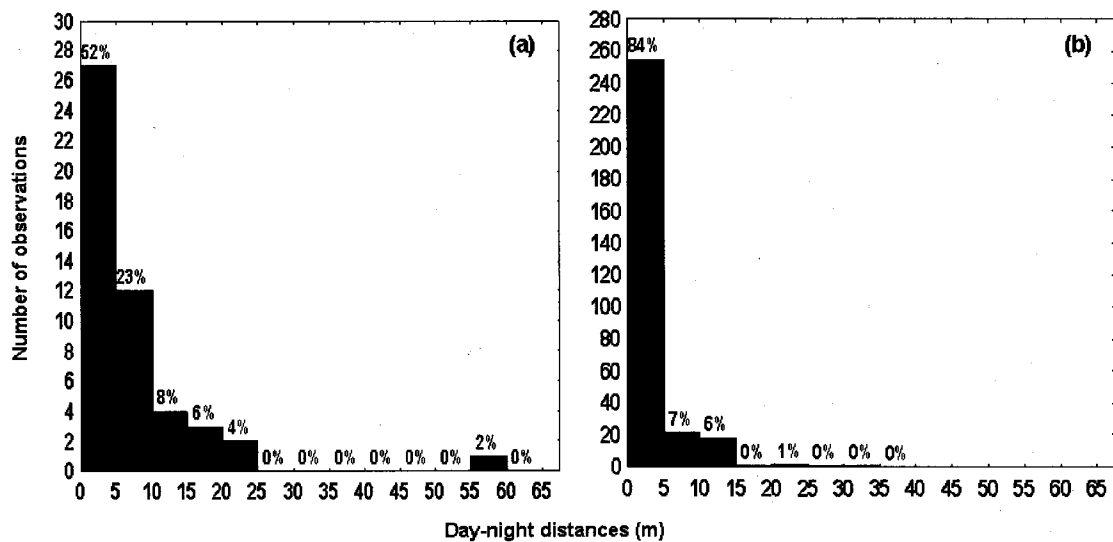


Figure 7.5 Day/night movement distances over the whole study period for (a) the portable antenna surveys and (b) the antenna grid.

Chapitre 8 : Conclusion générale

Les travaux réalisés au cours de ce doctorat contribuent à l'avancement de la science dans les domaines de la biologie aquatique, de la géomorphologie fluviale et de la géomatique, et nous permettent de mieux comprendre le comportement spatial et la dynamique énergétique du saumon atlantique en rivière. Ces travaux ont permis d'acquérir davantage de connaissances sur l'utilisation des habitats de rivière par les saumons juvéniles, de mieux comprendre les liens existant entre la structure de l'habitat et leurs déplacements, en plus de documenter leur allocation énergétique le long de tronçons sédimentaires. La caractérisation du comportement spatial s'est effectuée à l'aide de transpondeurs passifs et d'une antenne portable. Cette dernière, offrant une grande résolution spatiale, est particulièrement adaptée aux suivis sur de grandes superficies. Ce type de système comporte toutefois une résolution temporelle limitée, ce qui a conduit au développement d'un nouvel outil de détection des transpondeurs passifs, soit un système fixe à antennes multiples. Ce nouvel outil de suivi des déplacements et de l'utilisation de l'habitat ouvre de nombreuses possibilités dans l'acquisition de connaissances plus poussées sur le comportement spatial des poissons de rivière.

Un des aspects originaux de la thèse est l'échelle d'étude choisie, soit l'échelle spatiale intermédiaire du tronçon sédimentaire. La segmentation des rivières en tronçons sédimentaires crée une succession longitudinale de types d'habitats de l'amont vers l'aval, soit de zones de substrat grossier à écoulement rapide vers des zones de substrat plus fin et d'écoulement plus lent. Bien que l'initiation des tronçons sédimentaires puisse varier selon l'environnement physiographique (cours d'eau de montagne vs. vallées fluvio-glaciaires), la succession longitudinale des types d'habitats et les processus d'affinement des particules demeurent communs à tous ces environnements. Ceci permet donc de généraliser les résultats obtenus à une échelle qui permet la comparaison entre divers tronçons sédimentaires d'une même rivière mais également entre des tronçons de rivière différentes. Les résultats des présents travaux ajoutent aux recherches précédentes qui ont démontré que la structure en tronçons sédimentaires affecte la composition et l'abondance longitudinale des macroinvertébrés (Rice *et al.*, 2001), la distribution des zones de fraie des saumons atlantique (Davey et Lapointe, 2007; Kim, 2009) et la distribution spatiale des saumons juvéniles (Bouchard et Boisclair, 2008; Kim, 2009).

Les deux premiers objectifs de la thèse consistaient à 1) étudier l'effet des caractéristiques de l'habitat sur le comportement spatial des saumons juvéniles et 2) caractériser la dynamique énergétique de ces derniers en lien avec la structure de l'habitat. Bien que les travaux concernant ces deux objectifs n'aient pas été réalisés de façon concomitante, ils ont néanmoins été effectués sur les mêmes tronçons sédimentaires et sur les mêmes sites d'étude. Plusieurs parallèles peuvent par conséquent être soulignés dans l'interprétation des résultats de ces deux volets de la thèse.

8.1 Variabilité du comportement spatial et de l'allocation énergétique

Les résultats les plus intéressants concernent l'augmentation, de l'amont vers l'aval des distances et de la variabilité des déplacements journaliers des saumons juvéniles mais également de la variabilité de leurs constituants corporels. Ceci suggère une diversité longitudinale croissante des patrons d'utilisation des habitats et des stratégies d'allocation des ressources énergétiques en lien avec la structure de l'habitat. Bien que la diversité des formes s'accroisse généralement de l'amont vers l'aval des rivières, l'hétérogénéité dépend fortement de l'échelle spatiale considérée. À l'échelle de la section de rivière, les zones de microhabitats sont plus uniformes et distancées les unes des autres à l'aval des tronçons sédimentaires qu'à l'amont. Pour les sections situées en amont, la disposition des particules grossières du substrat, souvent de l'ordre du bloc métrique, crée une grande variété de profondeurs et de vitesses d'écoulement sur de courtes distances, créant ainsi des sections où l'habitat est hétérogène sur toute la surface. La proximité des habitats complémentaires de refuges et d'alimentation, respectivement constitués de substrat de bonne taille et de vitesses de courant faibles, est donc assurée. Pour les sections situées plus en aval, la dynamique de déplacement et d'acquisition de nourriture dépendra fortement de leur localisation relative dans le site et de la position des poissons dans les parcelles d'habitat. Les distances de déplacements nécessaires pour atteindre un habitat d'alimentation ou de refuge seront variables selon que les individus se trouvent au milieu d'une parcelle homogène ou près de la limite avec une parcelle ayant des caractéristiques différentes. Ceci pourrait donc expliquer la plus grande variabilité observée dans les distances et l'étendue des déplacements des saumons juvéniles le long des tronçons sédimentaires ainsi que dans l'allocation énergétique découlant de leur activité.

Outre la variabilité spatiale des habitats, les fluctuations temporelles de température et de débits sont généralement reconnues comme ayant une influence considérable sur les déplacements des saumons juvéniles. La variabilité saisonnière du comportement spatial de ces derniers a été évaluée par le suivi des déplacements journaliers à l'été et à l'automne. Malgré l'effet connu de la température sur le métabolisme et le comportement, aucune différence n'a été détectée dans les distances de déplacements journaliers entre le suivi d'été et celui d'automne. Ceci suggère que les individus détectés à l'automne utilisaient l'habitat de la même façon qu'à l'été. Il est possible que le comportement spatial des saumons juvéniles soit peu modifié tôt en automne ou que l'effet de la température ait été difficile à détecter dans cette période de transition vers un patron d'activité plus nocturne, typique des périodes froides. Le débit est demeuré relativement stable lors des suivis et n'a par conséquent pas influencé les résultats obtenus. Les tendances longitudinales observées concernant les variations des déplacements et des constituants corporels, et ce, même si ces deux aspects ont été évalués lors de deux années différentes, suggère une certaine stabilité temporelle des patrons. Dans ce contexte, il apparaît que la variation spatiale dans la structure des habitats influence fortement la dynamique biologique des saumons juvéniles comparativement aux variations temporelles, tant au niveau de leur patron d'utilisation de l'espace que de leur allocation énergétique.

8.2 Distribution et déplacements longitudinaux à l'échelle du cours d'eau

Bien que les déplacements longitudinaux à grande échelle des saumons juvéniles n'aient pas été étudiés directement dans le cadre des travaux relatifs à cette thèse, il est néanmoins possible d'émettre quelques constatations et hypothèses sur la dynamique globale des déplacements et de la répartition longitudinale des individus le long des tronçons sédimentaires. La distribution longitudinale du substrat a été identifiée comme étant un facteur important influençant la localisation des frayères (Davey et Lapointe, 2007) ainsi que la densité de saumons juvéniles (Davey, 2004). Cependant, la présence de zones de substrat grossier offrant un habitat adéquat pour les juvéniles ne garantit pas qu'on y retrouvera une densité élevée car la proximité des frayères exerce une influence considérable (Kim, 2009). Sur la rivière Dartmouth, les densités décroissaient vers l'aval du tronçon sédimentaire. L'augmentation des tailles des poissons observée au site amont de cette rivière à la fin de l'été 2005 (voir tableau 4.2, p. 86) pourrait être

attribuée à des déplacements longitudinaux d'individus à la recherche d'un habitat hivernal adéquat, une possibilité précédemment suggérée par plusieurs auteurs dans d'autres contextes (Riddell et Leggett, 1981; Rimmer *et al.*, 1983; Cunjak et Randall, 1993; McCormick *et al.*, 1998). Sur la rivière Sainte-Marguerite, la distribution des densités de saumons juvéniles semblaient plutôt obéir à la distribution longitudinale des frayères avec des densités plus élevées au milieu du tronçon sédimentaire, suivies des sections amont puis aval où les densités étaient plus faibles. Ces différences observées dans la distribution longitudinale des saumons juvéniles entre les deux rivières illustrent non seulement l'importance de la proximité des habitats supplémentaires (reproduction et habitats d'élevage) mais témoigne aussi de l'importance de considérer plusieurs échelles dans l'interprétation du comportement et de la distribution spatiale des poissons. Il existe encore des lacunes évidentes au niveau des connaissances sur les déplacements à grande échelle des saumons juvéniles. Plusieurs observations suggèrent que certains individus peuvent se déplacer sur de grandes distances et de manière relativement fréquente (J.-N. Bujold, INRS-ETE, non-publié; P. Johnston, observations personnelles). Cependant, les suivis des déplacements sont souvent ponctuels dans le temps et suivre des déplacements de grande envergure demeure complexe dans des rivières de moyenne et grande tailles, telles que celles étudiées dans le cadre de cette thèse.

8.3 Liens entre les déplacements et la composition de l'habitat

L'étude des déplacements journaliers des saumons juvéniles le long des tronçons sédimentaires a permis d'en apprendre davantage sur la relation entre l'utilisation de l'habitat et les variables reconnues comme importantes pour ces poissons, soit la taille des particules du substrat, la vitesse de courant et la profondeur. Il a été observé que malgré une augmentation des distances de déplacement vers l'aval, l'écart entre les valeurs de jour et de nuit des caractéristiques d'habitats n'a pas varié. Ainsi, comparativement aux sites amont, des plus longues distances de déplacements sont requises en aval des tronçons sédimentaires pour atteindre les différents microhabitats associés à l'alimentation et aux refuges. De plus, malgré certaines différences dans les valeurs de microhabitat (substrat et profondeur), les distances de déplacements étaient similaires entre les deux tronçons sédimentaires. Ces résultats suggèrent que du substrat plus grossier et des profondeurs plus faibles sont utilisées lorsque disponibles mais que les distances

de déplacements ne sont pas affectées par la valeur de ces paramètres en tant que tel. La proximité des habitats, les stratégies individuelles d'exploitation des ressources, les compromis énergétiques, la possible fidélité à des sites d'alimentation, ou encore les processus de compétition et de prédation, sont tous des facteurs pouvant influencer la sélection de l'habitat abiotique. L'étude de l'influence combinée de ces facteurs dépassait les objectifs de cette thèse mais ils constituent des éléments importants à considérer dans les travaux futurs visant à éclaircir les interrelations entre le comportement spatial et la structure physique et biologique de différents habitats.

8.4 Composition corporelle le long des tronçons sédimentaires

Alors que l'évolution longitudinale des habitats le long des tronçons sédimentaires influence les patrons d'utilisation de l'habitat, il apparaissait pertinent d'évaluer les implications de ces patrons sur la dynamique énergétique des saumons juvéniles. Bien que l'hypothèse de départ à l'effet que les individus localisés dans les sites en amont aient un contenu énergétique plus élevé (*i.e.* un plus grand contenu lipidique) n'ait pas été vérifiée, les résultats ont permis néanmoins d'effectuer des constatations intéressantes concernant la variation de la composition corporelle chez les saumons juvéniles en milieu naturel. Bien que les différentes composantes corporelles se soient avérées très variables entre les individus, les classes d'âges, les sites et les rivières, elles ont démontré une certaine tendance à l'augmentation vers l'aval. Ces résultats indiquent une certaine structure longitudinale tout en montrant également que les variations de l'habitat et des patrons d'utilisation n'induisent pas nécessairement une réponse directe au niveau de la composition corporelle des poissons. Pour ce qui est de la rivière Dartmouth, les saumons juvéniles d'âge 2+ avaient des proportions lipidiques plus faibles qu'anticipées. La crue estivale qui s'est produite quelques semaines avant l'échantillonnage est susceptible d'avoir affecté la croissance de ce groupe d'âge, pour lequel l'accumulation de lipides pendant l'été est particulièrement importante en vue de la smoltification. En ce qui concerne la rivière Sainte-Marguerite, le résultat le plus intéressant est sans doute au niveau des contenus en eau qui étaient particulièrement élevés pour les deux sites localisés en amont. Des contraintes liées à des forces sélectives selon la taille telles que la prédation, la compétition ou la sélection sexuelle ont été proposées. En effet, l'augmentation du contenu corporel en eau permet au poisson d'augmenter sa taille corporelle

sans dépenser d'énergie, et cela pourrait lui permettre d'augmenter ses chances de succès ou de survie. Cette étude des liens entre le comportement spatial, la composition des habitats et la composition corporelle des saumons juvéniles était, à notre connaissance, la première à explicitement aborder ces aspects. Il serait particulièrement intéressant de poursuivre ces travaux en utilisant d'autres indicateurs de condition corporelle, tels que des indicateurs métaboliques de croissance ou un dosage protéique précis, afin de clarifier les tendances observées dans le cadre de ces travaux et afin d'obtenir des pistes d'explications. De plus, étant donné que l'ensemble de ces résultats ont été obtenus en une seule année, il serait particulièrement intéressant d'évaluer l'allocation énergétique sur plusieurs années parallèlement à une évaluation de la croissance des individus. Ceci permettrait alors de départager la variabilité due aux fluctuations temporelles des conditions par rapport à la variabilité inter-individuelle en lien avec la variation due à la structure de l'habitat le long des tronçons sédimentaires.

8.5 Outils de suivi du comportement spatial des poissons

Le troisième objectif principal de cette thèse était de développer et d'améliorer les méthodes de suivi des déplacements de poissons en milieu naturel. Cet objectif a été réalisé en développant un système fixe à antennes multiples permettant de couvrir une section de rivière et un suivi continu des poissons marqués à l'aide de transpondeurs passifs. Le principal avantage de ce système par rapport aux systèmes existants est qu'il permet à la fois d'être précis dans la localisation des poissons détectés et qu'il couvre une échelle d'étude appropriée à la dynamique de déplacements des saumons juvéniles en rivière, soit l'échelle de la séquence seuil-mouille. Les applications possibles de ce système comprennent l'étude de l'utilisation des microhabitats, des domaines vitaux, des patrons d'activités (jour/nuit, été/hiver), des déplacements lors de crues ou de la formation du couvert de glace. Bien que ce système constitue une nette amélioration dans la capacité de suivi du comportement spatial des poissons de rivière, son principal inconvénient demeure une distance de détection verticale réduite. Ceci n'est pas considéré comme étant problématique dans le cas du suivi des saumons juvéniles qui sont positionnés près du substrat et donc près des antennes. Cela peut toutefois limiter les applications dans le cas d'autres espèces qui demeurent dans la colonne d'eau ou encore dans les cours d'eau plus profonds que celui où le système a été installé. La possibilité de non-détection des poissons marqués lorsque plusieurs

individus se retrouvent sur la même antenne peut également limiter le suivi d'espèces de poissons grégaires. Malgré tout, le développement de ce système est considéré comme étant une avancée importante dans le domaine car il permettra dans le futur de répondre à plusieurs questions concernant la variabilité spatio-temporelle de l'utilisation de l'habitat par les poissons de rivière.

Dans le cadre de cette thèse, le système fixe à antennes multiples a été comparé à un système portable au niveau de l'efficacité de détection (nombre d'individus marqués détectés), du patron spatial des détections ainsi qu'au niveau de l'évaluation des déplacements journaliers des saumons juvéniles. Sur des intervalles de temps courts, l'antenne portable a permis de détecter un plus grand nombre d'individus grâce à sa résolution spatiale plus grande mais sur de longues périodes, le système fixe à antennes multiples a détecté davantage de poissons marqués car il comporte une plus grande résolution temporelle. Le nouveau système permet également une meilleure évaluation de l'utilisation de l'habitat, ce qui a été démontré notamment par l'étendue de la surface utilisée par les poissons, qui était en général plus grande lorsque calculée avec les données du système fixe comparativement aux données obtenues à l'aide de l'antenne portable. De plus, les localisations individuelles et les distances de mouvements journaliers calculées diffèrent entre les deux jeux de données. Cette variation est attribuable notamment au nombre d'observations, aux paramètres calculés, au comportement spatial des poissons et à l'intervalle de temps sur lequel les données sont intégrées.

La comparaison des deux systèmes d'antennes permet de mieux interpréter les résultats obtenus lors de la réalisation de l'objectif 1, c'est-à-dire lors de l'évaluation des déplacements journaliers le long des tronçons sédimentaires. Pour ce qui est du nombre d'individus détectés, la grande résolution spatiale de l'antenne portable laisse présager que la plupart des individus marqués qui étaient présents sur les sites ont été détectés lors des suivis le long des tronçons sédimentaires. Au point de vue de la variabilité des déplacements journaliers, l'approche utilisée était d'effectuer un seul positionnement jour/nuit à chacun des sites en visant la détection du plus grand nombre de poissons marqués possible afin d'obtenir un échantillon représentatif de la population locale. Considérant les résultats obtenus lors de la comparaison du système fixe et de l'antenne portable, il est évident qu'un suivi ponctuel ne permet pas d'émettre des conclusions au niveau de l'utilisation de l'habitat par les individus et que, dans ce cas, les distances de déplacements

journaliers doivent être interprétées dans leur ensemble. Selon les objectifs poursuivis, il est donc avantageux soit d'optimiser la détection du plus grand nombre possible d'individus de façon périodique ou soit d'effectuer des suivis à plus long terme où chacun des individus est détecté un grand nombre de fois. La combinaison de systèmes fixes permettant des suivis avec une grande résolution temporelle et des systèmes portables offrant une grande résolution spatiale est clairement une approche à privilégier afin d'obtenir une représentation complète du comportement spatial des poissons en rivière.

8.6 Recommandations et travaux futurs

Dans l'optique de mieux comprendre les liens existant entre la structure des habitats de rivière, le comportement spatial et l'allocation énergétique des saumons juvéniles, il apparaît nécessaire de mieux documenter comment ces derniers répondent à la variabilité spatio-temporelle de leur milieu de vie.

Il est d'abord recommandé de clarifier la variabilité interindividuelle des patrons de déplacements et d'utilisation des ressources de l'habitat par les saumons juvéniles. Pour ce faire, il est nécessaire de mieux documenter les déplacements des saumons juvéniles en utilisant des méthodes de suivi permettant d'obtenir une grande résolution spatio-temporelle. Une approche combinant plusieurs outils de suivis pourrait être envisagée. En optant pour une approche par marquage aux transpondeurs passifs, il serait pertinent de combiner des systèmes d'antennes fixes simples et multiples avec des suivis périodiques à l'antenne portable. La combinaison des différents types d'antennes, tel que proposé dans le chapitre 7, permet à la fois un suivi temporel continu sur une surface donnée et, périodiquement, un suivi spatial continu sur une plus grande surface. Si cette approche est de plus complétée avec des antennes simples placées transversalement le long du cours d'eau étudié, les déplacements longitudinaux de plus grande envergure pourraient être documentés. Dans le cas des saumons juvéniles, cela permettrait d'en apprendre davantage sur la dynamique temporelle des déplacements mais aussi sur leur échelle spatiale. De pair avec le développement de technologies de marquage et de suivi des poissons de petite taille, la caractérisation des déplacements individuels et la contribution relative des

différents habitats localisés le long des tronçons sédimentaires à la production de smolts constitue une avenue de recherche des plus intéressantes.

Il serait avantageux de combiner ces suivis des déplacements avec une évaluation des patrons d'activité des saumons juvéniles et de la sélection d'habitat qui y est associée. En effet, les conclusions du chapitre 4 montrent qu'il est complexe de bien saisir quelles sont les variables physiques recherchées lors des déplacements des poissons. Ceci est dû en partie à une utilisation de l'habitat qui est changeante selon la période de la journée et la période de l'année, qui va de pair avec les variations saisonnières de la température de l'eau, mais qui peut aussi être due à d'autres facteurs biologiques (*e.g.* interactions, stratégies de vie). Afin de départager la contribution relative de ces facteurs dans la dynamique de déplacements des saumons juvéniles, il convient donc de suivre de manière plus poussée les patrons d'activité et leurs variations en relation avec celle des variables de l'habitat.

Bien que l'étude des déplacements et de l'utilisation des ressources en milieu naturel soit cruciale, des approches expérimentales ou semi-expérimentales le sont tout également car elles permettent de tester des hypothèses claires. En effet, des expériences où les variables biologiques (densités de poissons, espèces, taille/âge des individus, etc.) ou physiques (disponibilité, composition et structure d'habitat, température, etc.) seraient contrôlées permettraient de déterminer clairement quelles variables sont les plus déterminantes dans les patrons d'exploitation des habitats. Il est possible d'imaginer des expériences en milieu contrôlé ou en milieu semi-naturel utilisant des méthodes de suivi avec une grande résolution spatio-temporelle.

Enfin, les connaissances qu'il est possible d'acquérir sur le comportement spatial des poissons en lien avec leur milieu de vie sont fortement dépendantes des méthodes et technologies de suivis disponibles. La technologie des transpondeurs passifs permet d'accélérer l'acquisition de données sur l'utilisation de l'habitat par les poissons mais demeure quelque peu limitative au niveau des portées de détection et de la taille des dispositifs. L'optimisation des systèmes d'antennes, la miniaturisation des transpondeurs, l'adaptation des systèmes à des environnements variés (*e.g.* grandes rivières) et à plusieurs espèces, permettra dans l'avenir de mieux documenter la variabilité spatio-temporelle de la dynamique d'utilisation des habitats par les communautés de

poisson. Il sera impératif d'évaluer l'efficacité des systèmes et des approches de suivis afin de s'assurer de la justesse des interprétations et des conclusions provenant de bases de données de tailles considérables générées par les systèmes de suivi en continu. Il sera également pertinent de coordonner l'utilisation de ce type de système avec des outils de caractérisation de l'habitat tout aussi performants.

Bien que les liens existant entre la répartition des ressources dans l'environnement et la répartition des organismes soient incontestables, le comportement spatial est rarement explicitement abordé dans un contexte de proximité des habitats complémentaires. Ceci est particulièrement vrai dans le cas des poissons de rivière en raison de contraintes d'ordre méthodologique reliées aux suivis en milieu naturel mais aussi possiblement à cause de l'idée répandue que les poissons se déplacent peu dans la mosaïque des habitats de rivière. Les résultats obtenus dans cette étude permettent non seulement d'apporter une nouvelle vision d'ensemble de la dynamique des saumons juvéniles le long des tronçons sédimentaires mais propose de plus un nouvel outil de suivi des poissons en milieu naturel, applicable aux salmonidés et à d'autres espèces. Il est primordial de bien comprendre quels sont les habitats les plus importants au cours du cycle de vie des poissons. Ceci est particulièrement crucial dans le cas du saumon atlantique, dont les populations ne cessent de diminuer malgré les nombreux efforts de conservation. L'acquisition de connaissances plus complètes sur les déplacements, les variables biotiques et abiotiques qui les influencent mais aussi établir les liens avec la croissance, la survie et le recrutement aux différents stades de vie, constitue un défi à relever afin de conserver non seulement les saumons mais aussi les autres espèces peuplant nos rivières.

Références bibliographiques des chapitres 1, 2, 3 et 8

- Adams N. S., Rondorf D. W., Evans S. D., Kelly J. E. et Perry R. W. 1998. Effects of surgically and gastrically implanted radiotransmitters on swimming performance and predator avoidance of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **55**: 781–787. Doi : 10.1139/cjfas-55-4-781
- Addicott J. F., Aho J. M., Antolin D. K., Padilla D. K., Richardson J. S. et Soluk D. A. 1987. Ecological neighbourhoods: scaling environmental patterns. Oikos **49**: 340-346.
- Alpha Mach Inc.: <http://www.alphamach.com/>
- Amundsen P.-A., Bergersen R., Huru H. et Heggberget T. G. 1999. Diel feeding rhythms and daily food consumption of juvenile Atlantic salmon in the River Alta, northern Norway. Journal of Fish Biology **54**: 58-71. Doi : 10.1006/jfbi.1998.0844
- Amundsen P.-A., Gabler H.-M., Herfindal T. et Riise L. S. 2000. Feeding chronology of Atlantic salmon parr in subarctic rivers: consistency of nocturnal feeding. Journal of Fish Biology **56**: 676-686. Doi : 10.1006/jfbi.1999.1187
- Aubin-Horth N. 2002. Déterminisme de la variabilité à micro-échelle d'une stratégie de reproduction conditionnelle chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) mâle. Thèse de doctorat. Faculté de Sciences et Génie. Québec, Université Laval.
- Armstrong J. D. et Griffith S. W. 2001. Density-dependent refuge use among overwintering wild Atlantic salmon juveniles. Journal of Fish Biology **58**: 1524-1530. Doi : 10.1006/jfbi.2001.1554

- Armstrong J. D., Braithwaite V. A. et Rycroft P. 1996. A flat-bed passive integrated transponder antenna array for monitoring behaviour of Atlantic salmon parr and other fish. *Journal of Fish Biology* **48**: 539-541. Doi : 10.1111/j.1095-8649.1996.tb01446.x
- Armstrong J. D., Braithwaite V. A. et Huntingford F. A. 1997. Spatial strategies of wild Atlantic salmon parr: exploration and settlement in unfamiliar areas. *Journal of Animal Ecology* **66**: 203-211.
- Baltz D. M., Vondracek B., Brown L. R. et Moyle P. B. 1991. Seasonal changes in microhabitat selection by rainbow trout in a small stream. *Transactions of the American Fisheries Society* **120**: 166-176.
- Bardonnet A. et Baglinière J.-L. 2000. Freshwater habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**: 497-506. Doi : 10.1139/cjfas-57-2-497
- Berg O. K. et Bremset G. 1998. Seasonal changes in the body composition of young riverine Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Fish Biology* **52**: 1272-1288. Doi : 10.1111/j.1095-8649.1998.tb00971.x
- Berg O. K., Arnekleiv J. V. et Lohrmann A. 2006. The influence of hydroelectric power generation on the body composition of juvenile Atlantic salmon. *River Research and Applications* **22**: 993-1008. Doi : 10.1002/rra.949
- Berland G., Nickelsen T., Heggenes J., Økland F., Thorstad E. B. et Halleraker J. 2004. Movements of wild Atlantic salmon parr in relation to peaking flows below a hydropower station. *River Research and Applications* **20**: 957-966. Doi : 10.1002/rra.802

- Bernatchez L. et Giroux M. 1991. Guide des poissons d'eau douce du Québec et leur distribution dans l'Est du Canada. Éditions Broquet Inc. 304 p.
- Blight E. G. and Dyer W. J. 1959. A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology* **37**: 911-917.
- Bravard J.-P. et Petit F. 2000. Les cours d'eau : dynamique du système fluvial. Armand Colin, Paris. 222 p.
- Brett J. R. et Groves T. D. D. 1979. Physiological energetics. *In* Fish physiology. Vol. 8. Edited by W. S. Hoar, D. J. Randall, et J. R. Brett. Academic Press, London, U. K. pp. 279-352.
- Breukelaar A., Bij de Vaate A. et Fockens K. 1998. Inland migration study of sea trout (*Salmo trutta*) into the rivers Rhine and Meuse (The Netherlands), based on inductive coupling radio telemetry. *Hydrobiologia* **371-372**: 29-33. Doi : 10.1023/A:1017058718334
- Bruyndoncx L., Knaepkens G., Meeus W., Bervoets L. et Eens M. 2002. The evaluation of passive integrated transponder (PIT) tags and visible implant elastomer (VIE) marks as new marking techniques for the bullhead. *Journal of Fish Biology* **60**: 260-262. Doi : 10.1111/j.1095-8649.2002.tb02404.x
- Buckley R. M. et Blankenship H. L. 1990. Internal extrinsic identification systems: overview of implanted wire tags, otolith marks, and parasites. *American Fisheries Society Symposium* **7**: 173-182.
- Buck R. J. G. et Youngson A. F. 1982. The downstream migration of precociously mature Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr in autumn; its relation to the spawning migration of mature adult fish. *Journal of Fish Biology* **20**: 279-288. Doi : 10.1111/j.1095-8649.1982.tb04709.x

- Bunte K. et Abt S. R. 2001. Sampling surface and subsurface particle-size distribution in wadable gravel- and cobble-bed streams for analyses in sediment transport, hydraulics, and streambed monitoring. United States Department of Agriculture, Forest Service, General Technical Report RMRS-GTR-74.
- Bouchard J. et Boisclair D. 2008. The relative importance of local, lateral, and longitudinal variables on the development of habitat quality models for a river. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **65**: 61-73. Doi : 10.1139/F07-140
- Campana S. E. 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. Marine Ecology Progress Series **188**: 263-297. Doi : 10.3354/meps188263
- Campbell N. A. 1995. Biologie. Éditions du Renouveau Pédagogique Inc. 1190 p.
- Castro-Santos T., Haro A. et Walk S. 1996. A passive integrated transponder (PIT) tag system for monitoring fishways. Fisheries Research **28**: 253-261. Doi: 10.1016/0165-7836(96)00514-0
- Cooke S. J., Hinch S. G., Wikelski M., Andrews R. D., Kuchel L. J., Wolcott T. G. et Butler P. J. 2004. Biotelemetry: a mechanistic approach to ecology. Trends in Ecology and Evolution **19**: 334-343. Doi : 10.1016/j.tree.2004.04.003
- Cunjak R. A. 1988. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **45**: 2156-2160. Doi : 10.1139/f88-250
- Cunjak R. A. 1996. Winter habitat of selected stream fishes and potential impacts from land-use activity. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **53** (suppl. 1): 267-282. Doi : 10.1139/cjfas-53-S1-267

- Cunjak R. A. et Power G. 1986. Winter habitat utilization by stream resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **43**: 1970-1981. Doi : 10.1139/f86-242
- Cunjak R. A. et Randall R. G. 1993. In-stream movements of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter and early spring. In R. E. Cutting et R. J. Gibson (ed.). Production of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in natural waters. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences **118**: 43-51.
- Cunjak R. A., Saunders R. L. et Chadwick E. M. P. 1990. Seasonal variations in the smolt characteristics of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) from estuarine and riverine environments. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **47**: 813-820. Doi : 10.1139/f90-094
- Cunjak R. A., Roussel J. M., Gray M. A., Dietrich J. P., Cartwright D. F., Munkittrick K. R. et Jardine T. D. 2005. Using stable isotope analysis with telemetry or mark-recapture data to identify fish movement and foraging. Oecologia **144**: 636-646. Doi : 10.1007/s00442-005-0101-9
- Danie D. S., Trial J. G. et Stanley J. G. 1984. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fish and invertebrates (North Atlantic), Atlantic salmon. U.S. Fish and Wildlife Service. FWS/OBS-82/11.22. U.S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4. 19 pp.
- Davey C. 2004. Longitudinal trends in grain size, shear stress and sediment mobility along sedimentary links of a Canadian Shield river, Saguenay Region: A geomorphic perspective on assessing Atlantic salmon (*Salmo salar*) productivity in rivers. M.Sc. thesis, McGill University, Montréal, 126 pp.

- Davey C. et Lapointe M. 2007. Sedimentary links and the spatial organization of Atlantic salmon (*Salmo salar*) spawning habitat in a Canadian Shield river. *Geomorphology* **83**: 82-96. Doi : 10.1016/j.geomorph.2006.06.011
- Dedual M. 2002. Lipid content in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) fry and parr reared in spawning tributaries of Lake Taupo, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **36**: 809-814.
- Dempson J. B., Schwarz C. J., Shears M. et Furey G. 2004. Comparative proximate body composition of Atlantic salmon with emphasis on parr from fluvial and lacustrine habitats. *Journal of Fish Biology* **64**: 1257-1271. Doi : 10.1111/j.00221112.2004.00389.x
- Dingle H. 1980. Ecology and evolution of migration. *In* Animal migration, orientation and navigation. Physiological Ecology, A. Sidney A. Gauthreaux Jr. (ed). pp. 38-51.
- Duchesne P. et Bernatchez L. 2007. Individual-based genotype methods in aquaculture. *In* Aquaculture Genome Technologies, J. Liu (ed.). Blackwell Publishing. pp. 87-108.
- Dunning J. B., Danielson B. J. et Pulliam H. R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. *Oikos* **65**: 169-175.
- Elliot J. M. 1990. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory brown trout, *Salmo trutta*. II. Fish growth and size variation. *Journal of Animal Ecology* **59**: 803-818.
- Fahrig L. 1992. Relative importance of spatial and temporal scales in a patchy environment. *Theoretical Population Biology* **41**: 300-314.

- Fausch K. D. et Young M. K. 1995. Evolutionarily significant units and movement of resident stream fishes: a cautionary tale. *American Fisheries Society Symposium* **17**: 360-370.
- Fausch K. D., Torgersen C. E., Baxter C. V. et Li H. W. 2002. Landscape to riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. *BioScience* **52**: 483-498. Doi : 10.1641/0006-3568(2002)052[0483:LTRBTG]2.0.CO;2
- Finstad A. G., Ugedal O., Forseth T. et Næsje T. F. 2004. Energy-related juvenile winter mortality in a northern population of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**: 2358-2368. Doi : 10.1139/f04-213
- Folt C. L., Nislow K. H. et Power M. E. 1998. Implications of temporal and spatial scale for Atlantic salmon (*Salmo salar*) research. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55** (suppl. 1): 9-21. Doi : 10.1139/cjfas-55-S1-9
- Forseth T., Næsje T. F., Jonsson B. et Harsaker K. 1999. Juvenile migration in brown trout: a consequence on energetic state. *Journal of Animal Ecology* **68**: 783-793.
- Fraser D. F., Gilliam J. F., Daley M. J., Le A. N. et Skalski G. T. 2001. Explaining leptokurtic movement distributions: intrapopulation variation in boldness and exploration. *American Naturalist* **158**: 124-135. Doi : 10.1086/321307
- Fraser N. H. C. et Metcalfe N. B. 1997. The costs of becoming nocturnal: feeding efficiency in relation to light intensity in juvenile Atlantic salmon. *Functional Ecology* **11**: 385-391. Doi : 10.1046/j.1365-2435.1997.00098.x
- Fraser N. H. C., Metcalfe N. B. et Thorpe J. E. 1993. Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of the Royal Society of London B* **252**: 135-139. Doi : 10.1098/rspb.1993.0057

- Fraser N. H. C., Heggenes J., Metcalfe N. B. et Thorpe J. E. 1995. Low summer temperatures cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal. *Canadian Journal of Zoology* **73**:446-451. Doi : 10.1139/z95-051
- Garcia de Leaniz C., Fraser N., Mikheev V. et Huntingford F. 1994. Individual recognition of juvenile salmonids using melanophore patterns. *Journal of Fish Biology* **45**: 417-422. Doi : 10.1006/jfbi.1994.1144
- Gardiner W. R. et Geddes P. 1980. The influence of body composition on the survival of juvenile salmon. *Hydrobiologia* **69**: 67-72. Doi : 10.1007/BF00016537
- Gibson R. J. 1978. The behavior of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) with regard to temperature and to water velocity. *Transactions of the American Fisheries Society* **107**: 703-712. Doi : 10.1577/1548-8659(1978)107<703:TBOJAS>2.0.CO;2
- Gilliam J. F. et Fraser D. F. 2001. Movement in corridors: enhancement by predation threat, disturbance, and habitat structure. *Ecology* **82**: 258-273. Doi : 10.1890/0012-9658(2001)082[0258:MICEBP]2.0.CO;2
- Gowan C., Young M., Fausch K. D. et Riley S. C. 1994. Restricted movements in resident stream salmonids: a paradigm lost? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**: 2626-2637. Doi : 10.1139/f94-262
- Gowans A. R. D., Armstrong J. D. et Priede I. G. 1999. Movements of adult Atlantic salmon through a reservoir above a hydroelectric dam: Loch Faskally. *Journal of Fish Biology* **54**: 727-740. Doi : 10.1111/j.1095-8649.1999.tb02029.x

- Graham W. D., Thorpe J. E. et Metcalfe N. B. 1996. Seasonal current holding performance of juvenile Atlantic salmon in relation to temperature and smolting. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **53**: 80-86. Doi : 10.1139/cjfas-53-1-80
- Grant J. W. A. et Kramer D. L. 1990. Territory size as a predictor of the upper limit to population density of juvenile salmonids in streams. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **47**: 1724-1737. Doi : 10.1139/f90-197
- Greenberg L. A. et Giller P. S. 2000. The potential of flat-bed passive integrated transponder antennae for studying habitat use by stream fishes. Ecology of Freshwater Fish **9**: 74-80.
- Gresswell R. E. et Hendricks S. R. 2007. Population-scale movement of coastal cutthroat trout in a naturally isolated stream network. Transactions of the American Fisheries Society **136**: 238-253. Doi : 10.1577/T05-196.1
- Gries G. et Juanes F. 1998. Microhabitat use by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) sheltering during the day in summer. Canadian Journal of Zoology **76**:1441-1449. Doi : 10.1139/cjz-76-8-1441
- Griffith J. S. et Smith R. W. 1993. Use of winter concealment cover by juvenile cutthroat and brown trout in the South Fork of the Snake River, Idaho. North American Journal of Fisheries Management **13**: 823-830.
- Gross M. R. 1987. Evolution of diadromy in fishes. American Fisheries Society Symposium **1**: 14-25.
- Gross M. R., Coleman R. M. et McDowall R. M. 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. Science **239**: 1291-1293. Doi : 10.1126/science.239.4845.1291

- Heggenes J., Krog O. M. W., Lindås O. R., Dokk J. G. et Bremnes T. O. 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *Journal of Animal Ecology* **62**: 295-308.
- Heggenes J., Omholt P. K., Kristiansen J. R., Sageie J., Økland F., Dokk J. G. et Beere M. C. 2007. Movements by wild brown trout in a boreal river: response to habitat and flow contrasts. *Fisheries Management and Ecology* **14**: 333-342. Doi : 10.1111/j.1365-2400.2007.00559.
- Heland M., Gaudin P. et Bardonnet A. 1995. Mise en place des premiers comportements et utilisation de l'habitat après l'émergence chez les salmonidés d'eau courante. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture* **337/338/339**: 191-197.
- Hill M. S., Zydlewski G. B., Zydlewski J. D. et Gasvoda J. M. 2006. Development and evaluation of portable PIT tag detection units: PITpacks. *Fisheries Research* **77**: 102-109. Doi : 10.1016/j.fishres.2005.08.001
- Higgins P. J. et Talbot C. 1985. Growth and feeding in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). In *Nutrition and feeding in fish. Edited by A. M. Mackie, C. B. Cowey et J. G. Bell (eds.)*. Academic Press, London. pp. 243-263.
- Höjesjö J., Økland F., Sundstrom L. F., Pattersson J. et Johnsson J. I. 2007. Movement and home range in relations to dominance; a telemetry study on brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* **70**: 257-268. Doi : 10.1111/j.1095-8649.2006.01299.x
- Hunt R. L. 1969. Overwinter survival of wild fingerling brook trout in Lawrence Creek, Wisconsin. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **26**: 1473-1483.

- Huusko A., Greenberg L., Stickler M., Linnansaari T., Nykänen M., Vehanen T., Koljonen S., Louhi P. et Alfredsen K. 2007. Life in the ice lane: the winter ecology of stream salmonids. *River Research and Applications* **23**: 469-491. Doi : 10.1002/rra.999
- Ibbotson A. T., Beaumont W. R. C., Collinson D., Wilkinson A. et Pinderet A. C. 2004. A cross-river antenna array for the detection of miniature passive integrated transponder tags in deep, fast flowing rivers. *Journal of Fish Biology* **65**: 1441-1443. Doi : 10.1111/j.1095-8649.2004.00554.x
- Jensen L. F., Hansen M. M. et Thomassen S. T. 2008. Visible implant elastomer (VIE) marking of brown trout, *Salmo trutta*, alevins. *Fisheries Management and Ecology* **15**: 81-83.
- Jobling M. 1994. Fish bioenergetics. London: Chapman & Hall. 328 pp.
- Johansen M., Elliott J. M. et Klemetsen A. 2005. A comparative study of juvenile salmon density in 20 streams throughout a very large river system in northern Norway. *Ecology of Freshwater Fish* **14**: 96-110. Doi : 10.1111/j.1600-0633.2004.00082.x
- Johnston P., Bergeron N. E. et Dodson J. J. 2004. Diel activity patterns of juvenile Atlantic salmon in rivers with summer water temperature near the temperature-dependent suppression of diurnal activity. *Journal of Fish Biology* **65**: 1305-1318. Doi : 10.1111/j.0022-1112.2004.00532.x
- Jones M. W. et Hutchings J. A. 2002. Individual variation in Atlantic salmon reproductive success: implications for effective population size. *Ecological Applications* **12**: 184-193.

- Jonsson, N. et Jonsson B. 1998. Body composition and energy allocation in life-history stages of brown trout. *Journal of Fish Biology* **53**: 1306-1316. Doi : 10.1111/j.1095-8649.1998.tb00250.x
- Jonsson N., Jonsson B. et Hansen L. P. 1997. Changes in proximate composition and estimates of energetic costs during upstream migration and spawning in Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* **66**: 425-436.
- Kahler T. H., Roni P. et Quinn T. P. 2001. Summer movements and growth of juvenile anadromous salmonids in small western Washington streams. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 1947-1956. Doi : 10.1139/cjfas-58-10-1947
- Kim M. (2009) The controls of sedimentary links on the spatial distribution of Atlantic salmon (*Salmo salar*) juveniles and spawning activity along rivers in the Gaspé Peninsula, Canada. M.Sc. thesis, McGill University, 141 pp.
- Knight A. E. 1990. Cold-branding techniques for estimating Atlantic salmon parr densities. *American Fisheries Society Symposium* **7**: 36-37.
- Knighton D. 1998. Fluvial forms and processes: a new perspective. Arnold, Hodder Headline Group, New York.
- Kocik J. F. et Ferreri C. P. 1998. Juvenile production variation in salmonids: population dynamics, habitat, and the role of spatial relationships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55** (suppl. 1): 191-200. Doi : 10.1139/cjfas-55-S1-191
- Langbein W. B. 1972. Riverscape inventory and river environmental surveys. *In* Casebook on hydrological network design and practice. World Meteorological Organization, Genève, Suisse, WMO-no. 324.

- Latulippe C., Lapointe M. F. et Talbot T. 2001. Visual characterization technique for gravel-cobble river bed surface sediments; validation and environmental applications. *Earth Surface Processes and Landforms* **26**: 307-318. Doi: 10.1002/1096-9837(200103)26:3<307::AID-ESP160>3.0.CO;2-R
- Leim A. H. et Scott W. B. 1972. Poissons de la côte Atlantique du Canada. Office des recherches sur les pêcheries du Canada. 530 p.
- Lewis C. A., Lester N. P., Bradshaw A. D., Fitzgibbon J. E., Fuller K., Hakanson L. et Richards C. 1996. Considerations of scale in habitat conservation and restoration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53** (suppl. 1): 440-445. Doi : 10.1139/cjfas-53-S1-440
- Linnansaari T. P. et Cunjak, R. A. 2007. The performance and efficacy of a two-person operated portable PIT-antenna for monitoring spatial distribution of stream fish populations. *River Research and Applications* **23**: 559-554. Doi : 10.1002/rra.1003
- Lucas M. C. et Baras E. 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* **1**: 283-316. Doi : 10.1046/j.1467-2979.2000.00028.x
- McCormick S. D., Hansen L. P., Quinn T. P. et Saunders R. L. 1998. Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55** (suppl. 1): 77-92. Doi : 10.1139/cjfas-55-S1-77
- MacKenzie K. 1983. Parasites as biological tags in fish population studies. *Advances in Applied Biology* **7**: 251-331.

- McFarlane G. A., Wydoski R. S. et Prince E. D. 1990. Historical review of the development of external tags and marks. *American Fisheries Society Symposium* 7: 9-29.
- Metcalf N. B., Valdimarsson S. K. et Fraser N. H. C. 1997. Habitat profitability and choice in a sit-and-wait predator: juvenile salmon prefer slower currents on darker nights. *Journal of Animal Ecology* 66: 866-875.
- Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune du Québec. 2009. Bilan de l'exploitation du saumon au Québec. Secteur faune Québec, secteur des opérations régionales. 154 pp. <http://www.mrnf.gouv.qc.ca/publications/faune/bilan-saumon-2008.pdf>
- Moore A., Russell I. C. et Potter E. C. E. 1990. The effects of intraperitoneally implanted dummy acoustic transmitters on the behavior and physiology of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* 37: 713-721. Doi : 10.1111/j.1095-8649.1990.tb02535.x
- Morgan I. J., McCarthy I. D. et Metcalfe N. B. 2002. The influence of life-history strategy on lipid metabolism in overwintering juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 60: 674-686. Doi : 10.1111/j.1095-8649.2002.tb01693.x
- Muncy R. J., Parker N. C. et Poston H. A. 1990. Inorganic chemical marks induced in fish. *American Fisheries Symposium* 7: 541-546.
- Myers R. A., Hutchings J. A. et Gibson R. J. 1986. Variation in male parr maturation within and among populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 43: 1242-1248. Doi : 10.1139/f86-154

Myers K. W., Walker R. V., Davis N. D. et Armstrong J. L. 2005. High Seas Salmon Research Program. SAFS-UW-0501, School of Aquatic and Fishery Sciences, University of Washington. 97p.

Næsje T. F., Thorstad E. B., Forseth T., Aursand M., Saksgård R. et Finstad A. G. 2006. Lipid class content as an indicator of critical periods for survival in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). Ecology of Freshwater Fish **15**: 572-577. Doi : 10.1111/j.1600-0633.2006.00173.x

Northwest Marine Technology : <http://www.nmt-inc.com/>

Northcote T. G. 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes. In Ecology of Freshwater Fish Production. S. D. Gerking (ed.). Oxford, Blackwell Scientific Publications. pp. 326–359.

Peterson N. P., Prentice E. F. et Quinn T. P. 1994. Comparison of sequential coded wire and passive integrated transponder tags for assessing overwinter growth and survival of juvenile coho salmon. North American Journal of Fisheries Management **14**: 870-873.

Post J. R. et Parkinson A. 2001. Energy allocation strategy in young fish: allometry and survival. Ecology **82**: 1040-1051. Doi : 10.1890/00129658(2001)082[1040:EA SIYF]2.0.CO ;2

Prentice E. F., Flagg T. A. et McCutcheon C. S. 1990a. Feasibility of using implantable passive integrated transponders (PIT) tags in salmonids. American Fisheries Society Symposium **7**: 317-322.

Prentice E. F., Flagg T. A., McCutcheon C. S., Brastow D. F. et Cross D. C. 1990b. Equipment, methods, and an automated data-entry station for PIT tagging. American Fisheries Society Symposium **7**: 335-340.

- Quirion P. et Bourbeau P. 1994. Lexique des sciences biologiques. Faculté des Sciences et de Génie, Université Laval, Québec.
- Rader R. B. 1997. A functional classification of the drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 1211-1234. Doi : 10.1139/cjfas-54-6-1211
- Rice S. et Church M. 1998. Grain size along two gravel-bed rivers: statistical variation, spatial pattern and sedimentary links. *Earth Surface Processes and Landforms* **23**: 345-363. Doi : 10.1002/(SICI)1096-9837(199804)23:4<345::AID-ESP850>3.0.CO;2-B
- Rice S. P., Greenwood M. T. et Joyce C. B. 2001. Tributaries, sediment sources, and the longitudinal organization of macroinvertebrate fauna along river systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 824-840. Doi : 10.1139/cjfas-58-4-824
- Riddell B. E. et Leggett W. C. 1981. Evidence of an adaptative basis for geographic variation in body morphology and time of downstream migration of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**: 308-320. Doi : 10.1139/f81-042
- Riehle M. D. et Griffith J. S. 1993. Changes in habitat use and feeding chronology of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in autumn and the onset of winter in Silver Creek, Idaho. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 2119-2128.
- Rimmer D. M., Paim U. et Saunders R. L. 1983. Autumnal habitat shift of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **40**: 671-680. Doi : 10.1139/f83-090

- Rimmer D. M., Paim U. et Saunders R. L. 1984. Changes in the selection of microhabitat by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the summer-autumn transition in a small river. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **41**: 469-475. Doi : 10.1139/f84-056
- Robert A. 2003. River processes. An introduction to fluvial dynamics. Oxford University Press: New York. 214 p.
- Robertson M. J., Clarke K. D., Scruton D. A. et Brown J. A. 2003. Interhabitat and instream movements of large Atlantic salmon parr in a Newfoundland watershed in winter. Journal of Fish Biology **63**: 301-307. Doi : 10.1046/j.1095-8649.2003.00240.x
- Roussel J.-M., Haro A. et Cunjak R. A. 2000. Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive integrated transponder (PIT) technology. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **57**: 1326-1329. Doi : 10.1139/cjfas-57-7-1326.
- Schlosser I. J. 1991. Stream fish ecology: a landscape perspective. BioScience **41**: 704-712.
- Schlosser I. J. 1995. Critical landscape attributes that influence fish population dynamics in headwater streams. Hydrobiologia **303**: 71-81. Doi : 10.1007/BF00034045
- Smith I., Collins K. J. et Jensen A. C. 1998. Electromagnetic telemetry of lobster (*Homarus gammarus* (L.)) movements and activity: preliminary results. Hydrobiologia **371-372**: 133-141.

Steingrímsson S. O. et Grant J. W. A. 2003. Patterns and correlates of movement and site fidelity in individually tagged young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*). Canadian Journal Fisheries and Aquatic Sciences **60**: 193-202. Doi : 10.1139/f03-012

Stradmeyer L. et Thorpe J. E. 1987. Feeding behaviour of wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr in mid- to late summer in a Scottish river. Aquaculture and Fisheries Management **18**: 33-49. Doi : 10.1111/j.1365-2109.1987.tb00123.x

Stradmeyer L., Höjesjö J., Griffiths S. W., Gilvear D. J. et Armstrong J. D. 2008. Competition between brown trout and Atlantic salmon parr over pool refuges during rapid dewatering. Journal of Fish Biology **72**: 848-860. Doi : 10.1111/j.1095-8649.2007.01767.x

Texas Instruments: www.ti.com

Vannote R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R. et Cushing C. E. 1980. The river continuum concept. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **37**: 130-137. Doi : 10.1139/f80-017

Whalen K. G. et Parrish D. L. 1999. Nocturnal habitat use of Atlantic salmon parr in winter. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **56**: 1543-1550. Doi : 10.1139/cjfas-56-9-1543

Wiens J. A. 2002. Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. Freshwater Biology **47**: 501-515. Doi : 10.1046/j.1365-2427.2002.00887.x

Zydlewski G. B., Haro A., Whalen K. G. et McCormick S. D. 2001. Performance of stationary and portable passive transponder detection systems for monitoring of fish movements. Journal of Fish Biology **58**: 1471-1475. Doi : 10.1006/jfbi.2000.1540