### Université du Québec INRS-Eau, Terre, Environnement

# INFLUENCE DE LA MORPHOLOGIE DU COURS D'EAU SUR LES MOUVEMENTS JOURNALIERS DU SAUMON ATLANTIQUE JUVÉNILE À L'AUTOMNE ET AU DÉBUT DE L'HIVER

Par

Annie Ménard

B.Sc.

Mémoire présenté

Pour l'obtention

Du grade de Maître ès sciences (M.Sc.)

Jury d'évaluation

Examinateur externe

Richard A. Cunjak, Ph.D

Département de Biologie Université du New-Brunswick

Examinateur interne

Christian Bégin, Ph.D

Comission géologique du Canada Ressources naturelles Canada

Directeur de recherche

Normand Bergeron, Ph.D

INRS-eau, terre, environnement

Université du Québec

1 avril 2005

#### Résumé

À l'approche de l'hiver, le saumon atlantique juvénile s'enfouit à l'intérieur des interstices du substrat durant le jour pour n'en ressortir qu'à la tombée de la nuit. Il sélectionne alors une zone où la vitesse de l'écoulement est faible. Ces préférences d'habitats suggèrent que le saumon juvénile effectue des déplacements journaliers entre les micro-habitats de jour et de nuit et que les caractéristiques de ses déplacements sont fonctions de l'organisation spatiale des principales variables de l'habitat. Bien que ces déplacements journaliers puissent jouer un rôle important sur la survie hivernale des juvéniles en raison des dépenses énergétiques élevées liées aux mouvements des poissons en eau froide, il n'existe actuellement aucune information concernant l'ampleur et la fréquence de ces déplacements.

L'objectif général de ce mémoire consiste à déterminer l'importance de la structure de l'habitat physique sur les déplacements journaliers et la sélection d'habitat du tacon de saumon atlantique à l'automne et au début de l'hiver. La première hypothèse testée est que le tacon se déplace quotidiennement sur de plus longues distances lorsque la rivière est large que lorsqu'elle est étroite et complexe. La deuxième hypothèse est que ces distances effectuées quotidiennement sont influencées par la température de l'eau. Finalement, la troisième hypothèse testée est que le tacon est flexible dans sa sélection du milieu et change son utilisation de l'habitat en fonction de la géomorphologie des sites étudiés.

Les travaux ont été effectués à l'automne 2003 sur trois sites morphologiquement distincts de la rivière Sainte-Marguerite, Québec. En août 2003, 62 tacons ont été marqués avec des transpondeurs passifs (PIT-tag) 23 mm. Lors des suivis, la localisation précise des tacons marqués a été déterminée à l'aide d'une antenne portable. Deux types de suivis différents ont été effectués à deux reprises au cours de l'automne 2003 (automne et début de l'hiver), alors que la température de l'eau était différente. Le premier type de suivi consistait à déterminer la position des tacons à midi et à minuit pendant deux jours consécutifs. Le deuxième type de suivi a été effectué sur le ruisseau Xavier et consistait à déterminer la position des tacons marqués à toutes les 2 heures pendant une période de 24 heures.

Les résultats de l'analyse des déplacements jour/nuit soulignent l'importance de la structure et de la complexité du milieu sur les déplacements du tacon durant la période hivernale. Nos résultats démontrent que plus le site était large et homogène et plus les tacons se déplaçaient sur de longues distances entre le jour et la nuit (Mann-Whitney, p < 0,01). Les résultats ont démontré également que les tacons se déplaçaient sur de plus courtes distances au début de l'hiver alors que la température de l'eau était plus froide. Finalement, les résultats suggèrent que le tacon est flexible dans sa sélection d'habitat et adapte son comportement en fonction de la disponibilité de certains éléments physiques tels que des débris végétaux ou des blocs émergés. De plus, les résultats des suivis en semi-continu sur une période de 24 heures ont démontré que les tacons étaient peu mobiles pendant le jour et très mobiles durant la nuit.

Jennie Menniel

Domad Bey

#### Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur Normand Bergeron pour la qualité de sa présence et son soutient tout au long de ma maîtrise. Je voudrais également remercier Francis Bérubé et Marc-André Pouliot pour la fabrication de l'antenne ainsi que pour leur aide précieuse sur le terrain. Leur présence et leur implication ont largement contribué au succès de cette étude. Un gros merci également à Patricia Johnston, dit Magic Finger, pour sa participation active à mon projet et son aide durant la période de marquage des saumons. Pat, tu gagnes à être connue de la terre entière!

Merci également à tous mes camarades de labo, dont à mon amie et charmante voisine de bureau Croque-Mytaine pour sa personnalité loufoque qui a ensoleillée nos journées sombres. Merci aussi à Julie pour avoir corriger mon article scientifique plus d'une fois!

Le camp Xavier nous a généreusement été prêté par le Club de Pêche de l'Alcan sans qui nous aurions sûrement souffert du froid. Ce projet a été réalisé grâce à une subvention à la découverte du CRSNG et mes études ont été financées par le CIRSA et une bourse de l'Institut national de recherche scientifique (INRS-ete).

Enfin, je tiens à remercier Petawawa qui partage quotidiennement avec moi ses fabuleux rêves de poulets braisés, ma petite famille et mes chers amis : je vous remercie tous de faire preuve d'un amour inconditionnel et je vous aime!!

Finalement, merci à la nature d'être encore si belle...

Et que l'on continusse!

## Table des Matières

RESUME	II
REMERCIEMENTS	IV
INTRODUCTION	1
CHAPITRE 1	4
1.1 Pourquoi les poissons se déplacent-ils?	5
1.2 La mosaïque des rivières	
1.2.1 Habitats complémentaires	6 9
1.3 Le saumon juvénile dans sa mosaïque	10
1.4 Morphologie des cours d'eau	13
1.4.1 Variations longitudinales	13
1.5 Distribution spatiale des micro-habitats hivernaux	16
1.6 Les suivis à l'individu	17
CHAPITRE 2	20
2.1 Introduction	21
2.2 Partie 1 : Étude des déplacements jour/nuit	21
2.2.1 Rappel des objectifs et des hypothèses  2.2.2 Matériel et méthode	22 25
2.2.3 Conclusion	
2.2.3 Conclusion	33

CHAPITRE 3	41
3.1 Résumé	43
3.2 Introduction	44
3.3 Material and methods	45
3.3.1 Study area	46
3.3.4 Fish tracking	47
3.4 Results	48 49 49
3.5 Discussion	51
3.6 Acknowledgments	55
3.7 References	56
3.8 List of figures	60
LISTE DES REFERENCES	68

# Liste des figures

Figure 1.1	La rivière constitue une mosaïque hétérogène7
Figure 1.2	Processus qui influencent la dynamique des populations de poisson
Figure 1.3	Cycle de vie du saumon Atlantique (Salmo salar)11
Figure 1.4	Variations des caractéristiques longitudinales dans un cours d'eau14
Figure 1.5	Schéma d'une coupe transversale d'un cours d'eau15
Figure 1.6	Antenne portable de technologie PIT-tag19
Figure 2.1	Méthode de marquage avec des PIT-tag 23 mm24
Figure 2.2	Méthode de calcul du domaine vital26
Figure 2.3	Sélection du micro-habitat par le tacon28
Figure 2.4	Patrons de déplacement des tacons marqués durant  l'automne et le début de l'hiver
Figure 2.5	Mobilité du tacon durant le jour et durant la nuit pour l'automne et le début de l'hiver38
Figure 3.1	Location of the three study sites (Principale, Xavier, Allaire) on the Sainte-Marguerite river basin61
Figure 3.2	Length of daily movements of PIT-tagged Atlantic salmon parr (fall and early-winter surveys grouped)62

Figure 3.3	Length of the daily movements of PIT-tagged Atlantic salmon parr at each site for the fall and winter surveys63
Figure 3.4	Daytime and night-time habitat range of Atlantic salmon parr (fall and early-winter surveys grouped)64
Figure 3.5	Characteristics of habitat utilisation by Atlantic salmon parr in site a) Principale, b) Xavier and c) Allaire65-67

## Liste des tableaux

Tableau 3.1	Physical characteristics of the study sites Principale, Xavie	r
	and Allaire5	9

#### Introduction

Dans les régions nordiques tempérées, la période hivernale représente une saison dynamique et rigoureuse qui peut durer environ six mois. À l'approche de l'hiver, la température de l'eau s'abaisse jusqu'au seuil de congélation, la neige s'accumule, le débit de l'eau diminue radicalement et la glace de surface et la glace de fond se forment (Power et al., 1993; Cunjak, Prowse et Parrish, 1998; Prowse, 2001). Les différents types de glace et leurs processus de formation ont un impact important sur la qualité et la quantité d'habitats disponibles en rivière et affectent fortement la survie des poissons (Power et al., 1993). En effet, la période hivernale agit comme un goulot d'étranglement en contrôlant la production de poisson en rivière (Heggenes et al., 1993). Par exemple, quelque soit la taille d'une population de poisson présente dans une rivière au cours d'un été, la période hivernale constitue le principal facteur qui déterminera la taille de cette même population à l'été suivant. Dans l'objectif de survivre à cette période critique, plusieurs espèces de poissons, dont le saumon atlantique juvénile, réagissent aux changements environnementaux en modifiant leurs préférences d'habitat et leurs comportements (Cunjak, 1996).

Lorsque la température de l'eau s'abaisse, le métabolisme du saumon atlantique diminue (Hochachka et Somero, 1971) ainsi que sa capacité de nage et de fuir face aux prédateurs. À mesure que l'hiver approche, en réponse à l'augmentation du risque de prédation et de la probabilité d'être coincé dans la glace à basse température (Heggenes et Dokk, 2001), le saumon atlantique juvénile devient progressivement nocturne (Rimmer, Paim et Saunders, 1983; Fraser, Metcalfe et Thorpe, 1993; Johnston, Bergeron et Dodson, 2004). Durant la journée, il se cache dans les interstices formés par le substrat (> 20 cm de diamètre, Rimmer, Paim et Saunders, 1984) afin de se protéger des prédateurs diurnes (Valdimarsson et Metcalfe, 1998). À la tombée de la nuit, le saumon émerge de son refuge pour sélectionner une zone où la vitesse du courant est faible afin de minimiser ses dépenses en énergie (Whalen et Parrish, 1999; Whalen, Parrish et Mather, 1999). En effet, en hiver le saumon juvénile est contraint à diminuer ses dépenses énergétiques et le coût de son métabolisme de base afin de maximiser ses chances de survie (Cunjak and Randall, 1993; Whalen and Parrish, 1999).

Généralement, les micro-habitats de jour et de nuit sélectionnés par le saumon iuvénile ne se retrouvent pas au même endroit dans un cours d'eau. En effet, le substrat de grande taille (micro-habitat de jour) est généralement situé au centre du chenal, là où la vitesse de l'écoulement est rapide (Cunjak, 1988; Heggenes et Dokk, 2001), tandis que les vitesses d'écoulement faibles (micro-habitat de nuit) se trouvent généralement près des berges (Heggenes et al., 1993; Whalen et Parrish, 1999) ou en aval d'obstacles tels que des débris végétaux ou des blocs émergés. La distribution spatiale des micro-habitats de jour et de nuit laisse présumer que le saumon juvénile effectue quotidiennement des déplacements. De tels déplacements peuvent défavoriser la survie du saumon juvénile en augmentant ses dépenses énergétiques et son temps d'exposition aux prédateurs. Cependant, ces déplacements journaliers n'ont jamais été documentés en détail dans le passé car la technologie disponible ne permettait pas de suivre individuellement des poissons de petite taille sans les perturber dans leur environnement. Cependant, des récents développements dans le domaine de la technologie PIT-tag utilisant des transpondeurs de 23 mm et une antenne portable ayant une portée de un mètre (Roussel, Haro et Cunjak, 2000) nous permettent d'envisager l'étude des mouvements des saumons juvéniles en rivière.

L'objectif général de ce mémoire consiste à déterminer l'importance de la structure de l'habitat physique sur les déplacements journaliers et l'utilisation de l'habitat du saumon atlantique juvénile en automne et au début de l'hiver, juste avant la prise du couvert de glace. Le premier objectif spécifique est de déterminer si la longueur des déplacements journaliers des tacons varie en fonction de la taille et de la complexité du cours d'eau. L'hypothèse est que les tacons doivent effectuer des déplacements journaliers plus longs sur un cours d'eau large et peu complexe que sur un cours d'eau étroit et complexe. Les rivières plus larges constitueraient alors de moins bons habitats hivernaux pour le tacon qui doit minimiser toutes ses dépenses énergétiques. Le deuxième objectif spécifique est de déterminer si la longueur des déplacements journaliers des saumons varie dans un même habitat en fonction de la diminution de la température de l'eau. L'hypothèse est que les saumons juvéniles se déplacent sur de moins longues distances lorsque la température de l'eau diminue afin de minimiser leurs dépenses énergétiques. Le troisième objectif spécifique a pour but de caractériser l'utilisation de l'habitat en fonction de la structure géomorphologique des sites étudiés. L'hypothèse est que les tacons sont flexibles dans leur utilisation du milieu et modifient leurs sélections d'habitat en fonction de la disponibilité des différents paramètres physiques dans un cours d'eau.

Afin de répondre à nos objectifs, des tacons de saumon atlantique (> 84 mm) ont été marqués à l'automne 2003 avec des PIT-tags 23 mm et localisés le jour et la nuit dans leur environnement naturel avec une antenne portable. Les mouvements journaliers des saumons ont ensuite été reliés aux caractéristiques physiques des cours d'eau.

Le mémoire est divisé en trois chapitres. Le premier chapitre contient une revue de littérature traitant de la mosaïque des rivières et des divers processus influençant la dynamique des populations de poissons. Ce chapitre contient également un résumé de l'habitat hivernal du saumon juvénile en rivière. Le deuxième chapitre contient le résumé des travaux de recherche et des principaux résultats de l'étude. Il est divisé en deux sections principales, l'étude des déplacements journaliers et l'étude des patrons de déplacements. Le chapitre trois est un article scientifique rédigé en anglais traitant des déplacements journaliers du saumon atlantique juvénile à l'automne et au début de la période hivernale.

# Chapitre 1 Revue de littérature

#### 1.1 Pourquoi les poissons se déplacent-ils?

Les poissons se déplacent afin de répondre à différents besoins rencontrés au cours d'une journée ou encore de leur cycle de vie, tel que se nourrir, se cacher, ou se reproduire. Les déplacements sont effectués dans le but de maximiser la consommation de nourriture et de trouver un habitat convenable tout en évitant la prédation et les autres sources de mortalité potentielles (McCormick et al., 1998). Donc, si le bénéfice de bouger vers un ou plusieurs habitats dépasse le coût énergétique des mouvements et le risque de prédation, les individus qui se déplacent devraient être favorisés (Faush et Young, 1995; Gross, Coleman, et McDowall, 1988). Les poissons résidants en rivière peuvent augmenter leur chance de survie en se déplacant afin de trouver des habitats essentiels pour compléter certains stades de vie ou pour chercher des habitats optimaux lorsque leur milieu devient inadéquat (Faush et Young, 1995; Schlosser et Angermeier, 1995). Selon Cunjak et Power (1986), les adaptative sont une réponse écologique aux mouvements environnementales instables qui caractérisent les cours d'eau. Donc, de façon globale les déplacements des poissons sont étroitement liés à la nature et à l'arrangement spatial des habitats disponibles dans un cours d'eau.

#### 1.2 La mosaïque des rivières

L'écologie du paysage est une discipline qui s'intéresse à l'influence de l'arrangement spatial des habitats sur les processus écologiques observés en nature. Elle met également en évidence l'importance de la mosaïque du paysage sur la biodiversité observée à différentes échelles spatiales et temporelles (Wiens, 2002). Cette discipline se voulait autrefois comme l'étude du paysage terrestre et considérait les rivières comme un élément homogène de la mosaïque. Par contre, on considère aujourd'hui les rivières comme des éléments à part entière qui contiennent leur propre mosaïque (Ward, 1998; Faush et al., 2002; Poole, 2002; Wiens, 2002).

Les rivières sont donc des systèmes hétérogènes composés d'une multitude d'habitats (parcelle ou de l'anglais "patch") qui varient en taille et en nombre selon l'échelle spatiale analysée (Poole, 2002) correspondant habituellement au macro-, méso-, ou micro-habitat. Les différents habitats présents dans un cours d'eau se subdivisent

continuellement en de plus petits et plus nombreux habitats lorsque l'échelle spatiale étudiée est diminuée (Figure 1.1). À titre d'exemple, à très grande échelle, un bassin versant pourrait être subdivisé en différents macro-habitats correspondant aux tributaires et cours d'eau principaux. À une échelle réduite, ces macro-habitats pourraient être subdivisés en différents méso-habitats correspondant à des segments de rivière. Finalement, à petite échelle, un segment pourrait être subdivisé en micro-habitats correspondant aux formes géomorphologiques tels que les rapides, les seuils et les mouilles. Puisque les animaux ont généralement besoin de plusieurs types d'habitats au cours de leur vie, l'agencement spatial des différents habitats, à chacune de ces échelles, influence la biodiversité (Poole, 2002) et la taille des populations animales, notamment chez les poissons (Schlosser, 1995).

Il existe quatre importants processus liés à l'agencement des habitats dans l'espace qui influencent la dynamique des populations de poissons: les habitats complémentaires, les habitats supplémentaires, la relation source-puit et l'effet de voisinage. Chacun de ces processus, expliqués ci-dessous, peut être appliqué à différentes échelles spatiales, autant pour le paysage terrestre que fluvial (Figure 1.2).

#### 1.2.1 Habitats complémentaires

La complémentarité des habitats (Figure 1.2a) correspond à la proximité spatiale de différentes ressources essentielles ou de différents habitats requis par une espèce particulière au cours de sa vie (Dunning et al., 1992). En théorie, les parties du territoire où les habitats sont complémentaires, ou à proximité l'un de l'autre, peuvent supporter une plus grande population que les parties où les habitats sont éloignés (Dunning et al., 1992). Cette plus grande population est attribuable à la diminution du temps d'exposition aux prédateurs potentiels et du coût énergétique liés aux mouvements entre les différents habitats, résultant donc en une meilleure croissance des poissons (Schlosser, 1995).

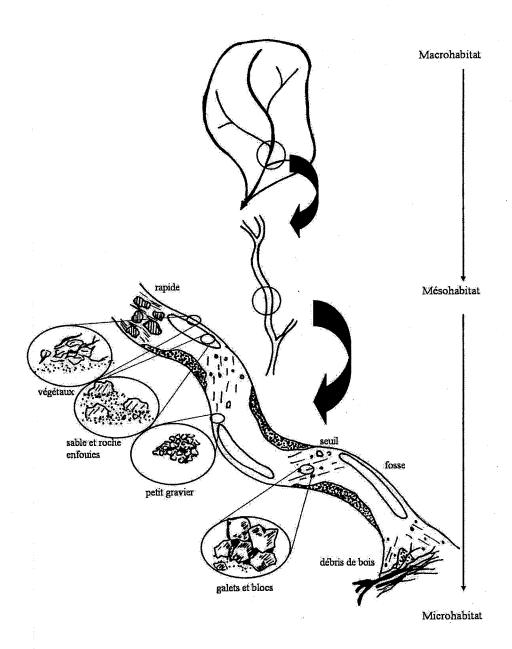


Figure 1.1 La rivière constitue une mosaïque hétérogène qui peut être considérée à plusieurs échelles spatiales. Plus l'échelle choisie est petite et plus le degré de résolution est grand.

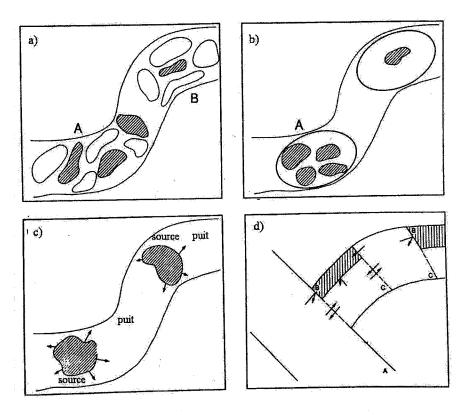


Figure 1.2 Quatre processus importants qui influencent la dynamique de populations de poissons en rivière. (a) Habitats complémentaires. Une espèce requiert des ressources essentielles qui sont retrouvées dans différents types d'habitats (parcelles hachurées et blanches). (b) Habitats supplémentaires. Une espèce a besoin de ressources non essentielles (parcelles hachurées), et toutes les parcelles présentes dans le ovale sont accessibles. (c) Relations sources-puits. Une espèce occupe deux types d'habitats, la source (zone hachurée), ayant un taux de recrutement très élevé et des individus qui se dispersent (flèches) et le puit (toute la zone blanche), ne produisant pas assez d'individus pour maintenir une population. (d) Effets de voisinage. Les individus qui bougent (flèches) tendent à se déplacer dans les habitats adjacents plutôt que dans ceux éloignés, et dans des habitats avec des frontières perméables (lignes pointillées) plutôt que non perméables (lignes pleines). Modifiée de Schlosser (1995).

#### 1.2.2 Habitats supplémentaires

Au contraire de la complémentarité des habitats, les habitats supplémentaires (Figure 1.2b) sont ceux qui ne sont pas essentiels à la survie des espèces mais qui offrent une qualité additionnelle à leur environnement (Dunning et 1992). Les suppléments peuvent constituer autant une ressource alimentaire qu'une caractéristique physique de l'habitat. La taille d'une population de poisson sera supposément plus grande dans les régions où l'on retrouve des habitats supplémentaires parce qu'ils permettent aux individus d'augmenter leur consommation de nourriture et subséquemment leur croissance, leur survie et leur fitness (Schlosser, 1995).

#### 1.2.3 Relation source-puit

La relation entre les sources et les puits (Figure 1.2c) est reliée à la variation spatiale dans la production de juvéniles (Pulliam, 1988). Une source est définie comme une parcelle dans laquelle on retrouve un taux élevé de recrutement de juvéniles. Cet endroit représente un bon habitat pour diverses raisons, comme par exemple la présence d'une grande quantité de matière organique, de bon substrat de fraie ou encore d'une faible pression liée à la prédation. La source est donc une aire diversifiée qui fournit des individus aux parcelles moins productives, les puits, par le processus d'immigration (Schlosser, 1995). Comme le recrutement local dans un puit est insuffisant pour maintenir une population, la dynamique de la population dans ce type de parcelle est dépendante du taux d'immigration à partir des sources. Comme les puits ne possèdent pas un taux de recrutement élevé, le nombre relatif d'habitat source/puits sur un territoire peut avoir un grand effet sur le recrutement total dans la population (Pulliam, 1988).

Cependant, l'importance relative de la relation source-puit dans la dynamique des populations est peu connue. Le manque d'information est partiellement dû à la difficulté de mesurer le taux de dispersion et le succès reproducteur des individus dans plusieurs types d'habitats (Dunning et al., 1992). Par contre, selon Pulliam (1988), dans certaines circonstances la taille des populations dans les habitats puits dépend de la distance entre le puit et la source la plus près.

#### 1.2.4 Effets du voisinage

Le concept du voisinage (Figure 1.2d) réfère à l'accessibilité des différentes parcelles d'habitat. L'abondance d'une espèce dans une parcelle peut être fortement influencée par le type d'habitat adjacent et le type de frontière qui les sépare (Dunning et al. 1992). En effet, la perméabilité des frontières est importante dans un cours d'eau car plus un habitat est facile d'accès et plus la chance d'y retrouver des poissons est grande. Donc, deux habitats identiques peuvent contenir un nombre différent de poissons si leur accessibilité est différente (Schlosser, 1995). À titre d'exemple, la présence d'une chute dans un cours d'eau influence grandement la composition des espèces en amont et en aval de cette chute.

#### 1.3 Le saumon juvénile dans sa mosaïque

Le saumon atlantique (Salmo salar) anadrome présente un cycle de vie complexe (Figure 1.3) qui nécessite l'utilisation de plusieurs habitats différents à plusieurs échelles spatiales et temporelles (Kocik et Ferreri, 1998). La reproduction des adultes a lieu en rivière à l'automne et les œufs sont déposés dans le substrat (Scott et Crossman, 1973). Ces derniers se développent pendant tout l'hiver et l'éclosion a lieu au printemps suivant. Au cours de leur première année de vie, les jeunes saumons sont appelés des alevins et deviennent des tacons à partir de leur deuxième année. Les saumons juvéniles vivent en rivière de un à trois ans avant de devenir des smolts et de quitter leur rivière natale au printemps pour aller grandir en mer. Ils séjournent alors de un à trois ans en eau salée où leur croissance est très rapide avant de revenir dans leur rivière natale en tant qu'adulte pour se reproduire.

À différentes périodes de sa vie, le saumon a donc besoin de plusieurs habitats qui lui fournissent des aires de reproduction, d'alimentation, de protection contre les prédateurs et les mauvaises conditions environnementales. Ces différents besoins incitent le saumon à se déplacer à plusieurs moments au cours de son cycle de vie à l'intérieur de sa mosaïque, en quête des habitats favorables. Cependant, à l'intérieur d'un même stade de vie ou encore d'une même journée, le saumon peut nécessiter différents types d'habitats influençant ses déplacements sur une échelle temporelle très réduite. C'est le cas du juvénile pendant la période hivernale qui nécessite

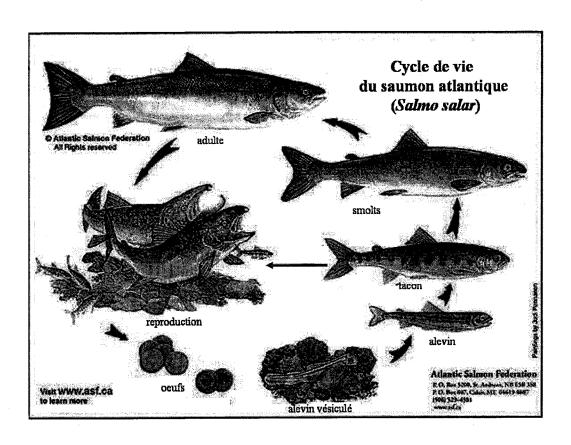


Figure 1.3. Cycle de vie du saumon atlantique. Fédération du saumon atlantique, tous droits réservés (www.asf.ca).

quotidiennement deux micro-habitats lui procurant protection contre les prédateurs et les fortes vitesses de courant.

#### Habitat hivernal du saumon atlantique juvénile

À l'approche de l'hiver, dans les régions nordiques tempérées, les conditions environnementales dans les cours d'eau évoluent rapidement, la température de l'eau se refroidit jusqu'au seuil de congélation, la neige s'accumule, le débit de l'eau diminue radicalement et la glace de surface et la glace de fond se forment (Power et al., 1993; Cunjak, Prowse et Parrish, 1998; Prowse, 2001). Les différents types de glace et leurs processus de formation ont un impact important sur la qualité et le nombre d'habitats disponibles en rivière et affectent fortement la survie des poissons (Power et al., 1993).

La performance générale du saumon atlantique diminue lorsque la température de l'eau s'abaisse (Rimmer, Paim et Saunders, 1985; Graham, Thorpe, et Metcalfe, 1996), incluant sa capacité de nage et de fuir aux prédateurs potentiels. En réponse à l'augmentation du risque de prédation et de la probabilité d'être coincé dans la glace à basse température (Heggenes et Dokk, 2001), le saumon atlantique juvénile devient progressivement nocturne à l'approche de l'hiver (Rimmer, Paim et Saunders, 1983; Fraser, Metcalfe et Thorpe, 1993; Johnston, Bergeron et Dodson, 2004). Il se cache durant la journée dans les interstices formés par le substrat de diamètre supérieur à 200 mm (Rimmer, Paim et Saunders, 1984) et émerge de son refuge à la tombée de la nuit pour sélectionner une zone où la vitesse du courant est généralement inférieure à 20 cm·s<sup>-1</sup> (Whalen et Parrish, 1999; Whalen, Parrish et Mather, 1999). Ce comportement est relié à la nécessité de se protéger des prédateurs durant le jour (Valdimarsson et Metcalfe, 1998) et au besoin de minimiser les dépenses en énergie durant la nuit (Whalen et Parrish, 1999; Whalen, Parrish et Mather, 1999). En effet, afin d'augmenter ses chances de survie durant l'hiver, le saumon juvénile doit diminuer ses dépenses énergétiques et le coût de son métabolisme de base (Heggenes et al., 1993; Whalen and Parrish, 1999).

En résumé, le saumon juvénile en eau froide a besoin de deux micro-habitats distincts pour compléter son cycle journalier. Ces micro-habitats de jour et de nuit sont rarement distribués au même endroit dans un cours d'eau. En effet, le substrat de grande taille (micro-habitat de jour) est généralement situé au centre du chenal où la vitesse de l'écoulement est plus rapide (Cunjak, 1988; Heggenes et Dokk, 2001) tandis que les vitesses d'écoulement faibles (micro-habitat de nuit) se trouvent généralement près des berges (Heggenes et al., 1993; Whalen et Parrish, 1999) ou en aval d'obstacles comme les débris végétaux ou les blocs émergés. Cette distribution spatiale des micro-habitats de jour et de nuit a déjà été observée par Heggenes et al. (1993) dans le cas de la truite brune (Salmo trutta) en hiver. Heggenes et al. (1993) suggéraient alors que la truite devait effectuer des déplacements quotidiens entre ses deux micro-habitats journaliers. Il est donc probable que le saumon atlantique juvénile effectue également de tels déplacements. De longs déplacements quotidiens peuvent défavoriser la survie du saumon juvénile en augmentant les coûts énergétiques et le temps d'exposition aux prédateurs. L'ampleur des déplacements effectués devrait donc être principalement influencée par la distribution spatiale des micro-habitats dans le milieu qui varie elle-même en fonction de la morphologie du cours d'eau.

#### 1.4 Morphologie des cours d'eau

À l'échelle d'un bassin versant, les caractéristiques physiques d'un cours d'eau varient de façon longitudinale et latérale. De façon générale, on observe un gradient longitudinal des conditions physiques de l'amont vers l'aval (Figure 1.4) ainsi qu'un gradient latéral du centre du chenal vers la berge (Figure 1.5).

#### 1.4.1 Variations longitudinales

En tête du bassin versant, la taille des sédiments du lit des cours d'eau est très grossière (galets et de blocs). Ces cours d'eau étroits et peu profonds s'écoulent généralement sur une pente très forte (4% à 35%) où l'érosion est importante (Church, 1996). La forme en escalier (step-pool) est la morphologie dominante, c'est-à-dire que les cours d'eau sont composés d'une séquence de petits bassins d'eau (pools) qui se forment à l'amont d'une ou plusieurs particules de grandes tailles ou encore de débris de bois. La présence de plusieurs blocs créée une structure à laquelle d'autres blocs plus petits et des galets peuvent s'imbriquer (Knighton, 1998). Cette structure représente une barrière à l'écoulement et provoque la création de petites chutes ou marches (steps).

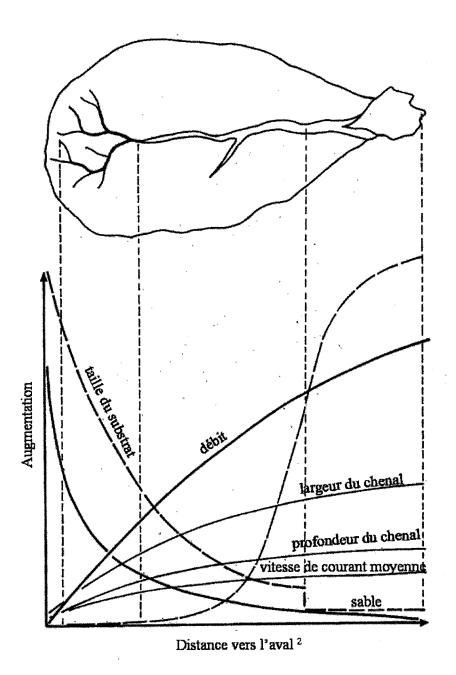


Figure 1.4. Variations longitudinales des caractéristiques d'un cours d'eau dans un bassin versant. Figure modifiée de Church (1996).

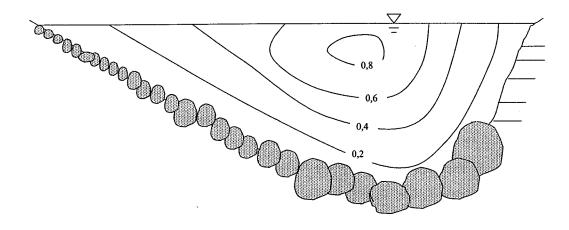


Figure 1.5. Schéma théorique d'une coupe transversale d'un cours d'eau illustrant les variations latérales de la taille des sédiments, de la vitesse (valeurs relatives) et de la profondeur de l'écoulement.

En aval, dans la zone intermédiaire du bassin versant, la taille des sédiments est inférieure à celle des zones plus en amont. Ces cours d'eau sont également plus larges et plus profonds que les cours d'eau de la tête du bassin. Les formes du lit dominantes sont généralement les séquences seuil-mouille (pool-riffle) qui divisent le cours d'eau en zones peu profondes où l'écoulement est rapide (seuil) et en zones profondes ou l'écoulement est lent (mouille). Une partie du chenal peut être affectée par l'accumulation de sédiments ou par la présence de débris végétaux qui modifient l'écoulement, le transport de sédiments et la morphologie du chenal (Church, 1996).

En aval du bassin versant, près de l'embouchure de la rivière, la taille des sédiments du lit est généralement petite et le chenal est plus large et plus profond. L'écoulement, le transport des sédiments et la morphologie du chenal sont dominés par la forme en plan du chenal et la séquence seuils et mouilles (Church, 1996). La présence de débris végétaux sur ces grands cours d'eau n'a pas autant d'importance que sur les plus petits cours d'eau car ceux-ci ne représentent plus qu'une infime portion de la largeur du chenal et ont donc un effet négligeable (Church, 1996).

#### 1.4.2 Variations latérales

De façon générale, la taille des sédiments, la vitesse de l'écoulement et la profondeur d'eau varient de façon latérale dans un cours d'eau (Figure 1.5). Le talweg, qui se trouve souvent au centre du cours d'eau, est caractérisé par des sédiments de grande taille, une vitesse d'écoulement rapide et une profondeur d'eau élevée. Lorsque l'on s'éloigne du centre du chenal, la taille des sédiments, la vitesse de l'écoulement et la profondeur d'eau diminuent.

Finalement, ces variations longitudinales et latérales des caractéristiques physiques des cours d'eau suggèrent que la proximité des micro-habitats nécessaires au saumon atlantique pendant l'hiver est contrôlée indirectement par la taille des cours d'eau.

#### 1.5 Distribution spatiale des micro-habitats hivernaux

La distribution des micro-habitats de jour (substrat > 200 mm) et de nuit (vitesse < 20 cm·s<sup>-1</sup>) nécessaires au saumon juvénile en hiver peut varier en fonction de la taille d'un cours d'eau. Sur un cours d'eau étroit, le substrat de grande taille et la vitesse de

l'écoulement faible peuvent se trouver à une grande proximité. En effet, la présence de blocs émergés et de débris de bois augmente la complexité de l'écoulement et de la granulométrie. Leur présence favorise donc la proximité des ressources nécessaires au saumon durant cette période. Par contre, les grands cours d'eau sont principalement contrôlés par les processus fluviaux qui déterminent la distribution des sédiments et de la vitesse de l'écoulement (Church, 1996). Ces cours d'eau sont généralement moins complexes à l'échelle d'un poisson et les micro-habitats de jour et de nuit peuvent être éloignés.

Dans l'objectif éventuel de comprendre le rôle de la distribution des micro-habitats de jour et de nuit sur la sélection d'habitat et sur la survie hivernale, il est essentiel d'étudier les déplacements quotidiens effectués par les saumons juvéniles dans leur milieu naturel.

#### 1.6 Les suivis à l'individu

Pour connaître les déplacements des poissons, il est nécessaire de suivre leur position de manière individuelle dans leur milieu. La méthode traditionnelle utilisée pour suivre individuellement les poissons est celle du marquage-recapture (Lucas et Baras, 2000). Cette méthode permet de mettre en évidence la variabilité des comportements entre les individus et peut également fournir des informations importantes pour la compréhension de la dynamique de leurs populations (Juanes, Letcher et Gries, 2000; Lucas et Baras, 2000). Le marquage-recapture permet entre autre de suivre les poissons à différents moments et de déterminer la taille du territoire qu'ils occupent quotidiennement ou au cours de leur vie (Lucas et Baras, 2000). Cependant, jusqu'à tout récemment, la technologie disponible permettait difficilement de suivre individuellement des poissons de petite taille (Juanes, Letcher et Gries, 2000) sans les perturber dans leur environnement naturel. Il existe différentes façons de marquer individuellement des poissons et de les suivre dans leur environnement (Lucas et Baras, 2000).

La façon la plus conventionnelle est d'utiliser des marqueurs externes. Les types de marqueurs varient en forme, en couleur et en grandeur et sont généralement fixés fermement au corps d'un poisson (Lucas et Baras, 2000). Les marqueurs de type Floy (étiquette en forme de T) ou les élastomères en sont des exemples. Les poissons marqués sont capturés à différents moments de leur vie par des trappes, à la pêche à l'électricité ou encore par une seine de rivage (pour des exemples, voir Lenormand, Dodson et Ménard, 2004; Thériault et Dodson, 2003). Pour connaître l'identité des poissons retrouvés, cette méthode nécessite la capture des poissons ainsi que leur manipulation hors de l'eau. Les informations que le manipulateur peut alors acquérir sur l'emplacement exact et le comportement naturel du poisson sont limités. Ces limites ont donc poussées au développement de méthodes utilisant des marqueurs internes détectables à distance (Lucas et Baras, 2000).

Le développement de la radiotélémétrie a révolutionné le monde de la biologie en permettant de suivre des poissons dans leur environnement sans perturber leurs comportements naturels (Lucas et Baras, 2000). Cette technique utilise une antenne aérienne à fréquences radio pour détecter des poissons marqués avec des radioémetteurs (30-170 MHz, pouvant émettre jusqu'à un kilomètre). Cependant, comme ceux-ci émettent des signaux grâce à des batteries, leur durée de vie est limitée à quelques semaines ou mois. De plus, l'antenne radio peut seulement localiser les poissons avec une précision variant entre un et cinq mètres (Lucas et Baras, 2000), ce qui n'offre pas une résolution suffisante pour les études à petite échelle.

Pour les études à plus petite échelle, une antenne portable utilisant la technologie PIT-tag (Passive Integrated Transponder tag) a récemment été conçue pour localiser la position de petits poissons (> 84 mm) marqués avec des PIT-tag de 23 x 4 mm (Roussel, Haro et Cunjak, 2000; Zydlewski et al., 2001). La technologie des PIT-tags combinée à l'antenne portable permet de détecter les poissons en rivière sans les perturber dans leur habitat, tout en les localisant avec une précision inférieure à 30 cm. Cette méthode est particulièrement efficace dans les petits cours d'eau ou les rivières peu profondes car l'antenne possède une portée d'environ 1 m. De plus, les PIT-tags sont passifs et ont une durée de vie beaucoup plus longue (théoriquement illimitée) que les émetteurs utilisés pour la radiotélémétrie. La figure 1.6 illustre un modèle de cette antenne qui a été fabriquée par des membres de notre laboratoire.



Figure 1.6 Antenne portable fabriquée selon le modèle conçu par Roussel, Haro et Cunjak (2000) et Zydlewski et al. (2001). Illustration d'un PIT-tag 23 mm à gauche en haut de la photo.

# Chapitre 2 <u>Résumé des travaux de recherche et de la méthode</u>

#### 2.1 Introduction

Ce chapitre est divisé en deux parties principales. La première partie présente un résumé de l'article exposé en anglais dans le chapitre trois. Cette partie débute par un rappel des objectifs et enchaîne avec la méthodologie, les principaux résultats et la discussion. La deuxième partie présente les résultats d'un volet du projet qui portait sur le suivi en semi-continu des déplacements des tacons. Cette partie n'est pas incluse dans l'article rédigé en anglais et est donc traitée plus en détail dans ce chapitre.

#### 2.2 Partie 1 : Étude des déplacements jour/nuit

#### 2.2.1 Rappel des objectifs et des hypothèses

L'objectif général de cette étude consistait à déterminer l'importance de la structure de l'habitat physique sur les déplacements journaliers et l'utilisation de l'habitat du tacon de saumon atlantique à l'automne et au début de l'hiver, juste avant la prise du couvert de glace. Le premier objectif spécifique était de déterminer si la longueur des déplacements journaliers des tacons varie en fonction de la taille et de la complexité d'un cours d'eau. Le deuxième objectif spécifique était de déterminer si ces déplacements varient également dans un même cours d'eau en fonction de la diminution de la température de l'eau. Finalement, le troisième objectif spécifique était de caractériser la sélection des habitats journaliers en fonction de la structure géomorphologique des sites étudiés.

La première hypothèse émise est que les tacons doivent effectuer de plus longs déplacements entre le jour et la nuit sur des cours d'eau qui sont plus larges et homogènes que sur des cours d'eau étroits et complexes. Comme les poissons en hiver sont contraints de minimiser leurs dépenses énergétiques, les rivières plus larges constitueraient alors de moins bons habitats hivernaux que les plus petits cours d'eau. En sachant que la température de l'eau influence la capacité de nage des poissons, la deuxième hypothèse émise est que les tacons se déplacent sur de moins longues distances lorsque la température de l'eau diminue. Et finalement, en ce qui a trait à la sélection d'habitat en fonction de la géomorphologie des sites, l'hypothèse est que les tacons sont flexibles dans leur utilisation du milieu et modifient leurs sélections

d'habitat en fonction de la disponibilité des différents paramètres physiques dans un cours d'eau.

#### 2.2.2 Matériel et méthode

La rivière Sainte-Marguerite (48°27'N, 69°95'W) est située dans la région du Saguenay, Québec (Figure 3.1, p.59). La taille du bassin versant de la rivière est de 2151 km² et le débit moyen annuel est d'approximativement 60 m³s⁻¹. Le cours d'eau est divisé en deux branches d'environ 40 m de largeur près de leur embouchure, soit la branche Principale et la branche Nord-Est. En général, un couvert de glace se forme à partir du mois de décembre et persiste tout l'hiver, jusqu'au mois d'avril suivant.

Afin de répondre aux objectifs de cette étude, trois sites de taille et de complexité différentes ont été sélectionnés (Figure 3.1, p.59). Le site Principale, large et peu complexe (25 m de large et 250 m de long), est formé d'une longue séquence seuilmouille. Le lit du site est composé de gravier et de cailloux (D84 = 67 mm) enfouis partiellement dans du sable fin. Le site Xavier, de largeur et de complexité intermédiaire (10 m de large et 150 m de long), est formé de quatre séquences seuilmouille dont le lit est composé de cailloux et de galets (D84 = 155 mm). À plusieurs endroits dans ce site, les patrons d'écoulement, le transport de sédiments et la morphologie sont influencés par d'importants débris de bois. Le site Allaire, le plus étroit et complexe (5 m de large et 130 m de long), représente un ruisseau typique de montagne en forme d'escalier (step/pool) avec un lit composé de blocs de grande taille (D84 = 500 mm). La longueur des sites a été déterminée de façon à tenter de s'assurer qu'il y ait un nombre suffisant de saumons dans chaque site pour les analyses statistiques. Les caractéristiques physiques des trois sites ont été déterminées au moyen d'une station totale en effectuant un échantillonnage systématique de la topographie du lit et de la surface d'eau de manière à obtenir toutes les profondeurs de l'écoulement. De plus, à chaque point de topographie avec la station totale, la taille des sédiments du lit était estimée visuellement (Latulippe, Lapointe et Talbot, 2001).

L'approche générale de l'étude était de marquer individuellement des tacons de saumons atlantique avec des PIT-tags (Passive Integrated Transponder tags) 23 mm. Ensuite, pendant la période hivernale, la position des tacons était localisée le jour et la nuit au moyen d'une antenne portable (Figure 1.6, p.19).

Les tacons ont été capturés dans les trois sites à la fin août 2003 par une pêche à l'électricité. Ceux dont la longueur excédait 84 mm ont été sélectionnés, ce qui représente la taille limite pour l'insertion du PIT-tag (Roussel, Haro et Cunjak, 2000). Les tacons ont été anesthésiés avec de l'huile de clou de girofle (Taylor et Roberts, 1999), mesurés et pesés. Un PIT-tag 23 mm a ensuite été inséré dans la cavité péritonéale par une courte procédure chirurgicale (Figure 2.1). Après la session de marquage, les tacons ont été transférés dans des viviers pendant 48 heures afin de s'assurer de leur bon état de santé avant leur remise en liberté. Au total, 62 tacons marqués ont été utilisés : 12 sur le site Principale, 30 sur le site Xavier et 20 sur le site Allaire. Le petit nombre de tacons marqués sur le site Principale est relié à leur faible abondance à cet endroit.

Les tacons marqués ont été localisés avec l'antenne portable trois semaines après la période de marquage afin qu'ils puissent reprendre leur comportement naturel suite à la chirurgie. Les tacons étaient localisés en balayant le site de l'aval vers l'amont en glissant l'antenne à la surface de l'eau. En raison de sa portée, l'antenne était introduite sous la surface d'eau lorsque la profondeur excédait un mètre. Sur les trois sites, les tacons ont été localisés individuellement à midi et à minuit pendant deux jours consécutifs, donnant un maximum de 4 positions et de 3 déplacements jour/nuit par poisson (jour 1-nuit 1, nuit 1-jour 2, jour 2-nuit 2). Ce suivi a été effectué une première fois en automne (17 sept. au 4 oct. 2003) et une autre fois au début de l'hiver (12 nov. au 4 déc. 2003). En automne, deux suivis ont été effectués sur le site Xavier en raison d'un bris de l'antenne à la fin du premier suivi, avant la localisation des tacons lors de la seconde nuit (donnant un maximum de 3 positions par tacon). Toutefois, les données qui avaient été récoltées lors de ce premier suivi ont été conservées et inclues dans les analyses (suivi automnal A et B). Lors d'un suivi, la position d'un saumon localisé avec l'antenne était identifiée avec une roche colorée et numérotée, puis géoréférencée avec une station totale. Les caractéristiques physiques de chacune des positions étaient ensuite déterminées en estimant visuellement la taille des sédiments du lit (Latulippe, Lapointe et Talbot, 2001), en mesurant la profondeur de l'écoulement et la vitesse moyenne de l'écoulement à 40% de la hauteur d'eau à partir du lit (courantomètre électromagnétique Marsh-McBirney)

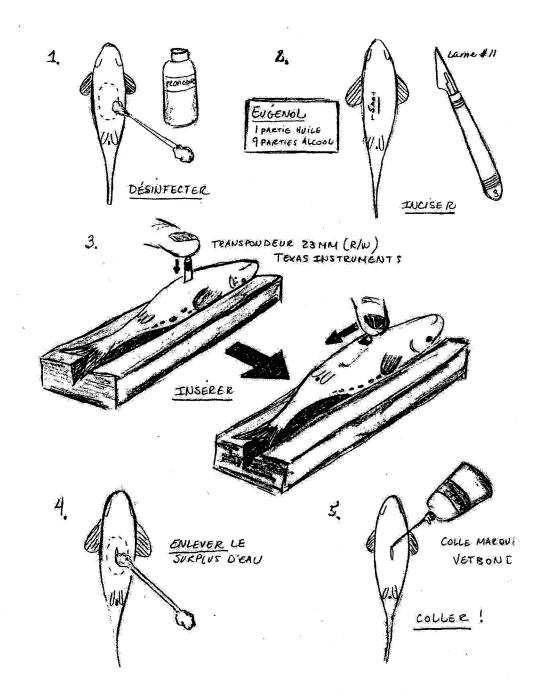


Figure 2.1. Marquage des saumons juvéniles de plus de 84 mm avec des PIT-tags 23 mm (technologie TIRIS, Texas Instruments)

Dans un premier temps, toutes les données recueillies durant les deux périodes d'échantillonnage ont été regroupées afin de comparer les distances de déplacements jour/nuit des tacons marqués entre les sites. Les déplacements des tacons au cours des suivis automnaux et hivernaux ont ensuite été analysés séparément pour comparer l'ampleur des mouvements à l'intérieur d'un même site entre les périodes d'échantillonnage. Les analyses statistiques ont été effectuées avec des tests U de Mann Whitney au seuil 0,05. La taille du domaine vital (Figure 2.2) a été analysée en considérant d'abord les positions de chaque tacon marqué en terme d'emplacement de jour et d'emplacement de nuit pour chacun des sites étudiés. Pour chaque tacon, un centroïde (moyenne arithmétique) des positions de jour et un centroïde des positions de nuit ont été calculés. La distance moyenne de chaque position de jour au centroïde de jour était ensuite calculée pour chaque tacon marqué et le même calcul était effectué pour les emplacements de nuit. Finalement, les distances obtenues pour tous les individus durant les deux suivis ont été groupées pour obtenir des domaines vitaux moyens de jour et de nuit. La comparaison du domaine vital de jour à celui de nuit a été effectuée à l'aide d'un test U de Mann-Whitney. Pour comparer les domaines vitaux de jour et de nuit entre les sites, des tests de Kruskall-Wallis ANOVA par rang ont été effectués.

#### 2.2.3 Résultats

#### Déplacements journaliers

L'analyse des déplacements a démontré une différence significative entre les sites pour ce qui est des distances de déplacements journaliers effectuées par les tacons (Figure 3.2, p.60). Ainsi, les tacons du site Principale effectuaient des déplacements journaliers significativement plus long que ceux du site Xavier (Mann-Whitney, p < 0,01) qui, à leur tour, effectuaient des déplacements significativement plus longs que ceux du site Allaire (Mann-Whitney, p < 0,01).

La comparaison des déplacements journaliers à chacun des sites entre l'automne et le début de l'hiver (Figure 3.3, p.61) a démontré que les déplacements journaliers des tacons étaient significativement plus courts au début de l'hiver sur les sites Xavier (test U de Mann-Whitney, p < 0,001) et Allaire (p < 0,001), mais que les différences n'étaient pas significatives sur le site Principale (p > 0,2). Les résultats de cette analyse ont également démontré que la longueur des déplacements des tacons sur le

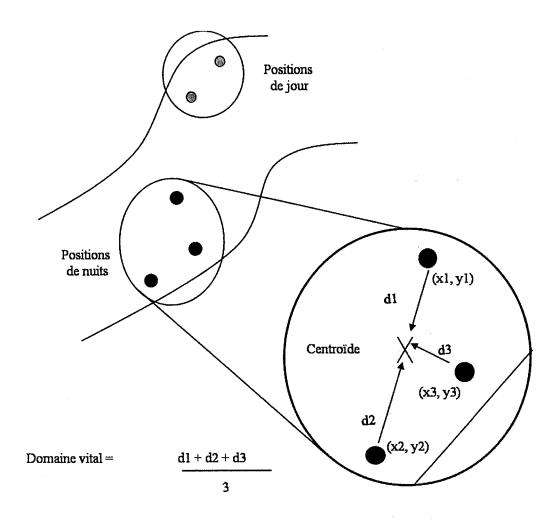


Figure 2.2. Méthode de calcul du domaine vital nocturne pour un tacon.

site Xavier n'était pas significativement différentes entre les suivis automnaux A et B (p > 0,2).

#### Sélection du micro-habitat

L'analyse de la sélection du micro-habitat (Figure 2.3) a démontré que les tacons marqués du site Principale sélectionnaient des micro-habitats significativement différents entre le jour et la nuit. Ainsi, ils sélectionnaient durant le jour une zone où les sédiments étaient de grande taille et l'écoulement profond et rapide. Ils se déplaçaient ensuite à la tombée de la nuit vers une zone où les sédiments étaient significativement plus petits et l'écoulement significativement moins profond et moins rapide (Mann-Whitney, p < 0.05). Cependant, ces différences entre les micro-habitats sélectionnés durant le jour et durant la nuit n'étaient pas aussi nettes sur le site Xavier et encore moins sur le site Allaire.

L'analyse de la sélection du micro-habitat a également démontré que les tacons marqués du site Principale sélectionnaient des micro-habitats semblables entre l'automne et le début de l'hiver (Kruskall Wallis, p > 0,05). Par contre, les tacons du site Xavier sélectionnaient des micro-habitats différents entre les périodes d'échantillonnage car les suivis avaient été effectués à des débits légèrement différents. En effet, sur le site Xavier, les résultats ont démontré des différences significatives entre les deux périodes d'échantillonnage pour ce qui est de la sélection de la vitesse de l'écoulement durant le jour et de la sélection de la taille des sédiments du lit durant la nuit (Kruskall-Wallis, p < 0,05). Cependant, les résultats ont aussi démontré que la sélection de la vitesse d'écoulement durant la nuit et la sélection de la taille des sédiments du lit durant le jour n'était pas significativement différentes (Kruskall-Wallis, p > 0,8). Les micro-habitats sélectionnés sur le ruisseau Allaire ne démontraient aucune tendance générale entre les deux périodes d'échantillonnage.

#### Domaine vital

La figure 3.4 (p. 62) démontre que pour tous les sites, le domaine vital de jour des tacons marqués était plus petit que le domaine vital de nuit (test U de Mann-Whitney, p < 0.05). En fait, 80% des tacons marqués retournaient exactement au même endroit durant le jour et étaient très fidèles à un refuge précis. La taille du domaine vital de jour des tacons ne variait pas significativement entre les trois sites

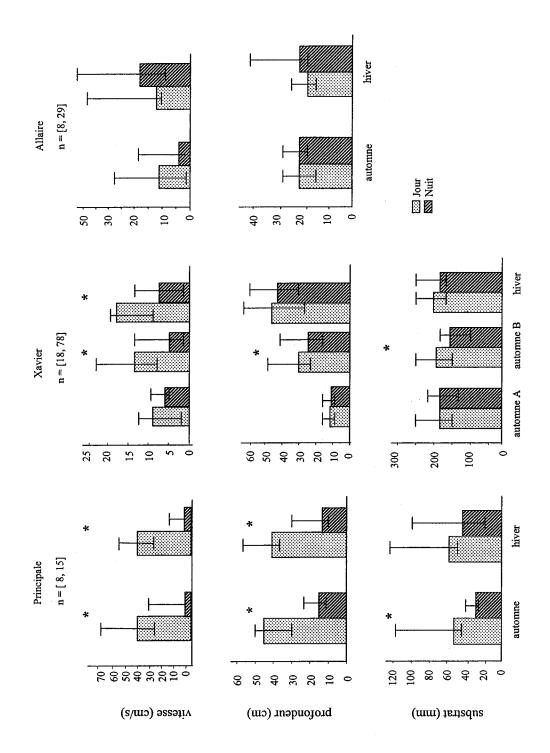


Figure 2.3 Sélection de la vitesse de l'écoulement, de la profondeur d'eau et de la taille des sédiments par le tacon. Les astérisques indiquent des différences significatives entre les sélections de jour et les sélections de nuit au seuil p < 0.05 (test U de Mann-Whitney).

(Kruskall-Wallis, p = 0.86), mais celle de nuit variait davantage (Kruskall-Wallis p = 0.062). La nuit, le domaine vital des tacons de la Principale était significativement plus grand que celui des tacons du site Xavier et du site Allaire (test U de Mann-Whitney, p < 0.05).

### Utilisation de l'habitat

En raison du taux de recapture plus élevé lors de la période d'échantillonnage d'automne, la position des tacons marqués lors du suivi automnal est ici utilisée pour illustrer leur utilisation de l'habitat (Figure 3.5, p.63-65). Cette utilisation de l'habitat était toutefois semblable entre les deux périodes d'échantillonnages.

La forme dominante du site Principale (Figure 3.5a, p.63) est une longue séquence seuil-mouille uniforme avec un faible gradient de changement. Durant la journée, les tacons utilisaient la partie externe du méandre et le seuil où les sédiments sont plus gros. La nuit, les tacons qui utilisait le seuil se déplaçaient vers la zone de recirculation qui est créée par la présence du banc d'accumulation qui se trouve immédiatement en amont. Cette zone est caractérisée par une vitesse d'écoulement inférieure à 10 cm·s<sup>-1</sup>. Un des tacons situé du côté externe du méandre durant le jour se déplaçait vers le côté interne au cours de la nuit, un endroit où la vitesse de l'écoulement est également très faible.

La morphologie du site Xavier (Figure 3.5b, p.64) est dominée par quatre courtes séquences seuil-mouille. Cependant, de nombreux débris végétaux qui modifient considérablement les patrons d'écoulement, la morphologie et la taille des sédiments sont retrouvés dans le site. Dans la section amont, la majeure partie des tacons se trouvaient en tête du seuil durant la journée et se déplaçaient dans la partie amont de la fosse à la nuit tombée. Dans les sections du milieu et aval, les positions de nuit et de jour étaient surtout déterminées par la présence des débris de bois. En effet, l'abondance des tacons était plus élevée et leurs déplacements journaliers plus courts lorsque ces structures étaient présentes.

Le site Allaire (Figure 3.5c, p.65) est typique d'un ruisseau de montagne en forme de paliers (step-pool). Ce type de ruisseau est caractérisé par des marches abruptes (step) composées de gros blocs qui provoquent la formation de bassins d'eau plus calmes

(pool). Dans ce site, les tacons se trouvaient exclusivement dans les bassins que ce soit le jour ou la nuit. De plus, les marches (steps) constituaient des frontières qu'ils traversaient très rarement. Durant le jour, les tacons cherchaient refuge sous des blocs près d'un step et se déplaçaient à la nuit tombée à l'intérieur de leur bassin, parfois dans la zone de recirculation derrière ce même bloc ou près des berges.

# 2.2.4 Discussion

L'objectif principal de cette étude était de déterminer l'influence de la morphologie d'un cours d'eau sur les déplacements journaliers et la sélection d'habitat des tacons en période hivernale. Nos résultats supportent l'hypothèse de départ que les tacons se déplacent sur de plus longues distances entre le jour et la nuit dans des rivières plus larges et moins complexes que dans les cours d'eau plus étroits et complexes. Nous croyons que ce résultat est lié au fait que les grandes rivières sont caractérisées par un faible gradient de changement et sont donc plus homogènes à l'échelle d'un poisson que les petits cours d'eau de tête de bassin qui sont très complexes. Les cours d'eau sont composés de multiples parcelles d'habitat dont la distribution dans l'espace influence la dynamique des populations animales (Wiens, 2002). Dans un ruisseau comme Allaire, les parcelles sont petites et nombreuses et les tacons peuvent se déplacer quotidiennement sur de très courtes distances pour trouver les habitats dont ils ont besoin. De plus, les tacons en hiver préfèrent des sédiments dont la taille varie entre 209 et 244 mm de diamètre (Rimmer, Paim et Saunders, 1984) et les sédiments sur le site Principale sont beaucoup plus petits (67 mm de diamètre). Ces observations suggèrent que le site de la Principale ne constitue pas un milieu hivernal adéquat pour le tacon, expliquant possiblement leur faible abondance observée sur ce site.

Les résultats ont également démontré que la distance des déplacements effectués par le tacon entre le jour et la nuit diminue au début de l'hiver alors que la température de l'eau se refroidit. La température de l'eau froide provoque le ralentissement du métabolisme des poissons (Hochachka et Somero, 1971) et exerce une influence importante sur le comportement et la sélection d'habitat chez le saumon (Cunjak, 1988; Heggenes et al., 1993; Fraser, Metcalfe et Burns, 1993). En effet, à l'approche de l'hiver de longs déplacements journaliers peuvent défavoriser la survie du tacon en augmentant les dépenses énergétiques ainsi que le temps d'exposition aux prédateurs.

En effet, pour survivre à cette période critique, le tacon doit diminuer ses dépenses énergétiques (Heggenes et al. 1993; Whalen and Parrish, 1999).

Les micro-habitats sélectionnés durant le jour par les tacons sur le site Principale étaient composés d'un écoulement plus profond, plus rapide et d'une taille de sédiments supérieure aux micro-habitats sélectionnés durant la nuit. Ces résultats concordent avec d'autres études portant sur la sélection du micro-habitat par le tacon en période hivernale (Cunjak, 1988; Heggenes et al., 1993; Whalen et Parrish, 1999; Whalen, Parrish et Mather, 1999). Les différences entre les périodes d'échantillonnage au niveau de la sélection du micro-habitat sur le site Xavier appuient la suggestion de Heggenes (1996) soutenant que le tacon sélectionne principalement la taille du substrat durant le jour et la vitesse de l'écoulement durant la nuit. En ce qui concerne le site Allaire, la sélection du micro-habitat ne démontrait pas de régularité ni entre le jour et la nuit ou entre les périodes d'échantillonnage. Ces résultats sont premièrement liés au fait que le site Allaire est très turbulent et complexe, ce qui implique une difficulté à déterminer le micro-habitat exact où se trouvait le tacon. Deuxièmement, l'utilisation de l'antenne sur le site Allaire était difficile en raison de la grande complexité du fond qui rendait imprécise la position du tacon. Ces différents facteurs expliquent donc en grande partie l'absence de tendance observée au niveau de la sélection du micro-habitat sur le site Allaire.

Durant le jour, les tacons ont démontré une très grande fidélité à un refuge précis. Une telle fidélité durant le jour serait attendue si la disponibilité des interstices dans un cours d'eau était limitée (Cunjak et Randall, 1993; Harwood et al., 2002; Orpwood, Griffiths et Armstrong, 2003). Ce pourrait être le cas pour les tacons du site Principale puisque la plupart des sédiments de grande taille sont enfouis partiellement dans le sable fin, réduisant ainsi la disponibilité des interstices. Par contre, les interstices sont abondants sur les sites Xavier et Allaire et les refuges potentiels sont nombreux. De plus, la compétition pour la ressource alimentaire ne peut pas expliquer la fidélité observée dans cette étude car l'alimentation est nettement réduite en hiver (Whalen et Parrish, 1999). Cependant, si le tacon choisit son refuge en évaluant les risques de mortalité et les possibilités de croissance (Lima et Dill, 1990), un refuge qui fournit des conditions de vie optimales devrait être favorisé. Les résultats démontrent également que le domaine vital nocturne sur le site Principale est plus grand que celui

des autres sites. Ceci pourrait s'expliquer par le fait que la zone d'habitat de nuit favorable est très grande par rapport aux zones de nuit sur les autres sites. Les saumons juvéniles peuvent alors se déplacer à l'intérieur de cette zone où la vitesse de l'écoulement est près de 0 cm·s<sup>-1</sup> sans faire des dépenses énergétiques supplémentaires.

L'analyse des mouvements et de l'utilisation de l'habitat par les tacons démontre des variations à l'intérieur d'un site et entre les sites en rapport avec la structure du milieu. Dans un cours d'eau comme le site Xavier, les débris de bois influencent l'écoulement, le transport des sédiments et la morphologie du chenal. Ces structures augmentent la complexité du milieu et permettent aux tacons d'avoir accès à différents types d'habitats sur de très courtes distances. Les tacons peuvent utiliser ces endroits entre autre comme refuge la nuit contre les vitesses de courant élevées (Whalen et Parrish, 1999). Sur les très petits cours d'eau, les gros blocs émergés sont également responsables de l'augmentation de la complexité. Par exemple, sur le site Allaire les gros blocs sont utilisés le jour comme refuge ou protection contre les vitesses de courant rapides. Par contre, sur les grands cours d'eau comme le site Principale, les débris végétaux ou les blocs émergés n'ont que peu d'influence sur l'écoulement, le transport des sédiment et la morphologie. En effet, la taille des débris de bois des ces cours d'eau est si petite par rapport à la largeur du chenal que leur effet devient négligeable. Les tacons utilisent donc les formes créées par les différents processus fluviaux tels que l'intérieur et l'extérieur d'un méandre ou les zones de recirculation de l'écoulement en aval d'un banc d'accumulation.

# 2.2.3 Conclusion

Grâce à la technologie PIT-tag et au développement d'une antenne portable, il est maintenant possible de suivre individuellement des poissons de petite taille dans leur milieu naturel pendant de longues périodes. Cette étude est à notre connaissance la première à démontrer l'importance de la proximité des micro-habitats jour/nuit hivernaux et des caractéristiques physiques du milieu dans la sélection et les mouvements journaliers des tacons de saumon atlantique. Les résultats obtenus et les observations effectuées sur le terrain suggèrent que la complexité de l'habitat joue un rôle important dans la sélection d'habitat du tacon en rivière. Nous croyons, tel que souligné par Cunjak (1996), que maintenir la complexité de l'habitat dans un cours

d'eau augmente la proximité des ressources qu'un poisson peut nécessiter au cours de sa vie ou de sa journée favorisant ainsi ses chances de survie.

# 2.3 Partie 2: Étude des déplacements en semi-continu

# 2.3.1 Introduction

À mesure que l'hiver approche, le saumon atlantique juvénile devient progressivement nocturne (Rimmer, Paim et Saunders, 1983; Fraser, Metcalfe et Thorpe, 1993; Johnston, Bergeron et Dodson, 2004). Durant la journée il se cache dans les interstices formés par le substrat (> 20 cm de diamètre, Rimmer, Paim et Saunders, 1984) et émerge de son refuge à la tombée de la nuit pour sélectionner une zone où la vitesse de l'écoulement est faible (Whalen et Parrish, 1999; Whalen, Parrish et Mather, 1999). Il existe cependant très peu d'information concernant les patrons d'activités hivernaux des saumons juvéniles en milieu naturel sur l'ensemble d'un cycle journalier. En effet, la plupart des études existantes ont été effectuées en laboratoire (Fraser, Metcalfe et Thorpe, 1993; Metcalfe, Fraser et Burns, 1999).

### 2.3.2 Objectifs et hypothèses

L'objectif général de cette étude était de caractériser l'ensemble les patrons journaliers de déplacements des tacons de saumon atlantique sur une période de 24 heures. Le premier objectif était de déterminer à quel moment de la journée le tacon se déplace de son micro-habitat de jour vers son micro-habitat de nuit et de caractériser sa mobilité journalière. Le deuxième objectif était de déterminer si les patrons de déplacements varient en fonction de la diminution de la température et des conditions environnementales. Et finalement, le troisième objectif était de valider la méthode utilisée dans la partie 1 en déterminant si les déplacements journaliers effectués réellement par un tacon sont bien représentés en localisant la position de celui-ci à midi et à minuit.

La première hypothèse émise est que le tacon se déplace seulement après le coucher du soleil et qu'il est davantage mobile durant la nuit que durant le jour. Sachant que le tacon doit minimiser ses dépenses énergétiques en hiver et que la température de l'eau affecte son métabolisme, la deuxième hypothèse est que les patrons de déplacements du tacon sont influencés par la température de l'eau et les conditions

environnementales. La troisième hypothèse est qu'en calculant une distance de déplacement à partir de la position d'un tacon à midi et à minuit, la distance réelle parcourue quotidiennement est estimée de façon adéquate.

# 2.3.3 Matériel et méthode

L'approche générale de l'étude était de suivre en semi-continu les positions de tacons marqués avec des PIT-tags 23 mm sur une période de 24 heures à l'automne et au début de l'hiver 2003. Les travaux ont été effectués sur le site Xavier dont les caractéristiques et la localisation ont été exposées dans la section 2.2.2 de la Partie 1. Sur ce site, 30 tacons avaient été précédemment marqués avec des PIT-tags 23 mm dans le cadre de l'étude des déplacements jour/nuit.

Afin de répondre aux objectifs de l'étude, les saumons juvéniles marqués ont été localisés individuellement avec l'antenne portable à toutes les deux heures pendant une période de 24 heures. Ce suivi a été effectué une première fois en automne (30 septembre 2003) et une deuxième fois au début de l'hiver (3 décembre 2003). Chaque suivi débutait à midi et se terminait à midi le jour suivant. La méthode utilisée pour localiser et géoréférencer la position des tacons était identique à celle utilisée lors de l'étude des déplacements jour/nuit, exposée à la section 2.2.2 de la partie 1.

Durant la période d'échantillonnage à l'automne, le coucher du soleil avait lieu à 17h25 et le lever à 5h42 (heure avancée de l'Est) pour une période de clarté quotidienne de 11,74 heures. Au cours de la période de 24 heures, la température de l'eau a atteint un maximum de 14 °C durant le jour et un minimum de 7 °C durant la nuit. Au début de l'hiver, au moment de la deuxième période d'échantillonnage, le coucher du soleil avait lieu à 15h51 et le lever à 7h16 (heure normale de l'Est) pour une période de clarté quotidienne de 8,26 heures. La température de l'eau était constante à -0.1 °C le jour comme la nuit et le frasil était présent en grande quantité dans le site. De plus, au moment du suivi, la glace de surface était en formation de façon rapide.

Pour caractériser les patrons de déplacements, les distances de chaque tacon par rapport à sa roche de départ (à midi) étaient calculées pour chaque période de 2 heures, tout au long des 24 heures. Ces distances calculées pour tous les poissons ont

ensuite été regroupées afin de constituer une distance moyenne de la roche de départ à toutes les 2 heures pour une période de 24 heures. Ce calcul a été effectué pour les suivis d'automne et du début de l'hiver. La mobilité de jour et de nuit des tacons a ensuite été déterminée avec l'équation :

Mobilité du saumon A = Nombre de déplacements du saumon A x 100

Nombre d'observations du saumon A

Un test U de Mann-Whitney a été utilisé afin de comparer la mobilité du tacon durant le jour à celle durant la nuit ainsi que pour comparer la mobilité des saumons juvéniles entre l'automne et le début de l'hiver.

### 2.3.4 Résultats

Les résultats du suivi d'automne indiquent que durant la journée, entre 12h00 et 18h00, tous les tacons (n = 25) restaient à leur micro-habitat de jour (Figure 2.4) enfouis dans les interstices du lit. Immédiatement après le crépuscule, entre 18h00 et 20h00, tous ces tacons se déplaçaient vers leur micro-habitat de nuit et restaient émergés. Les tacons atteignaient leur micro-habitat de nuit de façon rapide, en effectuant leur plus grand déplacement immédiatement après le crépuscule (moyenne = 9,7 m) et ils se déplaçaient ensuite très peu à l'intérieur de cette zone. Entre 4h00 et 6h00, la période juste avant l'aube, 70 % des tacons étaient retournés exactement à leur roche de départ pour atteindre un maximum 83 % de retour à la roche de départ à midi. À midi, les 5 tacons qui n'étaient pas retournés à leur roche de départ se trouvaient en moyenne à 0,4 m de celle-ci. En moyenne au cours de la période de 24 heures, les tacons se déplaçaient à une distance de 4,1 m de leur roche initiale au cours de la nuit.

Les résultats du suivi du début de l'hiver démontrent que 18 % (n =17) des tacons restaient immobiles durant toute la période d'échantillonnage. Contrairement au suivi de l'automne, les tacons effectuaient leurs premiers déplacements graduellement au cours de la journée et de la soirée (Figure 2.4). En effet, 15 % d'entre eux se déplaçaient pour la première fois de la journée entre 12h00 et 16h00, 38 % immédiatement après le crépuscule entre 16h00 et 18h00, 31 % entre 18h00 et 20h00,

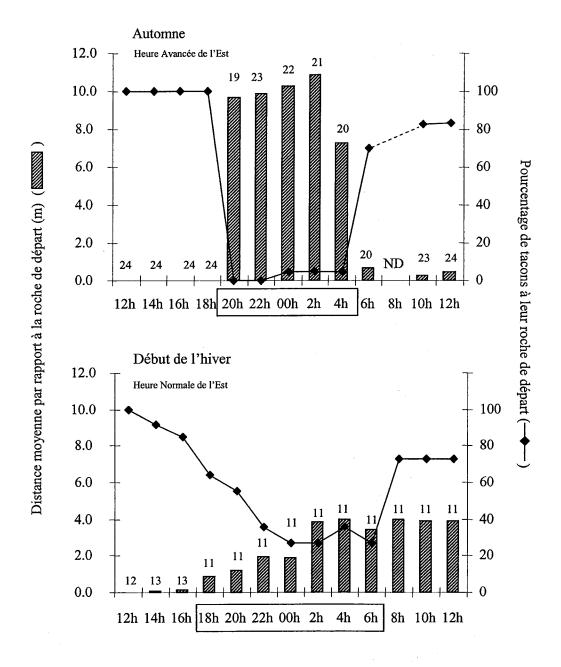


Figure 2.4 Patrons des déplacements déterminés par les distances moyennes des tacons par rapport à leur roche de départ ainsi que par le pourcentage des tacons présents à leur roche de départ, à toutes les deux heures au cours de la période de 24 heures. Les résultats sont illustrés pour les périodes d'échantillonnage d'automne (30 septembre 2003) et du début de l'hiver (3 décembre 2003). Les heures encadrées représentent la période nocturne. Les nombres au-dessus des barres indiquent la taille des échantillons.

et 15 % plus tard dans la nuit. Au cours de cette période, les tacons se déplaçaient en moyenne à 2,2 m de leur roche initiale. Après le lever du soleil à 8h00, 73 % des tacons étaient retournés exactement à leur roche de départ et cette proportion était gardée jusqu'à midi. Les quatre tacons qui n'étaient pas retournés à leur roche de départ se trouvaient en moyenne à 12 m de leur roche de départ (min = 0,7 m, max = 42 m).

Les résultats de la figure 2.5 démontrent que les tacons étaient significativement plus mobiles la nuit que le jour durant l'automne (n=26, Mann-Whitney, p<0,001) et au début de l'hiver (n=13, p<0,001). Les résultats démontrent également que par rapport à l'automne, les tacons au début de l'hiver étaient significativement plus mobiles durant le jour (Mann-Whitney, p<0,05) et significativement moins mobiles durant la nuit (p<0,05).

# 2.3.5 Discussion

L'objectif principal de l'étude était de caractériser l'ensemble des patrons de déplacements et la mobilité des tacons de saumon atlantique sur une période de 24 heures pendant l'automne et le début de l'hiver. Bien que le nombre de sites et d'échantillonnage soient restreints dû à la difficulté de travailler sur des périodes de 24 heures en continue (pour deux même personnes), cette étude fournit des renseignements intéressants concernant les patrons d'activités des tacons en automne et en hiver. Durant la période d'échantillonnage d'automne, les tacons émergeaient de leur refuge immédiatement après le coucher du soleil et la majorité d'entre eux retournaient se cacher avant l'aube au même refuge. Les résultats ont d'ailleurs démontré que les tacons étaient nettement plus mobiles durant la nuit que durant le jour où ils ne se déplaçaient pas du tout. Ces résultats sur la plus grande mobilité nocturne concordent avec d'autres études sur les comportements journaliers des tacons en période hivernale (Heggenes et al., 1993; Hiscock et al., 2002; Roussel et al., 2004). Cependant, notre protocole d'échantillonnage ne permet pas de déterminer si les tacons effectuaient des sorties ponctuelles entre deux suivis consécutifs. Le pic de déplacements observé immédiatement après le coucher du soleil concorde avec les résultats de Hiscock et al. (2002). En effet, nos données suggèrent que les tacons maximisent leur temps passé à l'extérieur du refuge durant la période nocturne en

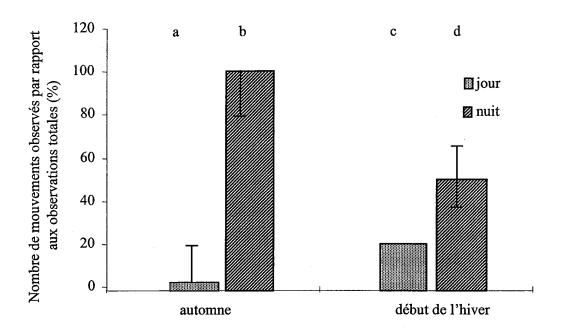


Figure 2.5 Mobilité des tacons marqués. Les lettres différentes indiquent des différences significatives au seuil p = 0.05 (test U de Mann-Whitney). Les barres indiquent le  $25^e$  et le  $75^e$  percentile.

automne, possiblement pour s'alimenter (Cunjak et Power, 1986) ou encore analyser leur environnement afin d'éviter les mauvaises conditions telle que la glace (Heggenes et Dokk, 2001). En effet, même si la glace ne se formait pas encore en automne, le comportement de nuit du tacon peut être une réponse adaptative aux mauvaises conditions hivernales qui approchent (Cunjak et Power, 1986).

Durant la période d'échantillonnage du début de l'hiver, les tacons marqués étaient toujours plus mobiles la nuit que le jour mais la différence était moins nette qu'au moment de l'échantillonnage d'automne. Le patron des déplacements des tacons était étendu sur tout le cycle journalier et il ne semblait pas y avoir de comportements journaliers aussi défini que durant l'automne. De plus, la mobilité des tacons durant la nuit en hiver était inférieure à la mobilité de nuit en automne. Les différences observées entre les deux périodes d'échantillonnage dans les patrons de déplacements et la mobilité sont probablement reliées à la diminution de la température de l'eau qui contraint le tacon en hiver à minimiser davantage ses dépenses énergétiques (Cunjak et Randall, 1993; Whalen et Parrish, 1999). Par contre, les résultats sur la mobilité ont également démontré que la mobilité des tacons durant le jour était plus élevée au début de l'hiver qu'en automne, ce qui est plutôt inattendu. Ce résultat peut s'expliquer par le fait que le suivi en décembre a été effectué alors que la glace de surface était en train de se former et que le frasil était abondant dans le cours d'eau. À cette période, les conditions environnementales étaient dynamiques et les tacons devaient se déplacer souvent pour chercher d'autres refuges adéquats. La glace est d'ailleurs connue pour avoir une influence importante sur la redistribution des tacons en hiver (Cunjak et Randall, 1993; Whalen, Parrish et Mather, 1999).

# 2.3.6 Conclusion

Ces travaux ont permis de caractériser les patrons de déplacements journaliers des tacons sur une période de 24 heures dans leur milieu naturel, durant l'automne et le début de l'hiver. Même si le nombre de sites et de tacons marqués sont insuffisants pour conclure qu'il existe des variations saisonnières dans les patrons d'activités des tacons, les données obtenues dans cette étude appuient toutefois l'existence de ces changements et incitent à investiguer davantage sur ce sujet.

Les résultats de cette étude suggèrent également que la méthode utilisée lors de l'étude des déplacements jour/nuit (partie 1) est valide. En effet, nos données ont démontrées qu'en général le tacon ne se déplace pas ou très peu durant les heures de clarté lorsqu'il est caché dans le substrat. À la tombée de la nuit, le tacon se déplace alors directement vers son micro-habitat de nuit favorable et se déplace ensuite très peu au cours de la nuit. En conclusion, en calculant une longueur de déplacement d'un tacon entre sa position de jour à midi et sa position de nuit à minuit, la distance réelle qu'il parcours entre le jour et la nuit est globalement estimée de façon adéquate.

# Chapitre 3 <u>Influence of stream morphology on the diel movements of PIT-tagged Atlantic salmon</u> <u>parr during in fall and early-winter</u>

# Influence of stream morphology on the diel movements of PIT-tagged Atlantic salmon parr in fall and early winter

Ménard, A., and N.E. Bergeron

Institut national de la recherché scientifique, INRS-ete

880 Ch. Ste-Foy, Bureau 840, C.P. 7500, Québec, Qc, Canada G1V 4C7

Email: ani\_menard@hotmail.com normand\_bergeron@inrs-ete.uquebec.ca

### 3.1 Résumé

À l'approche de l'hiver, le saumon atlantique juvénile s'enfouit à l'intérieur des interstices du substrat durant le jour pour n'en ressortir qu'à la tombée de la nuit. Il sélectionne alors les zones où les vitesses de courant sont faibles. Ces préférences d'habitats suggèrent que le saumon juvénile effectue des déplacements journaliers entre les habitats de jour et de nuit et que les caractéristiques de ses déplacements sont fonctions de l'organisation spatiale des principales variables de l'habitat (substrat, vitesse et profondeur de l'écoulement). L'objectif général de cette étude consistait à déterminer l'importance de la structure de l'habitat physique sur les déplacements journaliers et l'utilisation de l'habitat du saumon atlantique juvénile en comportement nocturne, avant la prise du couvert de glace. Les travaux ont été effectués à l'automne 2003 sur trois sites morphologiquement distincts de la rivière Sainte-Marguerite (Saguenay, Québec). En août 2003, 62 tacons (30 Xavier, 20 Allaire, 12 Principale) ont été marqués avec des PIT-tag 23 mm. En automne et au début de l'hiver, les tacons étaient localisés au moyen d'une antenne portable à midi et à minuit pendant deux jours consécutifs.

Les résultats de nos analyses ont démontré que les tacons modifient leurs déplacements et l'utilisation de l'habitat en fonction de la structure morphologique des sites et des différents paramètres physiques disponibles, tels que des débris de bois ou des blocs émergés. Nos résultats démontrent que plus le site est large et homogène et plus les tacons se déplacent significativement sur de plus longues distances entre le jour et la nuit (p < 0,01). De plus, nos résultats indiquent qu'au début de l'hiver les tacons se déplacent sur de moins longues distances qu'en automne. La sélection du micro-habitat sur Xavier suggère que la taille du substrat est le facteur le plus important dans la sélection de jour et que la vitesse d'écoulement le facteur le plus important dans la sélection de nuit. Les résultats ont également démontrés que 80% du temps, les tacons retournent exactement au même endroit de jour en jour.

# 3.2 Introduction

In temperate regions, the winter period is characterized by harsh environmental conditions and is often considered to be a critical period for the survival of lotic fish (Power et al. 1993; Heggenes et al. 1993; Cunjak and Randall 1993; Cunjak 1996; Whalen et al. 1999). In response to such difficult environmental conditions, many fish species, such as the juvenile Atlantic salmon (Salmo salar), adapt their habitat preferences and behaviour at the onset of winter. When water temperature decreases under 8-12 °C, juvenile Atlantic salmon, as well as many other salmonids, are known to become predominantly nocturnal (Rimmer et al. 1983; 1984; Cunjak 1988; Fraser et al. 1993; Heggenes et al. 1993; Bremset 2000; Heggenes et Dokk 2001; Johnston et al., 2004). During the day, they seek shelter within the interstices formed by coarse bed material (Rimmer et al. 1983; 1984; Cunjak 1988; Heggenes and Dokk 2001) and emerge from the river bed at night to select areas having slow water velocities and shallow depths (Whalen et al. 1999; Whalen and Parrish 1999; Heggenes and Dokk 2001). Daytime sheltering is generally thought to be caused by the reduced swimming ability (Rimmer et al. 1985; Graham et al. 1996) and fright reaction of juvenile salmon in cold water which forces them to hide in the substrate in order to avoid predators (Valdimarsson and Metcalfe 1998) and minimise energy expenditure (Cunjak et al. 1998). Nocturnal emergence towards low-velocity areas allows salmon to keep minimising energy expenditures while feeding a little despite the reduced metabolic demand due to low water temperature (Cunjak et al. 1998).

The consequence of this diel shift in micro-habitat selection is to restrict considerably suitable winter habitat areas offering in proximity both coarse substrate with interstices for daytime sheltering and low flow velocities and small flow depths for nocturnal emergence (Heggenes 1996). In rivers, such daytime and night-time habitats are rarely spatially concurrent. Coarse substrates are generally located near the center of the channel, whereas slow water velocities are found near the river banks or downstream from large obstacles protruding above the bed such as boulders and large woody debris.

As suggested by Heggenes et al. (1993) for the case of juvenile brown trout, the spatial distribution of required daily habitats during nocturnal behaviour implies that juvenile salmon spend energy moving from a suitable daytime to a suitable night-time microhabitat. Because juvenile Atlantic salmon adopt an overwintering strategy of minimizing net energy loss and basic maintenance (Heggenes et al. 1993; Whalen and Parrish 1999), long daily movements could have a negative impact on their condition and survival. However, despite their potential importance for understanding the population dynamics of juvenile salmon in winter, such daily movements of juvenile salmon have never been documented nor studied in detail. In the past, the quantification of such movement was impeded by the lack of technology capable of tracking small fish individually. However, recent advances in passive integrated transponders (PIT) technology now overcome these limitations. A new portable antenna now makes it possible to track fish as small as 84 mm tagged with 23 mm transponders (Roussel et al. 2000; Zydlewski et al. 2001). This constitutes a non intrusive method for locating Atlantic salmon parr in their natural environment.

The main objective of this paper was to evaluate the influence of river morphology and complexity on the characteristics of the daily movements of Atlantic salmon parr in autumn, during its nocturnal behaviour. We hypothesized that parr in larger rivers must travel longer distances between their daytime and night-time habitats than parr in smaller rivers which are more complex, and where different habitat types are in closer proximity. The second objective was to assess the effect of water temperature on the characteristics of these movements. We hypothesized that parr diminish the extent of their daily movements as water temperature decreased.

### 3.3 Material and methods

### 3.3.1 Study area

The Sainte-Marguerite River (48°27'N; 69°95'W; Fig. 3.1) is situated in the Saguenay region, Québec, and drains an area of 2151 km<sup>2</sup>. The mean annual discharge is approximately 60 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>. The river is divided into two main branches, the Principale Branch and the Nord-Est Branch. Both branches flow over nearly 100 km and are approximately 40 m wide near their outlet. Water temperature ranges between 0 °C during winter and 25 °C in summer. Generally, there is an ice-cover present from

December to April and the formation of frazil and anchor ice often occurs prior to icecover formation.

Atlantic salmon (Salmo salar) coexist in this river with many other fish species such as the resident and anadromous brook trout (Salvelinus fontinalis), suckers (Catostomus sp.), the longnose dace (Riinichthys cataractae), the American eel (Anguilla rostrata) and the sea lamprey (Petromyzon marinus).

Three sites were selected on the Sainte-Marguerite River to represent different stream habitat structure and complexity (Table 3.1). Site Principale is a pebbeled riffle/pool sequence with many embedded cobbles. At the opposite, site Allaire is a typical bouldered headwater step-pool stream with a steep slope and highly complex patterns of flow velocities. Site Xavier is an intermediate size river characterized by four cobbled short riffle-pool sequences with woody debris present in the middle and downstream portions of the site. The length of each site was determined in order to include at least one complete riffle-pool and to ensure that a minimum of ten fish would be captured, tagged and returned to the exact location where they were captured. Water temperature was recorded hourly at each site during the study period using portable temperature data loggers.

# 3.3.2 Habitat description

Stream morphology was characterized in all sites with a bed topography survey using a total station. Water depths were calculated from total station water surface elevations and bed topography. Additionally, visual estimations of the D84 (Latulippe et al. 2001) were made at each topographic point. Each site was also described qualitatively with photos and drawings to locate protruding obstacles such as woody debris and boulders.

# 3.4.3 Fish capture and tagging

Atlantic salmon parr were captured in each study site at the end of August 2003 with a backpack electrofisher (Smith-Root model 12-A). Parr larger than 84 mm ( $L_{\rm F}$ ), corresponding to age 1+ and 2+, were selected which is the size limit suggested by Roussel et al. (2000) for the insertion of 23 mm tag. Salmon were anesthetised with clove oil (Taylor and Roberts 1999), measured ( $L_{\rm F}$ , mm), weighed (g) and placed

ventral side up on a foam pad. An incision of 5 mm was made on the ventral line anterior to the pelvic girdle. Parr were tagged with  $3.9 \times 23.1$  mm transponders (0.6 g in air; TIRIS, Texas Instruments) inserted into the peritoneal cavity, and the incision was closed with surgical glue (3M Vetbond TM). Mean fork length ( $L_F \pm \text{ s.d.}$ ) of tagged fish on the site Principale, Xavier and Allaire were  $96 \pm 6.3$  mm,  $97 \pm 9.1$  mm, and  $113 \pm 16$  mm, and mean mass (mass  $\pm \text{ S.d.}$ ) were  $9.3 \pm 1.8$  g,  $10.5 \pm 3.2$  g and  $19.2 \pm 10.0$  g, respectively. The PIT-tag accounted for 3.8 % to 6.7 % of total body weight. After tagging, all parr were kept in an oxygenated tank for 2 to 3 hours and then placed in netted flow-through recovery box for 48 hours to ensure full recovery before releasing them into their respective environment. A total of 62 parr were marked, 12 on the Principale, 30 on Xavier and 20 on Allaire. The small number of tagged parr on site Principale was due to the very low relative density of large parr (number of parr > 84 mm) in this area which was  $0.16 \times 100\text{ m}^{-2}$  compared to  $2 \times 100\text{ m}^{-2}$  on site Xavier and  $3 \times 100\text{ m}^{-2}$  on site Allaire.

# 3.3.4 Fish tracking

A portable antenna was constructed following the design described by Roussel et al. (2000) and Zydlewski et al. (2001). The antenna provided a detection range between 0.7 m and 1 m, depending on the orientation of the transponder. Tracking began one month after releasing the fish in their environment in order to avoid abnormal behaviour induced by the tagging procedure. Individually coded marked parr were localised at each site by moving the antenna just above the stream surface in an upstream direction. In deeper water, the antenna was introduced underneath the water surface in order to approach within 1 m from the bed surface. At each site, parr were positioned at noon and midnight for two consecutive days, thereby providing a maximum of four positions per fish if it was localised on each sampling occasion. This survey was repeated twice at each site; once at the beginning of the fall (fall survey, 17 Sept. to 4 Oct. 2003; mean water temperature:  $10 \pm 4$  °C) and once in early-winter (early winter survey, 12 Nov. to 4 Dec. 2003; mean water temperature: 0 ± 1 °C). Parr were tracked twice on Xavier during the fall surveys (fall survey A and B) due to an antenna breakdown at the end of survey A which prohibited us from obtaining second night parr locations (providing only 3 positions per fish). However, data that had been sampled were kept and analysed. When a parr was found, a numbered painted rock was placed at its location. At the end of each survey, parr locations were positioned with a total station and microhabitat was described by measuring water depth, substrate size by a visual estimation of 84<sup>th</sup> percentile (Latulippe et al., 2001), and mean flow velocity at 0·4 time water depth from the bed using a Marsh-Mc Birney electromagnetic current meter.

# 3.3.5 Data analysis

Data collected during the whole study period were grouped to analyse the influence of stream morphology on the extent of parr daily movements. Distances of movements during the fall and early-winter surveys were then compared to evidence temporal variability within each site. Mann-Whitney *U*-tests were carried out for both analyses.

The daytime and night-time habitat ranges of individual fish were determined by first calculating a centroid (arithmetic mean) for both the daytime and the night-time positions of a fish. The average distance value between each daytime and night-time positions of a fish and its corresponding centroid were then calculated to obtain individual ranges. Daytime and night-time individual habitat ranges were then averaged according to sampling dates and sites, and compared using Mann-Whitney *U*-tests. Between sites comparisons of daytime habitat and night-time habitat ranges were made by pooling data from both surveys at each site. Kruskall-Wallis ANOVA by ranks and Mann-Whitney *U*-tests were carried out for these analyses.

### 3.4 Results

### 3.4.1 Parr recaptures

During the fall survey, approximately one month after tagging, 83 % of the released PIT-tagged parr were detected at least one time with the antenna on both the sites Principale (10/12) and Xavier (fall survey A and B, 25/30), and 90 % on site Allaire (18/20). In the early-winter survey, the recapture rate diminished to 67 % (8/12), 60 % (18/30), and 30 % (6/20), on the sites Principale, Xavier and Allaire, respectively. Of these recaptures, three were either dead fish or lost tags since they were detected by the antenna at the exact same location during both surveys but neither the fish nor the tag could be found. These tags are thus excluded from the rest of the paper.

# 3.4.2 Daily movements

For the whole study period, a total of 211 daily movements (night to day or day to night movements) were measured, 21 on site Principale, 143 on site Xavier and 47 on site Allaire. During the fall survey, all tagged parr were moving at every day to night and night to day transition, while in early winter, 17 % (5/29) of the recaptured parr remained immobile throughout the survey. Three of these immobile parr (2 in site Xavier and 1 in site Allaire) were known alive because movements were detected on subsequent occasions as part of another part of the study. The other two parr (1 in site Xavier and 1 in site Principale) were located underneath a rock that remained covered by anchor ice throughout the survey.

Figure 3.2 shows that the length of the daily movements of parr between their daytime and night-time habitats was significantly different between sites (p < 0.05). Parr moved over longer daily distances in the wider and more uniform site Principale than in the intermediate size and more complex site Xavier. In turn, tagged parr of site Xavier moved longer daily distances than those of the smaller and highly complex site Allaire.

The results also indicate that the daily movements of tagged parr were shorter in the early-winter survey, where water temperature ranged from 7 °C to 13 °C, than in the fall survey, where water temperature ranged between 0 °C and 1 °C (Figure 3.3). However, these differences in length of diel movement were significant only at sites Xavier and Allaire (Mann-Whitney U-test, p < 0.001) due to the small sample size of site Principale. At site Xavier, the length of the daily movements of parr was not significantly different between fall surveys A and B, which were sampled within two weeks of each other when water temperature was similar.

### 3.4.3 Habitat range

At each site, daytime habitat range, as well as night-time habitat range, were not significantly different in the fall survey than in the early winter survey (Mann-Whitney U-test, p < 0.05). For this reason, and in order to increase sample sizes, habitat ranges of both surveys were pooled together (Figure 3.4). This figure shows that at all sites, daytime habitat range was significantly smaller than night-time habitat range (Mann-Whitney U-test, p < 0.05). Indeed, median daytime habitat range was

zero at all sites, indicating that parr tended to return to the same location during the day. In fact, our observations showed that 80 % of the parr returned beneath the same rock everyday during a single survey. While the daytime habitat range of parr was not significantly different between sites, their night-time habitat range was significantly larger on site Principale than on sites Xavier and Allaire (Mann-Whitney U-test, p < 0.05), which were not significantly different one from the other (Mann-Whitney U-test, p = 0.84).

# 3.4.4 Characteristics of parr movements

Although PIT-tagged parr consistently hid during the day underneath the substrate and emerged at night to seek low flow velocities, the way they exploited their habitat was markedly different between sites. However, since their exploitation of the habitat was similar in the fall and early winter surveys, only the results of the fall survey are presented for the sake of clarity.

At site Principale (Fig. 3.5a), daytime positions of parr were mostly located near the outer bank of the meander and in the riffle where bed material size was relatively larger. At night, all parr from the riffle moved to the backwater area located downstream from the point bar. One parr located near the outer side of the pool during the day moved transversally towards to the inner side at night, while another stayed in the pool, moving only one meter from its daytime location. Two fish located in the pool during the day were not detected at night while another one moved from the pool towards the backwater area located 75 m away from its daytime location.

Site Xavier is characterized by four short riffle-pool sequences and by the presence of woody debris that increase stream complexity. Figure 3.5b illustrates the site in 3 sections, each representing different types of habitat structure and utilization. The upstream section is characterized by a riffle pool sequence with no woody debris and daily parr movements in this section were longer than movements in the other sections. During the day, parr were mostly located at the top of the riffle, and were moving upstream in the pool at night. Parr that were located in the pool during the day stayed within their pool at night. Fish movements were longer when their daytime habitat was further from the pool. The mid-stream and downstream sections are characterised by the presence of woody debris creating rapid changes of flow

velocity, bed material grain size and bed topography. In these sections, several parr exploited the complex environment created by large woody debris, which tended to make the length of their daily movements shorter than those of the parr of these sections not using the debris. These parr were located in the coarse substrate of the riffle during the day and moved laterally at night to reach shallower depth and slower velocities at night.

The Allaire site is a typical headwater step-pool stream with a steep slope and large protruding boulders forming steps upstream of which small pools are created (Fig. 3.5c). Parr never used steps as daytime or night-time habitats. During the day, parr were usually hiding underneath boulders in pools, often immediately upstream or downstream of a step, under very turbulent flows. The majority of the parr stayed within their pool at night, some of them moving in the flow recirculation zone located immediately downstream of large protruding boulders.

### 3.5 Discussion

In this study, a portable PIT-tag antenna was used for the first time in a detailed characterization of the daily movements of Atlantic salmon parr in the wild. The efficiency of this parr locating technique was demonstrated by the high recapture rate in autumn. The lower recapture rate in early winter may be explained by parr migration out of the study sites or by lower antenna efficiency when ice was present, as was the case for the Xavier and Allaire sites. The presence of surface ice reduced the accessibility of many areas in the stream making it increasingly difficult to locate fish.

The main objective of this paper was to determine the importance of habitat structure on parr daily movements at the onset of winter in their natural environment. Our results support the hypothesis that juvenile salmon in large rivers must move longer distances between day and night than parr on smaller rivers. We believe this is because large rivers are characterised by a low gradient of change in habitat variables and are more homogeneous at the fish scale than smaller streams. A river system can be represented by a mosaic of habitat patches and animal movements are influenced by the distribution of patches in the surrounding area (Wiens 2002). On streams such

as Allaire, habitat patches are smaller and more numerous, thus, parr may move over very short distances to find their necessary daytime and night-time habitats. Atlantic salmon parr in autumn and early-winter exemplify the concept of habitat complementation as they require two or more nonsubstitutable resources found in different types of micro-habitats (Dunning et al. 1992; Schlosser 1995).

Since juvenile Atlantic salmon in winter must minimize their energy expenditure in order to survive (Heggenes et al. 1993; Whalen and Parrish 1999), we believe that extensive daily movements could have negative impacts on their physical condition and overwinter survival. Our experimental design does not allow a direct analysis of this hypothesis although future work should consider it in details. However, relative parr density and parr size on each site offer an indirect support of this hypothesis. On the Principale site where daily movements were longer, mean parr size was smaller and density lower than on the Xavier and Allaire sites. Theoretically, higher fish population can be correlated with rivers where suitable habitats are in close proximity (Dunning et al. 1992). However, daily movement distances are not the only factor influencing parr size and relative density on the Principale site. availability of suitable sheltering habitats in rivers and streams may also severely limit overwintering densities of some salmonid populations (Cunjak 1988; Armstrong and Griffith 2001). Substrate size on the Principale site was smaller (67 mm) than Atlantic salmon parr preferences that range around 209 – 244 mm (1+ and 2+ salmon) according to Rimmer et al. (1984).

Daily movement distances diminished as the season progressed and the water temperature decreased. Water temperature is known to have a profound effect on behaviour and habitat choice in salmon and trout (Cunjak 1988; Heggenes et al. 1993; Fraser et al. 1993) since fish metabolism is reduced (Hochachka and Somero 1971) along with its ability to withstand rapid water currents (Rimmer et al. 1985; Graham et al. 1996). Consequently, overwintering parr become more vulnerable to endothermic predators (Metcalfe et al. 1999). Long daily movements could than increase their exposure time to potential predators and diminish their chances of survival. Therefore, in reducing their daily movements in early-winter, parr reduce the risk of predation while minimizing energy expenditure.

Parr showed a strong fidelity to one shelter during daytime on each site. High territoriality and fidelity to a home rock in summer is induced by competition for food (Stradmeyer et Thorpe 1987), which is reduced in winter (Whalen and Parrish 1999). However, a strong fidelity to shelter during this critical period may be explained by inter or intra-specific competition for interstitial spaces (Cunjak and Randall, 1993; Harwood et al. 2002; Orpwood et al. 2003). This last explanation could apply to the parr in the Principale site where cobbles and boulders are rare, but is insufficient to explain the results for Xavier and Allaire where adequate shelters are abundant. However, fidelity to one shelter is a common behaviour exhibited by many terrestrial animals, and shelters that provide optimum conditions (protection against predators, Furthermore, our results support the food, etc.) are favoured and protected. observation of Roussel et al. (2004) that the habitat range of parr was larger during night-time than during daytime, which suggest higher parr mobility during this period. In addition, night-time habitat range of parr on the Principale was larger than nighttime habitat range on the other sites, a result that is related to the presence of the large patch of favorable night-time habitat corresponding to the backwater area downstream from the point bar. In this zone, flow velocity was very low, and fish could move to different locations without increasing their energy expenditures.

Analysis of the daily movements of Atlantic salmon parr showed two general type of habitat exploitation. First, in the absence of large obstacles such as woody debris or large boulders, parr exploited the spatial pattern of flow velocity and bed material size associated with the pool-riffle sequences. During daytime, they sheltered within the coarse bed material found in riffle areas and, as was the case on site Principale, in the thalweg of the meander where large bed particles were incoming from the eroding outer bank of the meander. During night-time, parr either moved laterally to reach shallower depth and lower flow velocities found near the channel banks or longitudinally upstream or downstream towards the closest slow flowing pool. This type of habitat exploitation generally resulted in longer daily movements of parr between their daytime and night-time habitats. Second, where woody debris or protruding boulders were present, parr seemed to take advantage of the rapid gradient of change of habitat variables (flow velocity, bed material size and bed topography) around these obstacles in order to reduce the length of their movements between

daytime and night-time habitats. The importance of large woody debris has already been mentioned for the coho salmon where studies indicated that fish abundance increased in winter as cover complexity increased (McMahon and Hartman 1989; Quinn and Peterson 1996). Our results suggest that, although large woody debris are usually not though of being an important feature of juvenile Atlantic salmon during summer, they may contribute to improve their winter habitat by creating conditions which minimize the length of their daily movements.

The results presented in this paper suggest that small streams could provide better winter habitat than larger streams. Indeed, daily movements of parr in fall and early winter were significantly longer on the wider and more uniform site Principale than on the intermediate size and more complex site Xavier. In turn, the daily movements of parr on site Xavier were longer than those of the smaller and highly complex site Allaire. In the harsh environmental context of winter where fish need to minimize their energy expenditures, these differences in the length of daily movements could play an important role on the overwinter survival or condition of parr. The results also suggest that the spatial arrangement of physical features should be considered in fish habitat studies, especially in winter (or in cold rivers) which is known to be a critical period for fish populations. As suggested by Cunjak (1996) and Whalen and Parrish (1999), maintaining habitat complexity in streams and rivers could therefore help to enhance Atlantic salmon populations.

# 3.6 Acknowledgments

The authors would like to thank Francis Bérubé and Marc-André Pouliot for the building of our antenna and for their help on the field. We also thank Patricia Johnston for her help during the tagging session. We would also like to thank Jean-Marc Roussel for his advice during the building of the portable antenna. This research was supported by CIRSA (Centre Interuniversitaire de Recherche sur le Saumon Atlantique). Funding from the CIRSA inc., and a post-graduate scholarship from INRS-ete supported Annie Ménard during her graduate studies.

### 3.7 References

- Armstrong, J.D., Griffith, S.W. 2001. Density-dependant refuge use among overwintering wild Atlantic salmon juveniles. J. Fish Biol. 58: 1524-1530.
- 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*. Environ. Biol. **59**: 163-179.
- Cunjak, R.A. 1988. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (Salmo salar) during winter. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 45: 2156-2160.
- Cunjak, R.A. 1996. Winter habitat of selected stream fishes and potential impacts from land-use activity. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53(Suppl. 1): 267-282.
- Cunjak, R.A., and Randall, R.G. 1993. In-stream movements of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter and early spring. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 118: 43-51.
- Cunjak, R.A., Prowse, T.D., and Parrish, D.L. 1998. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: "The season of parr discontent"? Can. J. Aquat. Sci. 55(Suppl.1): 161-180.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., and Pulliam, H.R. 1992. Ecological process that affect populations in complex landscapes. Oïkos 65: 169-175.
- Fraser, N.H.C., Metcalfe, N.B., and Thorpe, J.E. 1993. Temperature dependant switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. Proc. Roy. Soc. Lond. 252: 135-139.
- Graham, D.W., Thorpe, J.E., and Metcalfe, N.B. 1996. Seasonal current holding performance of juvenile Atlantic salmon in relation to temperature and smelting. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 80-86.
- Harwood, A.J., Metcalfe, S.W., Griffith, S.W. and Armstrong, J.C. 2002. Intra- and inter-specific competition for winter concealment habitat in juvenile salmonids. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 59: 1515-1523.
- Heggenes, J. 1996. Habitat selection by Brown trout (Salmo trutta) and young Atlanite salmon (S. salar) in streams: static and dynamic hydraulic modelling. Regul. Rivers: Res. Mgmt 12: 155-169.
- 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. Regul. Rivers: Res. Mgmt. 17: 623-635.
- Heggenes, J., Krog, O.M.W., Lindås, O.R., and Dokk, J.G. 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. J. Anim. Ecol. **62**: 295-308.

- Hochachka, P.W., and Somero, G.N. 1971. Biochemical adaptation to the environment, *In* Fish physiology, *edited by* Hoar, W.S., and Randall, D.J, Academic Press, New-York and London, 6: 99-156.
- 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. J. Fish Biol. 65: 1305-1318.
- Latulippe, C., Lapointe, M.F., and Talbot, T. 2001. Visual characterization technique for gravel-cobble river bed surface sediments; validation and environmental applications. Earth. Sur. Proc. Land. 26 (3): 307-318.
- McMahon, T.E., and Hartman, G.F. 1989. Influence of cover complexity and current velocity on winter habitat use by juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 46: 1551-1557.
- Metcalfe, N.B., Fraser, N.H.C., and Burns, M.D. 1999. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. J. Anim. Ecol. 68: 371-381.
- Orpwood, J.E., Griffiths, S., and Armstrong, J.D. 2003. Effect of body size on sympatric shlelter use in over-wintering juvenile salmonids. J. Fish. Biol. 63 (Suppl A): 166-173.
- Power, G., Cunjak, R.A., Flannagan, J., and Katapodis, C. 1993. Biological effects of river ice. *In* Environmental Aspects of River Ice. *Edited by T.D.* Prowse and N.C. Gridley. NHRI science report No. 5, National Hydrology Research Institute, Environment Canada, Saskatoon. pp. 97-119.
- Quinn, T.P., and Peterson, N.P. 1996. The influence of habitat complexity and fish size on over-winter survival and growth of individually marked juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Big Beef Creek, Washington. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53: 1555-1564.
- Rimmer, D.M., Paim, U., and Saunders, R.L. 1983. Autumnal habitat shift of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a small river. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 40: 671-680.
- 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-automn transition in a small river. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 469-475.
- Rimmer, D.M., Paim, U., and Saunders, R.L. 1985. Effects of temperature and holding performance of juvenile Atlantic Salmon (*Salmo Salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 41: 469-475.
- 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 transponders (PIT) technology. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57: 1326-1329.

- Roussel, J.-M., Cunjak, R.A., Newbury, R., Caissie, D., and Haro, A. 2004. Movements and habitat use by PIT-tagged Atlantic salmon parr in early winter: the influence of anchor ice. Fresh. Biol. 1-10.
- Schlosser, I.J. 1995. Critical landscapes attributes that influence fish population dynamics in headwater streams. Hydrobiologia 303: 71-81.
- Stradmeyer, L., and Thorpe, J.E. 1987. Feeding behaviour of wild Atlantic salmon, Salmo salar L., parr in mid- to late summer in a Scottish river. Aqua. Fish. Mgmt 18: 33-49.
- Taylor, P.W., and Roberts, S.D. 1999. Clove oil: an alternative anaesthetic for aquaculture. N. Am. J. Aqua. 61: 150-155.
- Valdimarsson, S.K., and Metcalfe, N.B. 1998. Shelter selection in juvenile Atlantic salmon, or why do salmon seek shelter in winter? J. Fish Biol. 52: 42-49.
- Whalen, K.G., and Parrish, D.L. 1999. Nocturnal habitat use of Atlantic salmon parr in winter. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56: 1543-1550.
- 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. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 56: 87-96.
- Wiens, J.A. 2002. Riverine landscape: taking landscape ecology into the water. Fresh. Biol. 47: 501-515.
- 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. J. Fish Biol. 58: 1471-1475.

Table 3.1 Characteristics of the study sites

Sites	Principale site	Xavier site	Allaire site
characteristics			
Reach width (m)	30	10	5
Length (m)	250	150	130
Depth $(m \pm S.D)$	$0.30 \pm 0.21$	$0.22 \pm 0.20$	$0.39 \pm 0.48$
D84 (mm)	67	155	500
Slope (%)	0.2	0.8	6·4
Morphology	riffle-pool	riffle-pool	step-pool
Obstacles	no	boulders and woody debris	boulders

# 3.8 List of figures

- Figure 3.1 Location of the study sites (Principale, Xavier, Allaire) within the Sainte-Marguerite river basin.
- Figure 3.2 Length of daily movements (median, 25-75% range, non-outlier range) of PIT-tagged Atlantic salmon parr ( $Salmo\ salar$ ) at the three study sites (fall and early-winter surveys grouped). Different letters indicate significant differences at p < 0.05 (Mann-Whitney U-test). Sample sizes are given in brackets.
- Figure 3.3 Length of daily movements (median, 25-75% range, non-outlier range) of PIT-tagged Atlantic salmon parr ( $Salmo\ salar$ ) at each site for the fall and early-winter surveys. Different letters indicate significant differences at p < 0.05 (Mann-Whitney U-test). Sample sizes are given in brackets.
- Figure 3.4 Daytime and night-time habitat range of Atlantic salmon parr (Salmo salar) in the three study sites (fall and early-winter surveys grouped). Sample sizes are given in brackets. Different letters indicate significant differences at p < 0.05 (Mann-Whitney *U*-test).
- Figure 3.5 Characteristics of habitat utilization by the Atlantic salmon parr during the fall survey, for the (a), site Principale, (b) site Xavier, and (c) site Allaire. Next to each night-time and daytime location is indicated the number of times the fish was caught at this location. Contour intervals are in meter.

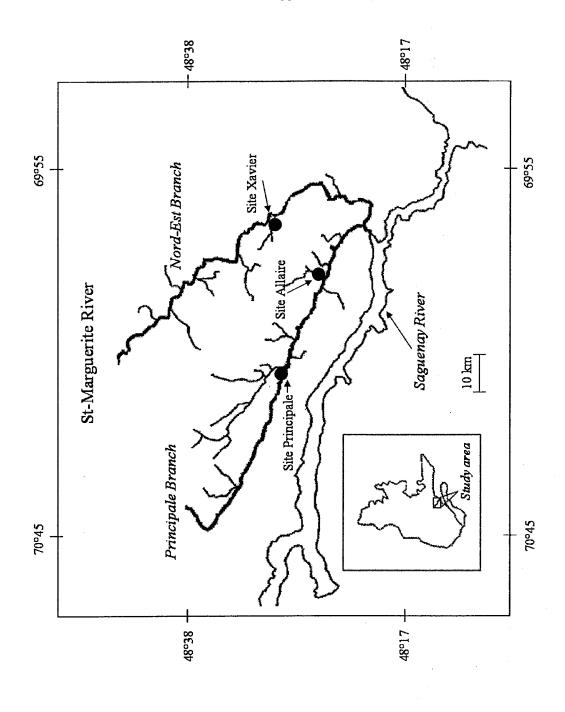


Figure 3.1 Ménard et Bergeron

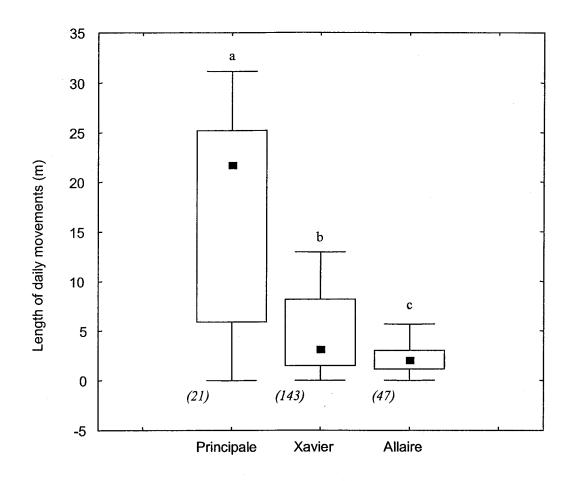


Figure 3.2. Ménard et Bergeron

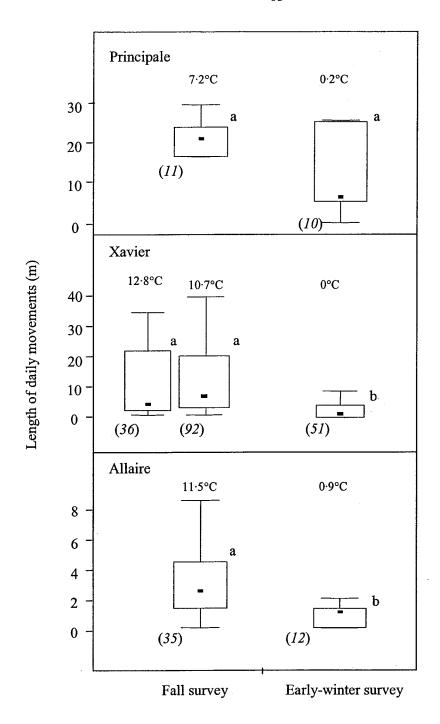


Figure 3.3 Ménard et Bergeron

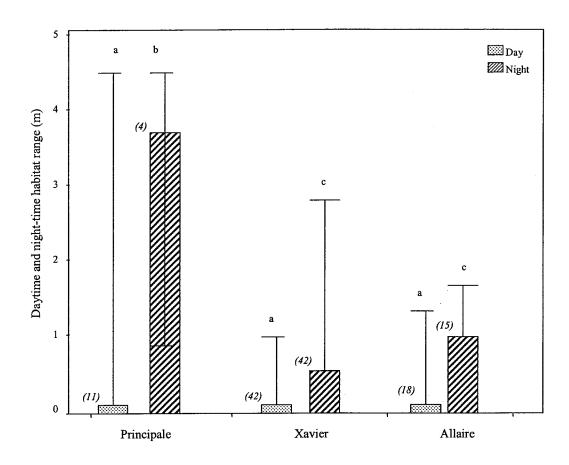


Figure 3.4 Ménard et Bergeron

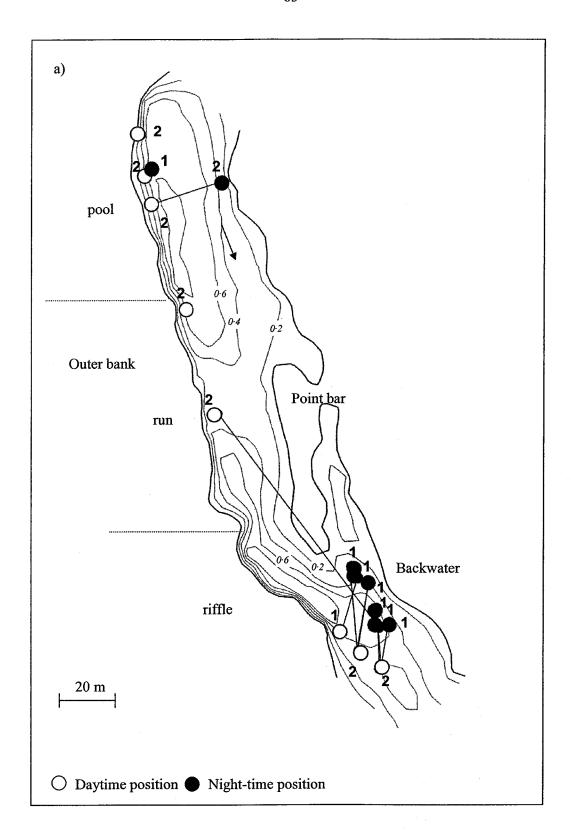


Figure 3.5a Ménard et Bergeron

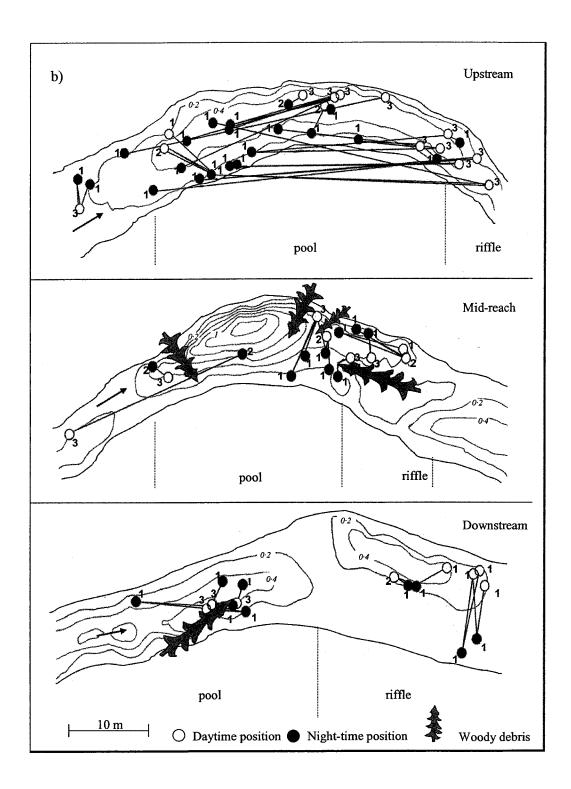


Figure 3.5b Ménard et Bergeron

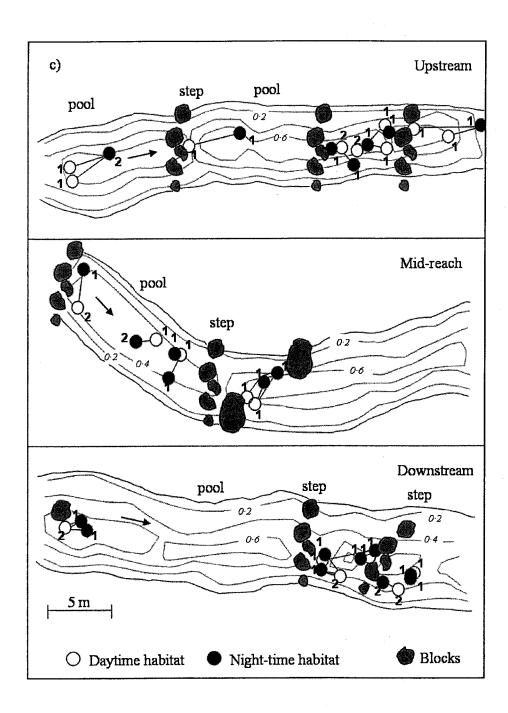


Figure 3.5c Ménard et Bergeron

# Liste des références

- Armstrong, J.D., et Griffith, S.W. 2001. Density-dependant refuge use among overwintering wild Atlantic salmon juveniles. Journal of Fish Biology 58: 1524-1530.
- 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 59: 163-179.
- Church, M.A. 1996. Channel morphology and typology. *Dans* River flows and channel forms. *Édité par* Geoffrey Petts et Peter Calow. Blackwell science, Oxford. 262 p.
- 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.
- 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.
- Cunjak, R.A., et Power, G. 1986. Winter habitat utilization by resident brook trout (Salvelinus fontinalis) and brown trout (Salmo trutta). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 43: 1970-1981.
- Cunjak, R.A., et Randall, R.G. 1993. In-stream movements of young Atlantic salmon (Salmo salar) during winter and early spring. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 118: 43-51.
- Cunjak, R.A., Prowse, T.D., et Parrish, D.L. 1998. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: "the season of parr discontent"? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55 (Suppl.1): 161-180.
- Dunning, J.B., Danielson, B.J., et Pulliam, H.R. 1992. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. Oïkos 65: 169-175.
- Faush, 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.
- Faush, K.D., Torgersen, C.E., Baxter, C.V., et Hiram, W.L. 2002. Landscapes to Riverscapes: bridging the gap between research and conservation of stream fishes. Bioscience 6: 483-498.
- Fraser, N.H.C., Metclafe, N.B., et Burns, J.E. 1993. Food availability and nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. Journal of Animal Ecology 68: 371-381.

- 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.
- Graham, D.W., Thorpe, J.E., et Metcalfe, N.B. 1996. Seasonal current holding performance of juvenile Atlantic salmon in relation to temperature and smelting. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53: 80-86.
- Grant, J.W.A., et Noakes, D.L.G. 1987. Movers and stayers: foraging tactics of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis*. Journal of Animal Ecology **56**: 1001-1013.
- Gross, M.R., Colman, R.M., et McDowall, R.M. 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. Science 239: 1291-1293.
- Harwood, A.J., Metcalfe, N.B., Griffiths, S.W., et Armstrong, J.C. 2002. Intra- and Inter-specific competition for winter concealment habitat in juvenile salmonids. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 59: 1515-1523.
- Heggenes, J. 1996. Habitat selection by Brown trout (Salmo trutta) and young Atlanite salmon (S. salar) in streams: static and dynamic hydraulic modelling. Regulated Rivers: Research and Management 12: 155-169.
- Heggenes, J., Krog, O.M.W., Lindås, O.R., et Dokk, J.G. 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., et 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.
- Hiscock, M.J., Scruton, D.A., Brown, J.A., et Pennell, C.J. 2002. Diel activity pattern of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in early and late winter. Hydrobiologia 483: 161-165.
- Hochachka, P.W., et Somero, G.N. 1971. Biochemical adaptation to the environment, Dand Fish physiology, Édité par Hoar, W.S., and Randall, D.J, Academic Press, New-York and London, 6: 99-156.
- Keeley, E.R., et Grant J.W.A. 1995. Allometric and environmental correlates of territory size in juvenile Atlantic salmon parr (*Salmo salar*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **52**: 186-196.
- Knighton, David. 1998. Fluvial Forms and processes, a new perspective. Oxford University Press inc., New-York, 383 p.

- Kocik, J.F., and Ferreri, P.C. 1998. Juvenile production variation in salmonids: population dynamics, habitat, and the role of spatial relationships. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 5 (Suppl. 1): 191-200.
- 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.
- Juanes, J., Letcher, B.H., et Gries, G. 2000. Ecology of stream fish: insight gained from an individual-based approach to juvenile Atlantic salmon. Ecology of Freshwater Fish 9: 65-73.
- 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** (3): 307-318.
- Lenormand, S., Dodson, J.J., Ménard, A. 2004. Seasonal and ontogenetic patterns in the migration of anadromous brook charr (*Salvelinus fontinalis*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **61**: 54-67.
- Lima, S.L., et Dill, L.M. 1990. Behavioural decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. Canadian Journal of Zoology 68: 619-640
- 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.
- McCormick, S.D., Hansenm L.P., Quinn, T.P., et Saunders, R.L. 1998. Movement, migration, and smelting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 55 (Suppl.1): 77-92.
- McMahon, T.E., et Hartman, G.F. 1989. Influence of cover complexity and current velocity on winter habitat use by juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 46: 1551-1557.
- Metcalfe, 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.
- Orpwood, J.E., Griffiths, S.W., et Armstrong, J.D. 2003. Effects of body size on sympatric shelter use in over-wintering juvenile salmonids. Journal of Fish Biology 6 (Suppl. A): 166-173.
- Poole, G.C. 2002. Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. Freshwater Biology 47: 641-660.
- Power, G., Cunjak, R.A., Flannagan, J., et Katapodis, C. 1993. Biological effects of river ice. *Dans* Environmental Aspects of River Ice. *Édité par* T.D. Prowse and N.C. Gridley. NHRI science report No. 5, National Hydrology Research Institute, Environment Canada, Saskatoon, p. 97-119.

- Prowse, T.D. 2001. River-ice ecology. I: Hydrologic, geomorohic, and water-quality aspects. Journal of Cold Regions Engineering 15 (1): 1-16.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. American Nature 132: 652-661.
- Quinn, T.P., et Peterson, N.P. 1996. The influence of habitat complexity and fish size on over-winter survival and growth of individually marked juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) in Big Beef Creek, Washington. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 53: 1555-1564.
- 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.
- 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.
- Rimmer, D.M, Paim, U., et Saunders, R.L. 1984. Changes in the selection of microhabitat by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the summerautomn transition in a small river. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 41: 469-475.
- Rimmer, D.M., Saunders, R.L., et Paim, U. 1985. Effects of temperature and season on the position holding performance of juvenile Atlantic salmon (Salmo salar). Canadian Journal of Zoology 63: 92-96.
- 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 transponders (PIT) technology. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57: 1326-1329.
- Roussel, J.-M., Cunjak, R.A., Newbury, R., Caissie, D., et Haro, A. 2004. Movements and habitat use by PIT-tagged Atlantic salmon parr in early winter: the influence of anchor ice. Freshwater Biology 1-10.
- Schlosser, I.J. 1995. Critical landscape attributes that influence fish population dynamics in headwater streams. Hydrobiologia 303: 71-81.
- Schlosser, I.J., et Angermier, P.L. 1995. Spatial variation in demographic processes of lotic fishes: Conceptual models, empirical evidence, and implications for conservation. American Fisheries Society Symposium 17: 392-401.
- Scott, W.B., et Crossman, E.J. 1973. Poissons d'eau douce du Canada. Bulletin 184. Office des Recherches sur les Pêcheries du Canada, Ottawa. 1026p.

- 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.
- Taylor, P.W., et Roberts, S.D. 1999. Clove oil: an alternative anaesthetic for aquaculture. North American Journal of Aquaculture 61: 150-155.
- Thériault, V., et Dodson, J.J. 2003. Body size and the adoption of a migratory tacticin brook charr. Journal of Fish Biology 63: 1144-1159.
- Valdimarsson, S.K., et Metcalfe, N.B. 1998. Shelter selection in juvenile Atlantic salmon, or why do salmon seek shelter in winter? Journal of Fish Biology 52: 42-49.
- Valdimarsson, S.K., Metcalfe, N.B., et Skúlason. 2000. Experimental demonstration of differences in sheltering behaviour between Icelandic populations of Atlantic salmon (Salmo salar) and Artic char (Salvelinus alpinus). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 57: 719-724.
- Ward, J.V. 1998. Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. Biological Conservation 83 (3): 269-278.
- 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.
- Whalen, K.G., Parrish, D.L. et 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.
- Wiens, J.A. 2002. Riverine landscape: taking landscape ecology into the water. Freshwater Biology 47: 501-515.
- 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.