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

# Caractérisation et analyse des variables abiotiques sur les frayères de touladi du lac Témiscouata

Par

Victor Duchesne B. Sc Physique

Mémoire présenté pour l'obtention du grade de  $Maître \ es \ Sciences$ , M.Sc. en Sciences de la Terre

#### Jury d'évaluation

Examinateur externe	Olivier Morissette MFFP
Examinateur interne	Isabelle Laurion INRS-ETE
Directeur de recherche	André St-Hilaire INRS-ETE
Co-directeur de recherche	Yves Gratton INRS-ETE

 $\ensuremath{\mathbb C}$ Droits réservés de Victor Duchesne, 2020

# Remerciements et dédicaces

Les remerciements ont toujours été ma section favorite des mémoires et des thèses. Le changement de ton et la fenêtre émotive que cet endroit privilégié procure offrent un contraste avec les froids calculs et les phrases sans adjectifs du reste du document. Elle sert à rappeler, à mettre à l'avant-scène, à honorer, l'énorme contribution des gens, qui, de près ou de loin, ont porté une partie importante de ce projet.

Il y a d'abord les «directs», ceux qui ont contribué à l'élaboration et à la réalisation de ce projet pendant ces deux belles années. Je pense d'abord à André, un homme qui a accepté de porter les multiples chapeaux qu'exige l'énorme rôle de directeur de recherche. En toute sincérité, je ne crois pas qu'il m'aurait été possible de tomber sur une meilleure personne que toi<sup>1</sup>. Tu as été là de A à Z pour me faire profiter de ton expérience professionnelle et personnelle. C'est quelque chose qui m'a énormément formé et touché, dont je me souviendrai pour le reste de ma vie.

Ensuite, il y a Yves. Pour ceux qui ne le connaissent pas, je n'ai qu'une chose à vous dire : le gars est retraité, mais il aime tellement son métier qu'il a choisi de me codiriger, avec tout le travail que cela comporte, pendant deux ans. Yves, honnêtement, le nombre de fois que tu as regardé mes spectres de courants, de température, de vents, de pression, croisés, ondelettés et autres, la fin de semaine, un dimanche matin alors que tu n'étais même pas au Canada : c'est complètement ridicule ! Ton savoir sur les nombreux sujets dont nous avons discuté tout au long de ces deux ans est littéralement biblique. Je te remercie infiniment de m'avoir fait profiter de tout cela.

Les autres «directs» sauront aussi se reconnaître. D'abord, laissez-moi vous dire Anne-Marie, Patrick et David tout le plaisir que j'ai eu à travailler sur le terrain en votre compagnie. Grâce à vous deux, Pat et David, j'ai appris tout un tas de trucs sur le travail de terrain qui m'ont fait apprécier mon expérience plus que ce que je ne croyais. Je garde plusieurs souvenirs cocasses des journées<sup>2</sup>, malheureusement pas assez nombreuses, que nous avons passées ensemble. Anne-Marie, merci énormément d'avoir accepté de travailler avec moi sur ce projet et d'avoir géré aussi efficacement la coordination de tous ces travaux. Notre collaboration a été fructueuse à de nombreux égards, professionnels certes, mais à mon sens davantage personnels: merci mille fois.

Une des beautés de ce projet<sup>3</sup>, c'est la large collaboration qu'il a nécessitée. Les gens de la SÉPAQ, Jean, Marco, Samuel, Audrée, Yann et Denis, merci beaucoup pour votre implication et pour votre

<sup>1.</sup> Par contre, il faut que tu travailles sur ta consommation de café; la pauvre Saeco arrive à peine à fournir ... :)

<sup>2.</sup> Les pauvres dames de la plage et les rides de motoneiges

<sup>3.</sup> À part David ;)

accueil dans votre petite communauté. Vous m'avez fait sentir chez moi au parc, et ça vaut cher. Aux stagiaires de l'INRS: Alice, Rosie, Justin, Maxime, Phillipe et Christophe, qui ont eux la malchance de travailler avec mon inexpérience, merci d'avoir été patients et de m'avoir aidé avec les travaux de terrain. Votre participation a compté pour plus que vous n'imaginez. Enfin un gros merci aux «autres», François le plongeur, Anthony de l'OBV et à tous les autres que j'ai oubliés.

Pour conclure ces remerciements, je me dois de souligner les personnes les plus importantes, les «indirects», ceux qui m'ont supporté tout le long de mon parcours universitaire et qui m'ont permis de me rendre jusqu'ici. Ceux qui m'ont ouvert la voie, qui m'ont façonné, qui m'ont modelé. Maman, tu es une inspiration constante pour les gens qui t'entourent, mais en particulier pour tes enfants. Je ne suis pas Shakespeare, je ne serais pas capable d'écrire une phrase qui pourra exprimer l'importance que tu revêts pour moi. Je ne serais pas allé bien loin si tu ne t'étais pas occupée de moi comme tu l'as fait toute ta vie. Le gros, tu ne le sais peut-être pas, mais c'est toi qui m'as transmis la fibre « scientifique » qui m'habite aujourd'hui. Cette passion, c'est toi qui me la fais découvrir. Merci pour cela et pour tant d'autres choses. Éma <sup>4</sup>, ma soeur, ta bonne humeur et ton acharnement au travail sont contagieux. Ça m'a motivé plus souvent que tu l'imagines. Je t'implore, continue à rire de maman et papa avec moi.

Finalement, je ne peux conclure sans m'adresser à toi, mon be. Tu as ramassé mes bas et mes papiers de barres tendres. Tu as subi mes absences dues aux travaux de terrain. Tu m'as toujours laissé travailler sans me déranger malgré l'étroitesse de notre appartement. Bref, tu as été d'un support inconditionnel pendant tout mon parcours universitaire. Je ne pourrais jamais te remercier assez pour tout ce que tu as fait pour moi. Merci d'avoir été là.

Sur ce, je vous laisse aux phrases rigoureuses et aux mots compliqués qu'impose la rédaction scientifique !

Victor

## Résumé

Les conditions abiotiques entourant la reproduction du touladi (*Salvelinus namaycush*), un salmonidé d'Amérique du Nord, sont étudiées et caractérisées dans le lac Témiscouata (Canada). L'objectif de cette étude est de déterminer les causes de l'insuccès du recrutement naturel dans ce lac. Une revue complète des conditions optimales est proposée, puis l'échantillonnage de la plupart des variables d'intérêts, telles que la température, les vents, les courants, la sédimentation, le substrat, la bathymétrie et la concentration en oxygène dissous a été fait sur les sites de fraie. L'analyse subséquente a fait ressortir la faiblesse générale de la qualité du substrat présent sur les sites du lac Témiscouata. Afin de quantifier l'insuccès de la reproduction, les densités d'oeufs sur les frayères du lac sont calculées, puis comparées entre elles et avec d'autres frayères situées sur d'autres lacs. Cette comparaison semble indiquer que la faiblesse du recrutement est, en grande partie, imputable au site de la Montagne-du-Fourneau dont le ratio d'oeufs récupérés sur les oeufs possiblement pondus n'est que de 7,62 ± 1,74 %, alors qu'il oscille autour de 64,29 ± 8,29 % et 47,38 ± 4,00 % au site de la Pointe-aux-Trembles et au site de Dégelis. Des recommandations de réduction de l'érosion, de nettoyage ou d'aménagement de nouveaux sites de fraie sont suggérées pour répondre au problème.

L'absence dans la littérature de valeurs référentielles pour les courants a mené à une réflexion sur l'impact particulier du régime hydrodynamique sur la reproduction au lac Témiscouata. L'incertitude associée à cet impact a donc été modélisée puis généralisée, afin de distinguer quantitativement les conditions optimales des conditions à risque sur un site. Les résultats de cette modélisation soutiennent que les conditions idéales pour la fraie sont représentées par une zone continue, délimitée par des vitesses d'écoulement supérieures à  $4.09 \text{ cm s}^{-1}$ , mais inférieures à  $10.28 \text{ cm s}^{-1}$ . Ceci indique que les courants peuvent soit soutenir la fraie ou lui nuire selon leur vitesse. Cette hypothèse est testée en deux temps. D'abord avec les données hydrodynamiques du lac Témiscouata. Il apparaît que les vitesses nécessaires à l'initiation du mouvement des oeufs sont atteintes suffisamment fréquemment (en moyenne 30,9 % du temps) ce qui permet aux courants de pousser les oeufs dans les interstices. Les vitesses nécessaires à leur resuspension sont atteintes moins souvent (en moyenne 3,7 % du temps), mais tout de même présentent ce qui soutient l'hypothèse. Ensuite, le modèle est appliqué sur des sites de fraie des Grands Lacs en inférant des valeurs de vitesse par l'entremise du fetch. Il s'avère que les sites de qualité se retrouvent plus souvent à l'intérieur ou près de la zone idéale, tandis que les sites où le taux de survie est faible s'en retrouvent loin. Le modèle pourra donc être utile pour la gestion de la ressource puisqu'il définit, pour la première fois, l'impact des courants sur le succès de la reproduction. La relation entre la survie des oeufs sur un site et la différence entre la profondeur de resuspension des oeufs, déterminée par le fetch, et la profondeur de fraie (le prédicteur) suit la relation  $R_s = 66, 47e^{0,13(D_r - D_s)}$  avec un coefficient de détermination  $r^2 = 0,91.$ 

**Mots-clés** Touladi; Fraie; Mouvement des oeufs; Courants; Conditions abiotiques; Frayères; Interstices; Sédimentation

## Abstract

Abiotic conditions experienced by lake charr (*Salvelinus namaycush*), are studied in Témiscouata Lake (Canada) with the objective of finding the reasons behind the weakness of natural recruitment. For this, a complete review of optimal abiotic conditions is proposed, followed by an extensive sampling, on local spawning shoals, of various critical variables such as temperature, winds, currents, sedimentation, substrate, depth and dissolved oxygen concentration. Results show that innappropriate subtratum conditions are the probable causes of the weak reproduction in Témiscouata Lake. To quantify the natural recruitement, egg densities were sampled at all sites and compared with known external sites. It is shown that the spawning shoal of Montagne-du-Fourneau is the most problematic as only  $7.62 \pm 1.74$  % of naturally laid eggs are recovered. At the Pointe-aux-Trembles and Dégelis sites, up to  $64.29 \pm 8.29$  % and  $47.38 \pm 4.00$  % of spawned eggs were recovered. These informations allowed for suggestions regarding erosion, cleaning or construction of new spawning sites so that local lake charr can successfully increase its population.

The litterature gap surrounding currents and its impacts on reproduction led to speculations as to what cause low recruitement in lake Témiscouata. To verify the role of currents, their impact was modeled to help differentiate optimal conditions from threatening conditions. It was shown that optimal conditions can be framed by velocities ranging from 4.09 to  $10.28 \text{ cm s}^{-1}$  in any lake. This shows that currents can promote successful reproduction but can also be problematic, according to their velocities. This hypothesis was double tested. First, using hydrodynamical data from Témiscouata Lake, velocities needed to initiate egg movement were frequently (30.9 % of the time) reached on local spawning shoals thereby ensuring egg movement, whereas velocities exceeding the 10.28 threshold were less frequent (3.7 %) but occure sufficiently frequently to reinforce the hypothesis. Then, the model was also tested on known Great Lakes spawning shoals, using velocities inferred from fetch values. Sites closest or inside the ideal range of conditions also had the highest survival rates. On the contrary, sites far outside the ideal range had drastically low survival rate. This implies that the model can be use to predict site quality based on current conditions. It is the first assessment of the impact of currents recruitment, which will be useful for future management. Relation between egg survival and the difference between resuspension depth and spawning depth was established as  $R_s = 66.47e^{0.13(D_r - D_s)}$  with a coefficient of determination  $r^2 = 0.91$ .

**Keywords** Lake Charr; Spawning; Egg movement; Currents; Abiotic conditions; Spawning shoals; Interstices; Sedimentation

# Table des matières

Remercie	ements et dédicaces	iii
Résumé		v
Abstract		vii
Table des	s matières	ix
Liste des	figures	xi
Liste des	tableaux	xiii
Glossaire	, liste des symboles et des abbréviations	xv
Division	du mémoire	xix
1 Introd 1.1 M 1.2 O 1.3 L 1. 1. 1.	luction         lise en contexte         bjectif du mémoire         a reproduction du touladi Salvelinus namaycush         3.1         Le comportement de fraie         3.2         Les frayères         1.3.2.1         La thermie         1.3.2.2         L'oxygène         1.3.2.3         Le substrat         1.3.2.4         Le relief         1.3.2.5         La profondeur         1.3.2.7         Les vents         3.3         Modèle prédictif d'habitat de fraie du touladi	1 1 3 3 3 4 5 6 7 7 8 9 10 11
2 Synth 2.1 Ir 2.2 M 2. 2. 2. 2. 2. 2. 2. 2. 2.	èse des travaux de recherche         ntroduction	<b>15</b> 15 16 16 18 19 19 20

		2.2.6 Profils physico-chimiques	. 20
		2.2.7 Sédimentation et trappes	. 21
		2.2.8 Bathymétrie	. 22
		2.2.9 Substrat	. 23
	2.3	Conditions abiotiques sur les sites de fraie du touladi au lac Témiscouata	. 24
		2.3.1 Conditions thermiques	. 24
		2.3.2 Les vents	. 25
		2.3.3 L'hydrodynamique	. 27
		2.3.3.1 Transport d'Ekman	. 27
		2.3.3.2 Analyse spectrale	. 30
		2.3.4 Concentration en oxygène dissous	. 36
		2.3.5 Substrat	. 37
		2.3.6 Sédiments	. 38
		2.3.7 Colmatage d'un espace interstitiel	. 41
	2.4	Succès de la reproduction au lac Témiscouata	. 44
		2.4.1 Densité d'oeufs sur les frayères	. 45
		2.4.2 Comparaison et conséquences	. 49
	2.5	Recommandations	. 50
3	Mo	delling movements of lake charr egg on spawning grounds	53
	3.1	Introduction	. 57
	3.2	Methods and Theory	. 58
		3.2.1 Model basis	. 58
		3.2.2 Parameters estimation	. 62
		3.2.2.1 Site specific parameters	. 62
		3.2.2.2 Population specific parameters	. 62
		3.2.3 Drag and lift coefficient	. 64
		3.2.4 Study site and sampling	. 67
		3.2.5 Model and literature	. 69
	3.3	Results	. 71
	3.4	Discussion	. 77
		3.4.1 Sampled result	. 77
		3.4.2 Model performance	. 80
	3.5	Conclusion	. 85
	3.6	Acknowledgement	. 86
<b>4</b>	Son	nmaire et conclusions	87
			0.
B	ibliog	graphie	91
Bi A	ibliog nnex	graphie	91 A1

# Liste des figures

2.1	Sites de fraie 1,2 et 3 du lac Témiscouata ainsi que les sites d'échantillonnage des vents (W) et de la température (T) - WGS 1984.	17
2.2	Schématisation du déploiement en $I$ d'une chaîne de thermographes. Sous les 15 m,	
	un thermographe était ajouté tout les 5 m jusqu'à atteindre le fond. $\ldots$ $\ldots$ $\ldots$	19
2.3	Profil moyens de températures pendant l'été et l'automne 2018 à quatre sites du lac	
	Témiscouata. Les lignes sont plus larges que les intervalles de confiance. La ligne noire	
	correspond à la limite supérieure de la préférence thermique du touladi selon Plumb	
	& Blanchfield (2009)	25
2.4	Rose des vents moyennés au vingt minutes par ensemble de 10° soufflant au-dessus	
	du lac Témiscouata, échantilloné à 3 m au-dessus du sol du 19 juin au 7 novembre	
	2019	26
2.5	Courants parallèles et perpendiculaires avec les variation de températures autour du	
	jour 266 de l'année 2018 à la Montagne-du-Fourneau	28
2.6	Spectres de 8 segments moyennés avec 50% de recoupement des courants parralèles	
	à la côte, à différentes profondeurs, au site de la Montagne-du-Fourneau en 2019	34
2.7	Spectres de 141 segments moyennés avec 50% de recoupement des courants parralèles	
	à la côte, à différentes profondeurs, au site de la Montagne-du-Fourneau en 2019	35
2.8	Oxygène dissous dans la colonne d'eau aux différents sites de fraies du lac Témis-	
	couata. Les lignes sont plus larges que les intervalles de confiance	36
2.9	Granulométrie des sédiments capturés sur les sites de fraie du touladi, au lac Té-	
	miscouata. Du haut vers le bas, la granulométrie de la Montagne-du-Fourneau, de la	
	Pointes-aux-Trembles et de Dégelis	39
3.1	Forces applied to a rotating sphere on slope with angular velocity $\Omega$ and diameter $D$	
	in a linear shear flow with rate of change $\alpha$ and average velocity $u$	60
3.2	Critical entrainment speed of a egg like sphere as a function of the drag coefficient $C_d$ .	66
3.3	Critical resuspension speed of a egg like sphere as a function of the lift coefficient $C_l$	
	for different slopes	66
3.4	Modelled ideal conditions of fetch and depth for optimal lake charr egg survival. $\ . \ .$	<b>6</b> 8
3.5	Sites of Interest in Lake Témiscouata - WGS 1984.	70
3.6	Wind rose with $10^\circ$ bins of lake Témiscouata hourly averaged wind, sampled 3 m	
	above ground from June 28 to November 8 2018	72
3.7	Regression between the difference in spawning depth and resuspension depth and	
	recovery percentage of lake charr egg from a 5000 eggs/m <sup>2</sup> density	77
A1	Conditions physiques (courants, vents, température) lors de l'anomalie en oxygène	
	du 18 octobre 2018 à la Pointe-aux-Trembles	A3

A2	Spectres de 8 segments moyennés avec 50% de recoupement des vents au site du	
	Vieux-Quai en 2019. Série de 10136 points.	$\mathbf{A4}$
A3	Spectres de 8 segments moyennés avec 50% de recoupement de la température au	
	site de la Pointe-aux-Trembles en 2018. Série de 3374 points.	A5
A4	Spectres de 8 segments moyennés avec $50\%$ de recoupement des courants perpendi-	
	culaires à la côte selon la profondeur au site de la Pointe-aux-Trembles en 2019. Série	
	de 10155 points	A6

# Liste des tableaux

2.1	Regroupement d'informations générales sur le lac Témiscouata	18	
2.2	Tamis utilisés lors de l'analyse granulométrique	23	
2.3	2.3 Échantillonnage d'oeufs sur les frayères du lac Témiscouata en 2018-2019 ainsi que		
	leur superficie, et la zone élargie de détection des touladis	45	
2.4	Statistiques de l'inventaire ichytiologique de 2018 du lac Témiscouata	48	
3.1	Fecundity and egg diameter of lake charr modified after table 3 of Martin & Olver		
	(1980)	64	
3.2	Lifting coefficient $C_l$ of a sphere for different discrete combinations of shear rate and		
	dimensionless rotationnal speed at $Re = 500$ derived from Kurose & Komori (1999).	66	
3.3	Parameters and lakebed properties of lake Témiscouata spawning sites	73	
3.4	4 Parameters an egg data of lake charr spawning sites in Lake Michigan, Lake Cham-		
	plain and Perry Sound bay (Lake Huron) characterized during 2002 by Fitzsimons		
	et al. (2007), with depth of shoals according to Marsden et al. (2005). Previous cha-		
	racterization of LTB Crib was done by Claramunt et al. (2005)	75	
3.5	Percentage of velocities exceeding modelled threshold by depth, during spawning		
	period, at all lake charr spawning sites of lake Témiscouata.	82	

# Glossaire, liste des symboles et des abbréviations

#### Abbréviations

ACPT	Association Chasse et Pêche du Témiscouata	
ADCP	Acoustic Doppler Current Profiler	
CPUE	Capture par unité d'effort	
CUE	Capture per unit effort	
DBD	Deposition Boundary Depth ou Profondeur de déposition des dépôts	
INRS	Institut national de la recherche scientifique	
MDDEFP	Ministère du Développement Durable, de l'environnement, de la Faune et des Parcs	
MDDEP	Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des Parcs	
MFFP	Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs	
SIG	Système d'informations géographiques	
SLIN	Spring littoral index netting	

Glossaire		
Dimictique	Ce dit d'un lac qui connait deux périodes de mélange par an.	
Drumlin	Formation géologique constituée par la moraine de fond d'un ancien glacier	
Exutoire(s)	Point(s) de sortie de l'eau dans un lac.	
Fetch	Distance maximale entre le site de fraie et la berge dans la direction des vents dominants.	
Homing	Comportement reproducteur d'un poisson qui se caractérise par un retour constant au même lieu géographique lors de la fraie.	
Marnage	Le marnage correspond à la variation du niveau d'eau d'un lac.	
Seiche	Oscillation stationnaire d'un bassin d'eau causée par une force externe comme les vents, par exemple.	
Transect	Ligne droite en deux points généralement étalie par une corde tendue. Les tran- sects sont utilisés comme point de repère afin de procéder à un échantillonnage ou à une mesure	
Tributaire(s)	Point(s) d'entrée de l'eau dans un lac.	
Upwelling	Remontée d'eau froide dans la colonne d'eau engendrée par des courants verti- caux.	

#### Constantes et Symboles

$\alpha$	Taux de changement d'un fluide	[-]
$\beta$	Paramètre de Shields	[-]
$\mu$	Viscosité dynamique d'un fluide	$[{\rm Ns^2m^{-1}}]$
Ω	Fréquence de rotation angulaire	$[s^{-1}]$
$\phi$	Angle de pivot	[°]
ρ	Densité massique de l'eau douce	$[\mathrm{kg}\mathrm{m}^{-3}]$
$ ho_s$	Densité massique d'un objet	$[\mathrm{kg}\mathrm{m}^{-3}]$
au	Cisaillement	$[\mathrm{N}^2\mathrm{m}^{-1}]{\equiv}[\mathrm{Pa}]$
$\theta$	Inclinaison d'une pente	[°]
$C_d$	Coefficient de trainée latéral	[-]
$C_l$	Coefficient de trainée vertical	[-]
D	Diamètre	[m]
d	Profondeur sous la surface	[m]
$D_r$	Profondeur de resuspension des oeufs	[m]
$D_s$	Profondeur de fraie	[m]
$E_k$	Profondeur d'Ekman	[m]
F	Fetch	$[\mathrm{km}]$
f	Paramètre de Coriolis	$[s^{-1}]$
$F_d$	Force de trainée	[N]
$F_l$	Force de suspension	[N]
g	Accélération gravitationnelle	$[m^2 s^{-1}]$
$H_w$	Hauteur d'une vague	[m]
$K_d$	Coefficient de diffusion turbulente	$[m^2 s^{-1}]$
L	Longueur d'onde d'une vague	[m]
$R_s$	Taux de survie des oeufs	[%]
Re	Nombre de Reynolds	[-]
$T_s$	Taux de sédimentation	$[\rm mg^2\rm cm^{-1}\rm d^{-1}]$
$T_w$	Période d'une vague	$[\mathbf{s}]$
u	Vitesse de courant	$[{\rm cm}{\rm s}^{-1}]$

# Division du mémoire

Le présent document est divisé en quatre chapitres. La première partie constitue une introduction à la problématique de recherche. L'introduction couvre la mise en contexte, le suivi des objectifs de recherche et une revue de littérature sur la reproduction du touladi. La deuxième partie présente une synthèse des travaux de recherche, qui se focalise d'abord sur le premier objectif. La méthodologie employée est décrite, suivie des résultats de l'échantillonnage séparé par variable. Des recommandations sont effectuées sur chaque variable à suite de leur résultat. La troisième partie du mémoire présente un article scientifique, rédigé en anglais, qui répond au deuxième objectif, à savoir le développement du modèle d'habitat physique des frayères. Enfin, la quatrième partie comporte un sommaire du mémoire et une conclusion.

## Chapitre 1

## Introduction

#### 1.1 Mise en contexte

Déjà en 2012, la pêche sportive au Québec était une industrie de 1,3 milliard de dollars générant 8500 emplois (équivalent à temps complet pour une année), dont 51 % en région (MDDEFP, 2013b). Le touladi (Salvelinus namaycush) revêt une importance certaine pour cette économie étant le huitième poisson le plus pêché, totalisant environ 90 millions de dollars en retombées au Québec, principalement dans les régions (Arvisais et al., 2017). Une forte proportion de ce marché est soutenue grâce à l'ensemencement des lacs à touladi afin de combler la demande continuelle pour cette espèce. Bien que l'aquaculture à des fins d'ensemensement représente une solution pour soutenir la pêche, cette pratique, assurée à 80 % par les fonds publics, engendre des coûts annuels de 2,6 millions (MDDEFP, 2013a) et pose plusieurs problèmes écologiques. La diminution de la diversité génétique et la perte d'adaptations locales sont des problématiques associées à l'ensemencement qui peuvent nuire à la pérennité de la ressource (Laikre et al., 2010). Ceci est particulièrement vrai pour les populations de touladi, qui sont généralement isolées les unes des autres et génétiquement distinctes (Arvisais et al., 2017). En plus de ces impacts négatifs, la disponibilité des fonds peut varier selon l'administration gouvernementale en place. Ainsi, une solution à long terme serait idéale afin de préserver l'industrie entourant la pêche du touladi. Pour ce faire, assurer un fort recrutement naturel de l'espèce permettrait au Ministère de la Faune des Forêts et des Parcs (MFFP) du Québec, principal responsable de l'ensemencement dans la province, d'économiser sur les frais tout en favorisant une pêche durable et de meilleure qualité. Un pêcheur québécois est en moyenne prêt à

débourser 3,56\$ de plus pour la capture d'un touladi issu d'un recrutement naturel (Lambert et al., 2018); l'attrait économique pour la pêche indigène est donc plus fort que pour le touladi ensemencé, autant du point de vue du pêcheur que du gouvernement.

Bien que de nombreux facteurs influencent le recrutement naturel du touladi, tel que la qualité de l'eau et la prédation, il est reconnu (Marsden et al., 1995) que les conditions physiques représentent un facteur clé pour le développement des oeufs. Plus particulièrement, des variables telles que l'oxygène dissous, le substrat, la pente, la sédimentation et les courants forment un ensemble de conditions qui doivent toutes être adéquates pour assurer le développement des oeufs. Ces variables doivent toutes être étudiées afin de dresser un portrait global de la situation. Le déclin important des stocks de touladi dans les Grands Lacs suite à l'invasion de la lamproie marine (*Petromyzon marinus*) durant la deuxième moitié du 20e siècle (Hansen, 1999) et les efforts de réinsertion qui ont suivi ont mené à la caractérisation de la plupart de ces variables. Conséquemment, aujourd'hui les conditions abiotiques favorables et défavorables sont suffisamment bien définies pour que des scénarios de gestion et d'amémagement existent. Cependant, encore à ce jour, les effets sur la fraie de certaines variables incluses dans l'ensemble du régime hydrodynamique restent mal connues (Riley et al., 2019). Généralement, il est accepté que le régime hydrodynamique doit 1) assurer la protection en permettant l'insertion des oeufs de touladi à l'intérieur des espaces interstitiels du substrat présents sur les sites de fraie ; 2) garder ces interstices libres de sédiments fins empêchant l'oxygénation et 3) maintenir un renouvellement suffisant de l'eau. Ces trois fonctions peuvent être reliées aux processus de flux énergétiques associés au régime hydraulique. Des courants trop rapides pourraient déloger les oeufs des interstices, tandis que des eaux stagnantes n'assureront pas le renouvellement de l'oxygène dissous ni la propreté des interstices. Malheureusement, il n'existe pas de valeurs référentielles qui peuvent séparer ces catégories de régime. Palier à cette lacune permettrait de renforcer les connaissances entourant la reproduction du touladi et d'aider à optimiser la caractérisation d'un site de fraie. Le lac Témiscouata, situé dans le Bas Saint-Laurent a été choisi pour procéder à cette étude. Le lac possède une population de touladi consitutée à 67 % d'individus naturellement recrutés et qui souffre de problèmes de renouvellement documentés (Pelletier, 2016). Les sites de

fraie de l'espèce dans ce lac sont connus et possèdent a priori les caractéristiques nécessaires pour soutenir la population. Finalement la morphologie du lac et son étendue permettront d'observer en détails les fluctuations du régime hydrodynamique sur les sites de fraie.

#### 1.2 Objectif du mémoire

Ultimement, l'objectif de ce mémoire est d'accroître les connaissances entourant les effets du régime hydrodynamique sur la fraie du touladi, dans le but d'éclairer les prises de décision des autorités à l'égard de la ressource. Cet objectif sera atteint de deux manières. Dans un premier temps, la caractérisation complète des frayères à touladi dans le lac Témiscouata sera effectuée afin de fournir des recommandations, spécifiques à ce lac, visant à assurer la pérennité naturelle de la population de touladi. Les méthodes employées pourront être utilisées dans le futur comme une feuille de route pour la caractérisation adéquate d'une frayère. Dans un deuxième temps, les données récoltées au lac Témiscouata seront utilisées pour étudier l'impact du régime hydrodynamique sur la fraie du touladi à l'aide d'une modélisation théorique des mouvements des oeufs de touladis sous l'influence des courants locaux. Ceci devrait permettre d'évaluer objectivement la qualité d'une frayère vis-à-vis des conditions hydrodynamiques en proposant des valeurs critiques quantifiables qui séparent le champ de vitesse en trois catégories : faible, idéale ou élevée.

#### 1.3 La reproduction du touladi Salvelinus namaycush

#### 1.3.1 Le comportement de fraie

Le touladi est un des plus gros salmonidés de la famille des ombles. C'est un poisson d'eau douce, qui vit et se reproduit principalement dans les lacs. Il se retrouve naturellement au Canada et aux États-Unis dans les limites du territoire recouvert par la glace lors de la dernière glaciation du Pléistocène (Scott & Crossman, 1973; Legault et al., 2004; Riley et al., 2019). Les touladis se rassemblent sur les sites de fraie généralement à l'automne. La reproduction a lieu après le coucher du soleil, typiquement entre 19 et 22 heures. C'est le seul salmonidé qui se reproduit exclusivement la nuit (Gunn, 1995). Plusieurs facteurs sont susceptibles de déclencher la migration vers les frayères, notamment la chute de la température de surface sous les 12 °C (Casselman, 1995; Muir et al., 2012;

Binder et al., 2015), l'augmentation de la fréquence des tempêtes et la diminution de la photopériode (Scott & Crossman, 1973; Martin & Olver, 1980; Sly, 1988; Marsden et al., 1995; Esteve et al., 2008; Muir et al., 2012). Les femelles sont moins nombreuses (Binder et al., 2015) que les mâles et arrivent un peu plus tard que ces derniers sur la frayère (Callaghan, 2015; Pinheiro et al., 2017). Elles sont probablement attirées par les bruits des mâles (Johnson et al., 2018). Une fois prêtes, les femelles pondent leurs oeufs directement sur le substrat, sans chercher activement à les protéger des dangers extérieurs (Martin & Olver, 1980; Esteve et al., 2008; Muir et al., 2012; Binder et al., 2015), puis le mâle va déposer sa laitance. Les oeufs fécondés vont ensuite rouler sur le substrat et pénétrer dans les interstices naturellement présents. Les espaces interstitiels offrent une protection naturelle à l'oeuf contre la prédation, ce qui est une technique souvent utilisée par les espèces de poisson dont les géniteurs ne s'occupent pas des oeufs (Greeley, 1932). Bien à l'abri, les oeufs vont poursuivre leur développement durant au moins quatre mois et éclore vers la fin de l'hiver ou au début du printemps (Royce, 1951; Deroche, 1969).

Il a été observé que le touladi revient, d'année en année, au même site de fraie (Muir et al., 2012; Marsden et al., 2016; Pinheiro et al., 2017; Binder et al., 2018), mais qu'il est en mesure de s'adapter aux changements en cas de perte d'habitat (McAughey & Gunn, 1995; Gunn, 1995; Binder et al., 2015). Le touladi utilise même avec succès des structures anthropiques pour se reproduire (Fitzsimons, 1996; Marsden et al., 2016), et peut y transférer sa fraie si les conditions offertes sont meilleures. Il a été suggéré que le touladi se base en partie sur des indicateurs olfactifs et mnémo-techniques pour expliquer son comportement de «homing» (Muir et al., 2012; Binder et al., 2015) de manière semblable aux autres membres de la famille des salmonidés (Stabell, 1984). Cependant cette hypothèse n'est pas confirmée (Buchinger et al., 2017).

#### 1.3.2 Les frayères

Le choix d'un site de fraie par une population de touladi dépend de plusieurs facteurs physiques, tel que la température, la concentration en oxygène dissous, la taille et la forme du substrat, la profondeur des interstices et leur degré d'obstruction, la pente du site, la profondeur et l'exposition aux vents dominants (Scott & Crossman, 1973; Martin & Olver, 1980; Marsden et al., 1995). L'importance relative de chacune de ces variables est sujette à spéculations, notamment parce que les préférences peuvent changer d'une population à l'autre (Elrod & Schneider, 1987; Krueger et al., 1989; Marsden et al., 2005) et aussi parce que ces variables sont toutes interreliées. Ultimement, le choix d'un site de fraie devrait en principe maximiser les chances de survie des oeufs qui y sont déposés. Cependant, de nombreuses observations (Fitzsimons, 1995; Claramunt et al., 2005; Marsden et al., 2005; Fitzsimons et al., 2007) suggèrent que ceci n'est pas nécessairement le cas. Par exemple, au lac Ontario, le touladi fraie tout autant à des sites où la survie des oeufs est faible (21 %) qu'élevée (82 %) (Fitzsimons, 1995). Le touladi pond aussi sur des sites qui ne réussissent pas à retenir les oeufs. Ainsi, jusqu'à 93 % des oeufs déposés à Little Traverse Bay dans le lac Michigan ne sont plus présents à la fin de l'incubation (Claramunt et al., 2005) et 79 % disparaissent au site, très utilisé, de Grand Isle dans le lac Champlain (Fitzsimons & Marsden, 2014). Ces constats à l'égard de la survie des oeufs entretiennent un flou autour de la stratégie de fraie du touladi et de la manière dont il choisit un site. Cette ambiguïté est intégrée dans la revue des variables abiotiques nommées plus haut. La discussion s'oriente selon deux aspects : quelles sont les préférences empiriques et les préférences sous contrôle? Les préférences empiriques sont reliées aux conditions généralement présentent sur les sites de fraie lors de la reproduction, tandis que les préférences sous contrôle sont basées sur des conditions déterminées en laboratoire qui optimisent la survie des oeufs.

#### 1.3.2.1 La thermie

La température de fraie est un bon exemple de la variabilité des préférences selon la population. Bien que la barre des 12 °C est fréquemment utilisée, (Sly, 1988; Casselman, 1995; Muir et al., 2012; Binder et al., 2015), certaines populations se reproduisent à des températures aussi hautes que 13.3 °C (Martin, 1957) et aussi basse que 5 °C (Paterson, 1968). Donc, la fourchette de températures acceptables semble suffisament large pour ne pas être un facteur limitant dans le choix d'un site. Certaines frayères sont connues pour être profondes (voir la sous-sous-section 1.3.2.5) (Marsden & Janssen, 1997; Fitzsimons et al., 2005; Janssen et al., 2006). À ces endroits, les températures sont nécessairement plus basses comparativement aux eaux de surface. Cela n'empêche pas le touladi de s'y reproduire avec succès. Par exemple, au lac Keuka (New York), la fraie a eu lieu à 27 m de profondeur à 6,7 °C (Fitzsimons et al., 2005). Théoriquement, l'impact de la température sur la survie des oeufs peut être bien défini. Considérant que l'habitat thermique théorique du touladi adulte est entre 5-15 °C (Plumb & Blanchfield, 2009), que l'incubation des oeufs a lieu durant l'hiver et que la plupart des lacs à touladis sont alors recouverts de glace : les oeufs de touladis devraient être en mesure de survivre dans un régime thermique assez large, allant de 0-13.3 °C. Ceci a été partiellement vérifié en laboratoire, alors qu'aucune différence notable dans le taux de survie des oeufs n'a été observée dans la fourchette 0-10 °C (Dwyer, 1987; Allen et al., 2005). Kozfkay et al. (2005) mentionnent qu'une température plus chaude de 11,5 °C, a occasionné un taux de survie moindre qu'à 10,6 °C. En général, les températures basses ne semblent pas avoir d'impact significatif sur le taux de survie, mais elles retardent le développement et la date d'éclosion. Les températures plus chaudes peuvent avoir un impact, mais il reste léger (Dwyer, 1987; Allen et al., 2005). Scott & Crossman (1973) mentionnent que des oeufs de touladi ont éclos avec succès au printemps sur des sites de fraie, alors que la température avait chuté autour de 0,3 °C durant l'hiver.

#### 1.3.2.2 L'oxygène

La concentration en oxygène dissous est cruciale pour la survie des géniteurs, des juvéniles et des oeufs, mais elle ne semble pas jouer un rôle prépondérant dans le choix d'un site de fraie (Marsden et al., 1995). Par contre, l'impact de faible concentration en oxygène sur les oeufs peut être catastrophique. En laboratoire, une valeur inférieure à  $4.5 \text{ mg L}^{-1}$  s'est avérée fatale pour les embryons (Carlson & Siefert, 1974). Une asphyxie, même courte et légère, peut engendrer des problèmes de croissance graves, comme des difformités physiques chez les juvéniles (Garside, 1959). Cependant, bien que la grande majorité des sites étudiés par Sly (1988) ont présenté des valeurs en oxygène dissous suffisantes pour assurer le développement des oeufs et leur survie, des concentrations en oxygène dissous aussi faibles que  $0.5 \text{ mg L}^{-1}$  ont été mesurées dans les interstices du substrat de sites de fraie du lac Seneca (É-U). Ceci indique que le touladi peut se reproduire à des endroits où il y a un risque évident d'asphyxie des oeufs, donc qu'il peut choisir un site vraisemblablement mal adapté à leur survie. Communément, une concentration supérieure à 6 mg  $L^{-1}$  constitue un excellent critère pour situer l'habitat du touladi adulte (Evans, 2007; Plumb & Blanchfield, 2009). Il est donc peu probable que les géniteurs choisissent de frayer sur un site n'offrant pas cette condition au moment de la fraie. Alors, la présence d'oeufs dans des eaux insuffisamment chargées en oxygène, comme au lac Seneca, pourrait s'expliquer par des fluctuations post-fraie et/ou par un renouvellement déficient.

#### 1.3.2.3 Le substrat

La taille et la forme du substrat, et des interstices, comptent parmi les facteurs les plus importants dans le choix d'un site de fraie et pour la survie des oeufs (Martin & Olver, 1980; Marsden et al., 1995; Riley et al., 2019). Le touladi préfère du substrat grossier, entre 8 et 300 cm (Martin & Olver, 1980; Marsden et al., 1995) de diamètre. Cependant, il peut s'accommoder de substrat plus petit (jusqu'à 0.2 cm (Kelso et al., 1995; Binder et al., 2018)). Un substrat théoriquement idéal serait constitué de graviers/galets autour de 25 cm (Riley et al., 2019) entrecoupé de blocs plus massifs (Callaghan et al., 2016; Marsden et al., 1995) jusqu'à 4 m de diamètre. Un substrat grossier mène généralement à des interstices plus larges et plus profonds. Comme les oeufs doivent se glisser entre les interstices, de gros galets et des blocs sont préférables. Aussi, les gros blocs et les galets sont bien plus lourds, ce qui renforce la stabilité du lit, empêchant ainsi les oeufs de s'y faire brover (Marsden et al., 1995; Sly & Evans, 1996). Par contre, la présence de plus petits galets est théoriquement tout aussi importante, puisqu'ils remplissent partiellement les interstices empêchant ainsi les prédateurs d'y pénétrer (Biga et al., 1998). En général, la profondeur des interstices et leur degré de propreté est aussi un excellent indicateur de la qualité d'un site de fraie (Bigelow, 2009; Marsden et al., 1995; Riley et al., 2019). Une profondeur minimale de 15 cm semble nécessaire pour qu'un site offre suffisamment de chance de survie aux oeufs (Marsden et al., 2005), mais il est fréquent de retrouver des interstices plus profonds qu'un mètre (Marsden et al., 1995). Dans tous les cas, même si des interstices profonds sont présents, ils doivent être accessibles pour permettre aux oeufs de s'y réfugier. Ceci n'est pas toujours possible, en raison, entre autres, des processus sédimentaires en lac. De nombreuses références rapportent que le colmatage des sites de fraie limite le recrutement naturel (Marsden et al., 1995; Perkins & Krueger, 1995; Sly & Evans, 1996; Flavelle et al., 2002).

#### 1.3.2.4 Le relief

La pente d'un site de fraie est un facteur important, mais dont le rôle n'est pas clair (Bigelow, 2009). Les observations empiriques indiquent que le touladi préfère les sites pentus, offrant entre 5 et 45 ° d'inclinaison (Kelso et al., 1995; Martin & Olver, 1980; Marsden et al., 1995). Cependant, il a aussi utilisé des sites avec des inclinaisons aussi élevées que 65 ° (Claramunt et al., 2005). Il semble

éviter si possible les faibles inclinaisons (Jones et al., 2018) et favorise la ponte juste au-dessus de forts dénivelés. La ponte sur des plats locaux précédant une pente abrupte a été fréquemment observée (Callaghan et al., 2016; Marsden et al., 2016; Muir et al., 2012; Perkins & Krueger, 1995) et semble être un facteur de sélection. Cette particularité a été utilisée avec succès dans un modèle par Flavelle et al. (2002) comme prédicteur de la localisation des sites de fraie du touladi (voir la sous-section 1.3.3). Les pentes abruptes aident théoriquement les oeufs à rouler dans les interstices en accentuant les vitesses des courants (Hutter et al., 2010; Simpson, 1999), en utilisant la gravité et en diminuant l'angle de pivot (Komar, 1986), l'angle a franchir pour qu'une sphère passe par-dessus une autre. La présence supposée de courants forts près des pentes permettrait aussi de guider les juvéniles vers les eaux profondes des lacs qui constituent un refuge naturel pour eux (Davis et al., 1997; Evans, 2007). Cependant, plus une pente est abrupte, moins elle est stable (Bromhead, 1998) et plus sa granulométrie est élevée (Strayer & Findlay, 2010; Schall et al., 2017), ce qui peut constituer un danger physique pour les oeufs présents entre ces interstices (voir la sous-sous-section 1.3.2.3). Ainsi, une pente abrupte est probablement meilleure pour la survie des oeufs, tant que la stabilité du site de fraie n'est pas compromise. Comme la stabilité est nécessairement dépendante des conditions hydrodynamiques, du substrat et du pavement, toutes les trois des variables locales, il est difficile de spécifier un critère général d'inclinaison, autre que l'intervalle 5-45°, qui serait idéal pour la survie des oeufs.

#### 1.3.2.5 La profondeur

La profondeur de ponte est une variable d'intérêt pour étudier la fraie du touladi. Cette dernière est en partie influencée par la grandeur du lac (Bigelow, 2009). Pour les lacs de petite ou moyenne taille, la fraie a lieu le plus souvent près de la surface. Marsden et al. (1995) mentionnent au plus 18 m, Scott & Crossman (1973) au plus 12,2 m, Martin & Olver (1980) suggèrent moins de 6 m pour la plupart des sites et Fitzsimons (1996) indique plusieurs sites de moins de 10 m. L'hypothèse la plus avancée pour expliquer cette préférence pour la fraie près de la surface est reliée aux courants (Fitzsimons et al., 2005; Martin & Olver, 1980; Marsden et al., 1995; Riley et al., 2014, 2019). En effet, la propagation de vagues transmet de l'énergie mécanique dans l'épilimnion qui entraîne un brassage soutenu. En fonction de la grandeur du lac, les courants ainsi générés peuvent remplir leurs rôles (voir la sous-sous-section 1.3.2.7) plus facilement qu'en profondeur, où les courants sont plus faibles, moins fréquents et moins prévisibles (Hutter et al., 2010). Cependant, dans certains grands lacs, quelques sites sont situés bien plus profondément. Au lac Keuka, le touladi a été aperçu, frayant à 63 m de profondeur (Martin & Olver (1980) citant Royce (1951)) tandis que le morphotype siscowet de touladi, présente dans le lac Supérieur, peut frayer à plus de 91 m de profondeur (Martin & Olver (1980) citant Eschmeyer (1964)). Dans ces grands lacs, il est possible que les courants internes soient suffisamment forts pour pousser les oeufs et retirer les sédiments fins des interstices à de plus grandes profondeurs que dans les lacs de plus petite taille (Fitzsimons et al., 2005). Bien qu'utilisée avec succès par Flavelle et al. (2002) en combinaison avec le fetch pour prédire la localisation des sites de fraie du touladi, utilisée seule, la profondeur de fraie ne semble pas être un prédicteur adéquat de l'habitat de fraie et ne joue donc pas un rôle critique dans la sélection d'un site ; elle dépend toujours d'une autre variable. Par exemple, souvent la profondeur choisie sera celle située juste au-dessus d'une pente abrupte (voir la sous-sous-section 1.3.2.4) (Callaghan et al., 2016; Marsden et al., 2016; Muir et al., 2012; Perkins & Krueger, 1995). De même, la profondeur n'aura théoriquement pas beaucoup d'impact sur le taux de survie des oeufs. C'est la covariance de la profondeur avec la température et la pression qui a un rôle a joué. Si la pression hydrostatique exercée sur l'oeuf devient trop grande, ce dernier pourrait potentiellement être écrasé par le poids de l'eau (Onozato, 1984). Cependant, cela ne semble pas être un problème majeur puisqu'un site situé à 91 m de profondeur a été utilisé dans le lac Supérieur (Martin & Olver, 1980; Eschmeyer, 1964). En ce qui a trait à la température, il a été établi plus haut (sous-sous-section 1.3.2.1) que les températures froides, que l'on observe sous la thermocline en été, sont favorables au développement des oeufs.

#### 1.3.2.6 Les vents

L'exposition aux vents d'un site de fraie, qui sera ici mesuré par le fetch<sup>1</sup>, est depuis longtemps connue comme un facteur important dans la sélection d'une frayère par le touladi (Deroche, 1969; Esteve et al., 2008; Martin, 1957; Muir et al., 2012), bien que cette certitude ait été remise en doute récemment (Callaghan et al., 2016). Tout comme la profondeur, l'importance des vents se traduit par leur impact sur d'autres variables comme l'hydrodynamique de surface ou la température. Les vents génèrent des vagues qui influencent le régime hydrodynamique de l'épilimnion (Stewart,

<sup>1.</sup> Distance maximale entre le site de fraie et la berge dans la direction des vents dominants.

2006; Hutter et al., 2010). Puisque la plupart des sites sont près de la surface (voir la sous-soussection 1.3.2.5), les vents influencent le régime hydrodynamique qui régit l'habitat de fraie. Par exemple, les courants générés par l'impact des vagues sur la berge peuvent pousser les oeufs dans les interstices, les alimenter en oxygène, renouveler constamment l'eau et garder les espaces libres de sédiments. Plus un site est exposé aux vagues, plus ces dernières seront énergétiques et plus elles auront un grand impact. Certains endroits très turbulents peuvent perdre leur stratification thermique plus rapidement qu'ailleurs (Hutter et al., 2010). La température jouant un rôle certain dans le déclenchement de la fraie (Martin & Olver, 1980), il est possible que son abaissement local, causé par la perte de la stratification précoce, soit une des raisons de la dominance des sites exposés dans la distribution des frayères. En plus, les vagues générées par les vents sont une cause importante de resuspension des sédiments dans la colonne d'eau. Cela augmente la turbidité du lac ce qui réduit la transparence (Wetzel, 2001). La diminution de la luminosité est également importante dans le déclenchement de la fraie (Muir et al., 2012; Simard, 2017). L'exposition aux vents dominants a aussi un effet important sur la composition substratique du fond (Strayer & Findlay, 2010) qui est un facteur important dans la sélection d'un site de fraie. Par exemple, plus le fetch est grand, plus la granulométrie du fond est élevée (Schall et al., 2017). Il est donc clair qu'un site exposé est bénéfique pour la survie des oeufs, dans la limite où les courants ne sont pas trop forts.

#### 1.3.2.7 Les courants

L'influence des courants sur la sélection d'un site de fraie n'est pas claire. Plusieurs sources mentionnent une préférence empirique pour les sites exposés aux vents et donc aux courants générés par les vagues (Casselman, 1995; Eshenroder et al., 1995; Fitzsimons, 1995; Martin & Olver, 1980; Muir et al., 2012). Riley et al. (2014) suggèrent que la fraie observée sur des drumlins dans le lac Huron est due aux conditions hydrodynamiques propices que ces structures géomorphologiques génèrent, puisqu'elles offrent un relief émergent du lit. Flavelle et al. (2002) utilisent avec succès la théorie des vagues en eaux profondes dans un modèle prédictif de l'habitat de fraie du touladi près de la surface (voir la sous-section 1.3.3). Cependant, d'un lac à l'autre et d'un site à l'autre, la magnitude des vagues variera énormément. Certains sites de fraies sont peu exposés aux vagues (Marsden et al., 2005) ce qui laisse supposer que les courants y sont probablement faibles. De même, l'hypothèse derrière l'objectif 2 de ce mémoire soutient que les courants comportent, en théorie, des

avantages et des risques pour la survie des oeufs. D'un côté, s'ils ne sont pas trop forts, les courants poussent les oeufs dans les interstices, gardent les espaces libres de sédiments fins et assurent une bonne oxygénation (Gunn, 1995; Martin, 1957; Muir et al., 2012; Sly, 1988). De l'autre, s'ils sont trop énergétiques, les courants peuvent déloger les oeufs de leur zone d'incubation protectrice en engendrant une resuspension dans la colonne d'eau (Fitzsimons et al., 2007; Fitzsimons & Marsden, 2014; Roseman et al., 2001; Ventling-Schwank & Livingstone, 1994). Ils peuvent aussi générer des turbulences qui vont brasser les oeufs et les écraser contre le substrat (Perkins & Krueger, 1995; Fitzsimons, 1994; Fitzsimons et al., 2007). Aussi les résurgences d'eaux souterraines peuvent avoir une influence importante sur le choix d'un site de fraie, comme ces le cas pour d'autres salmonidés (Brabrand et al., 2002; Saltveit & Brabrand, 2013), par leur effet sur la circulation interstitielle (Riley et al., 2019). Ainsi, l'impact précis des courants sur la survie des oeufs dépend donc de plusieurs paramètres et variera d'un site à l'autre. Puisqu'il n'existe aucune manière directe de déterminer les conditions hydrodynamiques adéquates pour la survie des oeufs de touladi sur un site de fraie particulier (Fitzsimons & Marsden, 2014; Riley et al., 2019), une modélisation de l'impact des courants sur les oeufs est présenté au chapitre 3.

#### 1.3.3 Modèle prédictif d'habitat de fraie du touladi

Quelques modèles prédictifs de l'habitat de fraie et de taux de survie des oeufs en fonction des caractéristiques d'un site existent. Fitzsimons (1995) a mis en relation le fetch avec la survie des oeufs de touladi dans le lac Ontario. Les deux variables sont inversement reliées selon la relation suivante:

Survie 
$$(\%) = 80.48 - 0.69 \times \text{Fetch}$$
 (1.1)

avec  $r^2 = 0.88$  et p = 0.002. Seulement huit sites ont été utilisés pour calibrer ce modèle. L'utilisation du fetch est utile comme valeur substitut aux courants puisqu'elle est bien plus facile à estimer que ces derniers. C'est pourquoi il est souvent utilisé dans les modèles. Cependant, il n'existe pas de lien direct, calculable et fiable entre ces deux variables. Bien que le modèle de Fitzsimons (1995) indique que les oeufs ont moins de chances de survivre s'ils sont déposés sur un site étant exposé à un long fetch, il ne tente pas de relier le fetch avec la vraie variable d'intérêt que sont les courants. Fitzsimons (1995) ne cherche nullement à appuyer cette relation sur une base théorique, ce qui en fait un modèle purement empirique basé sur une seule variable.

Flavelle et al. (2002) tente de pallier indirectement à cette lacune en intégrant le modèle de Rowan et al. (1992), qui porte à l'origine sur la distribution et le transport des sédiments en lac, dans un modèle prédictif de sélection d'habitat de fraie du touladi. Le modèle de Rowan et al. (1992) est semi-empirique ; basée sur la théorie des vagues linéaires et calibré avec des mesures expérimentales. Le modèle de Flavelle et al. (2002), par le biais du modèle de Rowan et al. (1992), incorpore donc encore le fetch, mais ajoute la profondeur et la pente comme variable d'entrée ce qui résulte en une modélisation multivariée de l'habitat de fraie. Ce modèle a prédit correctement l'utilisation de 19 des 21 sites de fraie connus du touladi du lac Opeongo situé en Ontario. Ultimement, ce modèle estime la position des zones d'érosion et d'accumulation des sédiments le long des berges du lac et se fonde sur le fait que le touladi ne pond pas sur des sites de fraies dont les espaces interstitiels sont colmatés pour prédire quelles zones sont les plus susceptibles d'être utilisées. Malgré son succès, le modèle n'utilise toujours pas directement les courants comme variable prédictive.

Bigelow (2009) va un peu plus loin que Flavelle et al. (2002) en incluant davantage de variables dans son modèle. En plus des variables précédentes, elle inclut dans son modèle la distance séparant le site de fraie d'une zone refuge pour les juvéniles ainsi que la distance entre le site de fraie et les décharges anthropiques d'eaux chaudes. La dernière variable est incluse puisque Bigelow (2009) s'est intéressée exclusivement au touladi invasif présent dans le lac Yellowstone (Wyoming). Son modèle est d'ailleurs calibré uniquement avec des données de ce lac. On assigne une série d'indices de qualité d'habitat entre 0 et 1 pour chaque variable dans chacune des zones de 10 m recouvrant l'entièreté du lac. En combinant toutes les variables ensemble, le modèle attribue un score à chacune des zones. Les zones avec des scores suffisant représentent les habitats de fraie potentiels du touladi. Ultimement, ce genre de modèle intégrateur est un très bon outil pour prédire l'habitat de fraie, puisque le touladi est sensible à plusieurs paramètres. Les résultats du modèle sont d'ailleurs prometteurs. Les deux sites de fraies connus ainsi que deux des trois sites soupçconnés d'être des frayères se sont retrouvés dans une zone dite « idéale » (série de carré avec une valeur de 1) alors que cette dernière ne représentait que 4,4 % de la superficie totale du lac. Cependant, Bigelow (2009) n'incorpore toujours pas l'impact des courants sur les oeufs. Son modèle n'a pas été validé sur suffisamment de sites de fraie et dans suffisamment de lacs distincts. Une seule population de touladi a été étudiée et compte tenu de la variabilité des préférences de fraie entre les populations (Elrod & Schneider, 1987; Marsden et al., 2005; Krueger et al., 1989) il est difficile de défendre une généralisation à grande échelle de ce modèle.

Il apparaît évident que les modélisations actuelles ont plusieurs lacunes. D'abord, aucun des trois modèles n'incorpore directement l'impact des courants sur la sélection de l'habitat de fraie et sur la survie des oeufs. Ensuite, les deux modèles multivariés (Bigelow, 2009; Flavelle et al., 2002) ne sont basés que sur une seule population de touladi, ce qui limite leur généralisation. Enfin, les modèles visent uniquement à prédire soit l'habitat potentiel de fraie, sans s'intéresser à savoir si ces sites mènent à un bon ou à un mauvais recrutement ou l'inverse: ils prédisent la qualité du recrutement sans savoir pourquoi le touladi pond sur ce site. C'est pour pallier à ces trois lacunes que le modèle développé au chapitre 3 est un modèle prédictif multivarié qui 1) est centré sur l'impact des courants sur la survie des oeufs 2) a testé avec des populations de quatre lacs différents, totalisant 18 sites de fraie et 3) qui propose une explication des stratégies de reproduction du touladi (le choix des sites) en se basant sur le succès de la reproduction à ces sites.

### Chapitre 2

## Synthèse des travaux de recherche

Cette partie du mémoire reproduit la plupart des résultats et des conclusions déjà obtenus dans le rapport de Duchesne et al. (2019). Des modifications notables ont été apportées à la sous-section 2.2.9, la sous-section 2.2.7, la sous-section 2.3.7 et à la section 2.4. Certaines sections, telles que la soussection 2.3.3, la sous-section 2.3.5 et la sous-section 2.4.2 ont été ajoutées afin de compléter l'analyse des données.

#### 2.1 Introduction

Le lac Témiscouata est le plus grand plan d'eau de la région québécoise du Bas-Saint-Laurent. Le ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP), anciennement le ministère des Ressources naturelles et de la Faune (MRNF), surveille attentivement la qualité abiotique et biotique du lac depuis 1975. En 2013, les responsables du ministère, lors de leur inventaire ichtyologique bidécennal, constatent un faible recrutement naturel du touladi communément appelé : truite grise. C'est le plus gros poisson du lac, dont la population est soutenue par des ensemencements depuis 1977 (Pelletier, 2016). Inquiets pour la pérennité de la ressource l'ACPT (Association Chasse et Pêche du Témiscouata) et plusieurs acteurs sociopolitiques de la région mettent en place un comité afin de résoudre ce problème. Dès 2016, une équipe du comité caractérise plus de 80 km de berges du lac Témiscouata dans l'objectif de situer les frayères du touladi. L'équipe en profite pour évaluer quelques-uns des paramètres essentiels à la fraie du touladi (voir la sous-section 1.3.2). Il résulte de cette caractérisation sommaire qu'une faible proportion du littoral semble propice à la fraie. De manière générale, les sites potentiels voient leurs espaces interstitiels colmatés par du sable fin ou du périphyton, un mélange d'algues et de cyanobactéries. La même année, une autre équipe, du MFFP cette fois, procède à la capture d'une quinzaine de touladis, et leur insère des émetteurs acoustiques dans la cavité abdominale. L'objectif est d'utiliser la télémétrie pour suivre les mouvements des touladis pendant la fraie afin de déterminer les endroits où ils se regroupent. Dès l'année suivante, une équipe de plongeurs a été dépêchée aux endroits ou les poissons s'étaient agglomérés. La présence d'une faible quantité d'oeufs aux sites de la Montagne-du-Fourneau, de la Pointe-aux-Trembles et de Dégelis (respectivement les sites 1,2 et 3 de la Figure 2.1) a permis de prouver que le touladi utilise ces sites pour sa fraie.

Une caractérisation globale et totale de chacun de ces sites de fraie s'est donc avérée nécessaire afin d'étudier correctement les causes qui limitent le succès de la reproduction naturelle au lac Témiscouata. Les méthodes employées lors de la caractérisation sont présentées à la section 2.2. La présentation des résultats de l'échantillonnage de chaque variable ainsi que leurs impacts potentiels sur la fraie précède les méthodes à la section 2.3.

#### 2.2 Méthodes d'échantillonnage

#### 2.2.1 Le lac Témiscouata

Des informations générales sur le lac Témiscouata sont présentées au Tableau 2.1 et sa position géographique à la Figure 2.1 qui est reproduite ici depuis la Figure 3.5 du chapitre 3. Depuis 2016, aucune autre frayère n'a été localisée dans le lac. Les trois sites initiaux se sont avérés être les seuls du lac et ils sont dénotés par les numéros 1, 2, 3 (Montagne-du-Fourneau, Pointe-aux-Trembles et Dégelis) visibles à la Figure 3.5. Avec ces 67 km de superficie, le lac Témiscouata est un lac à touladi de taille moyenne (Martin & Olver, 1980) qui offre un large habitat à l'espèce en raison de sa profondeur substantielle (Evans, 2007; Plumb & Blanchfield, 2009; Challice et al., 2019) (en moyenne 32 m jusqu'à 73,3 m). Les trois sites de fraie présentent des pentes abruptes (Lajeunesse et al., 2017) et un fetch moyen : des caractéristiques typiques des frayères à touladi (voir la soussection 1.3.1). Le niveau d'eau du lac étant artificiellement contrôlé à l'exutoire par le barrage de Dégelis, le marnage maximal de 2,5 m (Hydro-Québec, communications personnelles) pourrait



FIGURE 2.1 – Sites de fraie 1,2 et 3 du lac Témiscouata ainsi que les sites d'échantillonnage des vents (W) et de la température (T) - WGS 1984.

limiter le succès de la reproduction, particulièrement si la population de touladi fraie dans la zone d'exondation (Benoît & Legault, 2002; Langevin & Lebrun, 1986; Legault et al., 2004).

Le lac est dimictique, c'est-à-dire qu'il connait deux périodes de mélange par année, une à l'automne qui est en partie responsable du déclenchement de la fraie (voir sous-section 1.3.1), et une autre au printemps. En plus du touladi, on retrouve dans ces eaux plusieurs espèces de poisson dont le corégone (*Coregonus clupeaformis*) une proie habituelle du touladi (Pelletier, 2019), l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) très prisée par les pêcheurs (MDDEFP, 2013b), la perchaude (*Perca flavescens*) la proie de prédilection et prédateur d'oeuf (Fitzsimons, 1990) ainsi que plusieurs cyprinidés (*Cyprinidae*) également consommateurs des oeufs de touladi (Benoît & Legault, 2002; Fitzsimons, 1990).
Altitude	$\approx 148 \text{ m}$
Coordonnées	47,669447° N et 68,816926° W
Profondeur maximale	$73,3 { m m}$
Profondeur moyenne	32 m
Longueur maximale	$38,9 \mathrm{~km}$
Largeur maximale	3 km
Périmètre	104 km
Superficie du lac	67 km
Superficie du bassin versant (sans le lac)	2630 km
Volume d'eau	$2\ 193\ 500\ 000\ {\rm m}$
Régime hydrologique	Artificiel (barrage)
Ratio de drainage (Sup. BV/ sup. lac)	39,3
Régime thermique	Dimictique
Temps de renouvellement	1,45  ans  (529  jours)

TABLE 2.1 – Regroupement d'informations générales sur le lac Témiscouata.

#### 2.2.2 Courantométrie

Afin d'obtenir la vitesse et la direction des courants à chacun des trois sites de fraie, un courantomètre (ADCP) y a été déployé. Aux sites de la Montagne-du-Fourneau et de la Pointe-aux-Trembles, le modèle WorkHorse Sentinel de 600 kHz fabriqués par la compagnie Teledyne Marine fut déployé. Au site de Dégelis, un modèle différent, le Sentinel V de 1000 kHz, mieux adapté à l'échantillonnage dans des zones peu profondes y a été déployé dû à la profondeur relativement ( $\approx 15$  m) inférieure de ce site vis-à-vis des deux autres ( $\approx 25$ -30 m). Tous les appareils ont été positionnés verticalement, sur le fond du lac, le plus près possible des frayères connues, à partir d'une embarcation. Les ADCP ont été fixés à des supports en bois, lestés par deux blocs de béton qui balancent le poids de l'ensemble, assurant ainsi que l'appareil reste en position verticale durant le déploiement et pendant la période d'échantillonnage. Un câble, attaché au support, est relié à une bouée située à la surface de l'eau de manière similaire à la Figure 2.2, ce qui correspond à un déploiement en I typique (Talley et al., 2011). Cet ensemble (la base, l'ADCP, la corde et la bouée) forme un ancrage à ADCP. À partir de l'été 2018, et pour une période quasi ininterrompue de 18 mois (jusqu'en novembre 2019), les ADCP ont recueilli des données par couches verticales de 1 m, de leur position jusqu'à la surface, à toutes les heures jusqu'au printemps 2019, puis à toutes les 20 minutes.

#### 2.2.3 Thermométrie

Pour obtenir des données probantes sur le régime thermique du lac, des chaînes de thermographes ont été déployées près des sites de fraie tel qu'illustrée à la Figure 2.2. Le déploiement est identique à celui des ancrages à ADCP. Un câble relie un lest à une bouée de surface. Le long de ce câble, neuf thermographes de modèles variant entre le HOBO temp pro v2 (précis à  $\pm 0, 2C$ ), le Pendant temp/light (précis à  $\pm 0, 5C$ ) et le *TidBit v2* (précis à  $\pm 0, 2^{\circ}$ C) de la compagnie Onset sont fixés à 0, 1, 2, 3, 5, 10, 15, 20 et 25 m ou à 0, 1, 2, 3, 5, 7, 9, 11, 15 m de la surface, selon la profondeur du site. Trois de ces chaînes ont été déployées près des 3 frayères connues du lac en même temps que les 3 ancrages à ADCP. En plus, une chaîne de thermographes supplémentaire, appartenant au MFFP, a été positionnée au centre du lac au site de l'île Notre-Dame (site T, visible à la Figure 3.5) couvrant une profondeur de 50 m suivant le protocole de Dubé & Soulard (2017). Chacun des thermographes a été programmé pour effectuer une mesure à chaque heure jusqu'au printemps 2019, puis à toute les 20 minutes jusqu'en novembre 2019. Lors de l'échantillonnage de l'été 2018, trois des neuf thermographes de la chaîne déployée à la Montagne-du-Fourneau ont été novés, causant la perte des données. Durant l'hiver 2018-2019 la chaîne de thermographes de Dégelis a été entièrement perdue.

#### 2.2.4 Station météorologique

Des données sur les vents ont été récoltées afin d'estimer la longueur effective du lac (le fetch) et de vérifier leur impact sur les courants (Morales-Marin et al., 2018; Pond & Pickard, 2013). Pour ce faire, lors de l'été 2018, une station météorologique a été installée sur la rive nord du lac, à moins de 10 m de la berge, sur le site du *Vieux-Quai* (site W sur la Figure 3.5). Cette station était composée d'un anémomètre *RM Young* 



tisation du déploiement en I d'une chaîne de thermographes. Sous les 15 m, un thermographe était ajouté tout les 5 m jusqu'à atteindre le fond.

 $(\pm 0,3 \text{ m s}^{-1} \text{ et } \pm 3^{\circ})$ , fixé au sommet d'un mât de 3 m de hauteur et d'une sonde thermique de *Campbell Scientific*. L'anémomètre et le thermomètre étaient connectés à un capteur de données <sup>1</sup> *CR1000* de *Campbell Scientific* qui enregistre la température de l'air ainsi que la direction et la vitesse des vents à toutes les heures pendant l'été et l'automne 2018, puis a toutes les 20 minutes pendant l'été et l'automne 2019. Dû à la présence de glace pendant l'hiver au site du Vieux-Quai, la station a été démontée pour la saison hivernale 2018-2019. Le *CR1000* était alimenté par une batterie rechargeable de 12 V. Afin de recharger cette batterie et ainsi d'assurer l'indépendance énergétique de la station, un panneau solaire fut installé face au sud avec un angle de 45 ° par rapport au sol, à environ 1 m de hauteur.

## 2.2.5 Le suivi télémétrique

Le suivi télémétrique des poissons est une opération qui a débuté en 2016 avec l'implantation de 15 émetteurs acoustiques dans la cavité abdominale d'autant d'individus matures. L'année suivante, en 2017, 15 autres individus furent équipés d'émetteurs, portant le total à 30. Les signaux sonores, de 69 kHz, émis par ceux-ci ont pu alors être captés par un appareil de télémétrie de type *VR100* de la compagnie *Vemco*. Ceci permet de déterminer approximativement la position du poisson. Pour ce faire, une équipe composée de plusieurs bénévoles a effectué des sorties en bateau sur le lac en 2017 et en 2018. Les sorties étaient intermittentes et de durées différentes. Cependant, la plupart d'entre elles ont eu lieu après 16 h, car le touladi devient plus actif à la tombée du jour, soit pendant sa période de reproduction (Deroche, 1969; Martin & Olver, 1980). En 2017, un des poissons marqués est décédé, diminuant le total d'individus pouvant être suivis à 29. Ce mémoire utilise seulement les données de télémétrie collectées en 2018. À la base, l'objectif de cette opération était de localiser les zones de reproduction du touladi lors de la période de fraie. Ensuite, les données récoltées ont été utilisées pour délimiter géographiquement les sites de fraie, ce qui s'est avéré crucial pour estimer leur superficie.

#### 2.2.6 Profils physico-chimiques

La récolte de données sur la concentration en oxygène dissous a été effectuée par la prise de profils de la colonne d'eau, avec une sonde à oxygène *ProODO* de la compagnie *YSI Inc.* La sonde

<sup>1.</sup> Data Logger.

mesure l'oxygène dissous et la température. Pour réaliser un profil, la sonde, qui est connectée au terminal numérique par un câble gradué, est descendue le plus verticalement possible jusqu'au fond du lac depuis une embarcation. Les données sont notées à la main à tous les mètres, ou enregistrées de manière continue dans l'appareil. Puis, la profondeur est estimée à l'aide du câble métré et d'un rapporteur d'angle lorsque c'est nécessaire. Les profils ont été effectués lorsque les conditions météorologiques et la disponibilité des techniciens rendaient l'opération possible. Tous les profils ont été faits à proximité des trois frayères connues, afin d'assurer une suite chronologique probante. La plupart ont été faits en 2018, mais certains en 2019. Ces profils renseignent sur la présence d'oxygène dissous en profondeur une variable essentielle au développement des oeufs et à la survie de l'espèce (voir la sous-sous-section 1.3.2.2).

## 2.2.7 Sédimentation et trappes

Afin d'estimer le taux de sédimentation sur les frayères, trois trappes à sédiments ont été déployées conjointement à chacun des sites de fraie le 10 juillet 2018. Ces trappes sont des boîtes de *Whitlock-Vibert*, de 6 cm de largeur par 13,5 cm de longueur et 8,7 cm de hauteur, remplies de gravier propre qui ont été lestées afin de se maintenir en position juste au-dessus du substrat suivant les grandes lignes du protocole de St-Hilaire et al. (2005). Les trappes ont été déployées par des plongeurs, puisqu'elles devaient être positionnées à un endroit suffisamment plat pour assurer leur stabilité durant toute la période d'échantillonnage. Elles ont donc été déployées à des profondeurs respectives de 4,1 m à la Montagne-du-Fourneau, 6,8 m à la Pointe-aux-Trembles et 7,1 m au site de Dégelis. Le taux de sédimentation total à chaque site est mesuré en pesant les particules qui se sont déposées entre les interstices du gravier des trappes pendant la période d'échantillonnage d'une durée de 120 jours. Ces trappes ont été récupérées par des plongeurs de chez *Enviromer* le 7 novembre 2018.

Afin de récupérer les trappes, les plongeurs ont dû les insérer à l'intérieur de sacs en plastique ou de seaux directement sous l'eau afin de limiter la perte potentielle de sédiment lors du transport entre le site de fraie et le bateau. Malheureusenemt, le degré de turbidité du lac Témiscouata au moment de la récupération a eu pour conséquence d'emprisonner des volumes importants d'eau, chargés de particules en suspension à l'intérieur des contenants. Cette source de sédiment ne provient pas de la trappe et constitue donc une source de biais. Bien que cette source d'erreur soit connue, elle est difficile à estimer et aucun ajustement n'a été appliqué pour tenter de la corriger. En plus, certains sacs en plastique ont percé lors des manipulations. Ils ont été placés le plus rapidement possible dans des seaux fermés afin de limiter au mieux la perte d'eau et donc de sédiments. Encore une fois, il est difficile d'estimer la quantité de particules perdues. De retour au laboratoire, les trappes ont été sorties des seaux puis nettoyées manuellement à l'aide de brosses, afin de récupérer les sédiments coincés ou collés sur le gravier et la boîte de *Whitlock-Vibert* elle-même.

Une fois les trappes nettoyées et les gravats initiaux retirés, l'eau et les sédiments emprisonnés dans les seaux ont été séparés par filtration, suivie d'un séchage au four (Allen, 2013). Pour ce faire, les contenus des seaux provenant du même site ont été combinés afin d'accélérer le traitement. Puis, les volumes d'eau et de sédiment ont été pesés séparément. Ensuite, l'eau excédentaire a été vidée avec précaution afin de minimiser les pertes en sédiments. Puis, le contenu des seaux a été versé, dans une colonne composée, dans l'ordre croissant, des tamis superposables du Tableau 2.2. Les tamis sont faits de mailles métalliques dont la taille permet de séparer les sédiments en cinq classes granulométriques distinctes. Une fois les sédiments séparés, la colonne de tamis fut placée au four à 60 °C pendant au moins 24 heures. Une fois les sédiments secs, ils ont été pesés. Le taux de sédimentation en  $[mg cm^{-2} d^{-1}]$ , a été obtenu en sommant la masse de sédiments dans chaque tamis, pour un site donné, puis en divisant la valeur obtenue par la surface de la trappe et le nombre de jours de déploiement (Gee & Bauder, 1986). Cette manière de procéder offre l'avantage de récolter l'information sur la granulométrie des sédiments qui se déposent sur les frayères.

#### 2.2.8 Bathymétrie

Les analyses et modèles présentés dans ce mémoire ont nécessité l'utilisation d'une carte bathymétrique du lac Témiscouata. Cette carte a été fournie par le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, qui l'a obtenue de Lajeunesse et al. (2017). La carte a été utilisée notamment pour déterminer la pente moyenne des sites de fraie (voir la sous-sous-section 3.2.2.1), leur exposition relative aux vents dominants et réaliser les analyses télémétriques. Les calculs de base ont été faits en utilisant le logiciel *ArcMap* de la compagnie *ESRI*, un logiciel de type SIG.

#### 2.2.9 Substrat

Pour caractériser adéquatement la qualité du substrat et des espaces interstitiels, l'équipe de plongeurs a été dépêchée en novembre 2018 et 2019 sur chacun des trois sites de fraie. Les sites de la Montagne-du-Fourneau et de la Pointe-aux-Trembles ont été caractérisés en 2018 et le site de Dégelis en 2019. Les plongeurs étaient équipés de corde, de lests et d'un quadra. En déployant les cordes et les lests entre la surface et le fond du lac, les plongeurs furent en mesure d'échantillonner systématiquement le substrat en déposant le quadra aléatoirement le long des transects ainsi formés. Leur objectif était de caractériser la granulométrie du substrat du site, la profondeur des espaces interstitiels, le degré d'obstruction et le nombre d'oeufs présent à l'intérieur du quadra de 0.5 par 0.5 m. La granulométrie fut caractérisée selon un critère qualitatif. Les plongeurs devaient, en utilisant des classes prédéfinies de 5-40, 40-80, 80-250 et > 250 mm, qualifier le diamètre du substrat à l'intérieur du quadra selon la classe dominante (la plus visible). En cas de doute, ils pouvaient suggérer, identifier ou estimer une ou plusieurs classes co-dominantes. De la même manière, le degré d'obstruction des espaces interstitiels fut visuellement estimé par les plongeurs. Ensuite, ces derniers ont attribué un pourcentage selon la proportion colmatée estimée par rapport à la surface totale du quadra. La profondeur des espaces interstitiels fut évaluée en insérant une règle aussi loin que possible dans un interstice choisi aléatoirement. La valeur de la profondeur fut prise à la surface du substrat. Ainsi, une seule valeur est utilisée pour représenter tout le quadra. Finalement, les plongeurs ont activement creusé le substrat dans l'objectif de découvrir des oeufs de touladi enfouis sous le lit. La durée de la recherche a pu varier d'un quadrat à l'autre, selon le niveau de pavement du substrat. Le nombre d'oeufs vivant et mort retrouvés dans chaque quadra fut noté sans autre ajustement.

$T_{1} = -0.0$	- ·		1	1 1	, 1	1	· · ·
TABLE 22	– Tamis	111111565	lors	del	analyse	oraniil	ometrique
	ramb	aunoos	1010	uo 1	. analyse	Stanar	omounque.

	U.S.A Standard	Canadian Standard	Canadian Standard	Fischer Laboratory
	Testing Sieve No.18	Sieve Serie No.35	Sieve Serie No.40	Test Sieve No.120
Ouverture $(\mu m)$	1000	710	425	125

# 2.3 Conditions abiotiques sur les sites de fraie du touladi au lac Témiscouata

Cette section porte sur les résultats obtenus suite à la caractérisation des sites de fraie. Ces derniers sont comparés aux préférences connues du touladi (voir la section 1.3) afin de vérifier si les conditions particulières du lac Témiscouata peuvent constituer un obstacle à la survie d' oeufs ou à leur développement. À la lumière des résultats, pour chaque variable échantillonnée, des recommandations seront faites afin de remplir l'objectif 1 (voir la section 1.2) du projet.

#### 2.3.1 Conditions thermiques

Les conditions thermiques pour l'année 2018 sont présentées à la Figure 2.3. Les conditions ont été séparées en deux périodes distinctes. Une période estivale, qui s'étend du 29 juin au 7 novembre 2018 soit toute la durée de l'échantillonnage et une période de fraie, qui s'étend du 7 octobre au 7 novembre ce qui comprend la période de reproduction estimée (Anne-Marie Pelletier, communications personnelles) du touladi au lac Témiscouata. D'abord, la Figure 2.3d présente le profil moven à l'île Notre-Dame. Comme l'échantillonnage s'est fait jusqu'à 50 m, ce site indique clairement qu'un vaste habitat thermique est disponible pour le touladi adulte et pour les juvéniles puisque la température, lors de la période estivale, tombe rapidement (sous les 10 m) en dessous des 15 °C, la valeur limite supérieure de l'habitat thermique du touladi (Evans, 2007; Plumb & Blanchfield, 2009; Sellers et al., 1998). Cette observation est aussi valide pour les trois autres sites. Lors de la période de fraie, chaque frayère enregistre en moyenne des températures inférieures à la barre des 12 °C sur toute la longueur de la colonne d'eau. Ceci indique que la température est suffisamment froide pour assurer le bon développement des oeufs (voir la sous-sous-section 1.3.2.1). De plus, la perte de la stratification entre le 12 et le 17 octobre 2018 assure que les variations des températures ont pu jouer leur rôle soupçonné dans le déclenchement de la période de fraie (voir la section 3.3 pour davantage de détails). Somme toute, il apparaît évident que les conditions thermiques au lac Témiscouata sont idéales pour tous les stades de vie du touladi.



FIGURE 2.3 – Profil moyens de températures pendant l'été et l'automne 2018 à quatre sites du lac Témiscouata. Les lignes sont plus larges que les intervalles de confiance. La ligne noire correspond à la limite supérieure de la préférence thermique du touladi selon Plumb & Blanchfield (2009).

# 2.3.2 Les vents

La figure Figure 3.6 présente la direction et la force des vents soufflant sur le lac Témiscouata pendant la période d'échantillonnage de l'année 2018 alors que la figure Figure 2.4 fait de même pour l'année 2019. La distribution des vents pendant ces deux périodes d'échantillonnage annuellement concomitantes est très similaire. Les vents dominants sont toujours orientés dans l'axe nord-ouest sud-est entre 110-140 °, ce qui correspond à l'orientation de l'axe dominant du lac Témiscouata



FIGURE 2.4 – Rose des vents moyennés au vingt minutes par ensemble de  $10^{\circ}$  soufflant au-dessus du lac Témiscouata, échantilloné à 3 m au-dessus du sol du 19 juin au 7 novembre 2019.

(130 °). La deuxième orientation dominante, en termes d'intensité, est dirigée entre 310 et 340 ° le long de l'axe sud-est nord-ouest, soit environ à 200 ° des vents principaux. La troisième orientation dominante en termes d'intensité, mais la deuxième en termes de fréquence, est alignée selon l'axe nord-est sud-ouest environ entre 210 et 240 °, soit pratiquement à angle droit des deux autres directions principales et de l'axe du lac. Bien que les Figure 3.6 et Figure 2.4 semblent indiquer que les vents de 2019 sont plus énergétiques que ceux de 2018, la comparaison des moyennes de vitesse démontre le contraire. La vitesse des vents qui ont soufflé pendant la période estivale et l'automne 2019 est de 1, 73 ± 0, 34 m s<sup>-1</sup>, en moyenne légèrement plus faible que ceux de la même période en 2018 qui est de 1, 79 ± 0, 66 m s<sup>-1</sup>, mais tout de même comprise dans les intervalles de confiance à 95 %. Les vents de 2018 et de 2019 sont identiques en tenant compte des incertitudes.

Les vents n'ont que peu d'impact sur la reproduction du touladi si les frayères ne sont pas exposées à leur action. Seule la pointe nord-ouest de la frayère de Dégelis (site 3) se trouve directement exposée aux vents dominants. Les frayères de la Montagne-du-Fourneau, de la Pointe-aux-Trembles et la pointe sud-est de la frayère de Dégelis sont davantage exposées par le sud-est, qui est la deuxième orientation dominante en intensité des vents. Ces expositions engendrent un fetch important (voir le Tableau 3.3) ce qui indique que les vents jouent probablement un rôle dans le régime hydrodynamique des trois sites de fraie. Il reste à déterminer si le degré d'exposition est trop élevé, idéal ou insuffisant par modélisation (voir la section 3.3). Cependant, il a été déterminé précédemment que les sites exposés aux vents sont probablement préférables pour le touladi et pour le succès de sa fraie (voir la sous-sous-section 1.3.2.6).

# 2.3.3 L'hydrodynamique

Les courants mesurés sur les sites de fraie du lac Témiscouata sont des données quadridimensionnelles puisqu'ils doivent être exprimés par une composante géographique (le site et la profondeur d'échantillonnage), temporelle (l'intervalle et le moment de l'échantillonnage), directionnelle (qui s'exprime en degré ou en composantes nord et est) et de grandeur (représentée par une valeur de vitesse). Cette complexité rend ces données riches en information, mais empêche toute tentative de représentation unique de leur ensemble, en une seule figure ou un seul tableau. Ce faisant, l'analyse de ces données a été séparée en plusieurs sections. Ce qui suit ci-dessous présente d'abord, une analyse d'un évènement hydrodynamique ponctuel susceptible d'avoir influencé le succès de la fraie. Ensuite, une analyse spectrale des données est proposée afin de vérifier la présence ou l'absence de phénomène périodique. Enfin, la grandeur de la vitesse des courants selon leur profondeur a été utilisée dans la deuxième partie de ce mémoire (voir le Tableau 3.3 ou la section 3.3), dans l'objectif de vérifier expérimentalement le modèle de mouvement des oeufs sur les sites de fraie.

#### 2.3.3.1 Transport d'Ekman

La Figure 2.5 présente les vitesses des courants et la température sur toute la profondeur de la colonne d'eau au site de la Montagne-du-Fourneau pendant la journée 266 (23 septembre) de l'année 2018. La lecture combinée de ces trois graphiques suggère la présence d'une spirale d'Ekman,



FIGURE 2.5 – Courants parallèles et perpendiculaires avec les variation de températures autour du jour 266 de l'année 2018 à la Montagne-du-Fourneau.

engendrant une remontée d'eau froide près de la surface, appelée «upwelling». Ce phénomène a été documenté pour la première fois par Ekman (1905).

Une spirale d'Ekman peut se générer lorsque le vent souffle dans une même direction de manière constante pendant une longue période de temps (Csanady, 1982; Emery & Thomson, 1997). La direction de propagation des courants à la surface sera alors autour de 45 ° à la droite de la direction des vents.<sup>2</sup>. Il en résulte une spirale qui consiste en une inversion de 180 ° dans la direction des courants le long de la colonne d'eau jusqu'à la profondeur d'Ekman ( $E_d$ ) (Stewart, 2006). Évidemment, le frottement interne causé par la viscosité de l'eau diminue la grandeur des vitesses de manière connue. L'intégration de la distribution des vecteurs vitesse de la surface jusqu'à la

<sup>2.</sup> Dans l'hémisphère nord. L'inverse est vrai sous l'équateur.

profondeur d'Ekman permet de trouver que le transport net de la masse d'eau de la surface jusqu'à  $E_d$  sera à 90 ° à la droite des vents (Cushman-Roisin & Beckers, 2011). Donc, si la côte est située à gauche des vents, le déplacement vers la droite de la couche de surface engendrera une rétroaction inverse pour la couche en profondeur. Suivant le relief, l'eau froide remontera le long du littoral dans un mouvement semi-circulaire. L'évènement capté au jour 266 de 2018 à la Montagne-du-Fourneau présente ainsi toutes les caractéristiques d'une spirale d'Ekman. D'abord, les courants en surface sont dirigés environ à 45 ° à la droite des vents dominants<sup>3</sup>, qui sont ici parallèles à l'axe principal du lac (130 ° à l'est du nord). Ensuite, entre 12 et 15 m de profondeur, une diminution de la vitesse des courants et une rotation de 180 ° sont observées. Au même moment, un apport en eaux froides important et unique remonte des profondeurs (30 m) jusqu'à 12 m. La profondeur d'Ekman, la zone où l'inversion se fait, est reliée aux paramètres géomorphologiques du lac tel que

$$E_k = \pi \sqrt{\frac{2K_d}{f}} \tag{2.1}$$

où  $K_d$  est le coefficient de diffusion turbulente  $[m^2 s^{-1}]$  et  $f = 1,07 \times 10^{-4}$  est le paramètre de Coriolis  $[s^{-1}]$  à une latitude de 47 ° nord. Plusieurs valeurs sont possibles pour le coefficient de diffusion turbulente, mais pour un lac, les valeurs typiques se retrouvent entre les ordres de grandeur de  $10^{-9}$  et  $10^{-2}$  (Powell & Jassby, 1974). En prenant une valeur possible de  $10^{-3}$ , la profondeur d'Ekman se retrouve à 13,58 m c'est-à-dire dans la zone de transition illustrée à la Figure 2.5. Ainsi, l'ensemble de ces éléments suggère que le phénomène observé correspond bien à une spirale d'Ekman.

L'existence probable de cette spirale démontre que le lac Témiscouata présente potentiellement les caractéristiques nécessaires pour que des phénomènes hydrodynamiques d'envergure puissent s'y produire. La remontée d'eau («upwelling») du 23 septembre 2018 est précisément le genre d'évènement qui peut déclencher la fraie du touladi. La remontée d'eau froide a pu, par exemple, crée un choc thermique pour les touladis près de la surface, stimulant une réponse biologique envers la reproduction (voir la section 1.3). Également, l'agrandissement momentané de l'habitat préférentiel, pour inclure les eaux épilimnioniques, a pu faciliter le déplacement des adultes sur les sites de fraie situés près de la surface stimulant du même coup la fraie.

 $<sup>3. \</sup> Ibid$ 

#### 2.3.3.2 Analyse spectrale

Afin de détecter la présence d'oscillations internes cycliques, tels que des seiches, qui pourraient influencer le régime hydrodynamique sur les sites de fraie dans le lac Témiscouata, il faut procéder à une analyse spectrale des courants. Les courants échantillonnés en 2018 et en 2019 ont été analysés en détails par transformée de Fourier à l'aide de la méthode de Welch (1967). Cette technique permet de mettre en évidence les phénomènes périodiques importants qui peuvent se retrouver dans une série chronologique. Pour ce faire, l'analyse spectrale a été focalisée sur les données de 2019 puisque ces dernières possèdent un taux d'échantillonnage plus élevé (10 minutes à la Montagne-du-Fourneau et 20 minutes à la Pointe-aux-Trembles) que les données récoltées en 2018 (échantillonnage horaire). Un taux d'échantillonnage plus fréquent permet de déceler des oscillations avec une plus haute fréquence (Stoica & Moses, 2005). Du à la profondeur et à la taille du lac, les phénomènes physiques d'intérêt potentiel ne peuvent pas avoir des périodes d'oscillation excédant une ou deux heures. Ainsi, si ces types de phénomènes existent au lac Témiscouata, ils seront plus facilement décelable dans une série chronologique à échantillonnage sous la barre horaire, ce qui correspond aux données de 2019.

L'analyse spectrale consiste en la représentation d'une série chronologique en termes d'une somme infinie et discrète d'oscillations harmoniques. La représentation de cette série dans le domaine des fréquences peut se faire en traçant un *périodogramme*, soit un graphique de la variance (ou énergie) selon la fréquence harmonique. La variance d'une série correspond mathématiquement à la transformée de Fourier de la fonction d'autocorrélation du signal soit

$$S_{\rm per}(n) = \frac{1}{N} \left| \sum_{n=1}^{N} x(n) e^{-i\omega n} \right|^2$$
 (2.2)

où N est la taille de la série et  $\omega$  la fréquence. En variant la fréquence sur tout le domaine, soit de la plus basse fréquence correspondant à la longueur du signal jusqu'à la plus haute fréquence possible (la fréquence dite de Nyquist, qui correspond à la moitié de la fréquence d'échantillonnage (Emery & Thomson, 1997)), les estimés spectraux obtenus permettent de tracer le périodogramme. La méthode de Welch (1967) est basée sur l'utilisation du périodogramme comme estimateur. Son objectif est de réduire le bruit dans les hautes fréquences tout en gardant une résolution suffisante dans les basses. Le signal, auquel on a soustrait la moyenne, est divisé en n segments de longueur identique (±1 dépendamment de la parité de la série) dont un certain nombre de points m se recoupent. Ensuite, chacun des n segments est convolué par une fenêtre de Hamming (1998), ce qui permet de réduire le phénomène de Gibbs, une distorsion du spectre causée par le fait que le signal correspond à un échantillonnage discret d'une série continue. Enfin, chacun des n segments subit la transformée de Fourier décrite à l'Équation 2.2. Puis, les n estimations spectrales sont superposées et tous les points concomitants dans l'espace des fréquences sont moyennés pour obtenir le spectre de variance final. La longueur des n segments permet de mettre en évidence soit les hautes ou les basses fréquences, selon que les segments sont courts ou longs. Les segments courts diminuent la résolution spectrale puisqu'il y a davantage de segments moyennés. Cela a pour effet de faire ressortir davantage les tendances dans les hautes fréquences qui sont généralement plus bruitées. Des segments plus longs font gagner de la résolution spectrale, mais augmentent l'incertitude autour de l'estimation du spectre.

La Figure 2.6 présente la variance ou l'énergie, à différentes profondeurs, des courants parallèles à l'axe dominant du lac Témiscouata, multipliée par les fréquences en ordonnées et le logarithme en base 10 des fréquences en abscisses. Cette méthode de visualisation est une variante du périodogramme qui préserve la variance tout en ramenant le spectre sur un domaine facile à visualiser. La Figure 2.6 fait ressortir les basses fréquences puisque seulement 8 segments sont utilisés avec un recoupement de 50 %. Chacune des séries comporte 20380 points. Les pics récurrents d'intérêts sont marqués par des lignes verticales. De manière générale, l'énergie diminue avec la profondeur, ce qui indique que les courants en surface sont plus énergétiques que les courants en profondeur. Près de la surface, deux pics distincts sont visibles: le pic rouge et le pic noir qui correspondent chacun à des fréquences logarithmiques de -0.445 et -0.35 [log<sub>10</sub>(cpd)]. Les périodes associées sont alors

$$f_{\text{noir}} = 10^{-0.35} \approx 0,45[\text{cpd}] \approx \text{période de } 2,2 \text{ jours}$$
(2.3)

$$f_{\rm rouge} = 10^{-0.445} \approx 0.35 [\text{cpd}] \approx \text{période de } 2.9 \text{ jours}$$
 (2.4)

(2.5)

puisque

$$f_0 = 10^0 = 1[\text{cpd}], \tag{2.6}$$

ce qui indique la présence de cycles de 2 à 3 jours. Cela correspond précisément aux cycles retrouvés dans le spectre des vents (voir la Figure A2 en annexe). Ces cycles peuvent être associés avec la fréquence des systèmes météorologiques méridionaux qui affectent le golfe du Saint-Laurent (Koutitonsky & Bugden, 1991). Le pic noir est visible de 0 à 7 m de profondeur tandis que le pic rouge reste distinct jusqu'à 13 m. Sur la Figure 2.3d, le point d'inflexion de la courbe des températures moyennes de la période estivale ne se situe pas avant 14 m de profondeur. Alors, les pics noir et rouge sont visibles uniquement au-dessus de la thermocline. Ils peuvent donc être associés à l'influence des vents sur la circulation épilimnionique, étant donné que la stratification estivale divise le régime hydrodynamique du lac en deux parties (épi et hypolimnionique) quasi indépendantes (Hutter et al., 2010; Stewart, 2006). Le pic vert est associé à une période journalière qui peut être reliée au cycle de réchauffement et de refroidissement de la température de l'eau (aussi visible à la Figure A3) et de l'air (voir les deux pics verts de la Figure A2 qui représentent les cycles diurne et semi-diurne). Dans les fréquences plus basses, une large bosse centrée sur une fréquence logarithmique de -0,85 est clairement visible en surface. Elle identifie un cycle d'une semaine qui, tout comme les pics noirs et rouges, peut être relié aux périodes des dépressions météorologiques zonales de plus longues durées qui affectent le golfe du Saint-Laurent (Koutitonsky & Bugden, 1991). À partir de 13 m, le pic cyan, centré sur la fréquence logarithmique de -0,31, devient le principal pic d'intérêt. Il peut être associé à une période de deux jours.

La Figure 2.7 présente les mêmes données que la Figure 2.6, mais séparées en 141 segments ce qui permet d'observer les tendances dans les hautes fréquences. Il ne ressort aucune tendance claire de la Figure 2.7 qui pourrait permettre d'associer les oscillations à haute fréquence à des phénomènes dynamiques tels que des seiches ou des ondes internes (Hutter et al., 2010). Il est possible que la fréquence d'échantillonnage de 10 minutes soit encore trop courte pour permettre de faire ressortir ces phénomènes. Il est aussi possible que très peu d'oscillations internes soient présentent dans le lac Témiscouata et que ces dernières, si elles existent, ne soient pas suffisamment énergétiques, ou de

trop courte durée pour ressortir par rapport au bruit. Par contre, la Figure 2.7 indique clairement que l'énergie dans les hautes fréquences est plus élevée vers l'extrémité du domaine. Il est possible que l'énergie soit plus élevée autour des fréquences 1.8 et 1.9 dû à un repliement du spectre sur ces fréquences. Ceci peut se produire lorsque des cycles énergétiques avec une fréquence plus haute que la fréquence de Nyquist (qui est de 72 d<sup>-1</sup> ou une période de 20 min à la Montagne-du-Fourneau, ou autour de 1,85 sur les figures) sont présents dans le signal. Puisque ces fréquences ne peuvent pas être résolues, leur énergie se retrouve contractée autour de la fréquence de Nyquist. Cependant, ce phénomène ne peut pas être clairement établi. Donc, l'absence de détections des oscillations internes, permet d'affirmer qu'elles n'auront, a priori, pas d'impact significatif sur la fraie du touladi. Ceci est corroboré par les spectres des courants perpendiculaires. Un exemple pour la Pointe-aux-Trembles est visible à la Figure A4.



FIGURE 2.6 – Spectres de 8 segments moyennés avec 50% de recoupement des courants parralèles à la côte, à différentes profondeurs, au site de la Montagne-du-Fourneau en 2019.



FIGURE 2.7 – Spectres de 141 segments moyennés avec 50% de recoupement des courants parralèles à la côte, à différentes profondeurs, au site de la Montagne-du-Fourneau en 2019.



FIGURE 2.8 – Oxygène dissous dans la colonne d'eau aux différents sites de fraies du lac Témiscouata. Les lignes sont plus larges que les intervalles de confiance.

#### 2.3.4 Concentration en oxygène dissous

Les concentrations en oxygène dissous mesurées sont typiques d'un lac oligo-mésotrophe (Kalff, 2002) (Charbonneau & Grégoire, 2016). Tous les profils, sauf un, présentent un pourcentage de saturation (proportionnel à la concentration et inversement proportionnel à la température de l'eau) entre 80 % et 110 % sur toute la colonne d'eau. Cette concentration est suffisamment élevée pour assurer un apport en oxygène suffisant pour le touladi adulte et aussi pour assurer le bon développement des oeufs (voir la sous-sous-section 1.3.2.2) à toutes les profondeurs échantillonnées. Cependant, le profil effectué à la Pointe-aux-Trembles le 18 octobre 2018 marque une chute rapide de la concentration de 80 % à 5-15 % vers les 24 m de profondeur. Ce phénomène, s'il est réel, peut potentiellement causer des problèmes pour les oeufs du touladi s'ils se retrouvent dans cette zone. Sous la barre des 4 mg L<sup>-14</sup>, l'apport en oxygène est insuffisant. Cela a pour conséquences d'entraver sérieusement le développement des oeufs et même de les empêcher d'arriver à l'éclosion (Sly, 1988). De même, les jeunes touladis et les adultes ont besoin d'au moins 7 mg L<sup>-15</sup> pour se développer adéquatement (Evans, 2007). Ainsi une valeur entre 10-15 % (1,1-1,8 mg L<sup>-1</sup> à 9,2 °C, la température mesurée) pose problème. Par contre, cette diminution importante de la concentration en oxygène peut avoir été causée par l'enfouissement de la sonde dans le substrat fin au fond du lac. Le potentiel d'oxydoréduction négatif des sédiments au fond d'un lac peut causer une anoxie totale à 1 cm de profondeur dans le substrat (Hargrave, 1972). Cette cause d'erreur est hautement probable, car la baisse se produit de manière soudaine et autour de 25 m à la Pointe-aux-Trembles, la distance estimée du fond à ce site. La Figure A1 présente les conditions physiques au moment du profil. Les mouvements d'eau ayant eu lieu lors de l'échantillonnage présentent des vitesses autour de 20 cm s<sup>-1</sup>, ce qui aurait bien pu pousser la sonde dans le substrat et l'enfouir momentanément sous plus de 1 cm de sédiment dû a l'augmentation probable de la turbidité.

#### 2.3.5 Substrat

La qualité du substrat des frayères du lac Témiscouata est présentée au tableau Tableau 3.3. La profondeur des espaces interstitiels atteint  $16.3 \pm 10.5$ ,  $23.2 \pm 10.7$  et  $16.6 \pm 7.5$  cm au site de la Montagne-du-Fourneau, de la Pointe-aux-trembles et de Dégelis respectivement. Ces interstices sont donc relativement peu profonds, si elles sont comparées à ce qui se retrouve dans la littérature (Marsden et al., 2005). Le critère limitatif de Marsden et al. (1995) de 15 cm (voir la sous-sous-section 1.3.2.3) n'est pas respecté à aucun des trois sites lorsque l'incertitude est prise en compte. Cela indique que la profondeur des interstices est insuffisante pour assurer adéquatement la protection et la survie des oeufs de touladi. En plus, les espaces interstitiels présentent un taux d'obstruction élevé. Jusqu'à 75 % des espaces sont obstrués par des sédiments ou du périphyton au site de la Montagne-du-Fourneau, 57 % à la Pointe-aux-Trembles et 20 % à la frayère de Dégelis. Évidemment, une faible proportion d'espaces interstitiels de qualité diminue les chances qu'un oeuf réussisse à y être logé, limitant grandement le taux de survie. Cependant, la granulométrie du substrat semble être appropriée sur chacune des trois frayères. À la Montagne-du-Fourneau, le substrat

<sup>4.</sup> Ce qui correspond à des pourcentages de saturation en oxygène dissous de 30 % pour de l'eau à 4 °C.

<sup>5.</sup> Ce qui correspond à un pour centage de saturation en oxygène dissous de 55 % pour de l'eau à 4 °C.

est, en majorité, composé de galets (80-250 mm) et de gravier (40-80 mm), avec des tailles adéquates pour assurer le succès de la reproduction. De même, la Pointe-aux-Trembles présente surtout des galets, tandis que le lit du site de Dégelis est composé d'un mélange de galets et de grosses roches (250 mm et plus). Cependant, en considérant les trois caractéristiques (granulométrie, interstices et degré d'obstruction) du substrat présent sur les sites de fraie du lac Témiscouata, aucun des sites n'offre des conditions réellement propices au succès de la fraie. Ce constat est motivé par le degré d'obstruction élevé et la profondeur insuffisante des interstices. Par contre, cette conclusion se base sur une quantité de données assez faible. Une deuxième vague d'échantillonnage permettrait de réduire la variance et d'augmenter la précision des résultats, en particulier en ce qui a trait à la profondeur des interstices et le degré d'obstruction, ce qui pourrait changer le diagnostic.

## 2.3.6 Sédiments

Les taux de sédimentation obtenus par filtration sont présentés au Tableau 3.3. Ces taux sont du même ordre de grandeur, bien qu'un peu plus élevés, que ce qui peut être trouvé dans la littérature (Dominik et al., 1983; Kemp & Harper, 1976; Koren & Klein, 2000). Les résultats de l'analyse granulométrique par tamisage sont présentés à la Figure 2.9. De manière générale 92,38  $\pm$  0,01%, des sédiments se constituent de sable fin, dont le diamètre médian est typiquement inférieur à 425  $\mu$ m. Une partie de l'analyse concernant la sédimentation sur les sites de fraie est présentée ci-dessus. Cette analyse sert de complément à celle présentée à la sous-section 3.4.1 du chapitre 3. Les taux de sédimentation sont différents à chacun des trois sites de fraie. En excluant les causes d'erreurs (voir la sous-section 3.4.1), au moins trois facteurs différents peuvent être mis en cause pour expliquer ces divergences: la proximité d'un tributaire, l'exposition aux vents dominants et des impacts anthropiques (Håkanson & Jansson, 2002). Les tributaires sont les principales voies d'apports en sédiments dans un lac puisqu'ils concentrent les sédiments provenant du ruissellement érosif du bassin versant (Håkanson & Jansson, 2002; Kalff, 2002; Koren & Klein, 2000; Richards et al., 2008). Ainsi, le littoral situé à proximité de l'embouchure d'un tributaire peut accumuler les sédiments. Comme mentionné précédemment (voir la sous-sous-section 1.3.2.6), l'exposition d'un site, représenté par le fetch (voir le Tableau 3.3), caractérise sa susceptibilité à la génération des vagues plus ou moins fortes. Les remous générés par les vagues vont avoir tendance à resuspendre les sédiments qui se déposent sur le lit, ce qui empêche leur accumulation. Enfin, la présence de routes,

sentiers, pistes cyclables ou chalets peut augmenter l'apport local en sédiments, dans la mesure où le ruissellement sur des sites anthropiques près du lac aura tendance à transporter et à concentrer davantage de sédiments (Kalff, 2002) provenant des sols plus érodables suite aux aménagements.



Granulométrie des sédiments capturés par les trappes à la Montagne du Fourneau

FIGURE 2.9 – Granulométrie des sédiments capturés sur les sites de fraie du touladi, au lac Témiscouata. Du haut vers le bas, la granulométrie de la Montagne-du-Fourneau, de la Pointes-aux-Trembles et de Dégelis.

Le taux de sédimentation le plus élevé est celui de la frayère de Dégelis  $(1,0172 \pm 0,0017 \text{ [mg cm}^{-2} \text{j}^{-1}])$ . La pointe sud de la frayère est directement exposée aux vagues générées par les vents dominants. Cependant, le fetch est faible, ce qui fait que les vagues significatives (selon la définition de Rowan et al. (1992)) ne peuvent déloger les sédiments sous les 4,61 m, la profondeur de déposition des dépôts (*DBD*) (Rowan et al., 1992). Cette profondeur délimite deux zones. Audessus, les courants générées par les vagues de surface sont suffisamment énergétiques pour emporter

les sédiments qui s'y déposent, tandis qu'en dessous, l'impact des vagues s'amenuise ce qui peut conduire à de l'accumulation. Comme l'échantillonnage à ce site a été effectué sous la DBD, à 7,4 m de profondeur (voir le Tableau 3.3), les vagues moyennes ne possédaient pas suffisamment d'énergie pour déloger les sédiments qui s'accumulaient dans la trappe. Seuls des courants internes forts, ou des vagues générées par des systèmes dépressionnaires, deux phénomènes qui ne sont pas pris en compte dans la modélisation de Rowan et al. (1992), pourraient potentiellement causer la resuspension à cette profondeur. Cette erreur d'échantillonnage rend difficile la comparaison avec les deux autres sites puisque ceux-ci ont été échantillonnés au-dessus de la DBD, la zone où les sédiments s'accumulent moins.

À l'inverse, la pointe nord est beaucoup plus exposée aux vents dominants. Bien qu'aucun échantillonnage n'a eu lieu à cet endroit, les observations préliminaires du substrat indiquent que le colmatage y est probablement faible. Donc, les sédiments semblent avoir davantage de difficultés à s'y accumuler. Les deux pointes de la frayère de Dégelis ne sont pas situées à proximité d'un des trois tributaires du lac. Conséquemment, il n'y a pas de raison de croire que le taux de sédimentation a été influencé par des apports locaux liés à la présence d'une rivière. Par contre, lors de l'aménagement d'une piste cyclable et de motoneige, trois tracelles en bois furent construits le long de la rive sud du lac Témiscouata. Un de ces ponts passe juste au-dessus de la pointe sud de la frayère de Dégelis. La présence du tracelle et de la piste peut avoir occasionné un apport en sédiments importants qui pourraient en partie expliquer le taux de sédimentation plus élevé qu'ailleurs à ce site. La piste située plus haut est très prisée des cyclistes l'été et des motoneigistes l'hiver. Le sentier étant constitué de graviers fins, le ruissellement pourrait transporter ces particules directement en contre-bas. La quantité plus importante de sédiments qui se déposent à ce site pourraient donc en partie être causée par la fréquence d'utilisation de la piste, combinée avec la faiblesse des vagues et courants. Les courants sont un peu plus faibles au site de Dégelis qu'aux deux autres frayères (3,37  $\mathrm{cm}\,\mathrm{s}^{-1}$  en moyenne contre 3,51 et 3,77  $\mathrm{cm}\,\mathrm{s}^{-1}$  pour la Montagne et la Pointe).

Le deuxième site avec le plus fort taux de sédimentation est celui de la Pointe-aux-trembles  $(0,7704 \pm 0,0017 \text{ [mg cm}^{-2} \text{ j}^{-1}\text{]})$ , bien que la trappe à sédiments se situait au-dessus de la DBD. Ce site possède de bons courants en profondeur (3,71 cm s<sup>-1</sup> en moyenne comparativement à 2,84 et

2,17 pour la Montagne et Dégelis sous les 10 m de profondeur), mais ces derniers risquent davantage d'amener les sédiments en provenance de la rivière Touladi, dont l'embouchure est située au nordest du site. La frayère est exposée aux courants perpendiculaires à l'axe principal du lac qui sont générés le long des côtes en provenance de l'embouchure de la rivière. Il est donc probable que la sédimentation de la Pointe-aux-Trembles soit reliée à la présence de la rivière Touladi. Cependant, il est difficile de valider cette hypothèse. Il n'y a aucun aménagement anthropique à proximité.

Le dernier site, qui présente la plus faible sédimentation  $(0,3809 \pm 0,0017 [mg cm^{-2} j^{-1}])$ , est le site de la Montagne-du-Fourneau. Ce dernier est situé assez loin de tout tributaire. Par contre, il présente un fetch de 4,5 ou de 10,1 km, selon la direction axiale choisie. Tout comme la Pointeaux-Trembles il n'y a pas de développement ou de présence anthropique près de ce site. Le site est fréquemment frappé par de nombreuses vagues et courants internes importants et, en plus, l'échantillonnage des sédiments s'est fait au-dessus de la DBD à 6,8 m. Ainsi, il n'est pas étonnant que la Montagne-du-Fourneau présente le plus faible taux des trois étant donné qu'aucune des causes de forts dépôts ne peut s'y appliquer.

La sédimentation peut influencer la qualité de la fraie selon l'accumulation qui en résulte de deux manières distinctes. D'abord, une accumulation importante risque d'asphyxier les oeufs de touladi, puisque ceux-ci se retrouveront enterrés sous ces sédiments, limitant le renouvellement en eau fraîche et en oxygène. Ensuite, une sédimentation importante pendant plusieurs années peut limiter la qualité d'un site de fraie en colmatant les espaces interstitiels, cruciaux pour la survie des oeufs. Il n'existe pas de valeur de référence pour les taux de sédimentation acceptables sur une frayère. Ceci est en partie dû à l'interdépendance de l'effet de cette variable avec d'autres facteurs spécifiques à chacun des sites. Cependant, afin de fournir un aperçu des risques associés à ces taux de sédimentation et à l'accumulation qu'ils peuvent engendrer, il est possible de modéliser leur impact sur le colmatage des espaces interstitiels.

#### 2.3.7 Colmatage d'un espace interstitiel

L'objectif est de déterminer le temps nécessaire au colmatage complet d'un espace interstitiel représentatif d'une frayère à touladi du lac Témiscouata. Pour ce faire, quelques suppositions de départ s'imposent. D'abord, à des fins de simplicité, seules les données de la frayère de Dégelis seront utilisées.

Cela signifie que les espaces interstitiels auront une profondeur moyenne de 16.6  $\pm$  3.2 cm à 95 %. En supposant des espaces rectangulaires de  $A = 2 \times 2$  cm<sup>2</sup> d'ouverture dont la profondeur est distribuée normalement et centrée sur 16.6 cm alors le volume total d'un espace serait de  $V = 66, 4 \pm 12, 8$  cm<sup>3</sup> (toujours à 95 %). Le taux de sédimentation moyen à Dégelis ( $T_s$ ) est de 1,0172  $\pm$  0,0017 mg cm<sup>-2</sup>j<sup>-1</sup> qui suit la distribution granulométrique de la Figure 2.9 soit 63,65 % des grains dont le deuxième axe est inférieur à 125 µm ( $F_{s_1}$ ) et 31,13 % dont le deuxième axe est compris entre 125 et 425 µm ( $F_{s_2}$ ). Ensemble, ces deux catégories totalisent près de 95 % de la distribution granulométrique. Les classes restantes seront donc ignorées pour la suite. Les catégories < 125 et 125-425 seront modélisées par une distribution normale centrée sur la moyenne de 63 µm et de 275 µm respectivement, les valeurs médianes de chaque ensemble. Ces hypothèses réduisent le problème à un empilement de sphères de deux grandeurs différentes dans un rectangle. En fonction de la taille, le ratio d'occupation d'un espace rectangulaire par des sphères oscille généralement entre 58,2 et 82,5 % (Visscher & Bolsterli, 1972). Pour des distributions de deux sphères différentes, le ratio d'occupation devrait être près de  $R_o = 63$  % (Rodriguez et al., 1986).

Les grains utilisés sont alors des objets de volume

$$V_1 = \frac{4\pi (63 \times 10^{-4})^3}{3} = 1,047 \times 10^{-6} \text{ cm}^3$$
(2.7)

$$V_2 = \frac{4\pi (275 \times 10^{-4})^3}{3} = 87,12 \times 10^{-6} \text{ cm}^3$$
(2.8)

respectivement. La densité du sable oscille entre 1400 et 1800 mg cm<sup>-3</sup> (Jia et al., 2013). En croissant, la valeur médiane, les grains de sable pèsent

$$P_1 = 1,047 \times 10^{-6} \cdot 1600 = 1,7 \times 10^{-3} \text{ mg}$$
(2.9)

$$P_2 = 87, 12 \times 10^{-6} \cdot 1600 = 139, 4 \times 10^{-3} \text{ mg.}$$
 (2.10)

En suivant la proportion  $F_{s_1}$  et  $F_{s_2}$ , alors le nombre de grains pénétrant quotidiennement l'interstice est donné par

$$N_{g_1} = \frac{A \cdot T_s * F_{s_1}}{P_1} = 1517 \tag{2.11}$$

$$N_{g_2} = \frac{A \cdot T_s * F_{s_2}}{P_2} = 9 \tag{2.12}$$

Ainsi, 1517 grains de 63 µm de rayon et 9 grains de 275 µm de rayon se retrouvent quotidiennement dans l'espace rectangulaire. Ils y remplissent un volume total de

$$V_j = N_{g_1} \cdot V_1 + N_{g_2} \cdot V_2 V_j = 1517 \cdot 1,047 \times 10^{-6} + 9 \cdot 87,12 \times 10^{-6} = 0,0024 \text{ cm}^3 \text{ j}^{-1}$$
(2.14)

À ce rythme le rectangle est complètement rempli en

$$\frac{V * R_o}{V_i} = \frac{66, 4 \cdot 0, 63}{0,0024} \frac{1}{365} = 48,47 \pm 9,35 \text{ ans}$$
(2.15)

Ce nombre est relativement élevé, ce qui permet de conclure que le taux de sédimentation à la frayère de Dégelis ne constitue pas un inconvénient à court et moyen terme pour la fraie du touladi, et ce malgré les incertitudes associées à cette estimation. Sur le long terme, il est possible que l'accumulation obstrue les interstices, mais un échantillonnage plus exhaustif, s'étalonnant sur plusieurs années devrait être fait avant de pouvoir supporter cette hypothèse. Le colmatage actuel du substrat peut avoir été causé par la sédimentation sur le long terme, mais il semble plus probable qu'une cause externe, ponctuelle et drastique, augmentant substantiellement l'apport en sédiments ait causé l'obstruction. Il faut aussi noter que dans la zone photique, une partie de l'obstruction est possiblement causée par le périphyton. Plusieurs événèments locaux pourraient être à la source d'un apport massif de sédiments.

Tout d'abord, la construction du barrage du lac Témiscouata dans les années 1930 et sa reconstruction en 1990 a rehaussé subitement le niveau d'eau du lac de 61 centimètres (Tessier, 2008; Charbonneau & Grégoire, 2016), augmentant ainsi la quantité de berges érodables. Les berges instables se sont effrondées (Tessier, 2008) entraînant potentiellement de forts apports sédimentaires locaux juste au-dessus des frayères traditionnelles. Notamment, le Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des Parcs, en 2008 a documenté le remodelage des baies et anses du lac Témiscouata (Tessier, 2008) suite au rehaussement du niveau du lac. Le marnage annuel atteint également 2,5 m. L'augmentation et la diminution continuelle du niveau d'eau contribue à l'érosion des berges et donc à l'apport sédimentaire du lac.

Également, le développement du parc national du lac Témiscouata en 2009 a entraîné un développement de routes, terrains de camping et sentiers pédestres qui peuvent tous contribuer à l'érosion et au transport de sédiments vers le lac. Le parc attire beaucoup de visiteurs (57 000 en 2017, Samuel Moreau communications personnelles). Cette augmentation de l'achalandage se traduit directement en augmentation de véhicules, vagues générées par les bateaux et autres facteurs érodants. Bien que moins subite que la construction du barrage, ce changement a pu avoir un impact.

De plus, la construction de l'autoroute 85 et son élargissement futur a et continuera d'augmenter le flux de véhicules et de camions lourds qui transitent par la région. Tous ces facteurs mis ensemble peuvent potentiellement expliquer un apport accru de sédiments au lac, et possiblement le colmatage partiel des frayères, en particulier la construction du barrage et son exploitation.

# 2.4 Succès de la reproduction au lac Témiscouata

Afin de vérifier si la mauvaise qualité du substrat est suffisante pour limiter le succès de la reproduction du touladi au lac Témiscouata, les plongeurs d'*Enviromer* ont compté le nombre d'oeufs qu'ils pouvaient trouver à l'intérieur de leur quadrat sur les trois sites de fraie. Les résultats sont présentés au Tableau 2.3. Au total, 13 oeufs ont été retrouvés à la Montagne-du-Fourneau, ce qui correspond à une densité de  $2,88 \pm 0,62$  oeufs m<sup>-2</sup>. 85 oeufs furent comptés à la Pointe-aux-Trembles, pour une densité de  $24,29 \pm 3,13$  oeufs m<sup>-2</sup>, tandis que 94 oeufs furent découverts à Dégelis pour une densité de  $17,90 \pm 1,51$ . Un bon indicateur de la qualité de la fraie est le ratio entre la densité (en oeufs m<sup>-2</sup>) *in situ* comparativement à une densité théorique. La section suivante présente une manière d'estimer une densité théorique, afin de comparer les deux valeurs et ainsi obtenir un indicateur du succès de la fraie.

	Montagne-du-Fourneau	Pointe-aux-Trembles	Dégelis
Nombre d'échantillons	18	14	21
Nombre d'oeufs [oeufs]	13	85	94
$\begin{array}{c} \text{Densité d'oeufs} \\ [\text{oeufs}\text{m}^{-2}] \end{array}$	$2,\!88\pm0,\!62$	$24,\!29 \pm 3,\!13$	$17,\!90 \pm 1,\!51$
Année	2018	2018-19*	2019
${f Superficie}\ [m^2]$	30 000	22 000	88 000
Zone de détection** $100\ 000$ $[m^2]$		50 000	170 000

TABLE 2.3 – Échantillonnage d'oeufs sur les frayères du lac Témiscouata en 2018-2019 ainsi que leur superficie, et la zone élargie de détection des touladis.

 $\ast$  Débuté en 2018 et complété en 2019.

\*\* Centrée sur la frayère.

#### 2.4.1 Densité d'oeufs sur les frayères

Cependant, déterminer une densité théorique n'est pas chose aisée. Les modèles existants sont empiriques et approximatifs. L'analyse suivante doit donc être considérée avec précaution. Pour calculer la densité théorique, il faut connaître le nombre de femelles matures présentes dans le lac Témiscouata. Ce nombre peut s'estimer à l'aide de modèle ou empiriquement par des méthodes de marquage-recapture.

Bien qu'un touladi marqué a été recapturé lors de l'inventaire ichtyologique de Pelletier (2019), les données recueillies sont insuffisantes pour estimer de manière probante la taille de la population. Ainsi, il faut se rabattre sur des modèles.

À cette fin, celui développé par Janoscik & Lester (2003) pour le Ministère des Ressources naturelles de l'Ontario semble bien adapté au contexte du lac Témiscouata. Celui-ci est basé sur deux variables, la capture par unité d'effort et la superficie du plan d'eau. Ces deux valeurs sont connues au lac Témiscouata. La capture par unité d'effort (*CPUE*) a été calculée par Pelletier (2019) lors du dernier inventaire ichtyologique et fut estimée à 6,5 captures filet<sup>-1</sup>. La superficie a également été mesurée à 67 km<sup>2</sup> (voir le Tableau 2.1 (Lajeunesse et al., 2017; Charbonneau & Grégoire, 2016)). Selon Janoscik & Lester (2003), la densité de touladis par hectare D est alors

$$D = \frac{81 \times CUE^{1.07}}{\sqrt{A}},$$
 (2.16)

où la CUE est la Capture per Unit Effort et A est l'aire du lac en hectares (1 km<sup>2</sup> = 100). La CUE correspond au nombre de touladis capturés par des filets maillants dont la taille est standardisée selon la méthode  $SLIN^6$  (Janoscik, 2001; Lester et al., 1991). Comme la méthode SLIN diffère du protocole de Leclerc et al. (2011) utilisé par Pelletier (2019) en 2018, un ajustement de la valeur du CPUE doit être fait pour utiliser ce modèle.

La méthode *SLIN* consiste à effectuer une pêche de 90 minutes au printemps dans les zones peu profondes du lac avec trois filets par site. L'engin utilisé est un filet maillant composé de six panneaux de  $15,2 \times 2,4$  m<sup>2</sup>. Chacun des trois filets est composé uniformément et respectivement de mailles carrées de 38, 51 et 64 mm de large (Lester et al., 1991). Ainsi, chaque filet échantillonne concrètement 218,88 m<sup>2</sup> pendant 1,5 heure. La méthode utilisée par Pelletier (2019) lors de l'inventaire de 2018 est bien différente. Les engins de pêche sont des filets maillants constitués de huit panneaux de 7,6 × 1,8 m<sup>2</sup>, dont les mailles sont respectivement de taille 25, 38, 51, 64, 76, 102, 127, 152 mm. L'échantillonnage a lieu tard dans l'été, vers le milieu du mois d'août et les filets pêchent la nuit entre 18 et 24 h. Cependant, lors de l'inventaire de 2018, les filets ont pêché en moyenne pendant 17 heures et 46 minutes sur une surface de 109,44 m<sup>2</sup>, dû à des problèmes techniques. La taille des mailles utilisées par Pelletier (2019) fait que la proportion de la population sous les 4 années d'âge est sous-échantillonnée. Ce biais implique donc que les valeurs calculées sont vraies pour la proportion de la population âgée de plus de 4 ans. Puisqu'on s'intéresse ici aux femelles matures, et que celles-ci sont toujours plus âgées que 4 ans, ce biais ne pose pas problème.

Afin d'utiliser le modèle de Janoscik & Lester (2003), il faut convertir les unités de *CPUE* calculées avec la méthode de Leclerc et al. (2011) en unités *CUE* de Janoscik (2001). En se basant sur les différences de temps de pêche et de taille de filet, la *CPUE* de 6,5 captures filet<sup>-1</sup> de Pelletier (2019)

<sup>6.</sup> Spring Littoral Index Netting

devient

$$CUE = 6,5 \times \text{ratio heure} \times \text{ratio taille}$$
 (2.17)

$$CUE = 6,5 \times \frac{1,5}{19,77} \times \frac{218,88}{109,44}$$
(2.18)

$$CUE = 0,99$$
 [capture filet<sup>-1</sup>]. (2.19)

En insérant cette valeur transformée dans Équation 2.16, on obtient

$$D = \frac{81 \times CUE^{1.07}}{\sqrt{A}} \tag{2.20}$$

$$D = \frac{81 \times (0,99)^{1.07}}{\sqrt{6700}} \tag{2.21}$$

$$D = 0,98 \text{ [capture filet}^{-1}\text{]}.$$
 (2.22)

Cette densité correspond à une population totale de

$$0,98 \times 6700 = \tag{2.23}$$

$$6566 ext{ touladis.}$$
 (2.24)

L'intervalle de confiance du modèle est donné par

$$IC = D^{1 \pm t \times SE}, \qquad (2.25)$$

où SE = 0,33 est l'erreur type et t est le paramètre de Student. Ainsi, les intervalles de confiance à 80% (t= 1,37) sont

$$IC = 0,98^{1\pm 1,37 \times 0,33} \tag{2.26}$$

$$D = \begin{bmatrix} 0,97 & 0,99 \end{bmatrix}$$
(2.27)

$$N = \begin{bmatrix} 6499 & 6633 \end{bmatrix}. \tag{2.28}$$

Cet intervalle de confiance est certainement sous-estimé. Dû à la nature logarithmique du modèle, les valeurs près de l'unité auront automatiquement un intervalle de confiance contracté. Cet artéfact a aussi pour conséquence d'accentuer les incertitudes si les valeurs s'éloignent beaucoup de l'unité.

TABLE 2.4 – Statistiques de l'inventaire ichytiologique de 2018 du lac Témiscouata.

Nombre de captures	Nombre de femelles	Captures par filet	Poids moyen	Nombro do filot
(C)	matures (M)	res (M) ( <i>CPUE</i> ) femelle mature (en kg)		Nombre de met
240	36	6,5	$2,7{\pm}0,28^{*}$	37

<sup>\*</sup> Ces données sont présentées avec un intervalle de confiance à 95%.

L'objectif est toujours de déterminer le nombre de femelles matures présentes dans le lac Témiscouata. Des données du tableau Tableau 2.4, sur 240 captures, 36 d'entre elles étaient des femelles matures. Cela signifie qu'une proportion de  $36/240 = 15 \pm 3,1 \%$  (Vollset, 1993)<sup>7</sup> de la population de plus de 4 ans est composée de femelles matures. Il y aurait donc entre 774 et 1201 femelles matures dans le lac<sup>8</sup>. Considérant que les femelles matures, au lac Témiscouata, pèsent 2,75 ± 0,20 kg, et qu'une femelle moyenne pond 1492 oeufs par kg (voir le Tableau 3.1), alors chaque femelle pourrait pondre 4103 ± 298 oeufs par fraie. Sachant qu'environ 90,0 ± 8,7 % des femelles matures du lac se reproduisent dans une année (Anne-Marie Pelletier, communications personnelles), quelque [2,95 ≤ 4,04 ≤ 5,29] millions d'oeufs se déposeraient sur les frayères du lac pendant une période de fraie.

En combinant les données de télémétrie avec la carte bathymétrique du lac, il est possible de calculer la superficie qu'occupent les frayères connues du lac Témiscouata (voir le Tableau 2.3). Ces dernières recouvrent typiquement autour de  $140\,000\,\mathrm{m}^2$  et possiblement jusqu'à  $320\,000\,\mathrm{m}^2$  si la zone entière de détection est considérée. Ainsi, la densité d'oeufs sur les frayères sera comprise entre

$$D = \begin{bmatrix} 9, 22 & 37, 78 \end{bmatrix} \text{ oeufs m}^{-2}$$
(2.29)

<sup>7.</sup> Intervalle de confiance à 80 % en utilisant une approximation basée sur la loi normale.

<sup>8.</sup> En moyenne 985.

#### 2.4.2 Comparaison et conséquences

Les estimations présentées ci-dessus offrent une fourchette de valeurs références concernant une fraie idéale. En réalité, il y a toujours des pertes d'oeufs occasionnées par la prédation, les courants et tout simplement la qualité générale d'un site. La comparaison entre la densité théorique de 37.78 oeufs m<sup>-2</sup> et les densités mesurées empiriquement sur les trois sites de fraie donnent un taux de retenu de 7,62  $\pm$  1.74 %, 64,29  $\pm$  8,29 et 47,38  $\pm$  4,00 pour les sites de la Montagnedu-Fourneau, de la Pointe-aux-Trembles et de Dégelis. Puisqu'il n'est pas possible, sans un effort d'échantillonnage conséquent, de vérifier empiriquement la superficie d'une frayère, la valeur de 140  $000 \text{ m}^2$  est utilisée comme référence pour calculer la densité théorique. Cette superficie correspond à la somme des parties inclinées des zones dans lesquelles les touladis furent détectés. En réalité, ce critère surestime probablement la superficie réelle des fravères puisqu'il est assumé que l'entièreté de la zone inclinée possède la qualité requise à la fraie, ce qui n'est probablement pas le cas. Les disparités entre les sites sont importantes. Le suivi télémétrique des poissons depuis 2016 a clairement démontré que les deux sites les plus utilisés étaient le site de la Montagne-du-Fourneau et le site de Dégelis. Or, le site de la Montagne a un taux de retenu très faible tandis que le site de Dégelis bien que nettement au-dessus du taux de la Montagne-du-Fourneau, reste sous celui de la Pointe-aux-Trembles. Il y a plusieurs explications possibles. D'abord l'échantillonnage effectué par les plongeurs ne couvre qu'une très faible proportion de la superficie estimée des fravères. En tout, seulement 13.25 m<sup>2</sup> ont été échantillonnés alors que les trois fravères couvrent près de  $140\,000\,\mathrm{m^2}$ . Cela signifie que la taille de l'échantillon représente moins de 9.5  $\times 10^{-3}$  % de la surface totale. Plus particulièrement, le plus grand site, celui de Dégelis, n'a été échantillonné qu'à 6  $\times 10^{-3}$  %. Proportionnellement, l'échantillonnage n'a donc pas respecté la taille des sites ce qui induit un biais. Ensuite, les oeufs de touladi ne se dispersent pas aléatoirement sur les sites de fraie. Les conditions hydrodynamiques et substratiques locales peuvent avoir tendance a créer des agrégats d'oeufs dans des endroits spécifiques, comme sur un plat au-dessus d'une pente abrupte où près de gros blocs (Riley et al., 2019; Marsden et al., 1995; Callaghan et al., 2016). Ainsi, la connaissance au préalable de l'existence de ces endroits influence l'échantillonneur dans sa sélection créant un biais en faveur des endroits les plus susceptibles de contenir des oeufs, surestimant la densité réelle. Également, il est possible que l'obstruction importante des sites ait bloqué trop d'interstices, ce qui peut avoir créé une accumulation d'oeufs au bas de la pente de chaque site, un endroit qui n'a pas été échantillonné.

Enfin, l'objectif était d'estimer le succès de la reproduction. Le mieux est de comparer les taux de retenus des sites de fraie du lac Témiscouata obtenu avec d'autres frayères à touladi. Le Tableau 3.4 contient des informations générales sur des frayères à touladi caractérisées par Marsden et al. (2005) et dont les taux de survie qui sont ici, dans une moindre mesure, analogue aux taux de retenus, ont été mesurés par Fitzsimons et al. (2007) et Claramunt et al. (2005) (voir la sous-section 3.2.5). Avec un taux de retenue de 7,62  $\pm$  1.74 %, le site de la Montagne-du-Fourneau se classerait parmi les sites avec le plus faible taux de survie et les plus petites densités naturelles d'oeufs. Le site de la Pointe-aux-Trembles, avec son taux de retenu de 64,29  $\pm$  8,29 % serait classé comme le deuxième meilleur site, surpassé uniquement par le site de Davy Island (72.5 %) au lac Huron. Enfin, à Dégelis, le taux de 47,38  $\pm$  4,00 % le classerait tout près des meilleurs sites qui oscillent entre 50.2 et 72.5 %.

Ainsi, le site de la Montagne-du-Fourneau semble être la cause des insuccès du recrutement naturel du touladi au lac Témiscouata. Comme c'est un des deux sites les plus utilisés pour la fraie, son taux de retenu très faible empêche le succès de recrutement. De plus, ce site est aussi la frayère avec le plus fort taux d'obstruction (75 % voir le Tableau 3.3) et avec une profondeur interstitielle insuffisante (voir la sous-section 2.3.5). Le site de Dégelis présente des conditions abiotiques plus favorables et cela semble se refléter dans le taux de retenu. Le site de la Pointe-aux-Trembles possède le plus haut taux de retenue, mais à lui seul serait insuffisant pour assurer le succès du recrutement dû en partie par sa faible superficie et ses conditions abiotiques générales sous-optimales, comme un colmatage élevé (57 %).

# 2.5 Recommandations

Bien que du travail reste à faire pour assurer la pérennité de la population de touladi au lac Témiscouata, ce mémoire représente un avancement majeur dans notre compréhension du problème. La perte d'oeufs sur les frayères semble être l'élément qui limite le recrutement naturel de la population. Il existe possiblement plusieurs solutions à ce problème, et chacune d'entre elles nécessitera

de poursuivre les efforts de recherche. Par exemple, le colmatage actuel des interstices pourrait être réglé par l'aménagement de fravères artificielles qui aurait des interstices propres. Étant donné le faible taux de sédimentation dans le lac, ces nouvelles frayères devrait rester libres de sédiments pendant plusieurs années si les taux restent stables (voir la sous-section 2.3.7). Cependant, il faudra s'assurer que ces frayères ne seront pas rapidement envahies de plantes aquatiques ou de périphyton, des plantes présentes à certains endroits dans le lac Témiscouata (Charbonneau & Grégoire, 2016) et qu'aucun apport imprévu causé par un évènement externe n'augmentera les risques d'apports massif de sédiments sur les sites. Le rapport de Boucher (2019) contient une synthèse de la littérature entourant l'amménagement de fravères de touladi et devrait être en mesure de fournir des solutions adéquates à ce niveau. Il faudra aussi vérifier que le touladi se déplacerait bien vers ces nouveaux amménagements, bien que plusieurs auteurs indiquent que ça ne serait pas un problème (Martin & Olver, 1980; Fitzsimons, 1996; Benoît & Perreault, 1998). De même, des politiques favorisant la préservation des berges et la limitation de l'érosion sur le bassin versant, comme une revégétalisation des espaces mis à nu, pourraient contribuer à diminuer la charge sédimentaire, limitant ainsi l'eutrophisation du lac et l'apport sédimentaire sur les frayères. Par ailleurs, l'une de ces solutions, la nouvelle réglementation sur la remise à l'eau des touladis matures<sup>9</sup>, mise en place par le MFFP, a déjà commencé à avoir un impact positif sur le recrutement naturel. En favorisant la remise à l'eau, particulièrement des femelles de moins de 60 cm, celles-ci ont plus de chances de se reproduire au moins une fois, augmentant le nombre d'oeufs pondus chaque année. Dans le même ordre d'idées, une diminution de la population des prédateurs d'oeufs augmenterait probablement le taux de survie (Claramunt et al., 2005). Cet aspect du problème, tout comme la plupart des facteurs biotiques, n'a pas été exploré dans ce mémoire. Évidemment, il serait intéressant de vérifier l'impact de la pêche, de la prédation et d'autres variables biologiques sur le recrutement naturel du touladi, avant de poursuivre vers la mise en place de solutions. En bref, le succès de ce projet réside dans un éventail de clés différentes qui, mises ensemble, assureront un fort recrutement naturel dans le lac Témiscouata pour les années à venir.

<sup>9.</sup> Les captures de moins de 60 cm ne peuvent pas être gardées par les pêcheurs.

# Chapitre 3

# Modelling movements of lake charr egg on spawning grounds

Titre traduit

Une modélisation des mouvements des oeufs de touladi sur les sites de fraie

Auteurs

Victor Duchesne<sup>1</sup>, André St-Hilaire<sup>1</sup>, Yves Gratton<sup>1</sup>

 $^1$ Institut national de la recherche scientifique, Centre Eau Terre Environnement, Québec, QC

G1K 9A9, Canada

# Publication ciblée

Journal of Great Lakes Research

Date de soumission

04/03/2020
En tant que premier auteur, l'étudiant a récolté et analysé les données recueillies au lac Témiscouata ce qui l'a mené à développer le modèle présenté dans l'article. Pour ce faire, il a revu la littérature entourant le touladi et sa fraie, le mouvement des sphères dans un fluide et l'effet dans vents sur les courants. L'étudiant a produit toutes les figures et les tableaux utilisés et a rédigé l'entièreté du texte. Le directeur et le codirecteur ont lu et relu le manuscrit à de nombreuses reprises, suggérant de précieuses modifications à l'étudiant. Ils ont aussi contribué significativement à l'élaboration du modèle en prodiguant conseils, suggestions et directions. Le directeur a aussi participé activement à la collecte des données. Le codirecteur a aidé l'étudiant dans l'analyse des données.

#### Résumé traduit

Les mouvements des oeufs du touladi (Salvelinus namaycush) sur les sites de fraie ont été modélisés selon une approche combinant la mécanique des fluides, la mécanique classique et la biologie. Il a été suggéré qu'une stratégie qui optimise la survie des oeufs de touladi serait une déposition de oeufs dans des conditions hydrodynamiques qui favorisent leur roulement vers les espaces interstitiels tout en minimisant le risque d'être soulever du lit et remis en suspension dans la colonne d'eau. La modélisation a suggéré que des vitesses critiques de 4.09 et 10.28 cm s<sup>-1</sup> causeraient respectivement l'entrainement et la resuspension des oeufs. Ce modèle a été partiellement validé avec des données récoltées sur trois sites de fraie du lac Témiscouata (Québec, Canada). Il a été déterminé que les vitesses des courants atteignaient régulièrement le seuil d'entraînement ( $30.3 \pm 0.4$  au site 1, 41.1  $\pm$  0.2 au site 2, 21.4  $\pm$  0.1 % au site 3) sur ces sites pendant la période de fraie. Les vitesses des courants atteignaient le seuil de resuspension moins fréquemment (2.9  $\pm$  1.2 au site 1, 7.2  $\pm$  0.2 au site 3 et  $0.9 \pm 0.8$  % au site 3). Aussi, le taux de sédimentation, la température, les espaces interstitiels, la pente et les conditions météorologiques ont été charactérisés à chacun des trois sites de fraie. Le colmatage apparent des sites de fraie et la fréquence des évènements de resuspension sont les causes probables de la faiblesse du recrutement naturel du touladi dans ce lac. Enfin, pour valider davantage le modèle, ce dernier fut appliqué sur douze sites présents dans les Grands Lacs, trouvés dans la littérature. La relation  $R_s = 66.47 e^{0.13(D_r - D_s)}$  avec un coefficient de corrélation de  $r^2 = 0.91$  entre le taux de survie des oeufs à ces sites et la différence entre la profondeur de resuspension et la profondeur de fraie fut trouvée. Le modèle a séparer avec succès les sites affichant un haut taux de survie des sites où la survie des oeufs est plus faible.

Mot clés: Touladi, Interstices, Courants, Mouvement des oeufs, Frayères

#### Abstract

Lake charr (Salvelinus namaycush) egg movement on spawning grounds were modelled using an approach that combined fluid mechanics, classical mechanics and biology. It was suggested that an ideal strategy for lake charr egg survival was to select hydrodynamic conditions that allow for eggs to roll on lake bed and into void spaces in the substratum, whilst avoiding to be lifted from it. Modelling suggested that critical velocities of 4.09 and 10.28  $\mathrm{cm}\,\mathrm{s}^{-1}$  would cause egg entrainment and resuspension respectively. The model was partially validated using *in situ* sampling on three spawning sites in Lake Témiscouata (Québec, Canada). It was determined that entrainment velocities were frequently reached  $(30.3 \pm 0.4 \text{ at site } 1, 41.1 \pm 0.2 \text{ at site } 2, 21.4 \pm 0.1 \%$  at site 3) at those sites during the spawning period. Resuspension velocities were less frequent (2.9  $\pm$  1.2 at site 1, 7.2  $\pm$  0.2 at site 2 and 0.9  $\pm$  0.8 % at site 3). Also, Lake Témiscouata sedimentation rate, temperature, interstitial spaces, slope and wind conditions were characterized on each of the three spawning sites. Apparent interstitial obstruction and resuspension events are the likely causes of the weak recruitment of lake charr population in this lake. Then, further model applications were conducted on twelve characterized Great Lakes spawning sites using data found in the litterature. Relation between egg survival and the difference between resuspension depth and spawning depth at those sites was found established as:  $R_s = 66.47e^{0.13(D_r - D_s)}$  with a correlation coefficient  $r^2 = 0.91$ . Model was successful in dividing high survival rate spawning sites from low survival rate. Keywords: Lake Charr, Interstital Spaces, Currents, Eqg Movement, Spawning Shoals

## 3.1 Introduction

Lake charr (Salvelinus namaycush) spawning habitat has been the focus of extensive research in the past decades. Inhabiting the freshwater lakes of North America, typical spawning occurs in lake, on shallow, wind-exposed shoals that provide clean substrate of 8-300 cm in diameter (Marsden et al., 1995). Spawning occurs during fall, when water temperature has fallen around 12 °C (Marsden et al., 1995; Sly, 1988), after storm events and usually after sunset. Females lay their eggs directly on the lake bed (Esteve et al., 2008; Martin & Olver, 1980; Muir et al., 2012). The fact that windexposed shoals are often selected by spawning charr has naturally lead researchers to hypothesize on the importance of wave-induced currents on egg survival (Callaghan et al., 2016; Eshenroder et al., 1995; Fitzsimons et al., 2005; Fitzsimons & Marsden, 2014; Marsden et al., 2005; Riley et al., 2019). However, to this day, this hypothesis remains largely unexplored. Currents offer three potential advantages to enhance egg survival: 1) they can push eggs inside the substrate interstitial spaces, 2) relatively high velocities can prevent interstitial obstruction by removing fine sediments and 3) currents can provide sufficient flow for oxygen renewal. While the two latter roles are requirements for spawning for many fish species (Poff et al., 1997), relying on currents to push eggs inside interstitial spaces is a particular condition for fewer species such as lake charr, since adults do not actively try to shelter their eggs from potential threats related to exposition (Binder et al., 2015; Muir et al., 2012). Better chances of survival are offered when eggs are inside interstitial spaces because they are sheltered from predation, while allowing for sufficient oxygenation. However, if the current velocity is too strong, eggs could be dislodged from their shelters and be scattered across a wider zone (Fitzsimons & Marsden, 2014) or suffer physical impact that can reduce their chances of survival (Fitzsimons, 1994). Therefore, it can be hypothesized that currents act as a double-edged sword; they need to be strong enough to push eggs inside interstitial spaces but not as much as to dislodge or destroy them, once protected.

Local current velocities and directions can be affected by a wide range of variables and hydrodynamic conditions such as fetch, slope, surface roughness, upwelling (Fitzsimons & Marsden, 2014), seiches (Antenucci et al., 2000; Csanady, 1982), or groundwater flows (Riley et al., 2019). Given this complexity, a complete methodology to characterize the adequacy of hydrodynamics conditions for lake charr spawning sites would assist in estimating the probability of reproductive/recruitment success and help spawning site restoration efforts in North America (Riley et al., 2019). Sediments or other objects (such as eggs) in lakes have two main ways of transportation: traction and suspension (Håkanson & Jansson, 2002). As eggs need to enter interstitial spaces to maximize chances of survival, traction would be the preferable transport mode. On the other hand, if suspension occurs, it could result in a wide scattering of eggs. Some may redeposit in locations that are inadequate for egg development (e.g. in deeper, less oxygenated zones). If suspension was the main transport mode, it would mean that subtrate size, depth, slope, embeddeness and most other physical factors have little to no importance for spawning site selection, which would be contrary to current knowledge about lake charr spawning habitat preferences. Thus, we suggest that spawning should occur on sites where currents frequently reach a velocity threshold that would result in the entrainment of eggs until they reach interstitial spaces, while not reaching a velocity where transport associated with suspension can occur. This would favor rolling on substrate, thereby maximizing interstitial penetration across the whole spawning bed.

To test this hypothesis, we present a model that estimates the risk of egg movements on spawning sites and proposes a range of ideal hydrodynamic conditions induced by waves that represent a balance between drag and lift forces using site fetch and depth as input variables. Then, as a case study, entrainment and suspension events on three known spawning sites of Lake Témiscouata are used to test the validity of the proposed model. In addition, other physical conditions, such as wind, water temperature, sediments deposition, substrate size and interstitial spaces are characterized to give insights into their interplay with currents and their relative importance in site selection. Finally, the model is further tested using well-known spawning sites found in the literature.

## **3.2** Methods and Theory

### 3.2.1 Model basis

The entrainment velocity of a typical lake charr egg under a unidirectionnal flow can be modelled according to the Shields formulation for sediment transport in rivers (Shields, 1936).

$$\beta = \frac{\tau}{(\rho_s - \rho)gD},\tag{3.1}$$

where  $\beta$  is the dimensionless Shield parameter,  $\tau$  is the shear stress  $[\text{N m}^{-2}]$ ,  $\rho$  is the fluid density in  $[\text{kg m}^{-3}]$ ,  $\rho_s$  is the egg density in  $[\text{kg m}^{-3}]$ , g the gravitationnal acceleration in  $[\text{m s}^{-2}]$  and D the egg diameter in [m]. Shields model is valid for non-cohesive sediment which is suited for lake charr egg since they are nonadhesive. This equation expresses the balance between shear and gravitational forces and predicts that movement will begin when the ratio between those forces exceed a certain value  $\beta$ . The stress exerted on a sphere in a shear flow is directly proportional to the square of the fluid velocity (Komar & Miller, 1974; Williams, 1995), so that

$$\tau = \frac{1}{2}\rho C_d u^2, \tag{3.2}$$

where  $C_d$  is the dimensionless drag coefficient and u is the flow velocity in  $[m s^{-1}]$ . Substituting equation 3.2 in equation 3.1 yields

$$u = \sqrt{\frac{2\beta(\rho_s - \rho)gD}{\rho C_d}},\tag{3.3}$$

as the critical velocity where eggs will begin to be entrained by currents. Since Shields formulation is not precise for bed slope over 2° (Smart, 1984) and lake charr is known to spawn on inclination much higher than that (Marsden et al., 1995), entrainment caused by slope needs to be modelled otherwise. For this, the pivot angle to overcome, as a function of local slope, can be used:

$$\phi = \arcsin\left(\frac{D}{D+D_s}\right),\tag{3.4}$$

where  $\phi$  is the pivot angle in [°] and  $D_s$  the substrate diameter in [m]. This relation is valid for spherical particles, which represent an idealized view of substrate given the complexity of near shore lake bed granulometry. Ideal substrate size are regarded to be between 8 cm pebbles and 300 cm boulders (Marsden et al., 1995) thus, the scale difference between a lake charr egg (usually  $10^{-3}$  m, see subsection section 3.2.2.2) and its surroundings ( $10^{-1} - 10^1$  m) dictates entrainment on slope. Such high difference in magnitude causes the pivot angle to be small (between 1 and 3.4 ° for 8 to 300 cm spheres) and easy to overcome, thereby ensuring egg movement on most sloped beds. However, most beds do not present uniform slope over there whole extent. In particular, althought lake charr spawning sites have been widely described to be steep, they also often possess somewhat flat ridges followed by drop-offs to deeper waters (Callaghan et al., 2016; Marsden et al., 2005; Muir et al., 2012; Perkins & Krueger, 1995). In such cases, eggs are likely to roll on the sloped bed until they reach a flatter zone or enter interstitial spaces. On the local flat, entrainment is no longer controlled by slope, thus equation 3.3 can be used.



FIGURE 3.1 – Forces applied to a rotating sphere on slope with angular velocity  $\Omega$  and diameter D in a linear shear flow with rate of change  $\alpha$  and average velocity u.

Objects in a flow, in addition to shear, also experience a lifting force  $F_l$  caused by the difference in flow-induced pressure over and under the object. The lift force exerted by the fluid is a function of its velocity but also a function of the object morphology. Lake charr eggs are known to be compressible spheres. Fortunately, one of the most studied morphology in flow induced lift is indeed the sphere. Similarly as for entrainment, resuspension condition for an egg will be met when the lifting force is stronger then the gravitational force  $F_l > F_g$  (see Figure 3.1 ). The gravitational force associated with the weight of a sphere in water is  $F_g = \frac{\pi D^3}{6} (\rho_s - \rho)g \cos \theta$  and the lifting force is  $F_l = \frac{\pi C_l \rho u^2 D^2}{2}$ (Chien & Wan, 1999) so that the critical fluid velocity that can lift an egg from lake bed is given by

$$u = \sqrt{\frac{D(\rho_s - \rho)g\cos\theta}{3\rho C_l}}.$$
(3.5)

Here, slope effects (represented by  $\cos \theta$  where  $\theta$  is the slope angle in [°]) can be directly integrated in the equation since lifting is not guaranteed on sloped bed.  $C_l$  is the dimensionless lift coefficient.

Wave theory provides a theoretical framework to determine current velocities generated by waves in lakes. The near bottom maximum horizontal velocity  $u_m$  in  $[m s^{-1}]$  generated by a wave in deepwater is commonly given by :

$$u_m = \frac{\pi H_w}{T_w \sinh\left(2\pi d/L\right)},\tag{3.6}$$

where  $H_w$  is the wave height in [m],  $T_w$  is the wave period in [s], d is the depth in [m] and L is the wavelength in [m] (Callaghan et al., 2016; Chung et al., 2009; Kjaran et al., 2004; Komar, 1986; Morales-Marin et al., 2018; van Rijn, 2019). All these parameters are related to wind speed, direction and duration as well as lake morphology. There is no general formulation for the relationship between maximum wave velocity and the fetch as each lake is unique in size and wind intensity. However, Rowan et al. (1992) used an empirical relationship based on observations in Lake Ladoga (Russia). The relationship was developed for a site in 9 m of water (see Hutchinson (1957) and references within), a depth similar to the depths of most lake charr spawning sites (Martin & Olver, 1980). This is much easier to use and should be sufficient because this approach has shown some success in predicting sediment transport in lakes (Johnson, 1980; Rowan et al., 1992). As a first step, the focus is not on extreme current velocities. Thus, the significant wave characteristics suggested by Rowan et al. (1992) will be used as a base value for this model. Following his methodology, the maximum velocity at the bottom according to fetch F in [km] and water depth is

$$u_m = 0.442 \frac{F^{1/4}}{\sinh\left(1.237d/\sqrt{F}\right)}.$$
(3.7)

An ideal range of velocities induced by waves can then be expressed by using equation 3.3 and equation 3.5 as minimum and maximum conditions of current velocities.

$$\sqrt{\frac{2\beta(\rho_s - \rho)gD}{\rho C_d}} \le 0.442 \frac{F^{1/4}}{\sinh\left(1.237d/\sqrt{F}\right)} \le \sqrt{\frac{D(\rho_s - \rho)g\cos\theta}{3\rho C_l}} \tag{3.8}$$

equation 3.8 expresses the ideal hydrodynamical range for egg survival where entrainment of immobile eggs is likely but bed lifting should not occur.

### 3.2.2 Parameters estimation

To use equation 3.8, numerous parameters are needed. Thus, standardized methods to measure or estimate each of them are required to ensure effective determination of the ideal hydrodynamic range in any lake and favor comparison between spawning sites.

#### 3.2.2.1 Site specific parameters

Site specific parameters are the slope  $\theta$ , the fetch F, the depth d, the substrate size  $D_s$  and the pivot angle  $\phi$ . Various methods can be used to estimate lake bed slope on spawning sites. For instance, if bathymetric data are available, slope inclination can be estimated with digital elevation models (DEMs) (Warren et al., 2004). Otherwise, local slope can be measured during field investigations. Maximum fetch value for a site is found by determining the main axis, associated with the dominant wind direction, that maximizes the distance to landform. If equation 3.8 is to be used for estimating fetch, then the depth should be the most relevant depth of spawning. This will vary for each site according to knowledge from field work and local lake charr population spawning preferences/usage. In particular, if a ridge followed by a drop-off is a known feature of the studied spawning sites, then its location should be used to accurately estimate fetch range. Also, equation 3.8 can be used to give a value for d if the fetch F is well defined. This will give a range of ideal depths of spawning for a given fetch. The substrate size  $D_S$  and the pivot angle  $\phi$  are related by equation 3.4 and used to determine entrainment caused by slope. Substrate diameter can be estimated using an average value of substrate size. Typical methods involve sampling of rocks following Wolman (1954) or visual selection of and average bed-load coarse grain following Marsden et al. (1995) terminology.

#### 3.2.2.2 Population specific parameters

Population specific parameters are the egg diameter D and mass density  $\rho_s$ . If egg size and mass data are available for a given population, then using average values for both is appropriate. Otherwise, historical data can be used to provide a standard value. For this purpose, Martin & Olver (1980) reviewed multiple data acquisition studies on lake charr population. A summary of this review is reproduced in Table 3.1. Average values for the mean number of eggs per kg, the weight of lake charr and the egg diameter were obtained using median for studies that offered a range of values. Parametric confidence intervals were determined assuming a Student t-distribution at  $\alpha = 0.05$ . The t-distribution is used because of the low number of degrees of freedom (between 4 to 17). Martin & Olver (1980) also cite four other studies (Chiotti, 1973; Eschmeyer, 1955; Hanson & Wickwire, 1967; Martin, 1970) whom also characterized the proportion of body weight represented by ovaries in mature female lake charr over the course of the year. The increase in body weight percentage from summer to spawning is assumed to be solely caused by the formation of eggs inside the ovaries but part of that could also be caused by an increase mass of ovarian tissue. Thus, the proportions in Table 3.1 should represent eggs weight over total weight. Information in Table 3.1 can then be used to estimate egg mass density with the following relation:

$$\rho_s = \frac{6b}{100m\pi D^3},\tag{3.9}$$

where b is the body weight proportion of eggs in [%], m is the average mean number of egg per kg. As before, equation 3.9 assumes that lake charr eggs are spherical. For the proposed average values found in Table 3.1, the mass density of lake charr egg is about  $\rho_s = 1170 \ [\mathrm{kg \, m^{-3}}]$ , with a diameter of  $D=5.0 \pm 0.7 \times 10^{-3}$ . Proposed mean diameter and associated uncertainties agree with what can be found in the literature (Jastrebski & Morbey, 2009; Johnston, 2018). Uncertainties on  $\rho_s$  are hard to evaluate due to the lack of data and extrapolation required to estimate it. Eggs are known to be semi-buoyant (Gunn, 1995; Martin & Olver, 1980), so their mass density should be a bit above fresh water density ( $\rho_s > \rho$ ). Furthermore, eggs need to be easily displaced by water currents found in lake charr inhabiting lakes. Again, the Martin & Olver (1980) review mentionned that in the Province of Ontario, almost half of lake charr lakes cover an area smaller than  $2.02 \text{ km}^2$ so eggs cannot be too heavy for equation 3.3 to yield unrealistic flow velocity for these lakes. For instance, suppose a 5 km fetch, then at 5 m below surface equation 3.7 gives a maximum velocity of 8.35 cm s<sup>-1</sup>. Thus the entrainment speed needs to be below 8.35 cm s<sup>-1</sup>, otherwise no movement would occur in small lakes. For that eggs have to be light enough. The proposed value of  $\rho_s = 1170$  $[\text{kg m}^{-3}]$  is reasonable enough so that the preceding restrictions are fulled. However, it might be over-estimated since species like brown trout (Salmo trutta) and Atlantic salmon (Salmo salar) are known to have egg mass densities around  $1070 \text{ kg m}^{-3}$  (Crisp, 1989) while having similar egg size as lake charr. A more precise and accurate mass density could be obtained from direct measurements of size and weighting of a known number of eggs.

Mean egg per kg [eggs/kg]	Weight of charr [kg]	${ m Egg} \ { m diameter} \ [{ m mm}]$	Egg body weight proportion** [%]	$Study^*$
		5.2-6.8		Johnson (1972)
	0.86			Magnin et al. $(1978)$
	8			Magnin et al. $(1978)$
	13.7			Magnin et al. $(1978)$
1872	3.2 - 4.6			Paterson (1968)
1497	0.9 - 13.2	4.5 - 5.5		Armstrong (1965)
1609	0.77 - 9.52		12	Martin $(1970)$
1845	0.24 - 1.53	3.7 - 4.6		Martin (unpublished)
1477	0.89 - 1.1			Rayner $(1941)$
1417	0.90 - 8.7		14	Hanson & Wickwire (1967)
	5.2			Griest $(1976)$
1424	2.6 - 8.9	4.6 - 5.7	7.3	Eschmeyer $(1955)$
1025	0.86 - 9.2	4.9-5.4		Eschmeyer $(1955)$
1303	2.3			Milner (1872)
1138	0.59 - 2.0	4.4		Rahrer $(1965)$
	2.0-5.0		11.7	Chiotti (1973)
1711	1.8 - 7.0			Eschmeyer $(1955)$
1589	2.8-10.7			Dymond (1928)

Table 3.1 – Fecundity and egg diameter of lake charr modified after table 3 of Martin & Olver (1980)

 $m = 1492 \pm 164$   $w = 4.7 \pm 1.7$   $D = 5.0 \pm 0.7$   $b = 11.3 \pm 4.5$ 

\* References of Martin & Olver (1980) are provided but were not directly consulted for this work. \*\* Body weight during the spawning season minus body weight off season over body weight during the spawning season.

## 3.2.3 Drag and lift coefficient

To complete the model, equation 3.8 needs to be provided with the drag and lift coefficients. Shear and lift forces dictate the motion of particle in any flow. While drag force is caused by the difference between fluid and particle velocities, lift force is generated by the flow vorticity (Bagchi & Balachandar, 2002). Drag force is always defined to be parallel to the fluid velocity while lift force is perpendicular to it as shown on Figure 3.1. These coefficients depend on flow conditions, characterized by the dimensionless Reynolds number

$$Re = \frac{\rho Du}{\mu},\tag{3.10}$$

where  $\mu$  is the fluid dynamic viscosity. For lake charr eggs, the characteristic scale D is the average egg diameter and  $\mu = 1.307 \times 10^{-3} [\text{N s m}^{-2}]$  is the dynamic viscosity of freshwater at 10 °C. Typical fluid velocities of interest should be between 0-20 cm s<sup>-1</sup>, as egg movement is known to occur before velocities reach 20 cm s<sup>-1</sup> (Fitzsimons & Marsden, 2014) and sediment transport in nearshore region can begin at around 10 cm s<sup>-1</sup> (Seibt et al., 2013). These conditions limit the Reynolds number between 0 and 1000.

In this range, the drag coefficient of a sphere is well defined by the standard drag curve (Clift et al., 1978). Setting an arbitrary lower bound of 1 cm s<sup>-1</sup>, sets the drag coefficient to vary between 2 and 0.445. This range allows for a wide representation of flow conditions that can occur on spawning shoals. Putting these values in equation 3.3 causes the critical entrainment velocity to be between 1.93 cm s<sup>-1</sup> for  $C_d = 2$  and 4.09 cm s<sup>-1</sup> for  $C_d = 0.445$  as can be seen at Figure 3.2. These results agree with qualitative observations of Gunn (1995) and Martin & Olver (1980) about the semibuoyancy of egg and their « easily displaced » nature since these low speeds are probably frequent on most spawning shoals. For our purpose, the upper value of 4.09 cm s<sup>-1</sup> will be chosen as reference for critical entrainment velocity because if the model is correct, this upper bound should guarantee entrainment.

The lift coefficient of a sphere does not have a well defined relation with the Reynolds number, which is partially due to  $C_l$  strong dependency on the sphere rotation and flow shear rate. Rotation is important for egg resuspension because such an event should only occur after the entrainment condition is met. Thus, eggs are expected to roll on spawning shoals before eventually be lifted from the bed. Literature on this subject is extensive (Bagchi & Balachandar, 2002; Clift et al., 1978; Krishnan & Leighton, 1995; Kurose & Komori, 1999; Legendre & Magnaudet, 1998; McLaughlin, 1991), but most estimations for  $C_l$ , accounting for rotation and shear rate, do not consider the whole Reynolds number range of interest (0-1000). To our knowledge, the highest Reynolds number studied for lift coefficient estimation accounting for sphere rotation and shear rate is Re = 500, and



FIGURE 3.2 – Critical entrainment speed of a egg like sphere as a function of the drag coefficient  $C_d$ .



FIGURE 3.3 – Critical resuspension speed of a egg like sphere as a function of the lift coefficient  $C_l$  for different slopes.

has been used by Kurose & Komori (1999). Therefore, their results will be used. Semi-empirical values of  $C_l$  follow :

$$C_l = k_0 \alpha^{*0.9} + k_1 \alpha^{*1.1} + (k_2 + k_3 \alpha^* + k_4 \alpha^{*2} + k_5 \alpha^{*9.5}) \Omega^*,$$
(3.11)

where the  $k_i$  are fitting coefficients,  $\alpha^* = \frac{r}{u}\alpha = [0 - 0.4]$  is the dimensionless fluid shear rate and  $\Omega^* = \frac{r}{u}\Omega = [0 - 0.25]$  is the dimensionless angular velocity of the sphere. At Re = 500, the velocity is about 13 cm s<sup>-1</sup> and the relation becomes:

$$C_l = -0.692\alpha^{*0.9} + 0.531\alpha^{*1.1} + (1.239 + 1.389\alpha^* - 4.556\alpha^{*2} + 520.7\alpha^{*9.5})\Omega^*.$$

Values for the lift cofficient at Re = 500 are shown in Table 3.2. For Reynolds number less than Table 3.2 – Lifting coefficient  $C_l$  of a sphere for different discrete combinations of shear rate and dimensionless rotationnal speed at Re = 500 derived from Kurose & Komori (1999).

				$\Omega^*$		
		0	0.0625	0.125	0.1875	0.25
	0	0	0.0774	0.1549	0.2323	0.3098
	0.1	-0.0451	0.0382	0.1215	0.2048	0.288
$\alpha$	0.2	-0.0724	0.0110	0.0945	0.1779	0.2613
	0.3	-0.0933	-0.0151	0.0631	0.1413	0.2196
	0.4	-0.110	-0.0380	0.0380	0.1060	0.1780

500, velocity of resuspension, given by equation 3.5, is higher than the flow velocity used in the

calculation of the Reynolds number. Therefore, equation 3.5 does not predict motion at Re < 500. Critical speed of resuspension is plotted at Figure 3.3 versus the lift coefficient and at slope ranging from 0 to 25 °. Figure 3.3 shows that slope has little impact on the critical value and that the lowest velocity is found at 9.44 cm s<sup>-1</sup> for the highest  $C_l = 0.3098$  value allowed at Re = 500 according to Kurose & Komori (1999). However, this critical velocity is obtained by posing a no shear flow ( $\alpha^* = 0$ ). This is unlikely to be representative of nearshore flow patterns in lakes. A typical linear shear rate in a turbulent regime would be about  $\alpha^* = 0.2$  (Legendre & Magnaudet, 1998). Taking this value yields a critical speed of resuspension of about 10.28 cm s<sup>-1</sup> which will be used as critical resuspension velocity.

Estimates of critical velocities can be integrated in equation 3.8 to yield,

$$4.09 < u < 10.28 \ [\mathrm{cm \, s^{-1}}] \tag{3.12}$$

which can be expressed as a pair of conditions using equation 3.7

$$D_r < 0.808\sqrt{F} \operatorname{arcsinh}(24.44F^{1/4})$$
  $D_e > 0.808\sqrt{F} \operatorname{arcsinh}(9.72F^{1/4}).$  (3.13)

These conditions are visually presented in Figure 3.4.

#### 3.2.4 Study site and sampling

To test the model, temperature conditions, current velocities, wind conditions, sediment deposition, slope, substrate size, interstitial depths, interstitial obstruction and ere characterized at three identified lake charr spawning sites of Lake Témiscouata, a medium dimictic lake of southern Québec (Canada). In this lake, natural recruitment is known to be weak and the population is sustained by stocking since 1977 (Duchesne et al., 2019; Pelletier, 2019). The three spawning sites (see Figure 3.5) are likely the only ones in this lake since no other sites were visited by any of the thirty adult lake charr implemented with 69 kHz acoustic transmitters and followed by telemetry with an VR100 (from Vemco) over the course of four spawning seasons (Duchesne et al., 2019). Temperatures were monitered by deploying one thermograph mooring near each spawning site and



FIGURE 3.4 – Modelled ideal conditions of fetch and depth for optimal lake charr egg survival.

one near the center of the lake at site T. This allowed for thermal comparison between spawning sites and the rest of the lake. A mooring is composed of *HOBO temp pro v2* ( $\pm$  0.2C), *Pendant temp/light* ( $\pm$  0.53C) and *TidBit v2* ( $\pm$  0.2C) thermographs, sampling hourly from June 20 to November 7, 2018. They were fixed at various depths of 0, 1, 2, 3, 5, 10, 15, 20 and 25 or 0, 1, 2, 3, 5, 7, 9, 11, 15 m for spawning sites or at 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 25, 30, 40, 50 m at site T, along a rope, straighten by a surface buoy and a bottom weight. Currents were measured at each spawning site with two 600 kHz *WorkHorse Sentinel* and one 1000 kHz *Sentinel V* ADCP's anchored on the lake bottom at approximately 30, 28 and 15 m respectively (using June 2018 water level as a reference). The currents magnitude and direction were obtained hourly from June 20 to November 7 by averaging 50 pings in 1 m bins covering the entirety of the water column. Due to technical limitations, the first valid bins are 3.09, 3.09 and 2.37 m above lake bed at sites 1,2 and 3 respectively. Current velocities above critical entrainment and above resuspension threshold were

extracted to verify model predictions. Wind speed and direction were acquired hourly, from June 28 to November 8, by a mechanical anemometer (RM Young  $05103 \pm 0.3 \text{ m s}^{-1}, \pm 3^{\circ}$ ) mounted 3 m above ground at site W (see Figure 3.5). Sediment deposition was measured by nine traps (three per sites) and deployed following the methodology described by St-Hilaire et al. (2005) with the important exception that traps were not buried inside the lake bed. Traps depths were 6.8, 4.8 and 7.4 m at sites 1,2 and 3. Sampling occurred over 120 days, from July 10 to November 7. Then, trapped sediments were sorted by size and weighted accordingly. Spawning sites slope in Lake Témiscouata were calculated by a geographical information system routine using DEMs modeled with a 2 m contour lines bathymetric map acquired from the Quebec Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP). Spawning sites geographical limits were estimated from prior telemetry data and scuba divers reports (Duchesne et al., 2019). The total area of each spawning site was divided in 25  $m^2$  square cells where slope was calculated. The average of the cells value was used as the site slope  $\theta$ . Fetch at each site was estimated post-sampling, using the bathymetric data, by drawing the longest axis inside dominant wind direction during spawning season which was approximately defined to be between October 17 to November 5, according to telemetry data. Scuba divers characterized substrate size, interstices depth and their relative obstruction inside  $0.25 \text{ m}^2$  quadrats. Quadrats emplacement were randomly chosen alongside a transectionnal line starting from surface up to the typical bedrock drop-offs found in this lake (Lajeunesse et al., 2017). A total of sixteen quadrats were sampled alongside six different transect lines from 0.9 to 9.2 m depths at site 1, thirteen quadrats alongside four transects from 1.2 to 5.8 m depths at site 2 and twenty quadrats alongside six transects from 1.3 to 19.9 m depths at site 3. Obstruction of interstitial spaces inside a quadrat was identified when visually more than 50 % of the interstices depth measurement would have required active removal of fines by scuba divers. Dominant substrate size was visually characterized, using Marsden et al. (1995) nomenclature.

## 3.2.5 Model and literature

In addition to the three spawning sites in Lake Témiscouata, the model was tested using sites characterization and egg data retrieval found in literature. The goal was to further test the egg dis-



FIGURE 3.5 – Sites of Interest in Lake Témiscouata - WGS 1984.

placement model with different hydrodynamic conditions and spawning success rates. We focused on 12 sites found in the region of Parry Sound (Lake Huron), Lake Michigan and Lake Champlain using data from Fitzsimons et al. (2007), Marsden et al. (2005) and Claramunt et al. (2005). Fitzsimons et al. (2007) and Claramunt et al. (2005) characterized the percentage of egg recovered in predisposed bags buried on spawning shoals using Fitzsimons (1995) methods. The bags (28 cm diameter, 45 cm deep with 3 mm mesh) were filled with a predetermined number of eggs and then buried inside the substratum, just deep enough for the top of the bag to be flush with the lake bed. The bag was left open so that eggs could escape by the top. Although this is not exactly the situation that our model tries to simulate (mainly eggs that are not already inside interstitial spaces), these data should still provide meaningful information on the model validity as the bags were not deeper then 45 cm, were prevented by the bag mesh to navigate inside the lake bed and were free to exit the bag. Fitzsimons et al. (2007) description of its methodology specifies that at each site, the bags were buried near the edge of the drop-off. The egg displacement model uses depth as an input variable to predict the ideal range. In order to use Fitzsimons et al. (2007) data, precise depths of each site had to be acquired from previous characterization by Marsden et al. (2005). Recovery percentage was determined by simple ratio between remaining eggs after bag withdrawal and the initial number. For Fitzsimons et al. (2007), bags were taken out just after the end of the spawning period, which varied between 18 and 29 days from deployment. In order to have comparable results, data from Claramunt et al. (2005), recovery percentage was taken 21 days after deployment. Percentage of recovery was extracted from Figure 2 in Fitzsimons et al. (2007) by numerically measuring points position. This was done because these data were the percentage recovered from bags with initial egg density of  $5000 \text{ eggs/m}^2$ . At this high density, predation effects on egg loss is insignificant because there are too many eggs for their number to be significantly reduced by predation (Fitzsimons et al., 2006). Therefore, the main cause of egg loss should be resuspension. Each data point of Fitzsimons et al. (2007)'s Figure 2, had there distance from the x-axis precisely measured with  $ImageJ^{\odot}$  software (v.152a) yielding a corresponding value on the y-axis. Then data were fitted with an exponential regression and compared to the original fit described in the paper to verify that extrapolated data were accurate enough. From there, resuspension depth for the given fetch was subtracted from the maximum depth of the site and fitted to the percentage in egg recovery.

# 3.3 Results

Temperature recordings showed standard stratification during summer and mixing during fall. Stratification was clearly present from the beginning of the sampling to mid-October where it was progressively loss, just before spawning, due to strong wind events from October 12 to October 17 (wind speed averaged above 5 m s<sup>-1</sup> 30.5% of the time), after which the water column presented uniform temperature at all site, averaging  $11.15 \pm 0.10$ ,  $11.14 \pm 0.06$ ,  $11.76 \pm 0.03$  and  $11.03 \pm 0.13$  at sites 1, 2, 3 and T. During spawning season, averaged water column temperature at each sites were  $8.16 \pm 0.08$ ,  $8.43 \pm 0.08$  over 25 m and  $9.10 \pm 0.09$  °C over 15 m for site 1,2 and 3, while site T, away from spawning sites, averaged  $8.88 \pm 0.08$  on its first 25 m.



FIGURE 3.6 – Wind rose with  $10^{\circ}$  bins of lake Témiscouata hourly averaged wind, sampled 3 m above ground from June 28 to November 8 2018.

Wind distribution is shown in Figure 3.6. A total of three main wind directions were recorded. Strongest winds came from the northwest and blew between 110 and 130 ° towards the southeast. The second most dominant wind direction was between 210 and 230 ° and the last main direction was roughly opposed to the first one, blowing from between 310 and 340 °. Orientation of southeastern and northwestern winds is roughly parallel to the lake main axis, which is about 125 ° clockwise from North. The strongest wind accounted respectively for 20.9, 17.3 and 17.0% of all wind directions. During spawning, 38.7 % of winds blew towards the southeast and exceeded 5 m s<sup>-1</sup> 56.0% of the time. Only 9.0% blew towards the northwest and 7.2 % blew towards the southwest. Neither of the last two exhibited speeds above 5 m s<sup>-1</sup> while reproduction occured. In general only the northwestern and the southeastern winds exhibited speeds above 5 m s<sup>-1</sup>, representing respectively 2.6% and 31% of all winds in these directions. Both averaged wind speed and averaged maximal

gust were higher during the spawning period then before or after, reaching 2.83  $\pm 0.25$  and 6.12  $\pm 0.41 \text{ m s}^{-1}$  during spawning while being limited to 1.60  $\pm 0.06$  and 3.82  $\pm 0.11 \text{ m s}^{-1}$  in summer and early to mid fall.

	Site 1	Site 2	Site 3*
Slope [°]	$25.54 \pm 2.13^{**}$	$18.93\pm0.70$	$25.54 \pm 1.99$
Fetch (SouthEast) [km]	4.5	8.5	3.5
Fetch (NorthWest) [km]	10.1	8.3	3.1
Sediment rate $[mg cm^{-2} d^{-1}]$	$0.381 \pm 0.002$	$0.770 \pm 0.002$	$1.017 \pm 0.002$
DBD [m]	7.43 - 10.53	7.73 - 8.83	4.16 - 4.61
Trap depth [m]	6.8	4.1	7.4
Intersticial depth [cm]	$16.3\pm10.5$	$23.2\pm10.7$	$16.6\pm7.5$
Intersticial obstruction $[\%]$	75	57	20
Dominant substrate sizes $***$	Rubble & Gravel	Rubble	Rubble & Cobble

Table 3.3 – Parameters and lakebed properties of lake Témiscouata spawning sites.

\* Sampling of intersticial depths, obstruction and substrate sizes at this site occurred in 2019. \*\* Data with uncertainties are mean value  $\pm$  standard deviation.

\*\*\* Based on Marsden et al. (1995) terminology.

Sampling results of spawning sites specifics can be found in Table 3.3. Lake Témiscouata spawning sites all presented a steep downward slope between 18.93 to 25.54 °. The three sites were moderately exposed to waves, having fetches of 3.5, 4.5 and 8.5 km. Sedimentation rates were of the same order of magnitude at all sites, ranging between 0.381 and  $1.017 \pm 0.002$  [mg cm<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup>]. Sediments deposition at each site presented analogous granulometry, composed at 92.38 ± 0.5 % of sand and silt smaller than 425 µm. lake bed interstitial spaces varied among quadrats and sites. On average, site 1 presented the less deep spaces of  $16.3 \pm 10.5$  cm, which were similar as spaces found at site 3. Deeper spaces of  $23.2 \pm 10.7$  cm were found at site 2. Surprisingly, most (75-57 %) interstitial spaces at sites 1 and 2 were obstructed by silt, fine sand and observed periphyton. Site 3 was less obstructed (20 %), but still did not present fully clean spaces. Dominant substrate sizes were similar across all sites with presence of pebbles (middle axis between 64 and 256 mm) at all three sites but also gravel (between 40 and 64 mm) at site 1 and cobbles (above 250 mm) at site 3 were found to represent an equally significant proportion of substrate distribution.

Entrainment conditions occurence was high at all three spawning sites during lake charr reproduction period (see Table 3.5). Site 1 exceeded entrainment threshold of 4.09 cm s<sup>-1</sup> 28.9 % of the time at 3 m above the lake bottom. This proportion slowly decreased to 22.5 % at 15 meters above lake bed, but then started to increase again up to 49.9 m at 28 m. The maximum occurrence of suspension conditions of 84.5 % was found near the surface. At site 2, possible entrainment events linearly increased from the very first bin to 26 m above lake bed ranging from 20.4 up to 55.6 %. Again, maximum occurrence of 85.3 % was found in the bin closest to surface. Site 3 exhibited weaker velocities, exceeding entrainment threshold less then 20 % of the time from 3 to 13 m above lake bed. Only bins 14 and 15, the two closest to surface, exceeded the threshold more then half of the time.

Suspension conditions at site 1 occurred less than 3 % of the time from 8 to 25 m above lake bottom, which represents 63 % of the water column (see Table 3.5). However, velocities above threshold were three times more frequent closer to lake bed, reaching 7 % at 3 m and decreasing linearly to 3.9 % at 7 m. Close to the surface, threshold exceedance exhibited a roughly linear trend from 2.4% at 23 m and reaching 5.9 % closer to the surface (28 m). In the bin closest to surface, critical suspension velocity was exceeded 70.2 % of the time and is the sole value that exceeds 10% in the whole water column. This pattern is also observed at the two other sites, with velocities above threshold representing 63.7 % and 74.4 % at the estimated surface of site 2 and 3 respectively. Site 2 suspension occurrence gradually increased from the first valid bin, at 3 m above lake bed, to 26 m covering a range between 2.0 and 9.2 %. Site 3 exceeded threshold less then 1 % of the time at all depths except close to the surface, at 14 and 15 m. Mean threshold exceedance was highest at site 2 (41.1 ± 0.2 %), followed by site 1 (30.3 ± 0.4 %) and 3 (21.4 ± 0.1 %) for entrainment events. The same order applies for suspension events occurence. On average, resuspension was more frequent at site 2 (7.2 ± 0.2 %) than 1 (2.9 ± 1.2 %) and 3 (0.9 ± 0.8 %).

Site	Fetch	Depth	Predicted Ideal Zone	Distance from Resuspension	Mean natural egg density	Recovery
	F	$D_s$	$D_e \rightarrow D_r$	$D_r - D_s$		$R_s$
	$\mathrm{km}$	m	m	m	$ m eggs/m^2$	%
Parry Sound						
Davy Island	1.1	1.5	1.9-2.6	-0.4	1027	72.5
Mowat Island	3.5	1.8	3.7 - 5.1	-1.9	187	50.5
Bar Island	2.4	1.5	3.0-4.1	-1.5	950	61.2
Horse Island	0.7	1.6	1.4-2	0.2	189	60.8
Lake Champlain						
Grand Isle	0	0.3 - 4.0	$\sim$	$\sim$	3832	27.2
Whallon Bay	50	0.3 - 14.0	17.9-23.1	-3.9	343	50.2
Lake Michigan						
Ingalls Point	1.7	1 - 1.5	2.4 - 3.3	-0.9	$\sim 0$	50.5
Fisherman's Island	40	1.5 - 4.0	15.7-20.4	-11.7	<1	3.8
LTB Crib	73	1.5 - 3.5	22.2-28.6	-18.7	46	7.6
	73	1	22.2 - 28.6	-21.2	9.8	$12.5^{*}$
	73	3	22.2 - 28.6	-19.2	29.4	$12^{*}$
	73	9	22.2 - 28.6	-13.2	4.2	$5.0^{*}$
Middle Ground	7.3	7-10	5.8 - 7.8	4.2	0	27.5
Hog Island	12	2-5	7.8 - 10.3	-2.8	0	15.2
Dhalia Reef	23	3.5 - 7.0	11.4 - 14.9	-4.4	0	9.3

Table 3.4 – Parameters an egg data of lake charr spawning sites in Lake Michigan, Lake Champlain and Perry Sound bay (Lake Huron) characterized during 2002 by Fitzsimons et al. (2007), with depth of shoals according to Marsden et al. (2005). Previous characterization of LTB Crib was done by Claramunt et al. (2005).

\* These value were determined to be the percentage of recovered eggs after three weeks based on Figure

4 of Claramunt et al. (2005).

A summary of sites used in model testing is found in Table 3.4. Little Traverse Bay Crib (LTB Crib) was sampled four times. Mean spatial egg density of 46 eggs/m was found by Fitzsimons et al. (2007). The three other densities (9.8, 29.4 and 4.2), sampled at 1,3 and 9 m were characterized by Claramunt et al. (2005). Four sites in lake Michigan : Ingalls Point, Middle Ground, Hog Island and Dhalia Reef, were characterized both by Fitzsimons et al. (2007) and Marsden et al. (2005) because they were thought to present excellent conditions for lake charr spawning. However, of those four sites, only Ingalls Point was reported to be an actual (but very small) spawning site by Marsden et al. (2005) (who reported 2 eggs in 2000 and 2001 but none in 2002). Grand Isle site, Lake Champlain was excluded even though it exhibited intense spawning because there is no clear indication of the correct fetch value. A confusion arose because Fitzsimons et al. (2007) gave this site a null-fetch but other studies reported a fetch of 49 km and velocities above or close to the resuspension threshold (Fitzsimons & Marsden, 2014; Marsden et al., 2005). Figure 3.7 shows the relationship between percentage of recovered eggs in predisposed bags and the distance from the resuspension depth at that site. Negative value indicates that spawning occured over the resuspension depth, which means eggs should have been exposed to greater currents and resuspension velocity. Positive values on the x-axis indicate that spawning occurred under the resuspension depth where currents generated by waves should not be strong enough to induce resuspension. Data were best fitted by an exponential model. The fit excluding the three sites with null egg density was

$$R_s = 66.47 \exp\left[(0.13 \cdot (D_r - D_s))\right]$$
(3.14)

with  $r^2 = 0.91$ . Best fit for all sites (except Grand Isle) in Table 3.4 was

$$R_s = 45.05 \exp\left[0.07 \cdot (D_r - D_s)\right] \tag{3.15}$$

with  $r^2 = 0.43$ .



FIGURE 3.7 – Regression between the difference in spawning depth and resuspension depth and recovery percentage of lake charr egg from a 5000  $\text{eggs/m}^2$  density.

# 3.4 Discussion

#### 3.4.1 Sampled result

Thermal monitoring showed no adverse conditions for lake charr spawning between October 17 to November 5, in agreement with known preferences of lake charr for such low temperatures for reproduction (Casselman, 1995; Fitzsimons, 1995; Perkins & Krueger, 1995; Legault et al., 2004; Plumb & Blanchfield, 2009). Pre-spawning period was characterized by a loss of lakewide thermal stratification and temperatures just below the 12 °C mark at all four sites. Temperature sampling at site T showed no important difference between the overall lake temperature an thermal conditions found on spawning grounds. Temperature data in conjunction with currents were also investigated for seiches, upwelling and other oscillating events using spectral analysis. An upwelling

event characterized by an apparent Ekman spiral was found during September 23 2018 at site 1. This ponctual event was short lived (4h) and no monitoring of fish movement was done simultaneously so it is difficult to acknowledge the effects that this event could have had. Nothing else was found that could be directly related to a dynamical phenomena. This was not surprising since temperature and currents had a sample interval of 1 h, a time step much larger than most potential hydrodynamical phenomenas oscillation periods that could exist in Lake Témiscouata (Emery & Thomson, 1997). Sadly, periods length were not known at the time of field work and battery life of ADCP had to be taken into account to ensure that data would be acquired during the spawning period.

The wind distribution in Lake Témiscouata shows dominant directions in the lake two main axes. Site W was located nearshore in a relatively exposed environmement, but nonetheless surrounded by high trees. This could have affected wind speed and direction. Spawning season winds mainly blew toward the southeast and exhibited velocities above 5 m s<sup>-1</sup> 56.0 % of the time. This agrees well with the usual mention of «strong wind» conditions found in literature on lake charr spawning (Esteve et al., 2008; Muir et al., 2012; Riley et al., 2019). Because waves usually propagate at a 30 ° angle right of the wind (Csanady, 1982) sites 2 and 3 were expected to experience stronger waves and currents exposition than site 1 because both of those sites are located on the right side of the dominant wind during spawning period. However, a more obvious correlation with fetch was observed. Currents were strongest at site 2, then site 1 and site 3. Fetch length follow the same pattern (2>1>3), thus matching the ranking of currents strength amongst sites. Wind data that corresponded to a resuspension conditions were filtered out and a spectral analysis was conducted to determine the frequency of such winds. Resuspension conditions were determined when the average velocity of the twelve bins closest to surface level exceeded the resuspension threshold velocity of  $10.38 \text{ cm s}^{-1}$ . It was found that such winds are frequent and should occur at least once per spawning season.

Net sediment deposition rates in Lake Témiscouata were of the same order of magnitude as yearly gross deposition in Lake Kinneret (Koren & Klein, 2000), yearly net deposition in Lake Constance (Dominik et al., 1983) and yearly net deposition in Lake Ontario (Kemp & Harper, 1976). This could indicate higher then usual sediment rates in Lake Témiscouata, since the sampling period did not

last a whole year and particularly excluded spring, which brings the most important sediment loads of the year due to spring runoff (Richards et al., 2008). Grain size distribution suggests that silts and fine sand are the foremost common classes of sediment falling on Lake Témiscouata spawning sites. These grain sizes are more likely to obstruct interstitial spaces since they are much smaller (three magnitude orders less) than the dominant substrate particle, which are rubbles [65-256 mm]. Rates seem to suggest that sediments, after settling, can withstand strong nearshore currents and therefore obstruct interstitial spaces, at least up to 4.8 m depth in Lake Témiscouata, reducing bed adequateness for egg survival. This is further supported by the 75 and 57 % of sampled quadrats that presented partially or totally obstructed interstitial spaces at sites 1 and 2. However, Duchesne et al. (2019) calculations suggests that with such rates, and with 92.8 % of particles smaller than 425 µm, it would most likely take decades to completely obstruct  $15 \times 2 \times 2$  cm interstitial spaces in Lake Témiscouata. So, reaching such a high level of obstruction would have required years of constant sedimentation without any physical disturbance of the lake bed. This is doubtful since a core assumption of this study suggests that shoals are subject to wave exposure and strong currents thus not considered typical accumulation zone (Blais & Kalff, 1995; Håkanson & Jansson, 2002; Kjaran et al., 2004; Rowan et al., 1992). Explanation for these high level of obstruction might be due to presence of strongly embedded substrate that prevent currents from freeing interstitals spaces at all three sites. Such substrate could have formed following a massive and sudden input of sediments in the lake. However, because of gravity, strong embeddeness is less likely on high sloped sites. Thus, it is more likely that the employed methodology caused biases in rates. Firstly, in spite of high deposition during that season, sedimentation sampling did not cover a whole year so, it is possible that spring strong currents or storm events could have removed sediments from the traps (Håkanson & Jansson, 2002) and helped removed fines from interstitial spaces. Secondly, the lowest interstitial spaces obstruction proportion occurred at site 3. Due to technical limitations, sampling at this site had to be done during the 2019 spawning season. This caused site 3 interstitial obstruction and depth numbers to be hard to compare with the two other sites since lake-wide sedimentation rates vary among years (Blais & Kalff, 1995; Håkanson & Jansson, 2002). Thirdly, sedimentation rates, interstitial depths and obstruction at sites 1 and 2 were not related. For instance, site 2 compared to site 1 had the higher rate but the deeper interstices and lesser obstruction while site 1 exhibited just the opposite. Also, site 3 had the highest rate but the lowest obstruction (20%). Fourthly, after sampling, to avoid sediment loss, traps were placed underwater inside containers then sealed before being brought back to surface. This method imprisoned a volume of water inside the container, but at that moment, turbidity in the lake was reportedly high. Thus, an unknown proportion of sediments inside the container were not captured by the trap, but rather came from turbidity. This likely biased the measured sedimentation rates. For further research, effectively comparing sedimentation rates, interstitial depths and obstruction between sites would require more than one year of sampling and better equipment positioning.

Because temperature, oxygen and substrate size were adequate for spawning, embeddeness and resuspension events might be the two main causes for low reproduction success in Lake Témiscouata. These two parameters influence each other and both contribute to lower chances for egg survival. First, not only does high levels of obstructed spaces lower the probability for an entrained egg to penetrate the lake bed, it also causes the egg to roll for longer distances on spawning grounds. The longer the egg rolls down, the more it builds up velocity. Higher velocities increase the lift coefficient which in turn lower the critical speed for resuspension (see Figure 3.3 ). Thus, sites with highly obstructed interstitial spaces have double negative effects on egg survival. Inversely, sites with low interstitial spaces increased the probability of egg survival not only because spaces are more easily and more quickly available for eggs, but also because eggs stuck in the lake bed matrix can face a negative lift force that will push them deeper inside the lake bed, where they are sheltered from threats. Stuck eggs partially exposed to currents are not likely to rotate while still experiencing significant force from above currents. Low rotation causes the lift coefficient  $C_l$  to become negative, switching the lift force orientation from upward to downward (Kurose & Komori, 1999) (see Table 3.2).

### 3.4.2 Model performance

The wave-fetch model and threshold velocities for entrainment and suspension of lake charr eggs on spawning sites failed to accurately predict maximal depth of entrainment at all sites. For instance, site 1 with a fetch of 4.5 km was predicted to surpass entrainment threshold up to 5.9 m below surface. Between bins 24 and 25, entrainment occurrence should have significantly dropped but instead depleted only by 2.5 % and exceeding the threshold 38.5 % of the time. Likewise, site 2 was

predicted to never exceed the threshold 8.5 m below surface. This would have caused a significant drop in the frequency of threshold exceedances somewhere between bins 19 and 21, which was not observed in the data shown in Table 3.5. Site 3, with a 3.5 km fetch was also expected to ensure egg motion between surface and 5.0 m and not much deeper. Instead, entrainment occurrence between 5 and 13 m above bottom was always found to be between 17.5 and 19.5 %. This is good news for egg survival because it suggests that entrainment condition is not and will not be limiting it success in regards to interstitial penetration. Such high occurrence indicates that entrainment velocities can be reached consistently on spawning grounds, regardless of depth, at least in Lake Témiscouata. Furthermore, if this can be extrapolated to other lakes, it provides a suitable explanation as to why lake charr has been spotted spawning in deep waters (Eshenroder et al., 1995; Fitzsimons et al., 2005), and could guide authorities in their management of the ressource.

Nevertheless, the wave-fetch model had better success at predicting conditions for suspension occurrence. At site 1, with 4.5 km fetch, occurence of conditions favorable to resuspension was high (70.2%) close to the surface, but rapidly dropped to 5.9 % two meters below. According to our model, eggs had to be deeper than 4.35 m to avoid resuspension most of the time. At this depth, resuspension threshold was only exceeded about 3.9-4.6 % of the time. The middle zone (bins 10-22) of the water column at this site exhibited low occurrence (below 2 %) but deeper, closer to the bottom, occurrence gradually rose again from the middle zone to reach 7.0 % 3 m above bottom. This strongly suggests the presence of important deepwater internal currents, as velocities generated from waves should be near zero (according to equation 3.7) so deep in the lake. Site 2 exhibited a similar behaviour as site 1, having velocities exceeding 10.4 cm s<sup>-1</sup> 63.7 % of the time close to the surface, but rapidly decreasing to about 7.0 % 6 m below surface. Site 3 had the most drastic drop, exceeding the threshold near the surface 74.4 % of the time and dropping to 0.2 %of exceedance two meters below. Site 3 also maintained the lowest occurrence, not exceeding 0.4 % for the remaining of the sampled water column. Evidences of internal currents suggested by the increased occurrence of resuspension as site 1 can explain why entrainment conditions were so frequent deep inside the lake. Since equation 3.8 only takes into account velocity generated by wave interaction on the lake bed, contribution from internal currents was implicitly ignored. Internal dynamic evolution is hard to predict because it depends on numerous variables such as morphology,

Distance	Site 1	Site 2	Site 3	Site 1	Site 2	Site 3
from Bottom [m]	Eı	ntrainment (	%)	Resuspension $(\%)$		
3	28.9	20.4	13.8	7.0	2.0	0.0
4	28.2	19.7	14.9	6.6	2.6	0.0
5	26.7	22.3	17.5	6.1	2.0	0.0
6	27.8	28.2	19.5	5.3	2.8	0.4
7	25.8	31.5	16.8	3.9	2.8	0.4
8	27.6	32.8	17.9	2.6	2.6	0.4
9	26.9	35.7	18.2	2.6	3.3	0.2
10	25.6	35.0	17.7	1.3	2.8	0.2
11	25.8	39.6	<u>19.0</u> *	2.2	3.5	0.2
12	24.7	42.9	18.6	1.1	4.2	0.4
13	24.9	41.6	17.7	1.5	5.0	$\underline{0.2}$
14	24.7	42.9	64.6	1.3	5.5	8.3
15	22.5	43.3	81.6	0.4	6.3	74.4
16	24.7	43.1	$\sim$	1.1	6.1	$\sim$
17	27.8	45.5	$\sim$	0.7	5.9	$\sim$
18	27.6	46.2	$\sim$	0.9	6.1	$\sim$
19	27.1	47.0	$\sim$	0.4	5.5	$\sim$
20	31.1	45.5	$\sim$	0.7	6.3	$\sim$
21	34.1	51.2	$\sim$	1.3	6.3	$\sim$
22	37.2	48.1	$\sim$	1.8	6.8	$\sim$
23	37.0	49.5	$\sim$	2.4	7.0	$\sim$
24	$\underline{38.5}$	52.5	$\sim$	2.4	6.8	$\sim$
25	40.0	54.3	$\sim$	2.2	8.3	$\sim$
26	44.4	55.6	$\sim$	$\underline{3.9}$	9.2	$\sim$
27	42.5	NaN	$\sim$	4.6	$\operatorname{NaN}$	$\sim$
28	49.9	85.3	$\sim$	5.9	63.7	$\sim$
29	NaN**	$\sim$	$\sim$	NaN	$\sim$	$\sim$
30	84.5	$\sim$	$\sim$	70.2	$\sim$	$\sim$
Mean***	$30.3 \pm 0.4$	$41.1\pm0.2$	$21.4 \pm 0.1$	$2.9 \pm 1.2$	$7.2 \pm 0.2$	$0.9 \pm 0.8$

Table 3.5 – Percentage of velocities exceeding modelled threshold by depth, during spawning period, at all lake charr spawning sites of lake Témiscouata.

\* Underlines indicate approximated depth threshold according to wave-fetch model.

\*\* NaN values are caused by invalid data in bins which limit the extraction of meaningful information. \*\*\* Average value across all depth except top bin with 95 % confidence interval.

wind pattern, geographical position, depth, temperature, etc (Hutter et al., 2010). Thus, they were not considered for our modelling purpose even though they likely represent an important feature of spawning sites hydrodynamics. Because of this, the wave-fetch model will generally underestimate local current velocities, as can be seen in the relative absence (0 %) of occurrence at sites 1 and 2. However, because most lake charr spawning sites are located nearshore in relatively shallow water, currents generated by wave action should be the dominant factor governing hydrodynamics. In Lake Témiscouata, internal currents should have a positive effect on lake charr egg survival because they seem to ensure that critical entrainment velocity is reached more often and on deeper shoals, whilst not regularly exceeding the resuspension threshold.

Fit between the distance of deduced maximum site depth from resuspension depth for a given fetch (predictor) and the egg recovery percentage (independent variable) lead to interesting results. A correlation coefficient of  $r^2 = 0.91$  was found with an exponential regression when excluding sites where spawning was never reported (Middle Ground, Hog Island and Dhalia Reef). The correlation coefficient for the exponential fit of spawning sites is slightly better than the one found between wind fetch and egg survival ( $r^2 = 0.89$  by Fitzsimons et al. (2007) fitted only on Lake Michigan sites). Low recovery at these three sites could have been caused by intense predation, even at  $5000 \text{ eggs/m}^2 \text{ egg}$  density or low dissolved oxygen content, which may be reasons why lake charr did not spawn there, despite habitat conditions considered to be «excellent» or «good» (Marsden et al., 2005) and offering low risk of resuspension. Predation was characterized by Claramunt et al. (2005) on LTB Crib but its effects on egg loss were not clearly separated from physical disturbances because the egg density used was five times less than 5000  $eggs/m^2$  (1000  $eggs/m^2$ ), a density were predation effects are considered negligeable (Fitzsimons et al., 2006). This is not ideal for regression, especially because egg survival was better at shallower depth (1-3 m) than deeper (9 m), which is in contradiction with the wave-fetch model prediction. But, predation at LTB Crib was highest at the deepest characterized depth, so part of the low survival rate is definitely due to predation. From Figure 3.7 and Table 3.4, it is clear that percentage of recovered eggs is higher when the spawning depth is below the resuspension depth. This provided a partial verification of the initial hypothesis that suspension transport on spawning sites reduced egg survival and that entrainment increases its probability. Obviously, further characterization of more sites covering a wide range of lakes sizes and fetch conditions are needed to completely verify this hypothesis.

The wave-fetch model also appears to be a good predictor of spawning sites usage. Most sites used for spawning, based on natural egg density deposition, were all inside the -5 to 0 m range. This is not surprising because resuspended eggs are carried out of the spawning sites, therefore

counted as «loss». Natural egg deposition was measured the same way as egg recovery, by counting eggs inside empty predisposed bags roughly three weeks after spawning. Naturally deposited eggs were also found in seeded bags. They were separated from the seeded eggs after retrieval to ensure minimal error in statistical analysis. Eggs deposited at sites where spawning occurred well below the resuspension depth have higher chances to be carried out than eggs at sites where the difference between  $D_s$  and  $D_r$  is smaller, thereby further reducing natural abundance. Almost all sites presented a negative distance from resuspension, which meant that spawning practically never occurred inside the theoretical ideal zone for egg survival determined by equation 3.8. This might be the result of an underestimation of the ideal zone from the wave-fetch model. It can also mean that lake charr does not spawn in such a zone, most likely because of presence or absence of other critical physical characteristics. Although no significant data on egg abundance were available, in Lake Témiscouata, the most visited sites by lake charr over the course of five spawning season was site 3, closely followed by site 1 whilst site 2 was by far the least visited (Duchesne et al., 2019). Therefore, it seems that in Lake Témiscouata, lake charr site preference agrees with lowest resuspension condition occurrence because site 3 presented on average the lowest value (0.9  $\pm$  0.8 %) followed by site 1 (2.9  $\pm$  1.2 %) and 2 (7.2  $\pm$  0.2 %). This habitat preference by lake trout is also supported by the most frequently used sites in Lake Champlain, Lake Michigan and Parry Sound Bay.

Perhaps one of the most striking results here is the drastic drop in correlation when sites where spawning was never reported are included. Why were those sites not chosen by lake charr ? They offer «excellent» or «good» substrate size and interstitial spaces, but other shoals with similar low recovery percentage were chosen despite being much more at risk for physical disturbances. A possible explanation could be that lake charr uses two different strategies for site selection. Because natural deposition was highest at sites that offered low resuspension risk, the main strategy seems to try and find suitable sites where velocities do not exceed threshold and for which other critical habitat conditions (substrate size, interstitials spaces, predation, slope etc.) are suited so as to maximise egg survival. Alternatively, it might also try and spawn on sites where resuspension is guaranteed perhaps so as to distribute eggs over a broad range of conditions (Fitzsimons & Marsden, 2014; Callaghan et al., 2016).

Overall, the wave-fetch model performed well in predicting conditions that lead to egg motion and egg loss on spawning grounds found in the literature. It also appeared to be a good predictor of sites used for spawning. However, it did fail to predict the depth of spawning relative to fetch exposure of a particular spawning site. According to the available data, lake charr almost always spawned above the theoretical resuspension depth. The model has some flaws and approximation that could be revisited with further research. For instance, a change of egg mass density from 1170 to 1070 kg m<sup>-1</sup> would lower the critical velocity for resuspension to 6.60 cm s<sup>-1</sup>, effectively reducing the size of the ideal zone and shifting the resuspension depth upward. Such variability could be eliminated with precise measurement of egg mass density. Also, although this study is one of the few to try and characterize hydrodynamic conditions on spawning shoals, they remain hard to predict and to measure. In this case, technical restrictions cause sampling from ADCP to be next to spawning grounds so that bins were not exactly over the spawning shoals but rather a few tens of meters (maximum = 100 m) further from shore. This means that measured currents velocity were not directly above the spawning ground, but were assumed to be similar, without any adjustement. It is unclear how much bias can be associated with this uncertainty. Bottom friction in shallower areas would likely lead to lower overall velocities. For further research, currents-dissolving cubes of Plaster Paris Block used by Fitzsimons & Marsden (2014) based on Leonetti (1997) methods could provide a better way to measure interstitial and substrate-water interface velocities since they can be used directly on the spawning shoals, avoiding the problems caused by the natural blindness of ADCP in shallow water.

# 3.5 Conclusion

The wave-fetch model combined with simple physics developed in this study gives researchers a method to quantify risk for physical disturbances at a spawning sites and its repercussions on egg movement and egg survival. The model showed success in predicting the presence or absence of resuspension conditions according to spawning depth and site fetch. Sites found in literature seems to indicate that egg survival and usage is much higher when lake charr spawns below the modelled resuspension depth. The opposite is also true. Modelled entrainment conditions were not successful in predicting egg survival because it was found that the entrainment conditions are probably frequently reached on most spawning sites due to the combination of strong enough currents with the general steepness of most shoals. Thus the central hypothesis of this study, which is that egg must roll on the lake bed to maximise chances of survival whilst avoiding to be resuspended in the water column was partially validated. Currents impact on sediments rates and interstitial obstruction were not clearly demonstrated because of sampling biaises, but these two factors are believed to play an important role on egg survival and should be further researched. Thermal conditions found on Lake Témiscouata sites during spawning were not restricting reproduction, nor were wind conditions.

# 3.6 Acknowledgement

The authors would like to thank everyone who participated in field work, namely the MFFP team (A-M. Pelletier, P. Gagnon and D. Bouchard), who also shared scuba divers data, and local partners such as l'Association Chasse et Pêche du Témiscouata (ACPT) and the people at Parc national du Lac-Témiscouata. We also thank Z.Souaissi who provided Figure 3.5 and two anonymous reviewers. This work was co-financed by Mitacs and ACPT.

# Chapitre 4

# Sommaire et conclusions

Les deux objectifs principaux de ce mémoire ont été atteints. D'abord, la caractérisation complète des trois sites de fraie du touladi au lac Témiscouata a été effectuée, ce qui avait pour but d'identifier les causes qui limitent le succès du recrutement naturel depuis 1977. Afin de déterminer les critères limitatifs pouvant nuire à la fraie de ce salmonidé, les préférences reproductives spécifiques de l'espèce ont été résumées au chapitre 1 selon les conditions abiotiques typiquement retrouvées en milieu naturel et selon les mesures expérimentales de laboratoire.

Une fois les préférences établies, les résultats de l'échantillonnage au lac Témiscouata ont pu être analysés et organisés au chapitre 2 en comparant les conditions locales du lac aux préférences d'habitat trouvées dans la littérature. Cette comparaison a permis de déterminer quelles variables entravent le succès de la fraie, et lesquelles favorisent le recrutement. Somme toute, il est apparu évident que la qualité du substrat, que se soit le degré d'obstruction ou la profondeur des interstices qui s'y retrouvaient, limite la survie des oeufs puisque ces derniers ne peuvent se développer à l'abri des prédateurs. L'obstruction des interstices s'est fait particulièrement ressentir au site de la Montagne-du-Fourneau qui affiche un taux de retenue des oeufs estimé autour de 7,62 %, ce qui indique que ce site d'importance ne semble pas être adéquat lorsqu'il est comparé aux taux de retenue habituels des sites de fraie. La plupart des autres conditions abiotiques, telles que la concentration en oxygène dissous, la température, l'exposition au vent, la pente ou la sédimentation ne présentaient pas de divergences avec les préférences connues du touladi. Bien que la caractérisation effectuée lors de ce projet a su soulever les problèmes inhérents de la reproduction du touladi au lac Témiscouata et apporter des indications sur l'inadéquation de certaines frayères, il demeure important de continuer à suivre l'évolution de ces variables dans les années à venir, afin d'optimiser l'efficacité d'éventuels efforts de restauration. Plus particulièrement, la qualité du substrat devrait être suivie attentivement puisque cette variable est la plus problématique. Il serait également bénéfique de continuer à mesurer la densité d'oeufs sur les sites, car ces valeurs peuvent être utilisées pour suivre l'évolution de la reproduction et quantifier le succès des solutions mises en place pour résoudre le problème.

Par contre, l'impact du régime hydrodynamique sur les sites de fraie restait à être précisé. Cela est en partie dû à l'absence de connaissances probantes entourant son importance dans la sélection des sites et le succès de la reproduction. Le deuxième objectif de ce mémoire était donc d'essayer, pour la première fois, de quantifier l'impact des courants sur la fraie du touladi afin de combler le manque de connaissances manifeste dans la littérature. Le rôle du régime hydrodynamique a été développé à l'aide d'une modélisation au chapitre 3. L'hypothèse de départ suppose que l'impact du régime se traduit par son influence sur les mouvements physiques des oeufs de touladi sur le site de fraie. Des courants trop faibles ne déplacent pas suffisamment les oeufs bloquant potentiellement ces derniers dans des endroits vulnérables. À l'inverse, des courants trop énergétiques soulèvent les oeufs du lit, causant leur dérive aléatoire pouvant les transporter dans des endroits non favorables. Un régime idéal permet, a priori, de déplacer les oeufs sans les soulever, ce qui augmente les chances pour un oeuf de rouler sur le lit et de pénétrer dans un interstice. La modélisation de la physique entourant le mouvement des oeufs dans un fluide démontre que la vitesse d'entraînement et la vitesse de resuspension de tels objets se situent respectivement autour dès 4.09 et 10.28 cm s<sup>-1</sup>. En, combinant ces critères avec une modélisation des courants engendrés par les vagues de surface, les vitesses critiques ont été reliées au fetch et à la profondeur de fraie, ce qui permet de déterminer la qualité des conditions hydrodynamiques de n'importe quel site. Le modèle fut ensuite testé en utilisant les caractéristiques de 14 sites de fraie retrouvés dans la littérature. Ce dernier s'est avéré être un bon indicateur du succès de la fraie puisque les taux de recouvrement des oeufs étaient plus élevés sur les sites prédits comme étant hydrodynamiquement adéquats par le modèle. La relation entre le taux de recouvrement et l'écart entre la profondeur idéale et la profondeur de fraie suit

la relation  $R_s = 66.47e^{0.13 \cdot (D_r - D_s)}$  avec un coefficient de corrélation croisé de  $r^2 = 0.91$ . Les taux de recouvrement des oeufs ont été utilisés directement comme taux de survie des oeufs. Ceci n'est pourtant pas tout à fait exact, puisqu'un oeuf manquant peut potentiellement avoir éclos ailleurs dans le lac. Cependant, il est impossible de connaître le succès reproducteur des oeufs dérivés, puisque ces derniers ne pourront jamais être retrouvés en nombre suffisant. Par ailleurs, leur survie est probablement uniforme d'un lac à l'autre puisque la dispersion expose les oeufs à des conditions aléatoires. Comme ces conditions seront probablement en moyenne les mêmes dans n'importe quel lac, le biais introduit entre le taux de recouvrement et le taux de survie sera toujours une constante. Ainsi, a des fins de simplifications, cette composante de la reproduction n'a pas été prise en compte puisqu'elle ne peut pas affecter pas la nature des conclusions qui sont basées sur la variable modélisée  $(D_r - D_s)$ .

Bien que d'autres efforts soient nécessaires pour valider pleinement le modèle, la caractérisation de l'importance du régime hydrodynamique sur la qualité de la reproduction apporte un éclairage nouveau sur le savoir entourant la fraie de cette espèce. Le modèle pourrait être amélioré en échantillonnant plus finement les courants sur les sites de fraie et en testant davantage de sites. Cela permettrait de vérifier si la relation  $R_s = 66.47e^{0.13 \cdot (D_r - D_s)}$  demeure significative avec une taille d'échantillon plus élevée et si le modèle sépare toujours efficacement les sites ayant un fort taux de recouvrement des sites moins efficace.

À la lumière des résultats obtenus dans ce mémoire, il apparaît clair que le touladi ne choisit pas systématiquement les meilleurs sites pour assurer sa reproduction. Le site de la Montagne-du-Fourneau est très fréquenté, alors que seulement 7,62  $\pm$  1,74 % des oeufs restent sur le site. En revanche, le site de Dégelis apparaît beaucoup plus efficace (47,38  $\pm$  4,00 %) et plus spacieux. Des conclusions similaires s'imposent pour les deux sites du lac Champlain. Le site de Grand Isle est 10 fois plus utilisé que le site de Whallon Bay, bien que le taux d'oeuf récupéré y soit de 23,0 % moindre. Plusieurs raisons pourraient expliquer ce choix inusité de la part du touladi. Comme Fitzsimons & Marsden (2014) l'indique, il se pourrait que le touladi adapte sa stratégie de survie et mise parfois sur la resuspension des oeufs et la dispersion qui en résulte pour maximiser les chances d'éclosion. Si, par exemple, le poisson ne réussit pas à trouver un site suffisamment intéressant,
il pourrait alors se diriger vers un site avec un régime hydrodynamique hautement énergétique en espérant que la dispersion des oeufs dans le lac limite la prédation intense localisée au site de fraie. Cette technique peut être utilisée conjointement avec la méthode traditionnelle dans un même lac. C'est peut être ce qui est observé au lac Témiscouata puisque les oeufs restent sur les sites de la Pointe-aux-trembles et de Dégelis tandis qu'ils sont dispersés à la Montagne-du-Fourneau. Il est aussi possible que la haute fidélité connue du touladi envers un site de fraie (Binder et al., 2016) biaise son évaluation subséquente de la qualité du site. Une femelle habituée de frayer à un endroit ne réévalue peut-être pas le site d'année en année, ce qui lie le succès de la reproduction à la stabilité des conditions sur un site. Cela mènera certainement a une baisse du recrutement si les conditions s'y dégradent. Cette hypothèse pourrait aussi s'appliquer au site de la Montagne-du-Fourneau, qui est historiquement un site d'importance dans le lac Témiscouata, mais qui présente aujourd'hui des conditions problématiques.

## Bibliographie

- Allen, J. D., Walker, G. K., Adams, J. V., Nichols, S. J., and Edsall, C. C., 2005. Embryonic developmental progression in lake trout (*Salvelinus namaycush*)(Walbaum, 1792) and its relation to lake temperature. J. Great Lakes Res. 31, 187–209.
- Allen, T., 2013. Particle size measurement 3rd ed. Springer, Netherlands, p. 678.
- Antenucci, J. P., Imberger, J., and Saggio, A., 2000. Seasonal evolution of the basin-scale internal wave field in a large stratified lake. Limnol. Oceanogr 45, 1621–1638.
- Armstrong, J. J., 1965. Fecundity, Growth and Maturity of the Lake Trout, Salvelinus namaycush (Walbaum) of Big Trout Lake, Kenora District, Ontario. Master's thesis, University of Toronto, Ontario.
- Arvisais, M., Paradis, Y., and Thibault, I., 2017. Plan de gestion du touladi au Québec : 2014-2020. Technical Report : Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs, Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats, Direction de l'expertise sur la faune aquatique. Québec. p. 63.
- Bagchi, P., and Balachandar, S., 2002. Effect of free rotation on the motion of a solid sphere in linear shear flow at moderate Re. Phys. Fluids 14, 2719–2737.
- Benoît, J., and Legault, M., 2002. Assessment of the feasibility of preventing reproduction of lake charr, *Salvelinus namaycush*, in shallow areas of reservoirs affected by drawdowns. Environ. Biol. Fishes 64, 303-311.
- Benoît, M. L., J., and Perreault, R., 1998. Validation d'une technique d'induction de la reproduction du touladi (*Salvelinus namaycush*) sur des frayères situées en zone littorale profonde. Ministère de l'Environnement et de la Faune, Direction de la faune et des habitats et Direction régionale Mauricie-Bois-Francs.
- Biga, H., Janssen, J., and Marsden, J. E., 1998. Effect of substrate size on lake trout egg predation by mottled sculpin. J. Great Lakes Res. 24, 464–473.
- Bigelow, P. E., 2009. Predicting areas of lake trout spawning habitat within Yellowstone Lake, Wyoming. Ph.D. thesis, University of Wyoming, Wyoming p. 216.
- Binder, T. R., Farha, S. A., Thompson, H. T., Holbrook, C. M., Bergstedt, R. A., Riley, S. C., Bronte, C. R., He, J., and Krueger, C. C., 2018. Fine-scale acoustic telemetry reveals unexpected lake trout, *Salvelinus namaycush*, spawning habitats in northern Lake huron, North America. Ecol. Freshw. Fish 27, 594–605.
- Binder, T. R., Riley, S. C., Holbrook, C. M., Hansen, M. J., Bergstedt, R. A., Bronte, C. R., He, J., and Krueger, C. C., 2016. Spawning site fidelity of wild and hatchery lake trout (*Salvelinus namaycush*) in northern Lake Huron. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 73, 18–34.

- Binder, T. R., Thompson, H. T., Muir, A. M., Riley, S. C., Marsden, J. E., Bronte, C. R., and Krueger, C. C., 2015. New insight into the spawning behavior of lake trout, *Salvelinus namaycush*, from a recovering population in the Laurentian Great Lakes. Environ. Biol. Fishes 98, 173–181.
- Blais, J. M., and Kalff, J., 1995. The influence of lake morphometry on sediment focusing. Limnol. Oceanogr. 40, 582–588.
- Boucher, C., 2019. Revue de littérature critique de l'aménagement de frayères en milieu lacustre pour le touladi. Université du québec à Rimouski p. 71.
- Brabrand, Å., Koestler, A., and Borgstrøm, R., 2002. Lake spawning of brown trout related to groundwater influx. J. Fish Biol. 60, 751–763.
- Bromhead, E., 1998. The stability of slopes, 2nd ed. CRC Press, Boca Raton, p. 424.
- Buchinger, T. J., Marsden, J. E., Binder, T. R., Huertas, M., Bussy, U., Li, K., Hanson, J. E., Krueger, C. C., Li, W., and Johnson, N. S., 2017. Temporal constraints on the potential role of fry odors as cues of past reproductive success for spawning lake trout. Ecol. Evol. 7, 10196-10206.
- Callaghan, D., 2015. Spawning habitat and reproductive strategies of lake trout (*Salvelinus namay-cush*) in a northern boreal lake. Master's thesis, University of Manitoba, Manitoba p. 109.
- Callaghan, D. T., Blanchfield, P. J., and Cott, P. A., 2016. Lake trout (*Salvelinus namaycush*) spawning habitat in a northern lake: The role of wind and physical characteristics on habitat quality. J. Great Lakes Res. 42, 299-307.
- Carlson, A. R., and Siefert, R. E., 1974. Effects of reduced oxygen on the embryos and larvae of lake trout (salvelinus namaycush) and largemouth bass (*Micropterus salmoides*). Journal de l'Office des recherches sur les pêcheries du Canada 31, 1393-1396.
- Casselman, J., 1995. Survival and development of lake trout eggs and fry in eastern Lake Ontario in situ incubation. J. Great Lakes Res. 21, 384-399.
- Challice, A. R., Milne, S. W., and Ridgway, M. S., 2019. Does habitat occupancy by lake trout and lake whitefish in large lakes match published thermal habitat envelopes? Ecol. Freshw. Fish 28, 611-623.
- Charbonneau, K. C., and Grégoire, M., 2016. Carnet de santé du lac Témiscouata. Organisme de bassin versant du fleuve Saint-Jean p. 37.
- Chien, N., and Wan, Z., 1999. Mechanics of sediment transport. Technical Report : American Society of Civil Engineers. p. 913.
- Chiotti, T. L., 1973. Food habits, reproductive biology, and lamprey scarring of planted lake trout (*Salvelinus namaycush*) in the inshore waters of Lake Michigan at Ludington, Michigan. Master's thesis, Michigan State University, Michigan p. 62.
- Chung, E. G., Bombardelli, F. A., and Schladow, S. G., 2009. Sediment resuspension in a shallow lake. Water Resour. Res. 45, 1-18.
- Claramunt, R. M., Jonas, J. L., Fitzsimons, J. D., and Marsden, J. E., 2005. Influences of spawning habitat characteristics and interstitial predators on lake trout egg deposition and mortality. T. Am. Fish. Soc. 134, 1048-1057.

- Clift, R., Grace, J. R., and Weber, M. E., 1978. Bubbles, drops, and particles. Academic Press, New York, p. 400.
- Crisp, D. T., 1989. Comparison of the physical properties of real and artificial salmonid eggs and of their performance when drifting in an experimental stream channel. Hydrobiol. 178, 143-153.
- Csanady, G., 1982. Circulation in the Coastal Ocean, 2nd ed. Springer, Netherlands, p. 266.
- Cushman-Roisin, B., and Beckers, J.-M., 2011. The Ekman Layer. In : B. Cushman-Roisin, and J.-M. Beckers (Eds.), Introduction to geophysical fluid dynamics, Academic Press, pp. 239–270.
- Davis, C., Carl, L., and Evans, D., 1997. Use of a remotely operated vehicle to study habitat and population density of juvenile lake trout. Trans. Am. Fish. Soc. 126, 871–875.
- Deroche, S. E., 1969. Observations on the spawning habits and early life of lake trout. Prog. Fish-Cult. 31, 109-113.
- Dominik, J., Mangini, A., and Prosi, F., 1983. Sedimentation rate variations and anthropogenic metal fluxes into Lake Constance sediments. Environ. Geol. 5, 151–157.
- Dubé, C., and Soulard, Y., 2017. Protocole de mesure de la variation de la température de l'eau en lac. Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (MFFP) Gouvernement du Québec. Québec.
- Duchesne, V., St-Hilaire, A., Pelletier, A.-M., and Gratton, Y., 2019. Rapport d'étude Le touladi du lac Témiscouata. Technical Report : Institut national de la recherche scientifique. Québec. p. 67.
- Dwyer, W. P., 1987. Effect of lowering water temperature on hatching time and survival of lake trout eggs. Prog. Fish-Cult. 49, 175–176.
- Dymond, J. R., 1928. Some factors affecting the production of lake trout (*Cristivomer namaycush*) in Lake Ontario. Pub. Ont. Fish. Res. Lab. 33, 27-41.
- Ekman, V. W., 1905. On the influence of the earth's rotation on ocean-currents. Arkiv für Mathematok, Astronomi och Fysik. 2, No. 11, 52.
- Elrod, J. H., and Schneider, C. P., 1987. Seasonal bathythermal distribution of juvenile lake trout in Lake Ontario. J. Great Lakes Res. 13, 121-134.
- Emery, W. J., and Thomson, R. E., 1997. Data Analysis Methods in Physical Oceanography, 2nd ed. Elsevier, Amsterdam, p. 638.
- Eschmeyer, P. H., 1955. The reproduction of lake trout in southern Lake Superior. T. Am. Fish. Soc. 84, 47–74.
- Eschmeyer, P. H., 1964. The lake trout (Salvelinus Namaycush). Technical Report : U.S. Fish Wildlife Serv. Fish. Leafi. pp. 1–8.
- Eshenroder, R. L., Bronte, C. R., and Peck, J. W., 1995. Comparison of lake trout-egg survival at inshore and offshore and shallow-water and deepwater sites in Lake Superior. J. Great Lakes Res. 21, 313–322.
- Esteve, M., McLennan, D. A., and Gunn, J. M., 2008. Lake trout (*salvelinus namaycush*) spawning behaviour: the evolution of a new female strategy. Environ. Biol. Fishes 83, 69-76.

- Evans, D. O., 2007. Effects of hypoxia on scope-for-activity and power capacity of lake trout (*Salvelinus namaycush*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 64, 345–361.
- Fitzsimons, J., Jonas, J., Claramunt, R., Williston, B., Williston, G., Marsden, J., Ellrott, B., and Honeyfield, D., 2007. Influence of egg predation and physical disturbance on lake trout *Salvelinus namaycush* egg mortality and implications for life-history theory. J. Fish Biol. 71, 1-16.
- Fitzsimons, J., Williston, B., Williston, G., Bravener, G., Jonas, J. L., Claramunt, R. M., Marsden, J. E., and Ellrott, B. J., 2006. Laboratory estimates of salmonine egg predation by round gobies (*Neogobius melanostomus*), sculpins (*Cottus cognatus* and *C. bairdi*), and crayfish (*Orconectes propinguus*). J. Great Lakes Res. 32, 227–241.
- Fitzsimons, J. D., 1990. Yellow perch predation on lake trout eggs in Keuka Lake, New York. J. Great Lakes Res. 16, 130–132.
- Fitzsimons, J. D., 1994. Survival of lake trout embryos after receiving physical shock. Prog. Fish-Cult. 56, 149–151.
- Fitzsimons, J. D., 1995. Assessment of lake trout spawning habitat and egg deposition and survival in Lake Ontario. J. Great Lakes Res. 21, 337-347.
- Fitzsimons, J. D., 1996. The significance of man-made structures for lake trout spawning in the Great Lakes: are they a viable alternative to natural reefs? Can. J. Fish. Aquat. Sci. 53, 142–151.
- Fitzsimons, J. D., Fodor, G., Williston, B., Don, H., Gray, B., Benner, M., Breedon, T., and Gilroy, D., 2005. Deepwater spawning by lake trout (*salvelinus namaycush*) in Keuka Lake, New York. J. Great Lakes Res. 31, 1–10.
- Fitzsimons, J. D., and Marsden, J., 2014. Relationship between lake trout spawning, embryonic survival, and currents: A case of bet hedging in the face of environmental stochasticity? J. Great Lakes Res. 40, 92-101.
- Flavelle, L. S., Ridgway, M. S., Middel, T. A., and McKinley, R. S., 2002. Integration of acoustic telemetry and GIS to identify potential spawning areas for lake trout (*Salvelinus namaycush*). In : E.B.Thorstad, I. Fleming, and T. Næsje (Eds.), Aquatic Telemetry, Springer, Dordrecht pp. 137–146.
- Garside, E., 1959. Some effects of oxygen in relation to temperature on the development of lake trout embryos. Can. J. Zool. 37, 689–698.
- Gee, G. W., and Bauder, J. W., 1986. Particle-size analysis. Methods of soil analysis: Part 1 Physical and mineralogical methods 5, 383–411.
- Greeley, J. R., 1932. The spawning habits of brook, brown and rainbow trout, and the problem of egg predators. T. Am. Fish. Soc. 62, 239–248.
- Griest, J. R., 1976. The lake trout of Twin Lakes, Colorado. Master's thesis, Colorado State University, Colorado p. 29.
- Gunn, J. M., 1995. Spawning behavior of lake trout: effects on colonization ability. J. Great Lakes Res. 21, 323–329.
- Håkanson, L., and Jansson, M., 2002. Principles of lake sedimentology,. The Blackburn Press, New Jersey,.

Hamming, R. W., 1998. Digital filters, 3rd ed. Dover publications, New York, p. 304.

- Hansen, M. J., 1999. A binational perspective ; lake trout in the great lakes: basin-wide stock collapse and binational restoration. In : W. W. Taylor, and C. P. Ferreri (Eds.), Great Lakes fishery policy and management. Michigan State University Press, East Lansing, MI pp. 417–453.
- Hanson, J., and Wickwire, R., 1967. Fecundity and age at maturity of lake trout Salvelinus namaycush (Walbaum) in Lake Tahoe. Calif. Fish Game 53, 154.
- Hargrave, B. T., 1972. Oxidation-reduction potentials, oxygen concentration and oxygen uptake of profundal sediments in a eutrophic lake. Oikos pp. 167–177.
- Hutchinson, G., 1957. A Treatise on Limnology, Vol 1: Geography, Physics, and Chemistry. Wiley & Sons, New York, p. 1015.
- Hutter, K., Wang, Y., and Chubarenko, I. P., 2010. Physics of Lakes: Volume 1: Foundation of the Mathematical and Physical Background. Springer Science & Business Media, Berlin, p. 433.
- Janoscik, T., 2001. Monitoring the abundance of lake trout, Salvelinus namaycush, with index netting. Master's thesis, University of Toronto, Ontario p. 75.
- Janoscik, T. M., and Lester, N. P., 2003. Use of spring littoral index netting (SLIN) to assess lake trout abundance. FAU Network Report p. 15.
- Janssen, J., Jude, D. J., Edsall, T. A., Paddock, R. W., Wattrus, N., Toneys, M., and McKee, P., 2006. Evidence of lake trout reproduction at Lake Michigan's mid-lake reef complex. J. Great Lakes Res. 32, 749–763.
- Jastrebski, C., and Morbey, Y., 2009. Egg size variation in lake trout: phenotype-habitat correlations show an effect of rearing environment. T. Am. Fish. Soc. 138, 1342–1351.
- Jia, R., Hino, T., Chai, J., Hamada, T., and Yoshimura, M., 2013. Interpretation of density profile of seabed sediment from nuclear density cone penetration test results. Soils and foundations 53, 671–679.
- Johnson, L., 1972. Keller Lake: characteristics of a culturally unstressed salmonid community. J. Fish. Board Can. 29, 731–740.
- Johnson, N. S., Higgs, D., Binder, T. R., Marsden, J. E., Buchinger, T., Brege, L., Bruning, T., Farha, S., and Krueger, C. C., 2018. Evidence of sound production by spawning lake trout (salvelinus namaycush) in lakes Huron and Champlain. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 75, 429–438.
- Johnson, T. C., 1980. Sediment redistribution by waves in lakes, reservoirs and embayments. In : Symposium on Surface Water Impoundments. ASCE, Minneapolis pp. 1307–1317.
- Johnston, T. A., 2018. Egg size and lipid content of lake trout (Salvelinus namaycush) in the wild and in captivity. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 75, 2123–2135.
- Jones, N. E., Parna, M., Parna, S., and Chong, S., 2018. Evidence of lake trout (Salvelinus namaycush) spawning and spawning habitat use in the Dog River, Lake Superior. J. Great Lakes Res. 44, 1117–1122.
- Kalff, J., 2002. Limnology : Inland Water Ecosystems. Prentice Hall, New Jersey, p. 592.

- Kelso, J. R., MacCallum, W. R., and Thibodeau, M. L., 1995. Lake trout spawning at five sites in Ontario waters of Lake Superior. J. Great Lakes Res. 21, 202–211.
- Kemp, A., and Harper, N., 1976. Sedimentation rates and a sediment budget for Lake Ontario. J. Great Lakes Res. 2, 324–339.
- Kjaran, S. P., Hólm, S. L., and Myer, E. M., 2004. Lake circulation and sediment transport in Lake Myvatn. Aquatic Ecol. 38, 145–162.
- Komar, P., 1986. Beach processes and sedimentation,. Prentice-Wall, New Jersey, p. 427.
- Komar, P., and Miller, M., 1974. Sediment threshold under oscillatory waves. Coastal Engineering Proceedings 1, 44.
- Koren, N., and Klein, M., 2000. Rate of sedimentation in Lake Kinneret, Israel: Spatial and Temporal Variations. Earth Surf. Processes Landforms 25, 895-904.
- Koutitonsky, V., and Bugden, G., 1991. The physical oceanography of the gulf of St. Lawrence: a review with emphasis on the synoptic variability of the motion,. In : J.-C. Therriault (Ed.), The Gulf of St. Lawrence: small ocean or big estuary? Can. Spec. Pub. Fish. Aquat. Sci. 113.
- Kozfkay, J. R., Wagner, E. J., and Aplanalp, D., 2005. Production of triploid lake trout by means of pressure treatment. N. Am. J. Aquacult. 67, 93–97.
- Krishnan, G. P., and Leighton, D. T., 1995. Inertial lift on a moving sphere in contact with a plane wail in a shear flow. Phys. Fluids 7, 2538–2545.
- Krueger, C. C., Marsden, J. E., Kincaid, H. L., and May, B., 1989. Genetic differentiation among lake trout strains stocked into Lake Ontario. T. Am. Fish. Soc. 118, 317-330.
- Kurose, R., and Komori, S., 1999. Drag and lift forces on a rotating sphere in a linear shear flow. J. Fluid Mech. 384, 183–206.
- Laikre, L., Schwartz, M. K., Waples, R. S., Ryman, N., Group, G. W. et al., 2010. Compromising genetic diversity in the wild: unmonitored large-scale release of plants and animals. Trends Ecol. Evol. 25, 520-529.
- Lajeunesse, P., Sinkunas, B., Morissette, A., Normandeau, A., Joyal, G., St-Onge, G., and Locat, J., 2017. Large-scale seismically-induced mass-movements in a former glacial lake basin: Lake Témiscouata, northeastern Appalachians (eastern Canada). Mar. Geol. 384, 120-130.
- Lambert, M.-O. R., Lambert, R., and Bernatchez, L., 2018. Capacité à payer pour l'accès aux lacs de truites sauvages. Technical Report : Université Laval. Québec. p. 35.
- Langevin, B., and Lebrun, R., 1986. Effet d'un barrage de rétention d'eau en relation avec la population de touladis au lac Duval, comté de Pontiac. Technical Report : Minsitère du Loisir de la Chasse et de la Pêche.
- Leclerc, V., Arvisais, M., Demers, A., Fournier, H., Gouin, H., Houde, L., Lachapelle, A., Legault, M., and Nadeau, D., 2011. Guide de normalisation des méthodes d'inventaire ichtyologique en eaux intérieures, tome i, acquisition de données. Ministère des Ressources naturelles et de la Faune.

- Legault, M., Benoît, J., and Bérubé, R., 2004. Impact of new reservoirs. In : J. Gunn, R. Pitblado, and R. Ryder (Eds.), Boreal shield watershed: lake trout ecosystems in a changing environement. Lewis Publishers, Boca Raton, Florida, pp. 87–109.
- Legendre, D., and Magnaudet, J., 1998. The lift force on a spherical bubble in a viscous linear shear flow. J. Fluid Mech. 368, 81–126.
- Leonetti, F. E., 1997. Estimation of surface and intragravel water flow at sockeye salmon spawning beaches in Iliamna Lake, Alaska. North Am. J. Fish. Manage. 17, 194–201.
- Lester, N., Petzold, M., Dunlop, W., Monroe, B., Orsatti, S., Schaner, T., and Wood, D., 1991. Sampling Ontario lake trout stocks: issues and standards. Lake Trout Synthesis Sampling Issues and Methodology Working Group, Ont. Min. Nat. Res., Toronto, p. 117.
- Magnin, E., Clement, A.-M., and Legendre, V., 1978. Croissance, reproduction et regime alimentaire des touladis *Salvelinus namaycush* (Walbaum) du nord du Quebec. Natur. Can 105, 1–17.
- Marsden, J. E., Binder, T. R., Johnson, J., He, J., Dingledine, N., Adams, J., Johnson, N. S., Buchinger, T. J., and Krueger, C. C., 2016. Five-year evaluation of habitat remediation in Thunder Bay, Lake Huron: Comparison of constructed reef characteristics that attract spawning lake trout. Fish. Res. 183, 275-286.
- Marsden, J. E., Casselman, J. M., Edsall, T. A., Elliott, R. F., Fitzsimons, J. D., Horns, W. H., Manny, B. A., McAughey, S. C., Sly, P. G., and Swanson, B. L., 1995. Lake trout spawning habitat in the great lakes - A review of current nowledge. J. Great Lakes Res. 21, 487-497.
- Marsden, J. E., Ellrott, B. J., Claramunt, R. M., Jonas, J. L., and Fitzsimons, J. D., 2005. A comparison of lake trout spawning, fry emergence, and habitat use in lakes Michigan, Huron, and Champlain. J. Great Lakes Res. 31, 492–508.
- Marsden, J. E., and Janssen, J., 1997. Evidence of lake trout spawning on a deep reef in Lake Michigan using an ROV-based egg collector. J. Great Lakes Res. 23, 450–457.
- Martin, N. V., 1957. Reproduction of lake trout in Algonquin Park, Ontario. T. Am. Fish. Soc. 86, 231–244.
- Martin, N. V., 1970. Long-term effects of diet on the biology of the lake trout and the fishery in Lake Opeongo, Ontario. J. Fish. Board Can. 27, 125–146.
- Martin, N. V., and Olver, C. H., 1980. The lake charr, *Salvelinus namaycush*. In : B. Ek (Ed.), Charrs: salmonid fishes of the genus Salvelinus. Dr. W. Junk Publishing, The Hague, pp. 205–277.
- McAughey, S. C., and Gunn, J. M., 1995. The behavioral response of lake trout to a loss of traditional spawning sites. J. Great Lakes Res. 21, 375-383.
- McLaughlin, J. B., 1991. Inertial migration of a small sphere in linear shear flows. J. Fluid Mech. 224, 261–274.
- MDDEFP, 2013a. Outil d'aide à l'ensemencement des plans d'eau Touladi (Salvelinus namaycush). Technical Report : Direction générale de l'expertise sur la faune et ses habitats, Direction de la faune aquatique. Québec. p. 12.

- MDDEFP, 2013b. Retombées économiques des activités de chasse, de pêche et de piégeage au Québec en 2012 : Synthèse. Technical Report : étude réalisée par BCDM Conseil Inc. Québec. p. 16.
- Milner, J. W., 1872. Report on the fisheries of the Great Lakes: the result of inquiries prosecuted in 1871 and 1872. Technical Report : US Commissioner on Fish and Fisheries. pp. 1–78.
- Morales-Marin, L., French, J., Burningham, H., and Battarbee, R., 2018. Three-dimensional hydrodynamic and sediment transport modeling to test the sediment focusing hypothesis in upland lakes. Limnol. Oceanogr. 63, 156–176.
- Muir, A. M., Blackie, C. T., Marsden, J. E., and Krueger, C. C., 2012. Lake charr Salvelinus namaycush spawning behaviour: new field observations and a review of current knowledge. Rev. Fish. Biol. Fisher. 22, 575-593.
- Onozato, H., 1984. Diploidization of gynogenetically activated salmonid eggs using hydrostatic pressure. Aquaculture 43, 91–97.
- Paterson, R., 1968. The lake trout (Salvelinus namaycush) of Swan Lake, Alberta. Master's thesis, University of Alberta, Alberta p. 149.
- Pelletier, A.-M., 2016. Le touladi du lac Témiscouata Caractérisation des sites de fraies pour assurer la pérennité de la ressource. Technical Report : Ministère de la Faune des Forêts et des Parcs. Rivière-du-loup. p. 2.
- Pelletier, A.-M., 2019. État de situation du touladi au lac Témiscouata Bilan de l'inventaire de 2018. Technical Report : Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. Rivière-du-loup. p. 11.
- Perkins, D. L., and Krueger, C. C., 1995. Dynamics of reproduction by hatchery-origin lake trout (*Salvelinus namaycush*) at Stony Island Reef, Lake Ontario. J. Great Lakes Res. 21, 400 417.
- Pinheiro, V. M., Stockwell, J. D., and Marsden, J. E., 2017. Lake trout (Salvelinus namaycush) spawning site use in Lake Champlain. J. Great Lakes Res. 43, 345–351.
- Plumb, J., and Blanchfield, P., 2009. Performance of temperature and dissolved oxygen criteria to predict habitat use by lake trout (*Salvelinus namaycush*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 66, 2011–2023.
- Poff, N., Allan, J., Bain, M., Karr, J., Prestegaard, K., Richter, B., Sparks, R., and Stromberg, J., 1997. The natural flow regime: A paradigm for river conservation and restoration. Bioscience 47, 769–784.
- Pond, S., and Pickard, G. L., 2013. Introductory dynamical oceanography,. Elsevier, New York, p. 329.
- Powell, T., and Jassby, A., 1974. The estimation of vertical eddy diffusivities below the thermocline in lakes. Water Resources Research 10, 191–198.
- Rahrer, J. F., 1965. Age, growth, maturity, and fecundity of humper lake trout, Isle Royale, Lake Superior. T. Am. Fish. Soc. 94, 75–83.
- Rayner, H. J., 1941. The development of a management policy for the rainbow trout of the Finger Lakes. Ph.D. thesis, Cornell University, New York p. 194.

- Richards, R. P., Baker, D. B., Crumrine, J. P., Kramer, J. W., Ewing, D. E., and Merryfield, B. J., 2008. Thirty-year trends in suspended sediment in seven Lake Erie tributaries. J. Environ. Qual. 37, 1894–1908.
- van Rijn, L., 2019. Critical movement of large rocks in currents and waves. Int. J. Sediment Res. 34, 387-398.
- Riley, S. C., Binder, T. R., Wattrus, N. J., Faust, M. D., Janssen, J., Menzies, J., Marsden, J. E., Ebener, M. P., Bronte, C. R., He, J. X. et al., 2014. Lake trout in northern Lake Huron spawn on submerged drumlins. J. Great Lakes Res. 40, 415–420.
- Riley, S. C., Marsden, J. E., Ridgway, M. S., Konrad, C. P., Farha, S. A., Binder, T. R., Middel, T. A., Esselman, P. C., and Krueger, C. C., 2019. A conceptual framework for the identification and characterization of lacustrine spawning habitats for native lake charr *Salvelinus namaycush*. Environ. Biol. Fishes 102, 1533–1557.
- Rodriguez, J., Allibert, C., and Chaix, J., 1986. A computer method for random packing of spheres of unequal size. Powder Technol. 47, 25–33.
- Roseman, E. F., Taylor, W. W., Hayes, D. B., Knight, R. L., and Haas, R. C., 2001. Removal of walleye eggs from reefs in western lake erie by a catastrophic storm. T. Am. Fish. Soc. 130, 341-346.
- Rowan, D., Kalff, J., and Rasmussen, J., 1992. Estimating the mud deposition boundary depth in lakes from wave theory. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 49, 2490–2497.
- Royce, W. F., 1951. Breeding habits of lake trout in New York. Fisherie Bulletin 59, from Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service volume 52, US Government Printing Office, Washington, pp. 59–76.
- Saltveit, S. J., and Brabrand, Å., 2013. Incubation, hatching and survival of eggs of atlantic salmon (salmo salar) in spawning redds influenced by groundwater. Limnologica 43, 325–331.
- Schall, B. J., Cross, T. K., Katzenmeyer, E., and Zentner, D. L., 2017. Use of wind fetch and shoreline relief to predict nearshore substrate composition in a north temperate lake. N. Am. J. Fish. Manag. 37, 935-942.
- Scott, W. B., and Crossman, E., 1973. Freshwater fishes of Canada, Fish. Res. Board Can. Bull. p. 966.
- Seibt, C., Peeters, F., Graf, M., Sprenger, M., and Hofmanna, H., 2013. Modeling wind waves and wave exposure of nearshore zones in medium-sized lakes. Limnol. Oceanogr. 58, 23-36.
- Sellers, T. J., Parker, B. R., Schindler, D. W., and Tonn, W. M., 1998. Pelagic distribution of lake trout (*Salvelinus namaycush*) in small Canadian Shield lakes with respect to temperature, dissolved oxygen, and light. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55, 170–179.
- Shields, A., 1936. Application of similarity principles and turbulence research to bed-load movement, Translated from German by Ott W. I. and van Uchelen J. C. Mitt. Preuss. Vets. Wasset Schif 26, 5-24.
- Simard, L., 2017. Spawning site selection and fry development of invasive lake trout in Yellowstone Lake, Yellowstone National Park, Wyoming. Master's thesis, University of Vermont, Vermont p. 131.

- Simpson, J. E., 1999. Gravity currents: In the environment and the laboratory, 2nd ed. Cambridge university press, p. 244.
- Sly, P., and Evans, D., 1996. Suitability of habitat for spawning lake trout. J. Aquat. Anim. Health 5, 153–175.
- Sly, P. G., 1988. Intersticial water quality of lake trout spawning habitat. J. Great Lakes Res. 14, 301-315.
- Smart, G. M., 1984. Sediment transport formula for steep channels. J. Hydraul. Eng. 110, 267–276.
- St-Hilaire, A., Daniel, C., Cunjak, R. A., and Gilles, B., 2005. Streambed sediment composition and deposition in a forested stream: spatial and temporal analysis. River Res. Appl. 21, 883–898.
- Stabell, O. B., 1984. Homing and olfaction in salmonids: a critical review with special reference to the atlantic salmon. Biol. Rev. 59, 333–388.
- Stewart, R. H., 2006. Introduction to Physical Oceanography. Texas A & M University, Texas, p. 344.
- Stoica, P., and Moses, R. L., 2005. Spectral analysis of signals. Prentice Hall, New Jersey, p. 427.
- Strayer, D. L., and Findlay, S. E., 2010. Ecology of freshwater shore zones. Aquat. Sci. 72, 127–163.
- Talley, L. D., Pickard, G. L., Emery, W. J., and Swift, J. H., 2011. Descriptive physical oceanography: An introduction. Academic press, Massachusetts, p. 560.
- Tessier, I., 2008. Etats des connaissances, parc national du lac Témiscouata. Ministère du Développement Durable, de l'Environnement et des Parcs p. 225.
- Ventling-Schwank, A. R., and Livingstone, D. M., 1994. Transport and burial as a cause of whitefish (*Coregonus sp.*) egg mortality in a eutrophic lake. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51, 1908–1919.
- Visscher, W. M., and Bolsterli, M., 1972. Random packing of equal and unequal spheres in two and three dimensions. Nature 239, 504–507.
- Vollset, S. E., 1993. Confidence intervals for a binomial proportion. Stat. Med. 12, 809–824.
- Warren, S., Hohmann, M., Auerswald, K., and Mitasova, H., 2004. An evaluation of methods to determine slope using digital elevation data. Catena 58, 215-233.
- Welch, P., 1967. The use of fast Fourier transform for the estimation of power spectra: A method based on time averaging over short, modified periodograms. IEEE Transactions on audio and electroacoustics 15, 70–73.
- Wetzel, R. G., 2001. Limnology: lake and river ecosystems, 3rd ed. Academic Press, Massachusetts, p. 1006.
- Williams, J. J., 1995. Drag and sediment dispersion over sand waves. Estuar. Coast. Shelf. S. 41, 659–687.
- Wolman, M. G., 1954. A method of sampling coarse river-bed material. EOS, Transactions American Geophysical Union 35, 951–956.

## Annexe



FIGURE A1 – Conditions physiques (courants, vents, température) lors de l'anomalie en oxygène du 18 octobre 2018 à la Pointe-aux-Trembles.



FIGURE A2 – Spectres de 8 segments moyennés avec 50% de recoupement des vents au site du Vieux-Quai en 2019. Série de 10136 points.



FIGURE A3 – Spectres de 8 segments moyennés avec 50% de recoupement de la température au site de la Pointe-aux-Trembles en 2018. Série de 3374 points.



