

Université du Québec
INRS-Eau, Terre et Environnement

**FACTEURS DE L'HABITAT PHYSIQUE INFLUENÇANT LE
COMPORTEMENT ET LA CROISSANCE DES SAUMONS ATLANTIQUE
JUVÉNILES (*SALMO SALAR*) DES RIVIÈRES PETITE RIVIÈRE CASCAPÉDIA
ET BONAVENTURE (GASPÉSIE, QUÉBEC)**

Par
Patricia Johnston
B.Sc.

Mémoire présenté
pour l'obtention
du grade de Maître ès sciences (M.Sc.)

Jury d'évaluation

Examineur externe	François Caron, biologiste Direction de la recherche sur la faune Société de la faune et des parcs du Québec
Examineur interne	Yvon Héroux, Ph.D. INRS-Eau, Terre et Environnement Université du Québec
Directeur de recherche	Normand E. Bergeron, Ph.D. INRS-Eau, Terre et Environnement Université du Québec
Codirecteur de recherche	Julian J. Dodson, Ph.D. Département de biologie Université Laval

Résumé

Malgré les nombreux ensemencements effectués dans la Petite rivière Cascapédia depuis plus de 20 ans, la production salmonicole de cette rivière atteint à peine le seuil de conservation. Ce n'est pas le cas des rivières avoisinantes (ex. : rivière Bonaventure) où la production de saumons est relativement importante. Parmi les multiples hypothèses proposées pour expliquer cette situation, celle d'un habitat limitant pour les saumons juvéniles a souvent été mentionnée, quoique peu étudiée. En effet, certains facteurs de l'habitat tels la température de l'eau et la disponibilité d'habitat hivernal, pourraient limiter la croissance et la survie des saumons juvéniles de cette rivière. L'objectif général de cette étude était d'évaluer l'influence de différents facteurs de l'habitat physique sur l'abondance, le comportement et la croissance des saumons atlantique juvéniles des rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure.

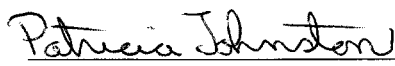
Il est connu que, durant l'été, les saumons juvéniles sont actifs durant la journée alors qu'à l'hiver, ils sont actifs exclusivement durant la nuit. Un patron d'activité nocturne leur permet d'éviter les prédateurs diurnes à un moment de l'année où la température froide de l'eau ralentit leur vitesse de fuite. Par contre, la capacité des saumons juvéniles à localiser leur nourriture est fortement réduite dans l'obscurité. Sur les deux rivières à l'étude, les températures estivales de l'eau sont généralement froides, soit entre 8 et 12 °C. À ces températures, le patron d'activité adopté par les saumons juvéniles en milieu naturel n'est pas connu. Le premier objectif spécifique de ces travaux était de documenter le patron d'activité estival et automnal des saumons atlantique juvéniles des rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure. Des plongées jour-nuit ont donc été effectuées de juin à octobre 2001 afin de déterminer si les juvéniles adoptaient un patron d'activité plutôt diurne ou nocturne selon la température de l'eau.


Un suivi des températures de l'eau a permis de constater que la Petite rivière Cascapédia est généralement plus froide que la rivière Bonaventure. Les observations en plongée sur les deux rivières ont montré que les alevins (jeunes de l'année) étaient plutôt diurnes durant l'été mais qu'ils sont devenus nocturnes dès le début de l'automne. Cette transition s'est produite plus hâtivement à l'amont qu'à l'aval, selon le gradient longitudinal de

température sur chacune des rivières. Les tacons (juvéniles de plus d'un an) ont adopté un patron d'activité nocturne durant toute la période d'étude. Ce patron d'activité était plus marqué chez les tacons de la Petite rivière Cascapédia que chez ceux de la rivière Bonaventure. Un tel patron d'activité chez les tacons était plutôt inattendu et suggère que la priorité de ces derniers n'était pas de croître mais plutôt d'éviter les prédateurs. L'effet d'un patron d'activité nocturne sur la dynamique de population est encore peu connu.

Le deuxième objectif de cette étude était d'évaluer la présence de mortalité sélective en fonction de la taille chez les alevins durant la saison hivernale. Les données historiques d'inventaire ichthyologique suggèrent que alevins de la Petite rivière Cascapédia subissent une mortalité importante durant leur premier hiver. L'analyse d'otolithes a permis de tester l'hypothèse voulant que les alevins de petite taille soient sujets à une mortalité accrue comparativement aux individus de plus grande taille. La taille à l'éclosion et à l'émergence d'individus de la même cohorte prélevés sur les deux rivières, à l'automne 2000 et à l'été 2001, ont été rétro-calculées. Une comparaison de la distribution des tailles rétro-calculées entre les deux échantillons de chaque rivière a été effectuée afin de détecter la présence de mortalité sélective.

Les résultats indiquent la présence de mortalité sélective envers les petits alevins de la rivière Bonaventure tandis que sur la Petite rivière Cascapédia, la mortalité semble plutôt aléatoire durant la période hivernale. La comparaison de la distribution en taille des alevins des deux rivières à l'automne 2000, a montré que les alevins de la Petite rivière Cascapédia présentaient une taille moyenne supérieure à celle des alevins de la rivière Bonaventure. Une mortalité sélective estivale envers les petits alevins de la Petite rivière Cascapédia pourrait expliquer en partie cette différence.


Patricia Johnston
Étudiante


Normand E. Bergeron
Directeur de recherche

Remerciements

Je remercie tout d'abord mon directeur de recherche : merci pour toute la confiance que tu m'as témoignée et pour l'autonomie que tu m'as laissée, tout en étant là pour me diriger quand j'en ai eu besoin. Ce fut très enrichissant d'évoluer auprès d'un directeur passionné, enthousiaste et, de plus, toujours disponible (ou presque !) pour ses étudiants ! Je remercie sincèrement mon « partner » de terrain et de discussions, Marc-André Pouliot, qui s'est donné corps et âme pour la réalisation de ce projet. J'ai beaucoup appris en ta compagnie. Merci à tout le groupe « poisson » de l'INRS-« Géoressources » : Patrice Carbonneau, Francis Bérubé, Mylène Levasseur, Claudine Boyer et Annie Ménard. Vous m'avez tous aidé, soit sur le terrain ou d'une autre façon. Je remercie aussi Julian Dodson pour m'avoir consacré de son temps, nos rencontres sont toujours des plus intéressantes.

Le projet n'aurait pas pu se réaliser sans l'appui de différents partenaires : CIRSA, Société de la faune et des parcs du Québec (direction de la Gaspésie-Iles-de-la-Madeleine), Fonds nature et technologies du Québec, Association des pêcheurs sportifs de la rivière Bonaventure, ZEC de la rivière Petite Cascapédia, INRS-ETE, Université Laval. Merci aux personnes qui ont pris de leur temps pour répondre à mes questions : Martin Dorais, Gilles Gauthier et Marc Bélanger, Pascal Moreau et Gaétane Bujold, David Bourdages, Éric Boudreau et Ronald Cormier, Ronald Arsenault.

Je remercie toutes les personnes qui m'ont accompagné sur le terrain : Colin Lafleur, Mélanie Lauzier, Sandra Maigler, Marc Lafond, Moïse Coulombe-Pontbrillant, Marie-Josée Gagnon, Antoine Morissette et Cécile Lague. Merci aussi à Nadia Aubin-Horth et à Véronique Thériault pour m'avoir enseigné leur savoir « otolithique ».

Enfin, merci à mes amis (es) et parents pour tous les encouragements et les moments de détente passés en votre compagnie. Merci à ma grande amie Valéry, tu m'as aidée à passer à travers des moments difficiles, merci pour les encouragements et pour ton agréable présence !

Table des matières

RÉSUMÉ	II
REMERCIEMENTS	IV
TABLE DES MATIÈRES	1
LISTE DES FIGURES	3
LISTE DES TABLEAUX.....	5
CHAPITRE 1 : Problématique et objectifs du projet de recherche	6
1.1 Introduction.....	6
1.2 Cycle de vie du saumon atlantique	6
1.3 Problématique de la Petite rivière Cascapédia.....	9
1.4 Objectifs de l'étude	15
1.4.1 Objectif général de l'étude.....	15
1.4.2 Objectifs spécifiques.....	15
1.4.3 Hypothèses de travail.....	16
1.5 Structure générale du mémoire	17
CHAPITRE 2 : Écologie des saumons atlantique juvéniles	18
2.1 Écologie estivale	18
2.2 Écologie hivernale.....	23
2.2.1 Dynamique fluviale.....	23
2.2.2 Écologie des saumons juvéniles.....	29
CHAPITRE 3 : Patron d'activité, croissance et survie des saumons atlantique juvéniles	34
3.1 Patron d'activité, croissance et survie des saumons atlantique juvéniles	34
3.1.1 Facteurs influençant le choix du patron d'activité.....	34
3.1.2 Compétition, croissance et survie des saumons juvéniles	39
CHAPITRE 4 : Résumé des travaux de recherche et des résultats.....	42
4.1 Description des rivières à l'étude.....	42
4.2 Étude du patron d'activité des saumons juvéniles	43
4.2.1 Méthodologie	43

4.2.2 Résultats et discussion	45
4.3 Étude de la mortalité sélective	46
4.3.1 Introduction.....	46
4.3.2 Méthodologie	47
4.3.3 Résultats et discussion	55
4.4 Conclusion générale.....	61
CHAPITRE 5	64
5.0 Diel activity patterns of juvenile Atlantic salmon (<i>Salmo salar</i>) in streams with summer water temperature near the temperature-dependent switch to nocturnal activity	64
5.1 Abstract	66
5.2 Résumé.....	67
5.3 Introduction.....	68
5.4 Material and methods.....	69
5.5 Results	73
5.6 Discussion	75
5.7 Acknowledgements.....	79
5.9 References	80
List of figures	85
Liste de références	93

Liste des figures

Figure 1.1	Cycle de vie du saumon atlantique (<i>Salmo salar</i>) anadrome.....	8
Figure 1.2	Localisation des rivières Petite Cascapédia et Bonaventure (Québec, Canada)	10
Figure 1.3	Nombre d'œufs, d'alevins, de tacons et de saumonnetaux ensemencés sur la Petite rivière Cascapédia de 1984 à 2001	11
Figure 1.4	Nombre de reproducteurs sur la Petite rivière Cascapédia de 1984 à 2001.....	11
Figure 1.5	Abondance relative de saumons juvéniles 0+ et 1+ des rivières (a) Petite rivière Cascapédia et (b) Bonaventure de 1984 à 2000	14
Figure 2.1	Comportement d'alimentation des saumons atlantique juvéniles	19
Figure 2.2	Schémas d'un tacon de saumon atlantique reposant sur le substrat	20
Figure 2.3	Distribution des poissons au début de l'hiver en présence de glace le long des berges.....	25
Figure 2.4	Changements dans la disponibilité d'habitat dus à la présence du couvert de glace, de la glace de fond ou du frasil.....	26
Figure 4.1	Anatomie de l'appareil vestibulaire des poissons.....	49
Figure 4.2	Otolithe d'alevin de saumon atlantique à différents facteurs de grossissement	50
Figure 4.3	Relation entre la taille de l'otolithe et la taille corporelle du poisson	51
Figure 4.4	Distributions de tailles rétro-calculées à l'éclosion à l'aide d'otolithes provenant d'échantillons prélevés à deux moments différents	52
Figure 4.5	Localisation des sites d'échantillonnage sur les rivières Petite Cascapédia et Bonaventure (Gaspésie, Québec).....	54
Figure 4.6	Distribution en taille (a) des alevins à l'automne 2000 et (b) des tacons 1+ à l'été 2001 des rivières Petite Cascapédia et Bonaventure.....	57
Figure 4.7	Tailles rétro-calculées à l'éclosion et à l'émergence pour les échantillons de la rivière Bonaventure	59
Figure 4.8	Tailles rétro-calculées à l'éclosion et à l'émergence pour les échantillons de la Petite rivière Cascapédia	60

Figure 5.1	Location of study sites on the Petite Cascapédia and Bonaventure River.....	86
Figure 5.2	Schematic representation of surveyed sections.....	87
Figure 5.3	Mean daily water temperature at the upstream and downstream study sites of both rivers. (a) Sites PC1 and PC4 of the Petite Cascapédia River and, (b) sites B1 and B4 of the Bonaventure River	88
Figure 5.4	Mean water temperature of all sites on (a) June 29, (b) July 22, (c) August 29, (d) September 27 and (e) October 28 2001, according to their distance from river mouth	89
Figure 5.5	Total number of (a) YOY and (b) PYOY salmon of the Petite Cascapédia River, (c) YOY and (d) PYOY salmon of the Bonaventure River observed at each snorkelling survey.....	90
Figure 5.6	Nocturnal index for YOY salmon of (a) YOY and (b) PYOY salmon of the Petite Cascapédia River, (c) YOY and (d) PYOY salmon of the Bonaventure River at each snorkelling survey	91
Figure 5.7	Relationship between daytime water temperature and the nocturnal index of (a) YOY and, (b) PYOY juvenile Atlantic salmon. $n = 40$ for both YOY and PYOY salmon	92

Liste des tableaux

Tableau 5.1	Physical characteristics of the study sites on the Petite Cascapédia and Bonaventure rivers as measured in September 2000.	83
Tableau 5.2	Nocturnal index for YOY and PYOY salmon for each snorkelling survey	84

Chapitre 1

Problématique et objectifs du projet de recherche

1.1 Introduction

Ce projet de maîtrise a vu le jour suite aux inquiétudes exprimées par les gestionnaires de la Petite rivière Cascapédia au sujet de la faible production salmonicole de celle-ci. Cette problématique sera exposée à l'intérieur de ce premier chapitre, mais tout d'abord, le cycle de vie du saumon atlantique sera abordé. Suivrons la problématique, les objectifs et les hypothèses du projet de recherche. La structure du mémoire fera l'objet de la dernière section du chapitre.

1.2 Cycle de vie du saumon atlantique

Le saumon atlantique (*Salmo salar*) est un poisson anadrome, c'est-à-dire qu'il naît en rivière, effectue un séjour en mer pour réaliser l'essentiel de sa croissance, puis il regagne l'eau douce des rivières pour se reproduire (figure 1.1). L'espèce peut aussi réaliser l'ensemble de son cycle de vie en eaux douce, on l'appelle alors « ouananiche ». Dans les deux cas, la fraie se produit généralement en octobre et en novembre dans l'ensemble de l'aire de répartition (Leim et Scott 1972). Cette dernière s'étend du Massachusetts et du Portugal vers le nord, en englobant l'océan Arctique et Atlantique Nord (Danie *et al.* 1984; Bernatchez et Giroux 1991). Les œufs sont déposés dans des nids creusés dans le substrat de la rivière par les femelles. Les nids sont généralement situés sur les seuils, en aval des fosses ou en tout autre endroit où il y a accélération de l'écoulement et où la profondeur de l'eau est faible. L'éclosion a lieu en avril ou en mai, selon la température de l'eau qui détermine la vitesse de développement des embryons (Leim et Scott 1972). Une fois éclos, les alevins vésiculés demeurent enfouis dans le substrat pendant environ 1 mois, période durant laquelle ils subsistent grâce aux réserves d'énergie contenues dans leur sac vitellin. Peu avant l'absorption totale de leur vitellus, les alevins vésiculés émergent du substrat afin de débiter l'alimentation orale. Dès lors, ils recherchent des emplacements dans la rivière où ils pourront se maintenir dans le courant et capturer des proies. Plusieurs individus vont demeurer sur la frayère alors que les autres vont dériver

avec le courant vers l'aval, colonisant ainsi d'autres parties du cours d'eau (Heland *et al.* 1995). On retrouve généralement les alevins dans les eaux peu profondes à courant modéré (Rimmer *et al.* 1983, 1984; Cunjak 1988). Au cours de leur croissance, ils vont occuper progressivement des zones où les vitesses de courant sont plus élevées. Après environ une année de vie, les alevins deviennent des tacons. À ce moment, ils atteignent une longueur approximative de 6,5 cm. Les tacons présentent alors des marques verticales foncées sur les flancs ainsi qu'une rangée de points rouges, distribuée le long de la ligne latérale (Bernatchez et Giroux 1991). Les tacons 1+ sont les saumons juvéniles qui ont vécu une première année complète en rivière et qui en sont maintenant à leur deuxième année de vie. On nomme ensuite tacons 2+ ceux qui ont deux années de vie de complétées et ainsi de suite. Les saumons juvéniles croissent en rivière pendant deux à cinq ans avant de subir d'importants changements physiologiques visant à les rendre aptes à vivre en eau salée. Suite à ce processus, appelé smoltification, la morphologie, le comportement et la capacité de nage des tacons sont grandement modifiés (Danie *et al.* 1984; Graham *et al.* 1996; Bardonnet et Baglinière 2000). Les tacons perdent alors leurs marques verticales sur les flancs au profit d'une pigmentation argentée. Les jeunes saumons sont alors appelés saumonnetaux ou smolts. L'empreinte olfactive de la rivière se produit à ce stade, ce qui permettra aux futurs adultes de retrouver leur rivière natale (Bernatchez et Giroux 1991; Campbell 1995). La dévalaison des saumonnetaux a lieu en mai ou en juin (Leim et Scott 1972). Certains individus séjournent en mer pendant seulement une année, alors que d'autres vont y passer deux ou trois ans. Quand les saumons atteignent une taille corporelle leur permettant de devenir matures, ils entreprennent la migration qui les mènera de nouveau en eau douce. Après la fraie, une certaine proportion des adultes hivernent en rivière et retournent vers la mer lors de la crue printanière. Contrairement à la majorité des saumons du Pacifique (genre *Oncorhynchus*), le saumon atlantique survit à la fraie et peut se reproduire plusieurs fois (Bernatchez et Giroux 1991).

Dans cette étude, nous avons étudié particulièrement les stades dulcicoles du saumon atlantique. Par conséquent, le terme « saumons juvéniles » sera utilisé pour désigner indistinctement les alevins après l'émergence et les tacons avant la smoltification.

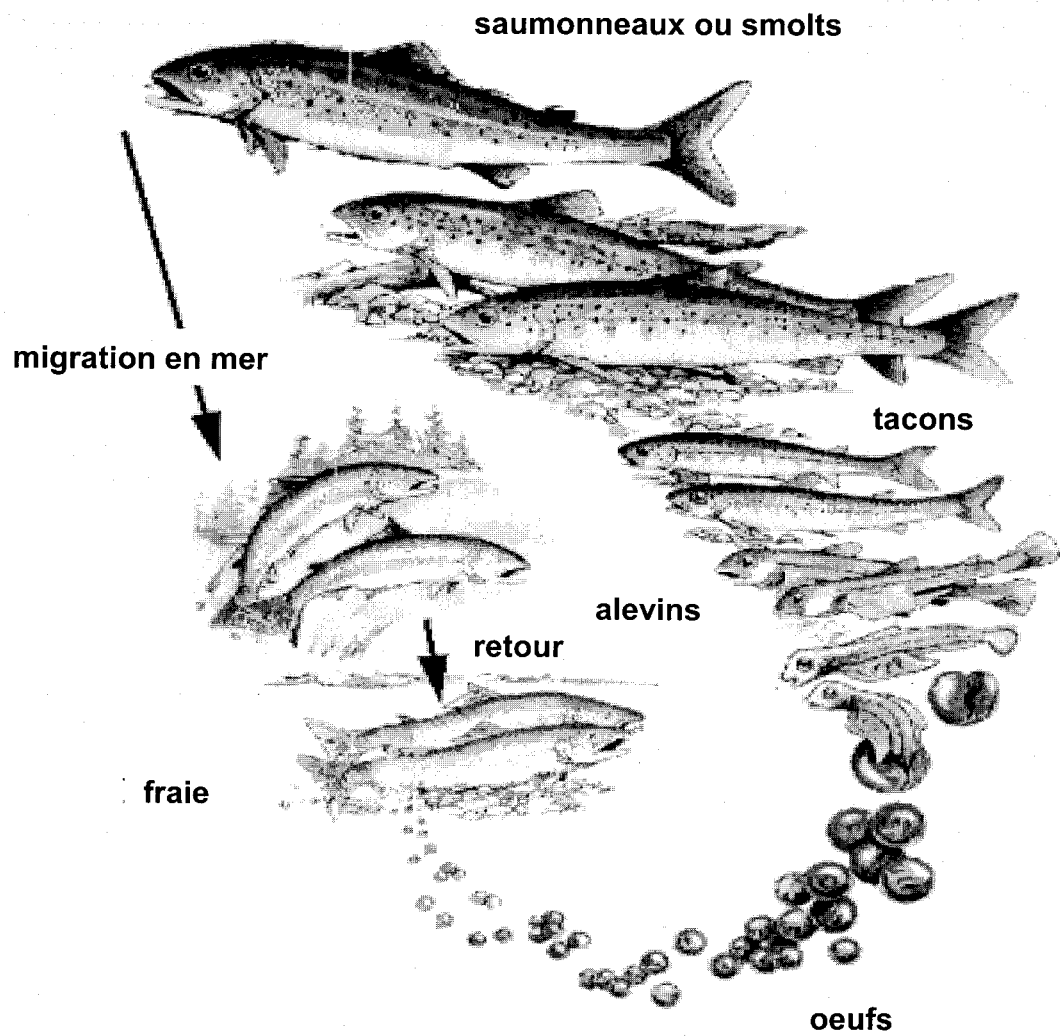


Figure 1.1 Cycle de vie du saumon atlantique (*Salmo salar*) anadrome.

1.3 Problématique de la Petite rivière Cascapédia

La Petite rivière Cascapédia est située dans la région de la Baie des Chaleurs, en Gaspésie (Québec, Canada) (figure 1.2). Elle prend sa source dans les monts Chics Chocs et se jette dans la Baie des Chaleurs, à la hauteur de New Richmond. Cette rivière a été l'une des premières à être intégrée au réseau des réserves fauniques du Québec, et ce, dès 1943. Elle a conservé ce statut jusqu'en 1992, après quoi elle est devenue une zone d'exploitation contrôlée (Z.E.C.). Depuis 1955, la rivière reçoit annuellement des ensemencements de saumons juvéniles et depuis 1980, des ensemencements massifs d'œufs, d'alevins, de tacons ou de saumonceaux (figure 1.3). Actuellement, après plus de vingt années d'ensemencements, la production salmonicole atteint à peine le seuil de conservation fixé à 2,05 millions d'œufs, ce qui exige la présence d'environ 380 reproducteurs (figure 1.4) (Dorais 2001; Société de la faune et des parcs (FAPAQ) non publié). Ce seuil de conservation correspond au niveau maximal de récolte soutenable et représente le nombre optimal de reproducteurs calculé selon un modèle de stock-recrutement jumelé à un modèle de qualité d'habitat du saumon atlantique (Picard 1998; Caron *et al.* 1999). Lorsque la rivière n'atteint pas ce niveau recherché de déposition d'œufs, des mesures sont prises pour remettre à l'eau les grands saumons de plus de 63 cm.

L'abondance relative de saumons juvéniles est plutôt faible sur la Petite rivière Cascapédia comparativement aux rivières avoisinantes (*i.e.* rivières Bonaventure et Cascapédia). On retrouve généralement de 8 à 17 individus/100m² sur la Petite rivière Cascapédia (Boudreau et Bourdages 2000). Cette abondance relative correspond à environ 50% de celle retrouvée sur la rivière Bonaventure, variant de 20 à 37 individus/100m² (Bourdages et Boudreau 2001a). Malgré leur proximité géographique et la similitude de leurs bassins versants, ces deux rivières présentent une productivité salmonicole très différente, ce qui soulève plusieurs interrogations.

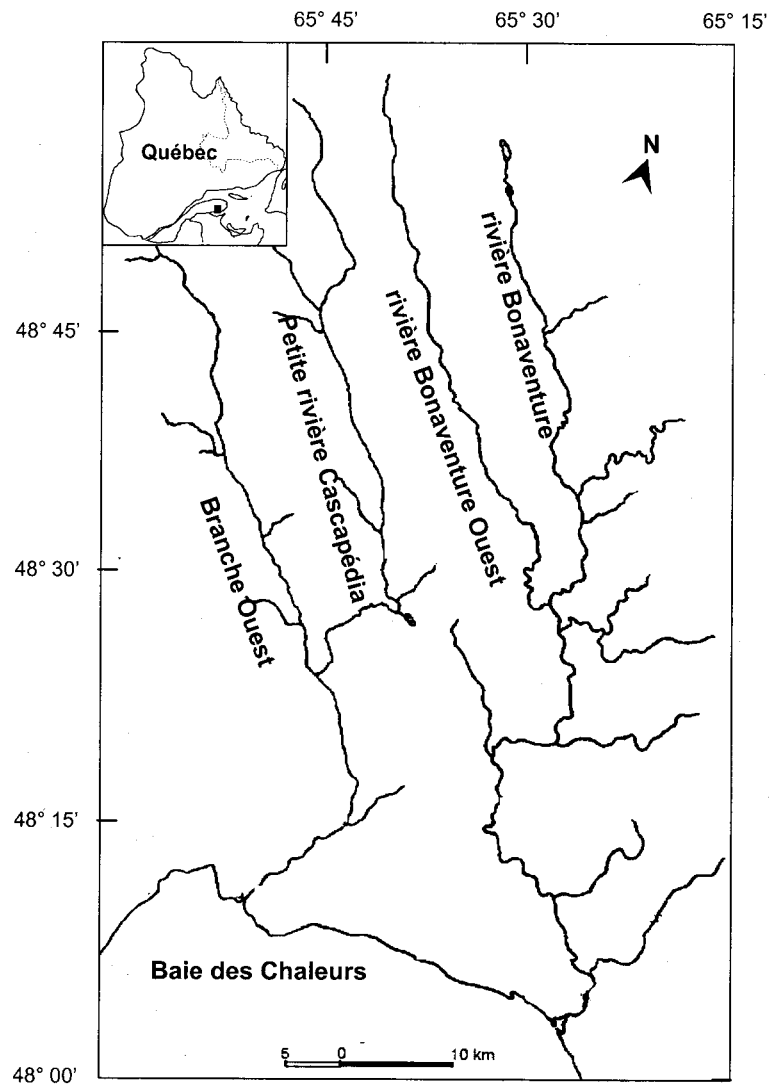


Figure 1.2 Localisation des rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure (Québec, Canada). (La carte est une gracieuseté de D. Bourdages et É. Boudreau, Gestionnaires de Rivières à Saumons du Québec (GRSQ))

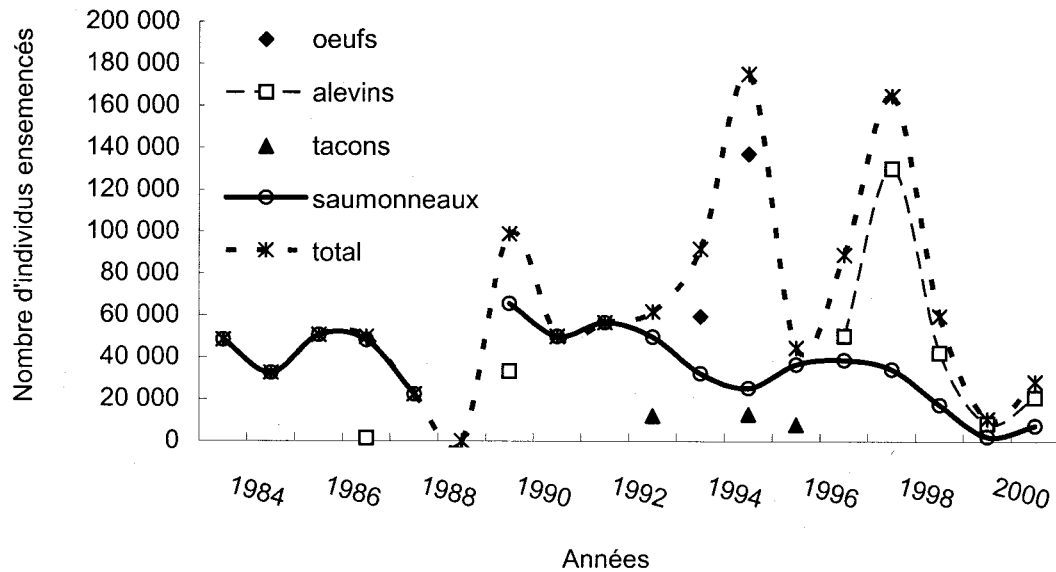


Figure 1.3 Nombre d'œufs, d'alevins, de tacons et de saumonnetaux semencés sur la Petite rivière Cascapédia de 1984 à 2001 (FAPAQ non publié).

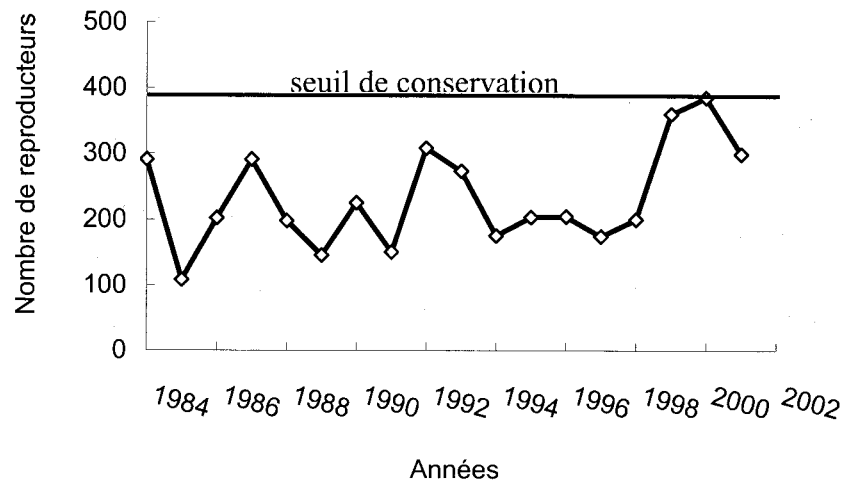


Figure 1.4 Nombre de reproducteurs sur la Petite rivière Cascapédia de 1984 à 2001 (Dorais 2001; FAPAQ non publié).

Un groupe de travail composé de divers intervenants et gestionnaires de la région de la Baie des Chaleurs a été formé en 1997. Plusieurs hypothèses ont été émises concernant la faible productivité salmonicole de la Petite rivière Cascapédia. Parmi les hypothèses proposées, celle de la prédation par le grand harle (*Mergus merganser*), celles de la compétition avec l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) ou le chabot visqueux (*Cottus cognatus*) ainsi que celle d'un habitat limitant ont été retenues comme étant les plus pertinentes. En effet, le grand harle est connu comme étant un important consommateur de salmonidés juvéniles (Feltham 1990) et il est abondant dans la région de la Baie des Chaleurs (Bourdages et Boudreau 2001b). L'abondance du grand harle est toutefois similaire dans le bassin versant de la Petite rivière Cascapédia et de la rivière Bonaventure. Il est donc plausible que la prédation des saumons juvéniles par ce dernier constitue un facteur aggravant plutôt que la cause directe du problème de productivité salmonicole de la Petite rivière Cascapédia. Le cas de l'hypothèse concernant la compétition avec le chabot visqueux est différent. Ce poisson est particulièrement abondant sur la Petite rivière Cascapédia, environ 50 individus/100m², tandis qu'il est complètement absent de la rivière Bonaventure (Boudreau et Bourdages 2000; Bourdages et Boudreau 2001a). Il semble que la présence de chabot visqueux pourrait modifier l'utilisation de l'habitat par les saumons juvéniles (Cunjak et Randall 1993). Une investigation plus poussée de cette hypothèse serait des plus pertinentes. La présence d'une importante population d'omble de fontaine pourrait aussi exercer un effet limitant sur l'abondance des saumons juvéniles. En effet, les juvéniles de cette espèce utilisent des types d'habitats similaires à ceux des saumons atlantique juvéniles (Cunjak 1988, 1996).

Enfin, certaines caractéristiques physiques de la Petite rivière Cascapédia, dont la température et la disponibilité d'habitat hivernal, pourraient limiter la croissance et la survie des saumons juvéniles. Selon les inventaires ichtyologiques annuels, la proportion de tacons 1+ par rapport aux alevins est faible (figure 1.5) (Boudreau et Bourdages 2000; Bourdages et Boudreau 2001a). Ce phénomène récurrent laisse supposer que les alevins subissent une mortalité importante avant l'atteinte du stade de tacon, possiblement durant leur premier hiver.

Il est connu qu'à l'été, les saumons juvéniles sont actifs principalement durant la journée. Par contre, à l'hiver, ils sont actifs exclusivement durant la nuit. L'activité nocturne leur permet d'éviter les prédateurs diurnes à un moment de l'année où la température froide de l'eau ralentit leur vitesse de réaction. Il est par contre beaucoup plus difficile pour les saumons juvéniles de localiser leur nourriture dans l'obscurité. La température estivale de l'eau dans les rivières à saumons typiques, est généralement supérieure à celle où les saumons juvéniles commencent à adopter un patron d'activité nocturne (Rimmer *et al.* 1983; Fraser *et al.* 1993, 1995). Dans les rivières subarctiques où la température de l'eau demeure sous 8°C durant l'été, il a été observé que les saumons juvéniles étaient plutôt nocturnes (Fraser *et al.* 1995). Sur la Petite rivière Cascapédia, une grande proportion de l'écoulement provient de sources d'eau souterraine. Par conséquent, l'eau de cette rivière est relativement froide en été, généralement entre 8 et 12°C. Cet intervalle correspond aux températures sous lesquelles les saumons juvéniles cessent d'être actifs durant le jour et deviennent nocturnes. Le patron d'activité adopté par les saumons atlantique juvéniles n'a cependant jamais été documenté en milieu naturel à ces températures.

La température de l'eau ainsi que les conditions générales de l'habitat sont des facteurs déterminant pour la croissance des saumons juvéniles. Une mauvaise croissance estivale chez les alevins peut amener une réduction considérable de leurs chances de survie hivernale étant donné qu'ils possèdent alors peu de réserves d'énergie. Les individus de petite taille seraient donc susceptibles de subir davantage de mortalité que les autres. Sur la Petite rivière Cascapédia, une grande proportion des alevins ne survivent pas à la période hivernale mais l'intensité de cette mortalité chez les différentes catégories de tailles n'est pas connue. De plus, le phénomène de mortalité sélective selon la taille a été peu documenté en milieu naturel durant la période hivernale.

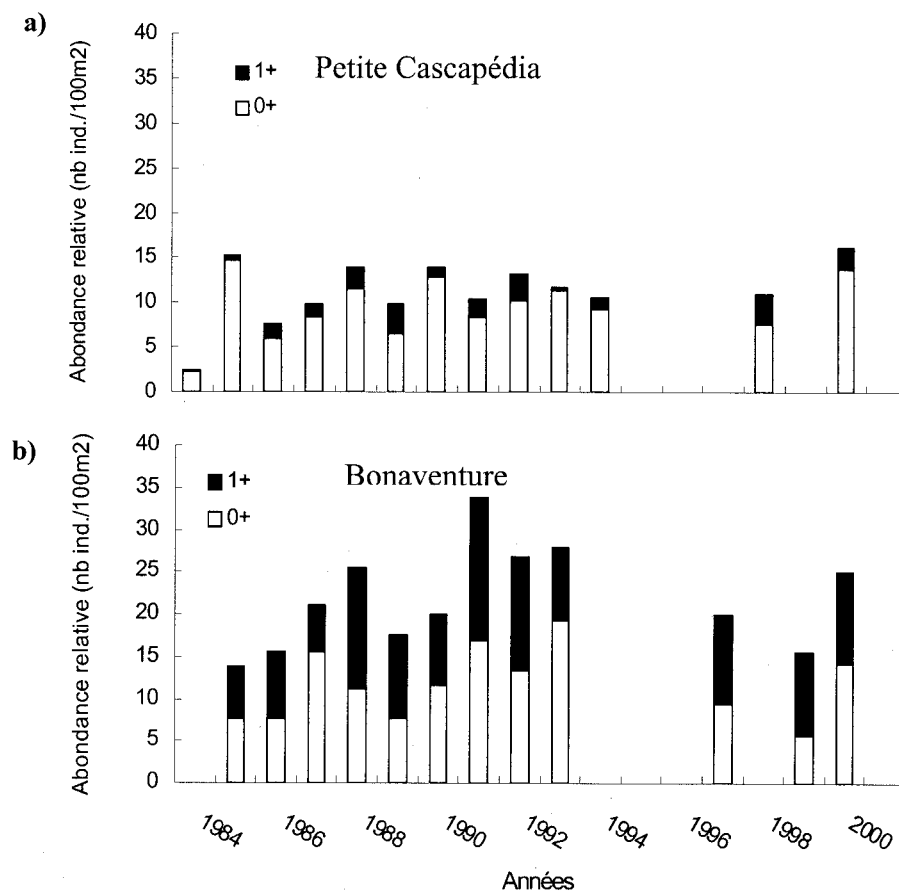


Figure 1.5 Abondance relative de saumons juvéniles 0+ et 1+ des rivières (a) Petite rivière Cascapédia et (b) Bonaventure de 1984 à 2000 (Boudreau et Bourdages 2000; Bourdages et Boudreau 2001a).

1.4 Objectifs de l'étude

1.4.1 Objectif général de l'étude

L'objectif général de cette étude était d'évaluer l'influence de différents facteurs de l'habitat physique sur l'abondance, le comportement et la croissance des saumons atlantique juvéniles (*Salmo salar*) dans le cadre de la problématique de la Petite rivière Cascapédia.

1.4.2 Objectifs spécifiques

Patron d'activité des saumons juvéniles

La température estivale de l'eau de la Petite rivière Cascapédia se situe en général dans l'intervalle allant de 8 à 12°C, température à laquelle les saumons juvéniles cessent d'être actifs durant le jour et deviennent nocturnes. En milieu naturel, le patron d'activité adopté par les saumons atlantique juvéniles n'a jamais été documenté à ces températures. On ne sait donc pas si les saumons juvéniles vont maximiser leur croissance en s'alimentant durant la journée ou s'ils vont minimiser les risques de prédation avec un patron d'activité nocturne. Le premier objectif spécifique de ces travaux était de documenter le patron d'activité estival et automnal des saumons atlantique juvéniles des rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure. La rivière Bonaventure a été choisie à des fins de comparaison en raison de sa proximité avec la Petite rivière Cascapédia et parce que la température de ses eaux est plus élevée.

Mortalité sélective en fonction de la taille

Les inventaires ichtyologiques annuels laissent supposer une mortalité importante des alevins de la Petite rivière Cascapédia, vraisemblablement durant leur premier hiver. Parmi les alevins, les individus de petite taille sont susceptibles de subir davantage de mortalité que les autres étant donné leur habilité compétitive restreinte et leurs réserves d'énergie limitées. Peu d'études ont, jusqu'à maintenant, évalué le phénomène de mortalité sélective durant la période hivernale. Le deuxième objectif de cette étude était

d'évaluer la présence de mortalité sélective en fonction de la taille chez les alevins des rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure durant la saison hivernale.

1.4.3 Hypothèses de travail

Patron d'activité des saumons juvéniles

Nous avons émis l'hypothèse que les alevins et les tacons des rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure allaient adopter un patron d'activité diurne, pour au moins une partie de l'été. Un patron d'activité diurne peut permettre aux alevins de maximiser leur croissance en vue de constituer des réserves énergétiques suffisantes pour survivre à l'hiver. Pour ce qui est des tacons, ils doivent reconstituer les réserves d'énergie dépensées durant l'hiver et en accumuler de nouvelles. Ceci leur permet non seulement de survivre mais aussi, pour plusieurs d'entre eux chaque année, d'atteindre une taille suffisante pour smoltifier. Il est donc avantageux, autant pour les alevins que pour les tacons, de maximiser la consommation de nourriture pendant une partie de l'été. Par la suite, on s'attend à ce que les juvéniles effectuent une transition vers un patron d'activité nocturne alors que la température de l'eau diminue à l'automne.

Mortalité sélective en fonction de la taille

Sur la Petite rivière Cascapédia, les inventaires ichtyologiques annuels laissent supposer une mortalité importante des alevins, vraisemblablement durant leur premier hiver. On présume que les conditions sont limitantes pour la croissance des saumons juvéniles, d'où une grande proportion d'alevins de petite taille dans la population à la venue de l'hiver. Nous avons émis l'hypothèse que ces derniers allaient subir une mortalité accrue durant la période hivernale, étant donné leurs réserves d'énergie limitées et le manque d'habitat de qualité. Pour ce qui est de la rivière Bonaventure, la mortalité chez les alevins devrait être répartie de façon aléatoire parmi la population. En effet, les conditions générales de l'habitat semblent favoriser une bonne croissance des alevins, réduisant ainsi la proportion d'individus de taille insuffisante pour survivre à l'hiver.

1.5 Structure générale du mémoire

Le mémoire est constitué de cinq chapitres. Le chapitre deux traitera de différents aspects de l'écologie des saumons juvéniles. Ce chapitre est divisé en deux parties : l'écologie estivale et l'écologie hivernale. À l'intérieur de chacune des parties, l'alimentation (diète et comportement alimentaire), la compétition, l'habitat, le patron d'activité et la prédation des saumons juvéniles seront abordés. Dans la section portant sur l'écologie hivernale, différents processus de la dynamique fluviale de cette saison seront discutés ainsi que leurs conséquences sur l'habitat des saumons juvéniles. Le chapitre trois portera plus particulièrement sur les facteurs influençant le choix du patron d'activité des saumons juvéniles ainsi que sur les divers facteurs qui influencent leur croissance et, ultimement, leur survie. Une grande partie du chapitre quatre traitera des travaux de recherche portant sur la mortalité sélective tandis que l'étude du patron d'activité des saumons juvéniles sera décrite succinctement à l'intérieur de ce chapitre. Ces travaux seront exposés de façon plus complète dans le chapitre cinq sous forme d'un article rédigé en anglais. Cet article sera soumis pour publication dans une revue avec comité de lecture.

Chapitre 2

Écologie des saumons atlantique juvéniles2.1 Écologie estivale*Diète et comportement alimentaire*

Les saumons atlantique juvéniles se nourrissent d'invertébrés aquatiques tels les éphéméroptères, trichoptères, plécoptères, chironomides, diptères, annélides (planaires) et mollusques (amphipodes) (Danie *et al.* 1984; Rader 1997). On retrouve ces organismes en dérive dans le courant ou sur le substrat de la rivière, dépendamment de leur stade de vie et du moment de la journée. En effet, certains insectes aquatiques sont présents dans la dérive seulement sous forme adulte alors que les stades immatures se déroulent dans la zone benthique. De plus, l'abondance d'invertébrés dans la dérive est plus importante durant la nuit car ceux qui dérivent intentionnellement (*sensu* Dill 1987) cherchent à éviter les prédateurs visuels tels les poissons (Rader 1997). Chez les saumons juvéniles, le mode d'alimentation le plus fréquent est la capture d'invertébrés en dérive. Environ 75% des portions alimentaires consommées durant les journées ensoleillées sont acquises de cette manière (Stradmeyer et Thorpe 1987). L'alimentation benthique peut aussi être importante, en particulier sous des conditions de faible luminosité (*i.e.* nuit ou journée nuageuse) ou d'abondance limitée d'invertébrés en dérive (Stradmeyer et Thorpe 1987; Fraser et Metcalfe 1997; Nislow *et al.* 1998; Kreivi *et al.* 1999; Armstrong *et al.* 1999; Amundsen *et al.* 2000).

Lors des périodes d'alimentation, les saumons juvéniles attendent leurs proies en demeurant stationnaires et face au courant, généralement juste derrière une roche (figure 2.1) (Rimmer *et al.* 1983; Stradmeyer et Thorpe 1987). Lorsqu'une proie potentielle a été localisée, les saumons juvéniles s'élancent rapidement pour la capturer puis ils retournent à leur site d'origine (figure 2.1) (Wankowski 1981; Rimmer *et al.* 1983; Stradmeyer et Thorpe 1987). Les proies peuvent aussi être capturées par un simple mouvement latéral de la tête, sans que les poissons aient à quitter leur site (Stradmeyer et Thorpe 1987). L'utilisation du contre-courant situé immédiatement derrière une roche permet aux saumons juvéniles de réduire les coûts énergétiques reliés au maintien de la position

d'attente, tout en leur garantissant l'accès à une quantité appréciable d'invertébrés en dérive. En effet, l'apport en invertébrés est accru dans la zone située juste au-dessus de la roche, où les vitesses de courant sont plus élevées. Lorsqu'ils sont à l'affût de proies, les saumons juvéniles adoptent généralement une position en contact ventral avec le substrat (figure 2.2). Leurs nageoires pectorales les maintiennent alors ancrés au fond en équilibrant la force qui les tire vers le haut avec la force qui les pousse vers l'aval (Arnold *et al.* 1991). Ainsi, ils demeurent stationnaires sans même avoir à nager.

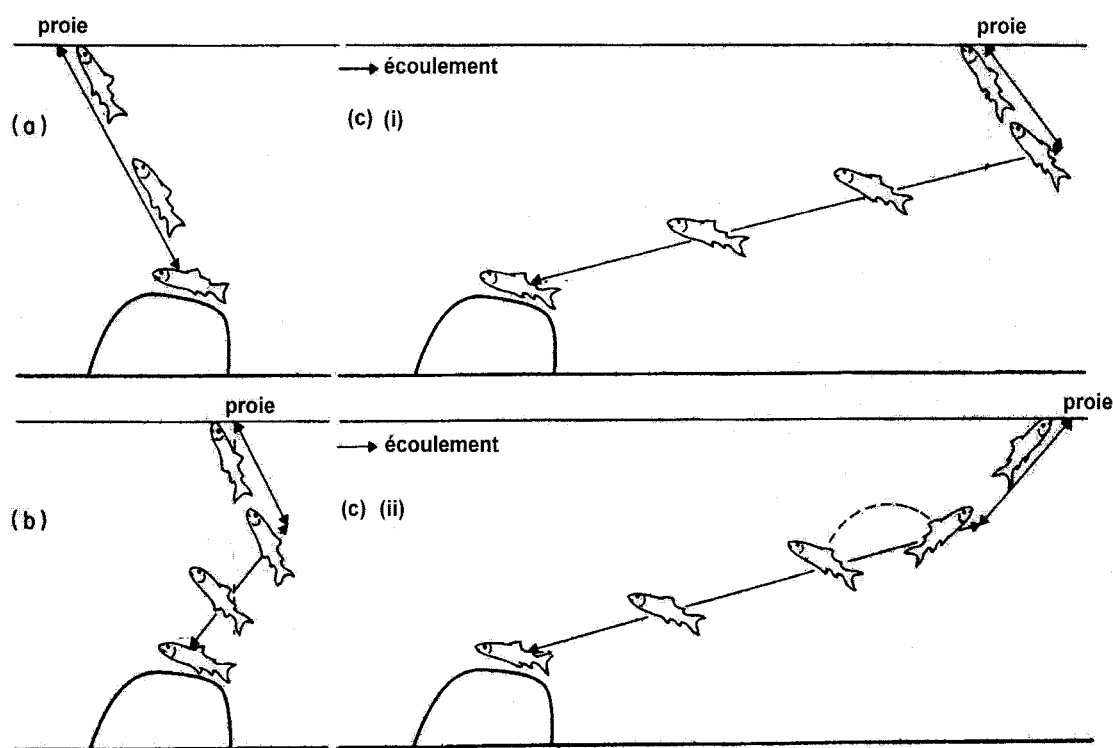


Figure 2.1 Comportement d'alimentation des saumons atlantique juvéniles : (a) attaque directe ; (b) attaque indirecte ; (c) i) attaque indirecte passive, vers l'amont ; (c) ii) attaque indirecte passive, vers l'aval. Modifié de Stradmeyer et Thorpe (1987).

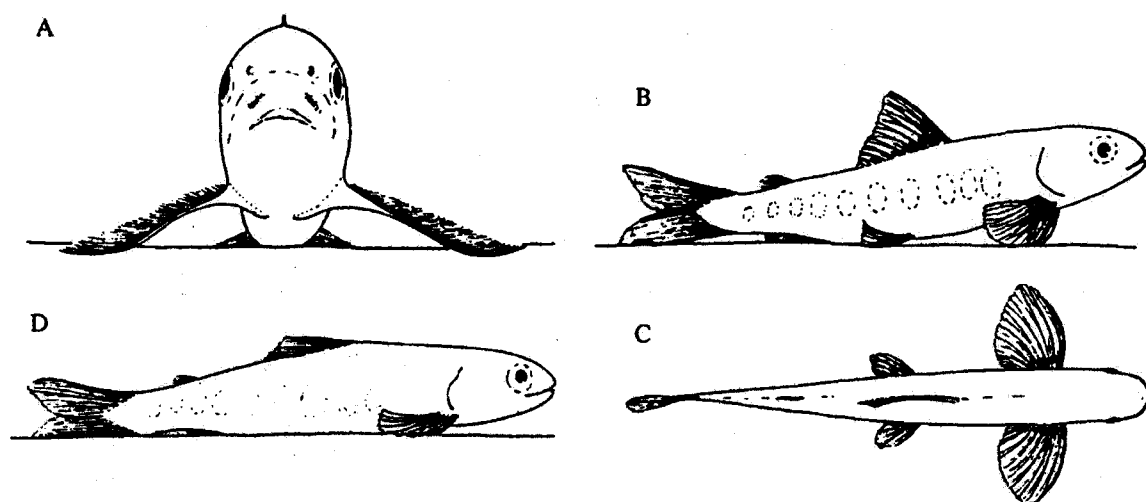


Figure 2.2 Schémas d'un tacon de saumon atlantique reposant sur le substrat. (a) Vue frontale d'un tacon avec la partie proximale des nageoires pectorales clairement surélevées par rapport au substrat. (b, c) Vue de côté et de dessus montrant un tacon adoptant une posture typique à des vitesses de courant inférieures à $0,5 \text{ m s}^{-1}$. (d) Vue de côté d'un tacon adoptant une posture typique des vitesses de courant supérieures à $0,5 \text{ m s}^{-1}$. Tiré de Arnold *et al.* (1991).

Compétition intraspécifique pour les territoires d'alimentation

Les saumons juvéniles présentent une fidélité remarquable à leur site d'alimentation et ils le défendent contre les individus qui s'y introduisent (Stradmeyer et Thorpe 1987). Lorsque l'espace disponible est limité et que la densité de juvéniles est importante, une compétition pour les sites d'alimentation peut s'installer (Stradmeyer et Thorpe 1987; Grant et Kramer 1990). Les individus territoriaux défendent activement un territoire tandis que les autres individus, dits « flottants », occupent l'espace disponible situé entre les territoires. Certains individus, qui ne sont ni territoriaux ni flottants, occupent d'autres habitats moins privilégiés tels les fosses (Martel 1996; Puckett et Dill 1985). Les individus territoriaux semblent avoir un avantage énergétique net par rapport aux individus flottants ou non-territoriaux. Cet avantage serait dû à une réduction des coûts associés à la recherche de nourriture, à la poursuite des proies et à la fuite rapide (Puckett

et Dill 1985). L'acquisition initiale d'un territoire s'effectue dès l'émergence des alevins. Ces derniers sont alors de taille similaire mais présentent des différences dans le niveau d'agressivité, ce qui est déterminant dans l'établissement des territoires (Metcalf *et al.* 1990; Mikheev *et al.* 1994). Les individus sans territoire ou contraints à vivre dans des habitats de piètre qualité auront des taux de croissance plus faibles.

La taille du territoire varie en fonction de la capacité du poisson à intercepter les invertébrés en dérive. Lorsque la nourriture se fait rare ou que la visibilité des proies est réduite (*i.e.* par temps couvert), la taille du territoire augmente (Stradmeyer et Thorpe 1997). Ceci permet au poisson de couvrir un plus grand volume d'eau et d'accroître ses chances de trouver une proie. Aussi, les individus de grande taille occupent des territoires plus étendus que ceux des petits individus (Grant et Kramer 1990). Certaines données supportent l'hypothèse voulant que la superficie du territoire limite la densité maximale de salmonidés dans les cours d'eau (Grant et Kramer 1990). Toutefois selon Armstrong *et al.* (1999), une représentation des territoires en mosaïque est inappropriée pour décrire l'utilisation de l'espace par les saumons atlantique juvéniles. Ils ont observé que les territoires des individus dominants se chevauchaient, et ce, même lorsque la densité d'individus était relativement faible.

Habitat

Les saumons juvéniles sont retrouvés plus fréquemment sur les seuils que dans les fosses (Rimmer *et al.* 1983). Les seuils correspondent à des zones de faibles profondeurs où le courant est modéré ou fort, tandis que les fosses sont des endroits plus profonds où le courant est faible. Les saumons juvéniles occupent une gamme étendue de profondeurs d'eau allant de 6 à 54 cm, mais ils se concentrent principalement dans les profondeurs situées entre 24 et 36 cm. La vitesse focale, ou vitesse au nez, sélectionnée par les saumons juvéniles varie de 10 à 50 cm s⁻¹ selon l'âge et la taille des individus. Les vitesses préférées par les alevins sont de 10-30 cm s⁻¹, de 20-40 cm s⁻¹ pour les tacons 1+ et de 30-50 cm s⁻¹ pour les tacons 2+. L'axe longitudinal de la roche associé aux positions individuelles mesure généralement moins de 20 cm et très souvent moins de 10 cm (Rimmer *et al.* 1984).

La croissance et la survie des saumons juvéniles sont idéales dans les cours d'eau tempérés, oxygénés et au pH moyennement acide. La croissance des saumons juvéniles est optimale à des températures d'eau situées entre 15 et 19 °C (DeCola 1970). Ils peuvent cependant tolérer des températures d'eau supérieures, 32 °C étant la température létale (Garside 1973). Pour ce qui est de la concentration en oxygène dissous, un minimum de 6 mg d'oxygène par litre d'eau est nécessaire pour assurer une bonne croissance des saumons juvéniles. Le saumon atlantique est généralement absent des cours d'eau où la concentration en oxygène dissous est inférieure à 5 mg/l (Elson 1975). La tolérance face aux fluctuations de pH diffère selon le stade de vie du saumon (Peterson *et al.* 1980). Des valeurs de pH situées sous 4,7 semblent compromettre les populations de saumons alors que des valeurs supérieures à 5,4 offrent des conditions favorables (Watt *et al.* 1983).

Patron d'activité

Durant l'été, alors que la température de l'eau excède 8 à 12 °C, les saumons juvéniles s'alimentent principalement durant la journée mais ils peuvent aussi s'alimenter durant la nuit (Higgins et Talbot 1985; Fraser *et al.* 1993; Amundsen *et al.* 1999, 2000). Les saumons juvéniles étant des prédateurs visuels, leur efficacité d'alimentation est maximale à la lumière du jour (Fraser et Metcalfe 1997). Lorsqu'ils ne sont pas actifs dans la colonne d'eau, les saumons juvéniles sont enfouis dans les interstices du substrat (Gries et Juanes 1998).

Prédation

Les saumons juvéniles sont la proie de plusieurs prédateurs endothermes tels les harles (*Mergus* sp.), les hérons (*Ardea* sp.), les martins-pêcheurs (*Ceryle* sp.), les visons (*Mustela* sp.) et les loutres (*Lutra* sp.) (Danie *et al.* 1984; Bernatchez et Giroux 1991; Contor et Griffith 1995; Fraser *et al.* 1995). Ils sont également victimes de prédateurs aquatiques, notamment la truite brune (*Salmo trutta*), les anguilles (*Anguilla* sp.), le grand brochet (*Esox lucius*) et l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) (Danie *et al.* 1984; Stradmeyer et Thorpe 1987; Bernatchez et Giroux 1991). En présence d'un prédateur, les

saumons juvéniles réagissent par la fuite ou en se dissimulant promptement dans un interstice. En conditions expérimentales, l'exposition à un modèle de martin-pêcheur suscite une réponse de fuite marquée par rapport à celle provoquée par une exposition à un modèle d'omble de fontaine. Une réponse de fuite accrue à la prédation aérienne semble adaptative puisque l'approche et l'attaque d'un poisson piscivore peuvent être anticipée par les saumons juvéniles tandis qu'un prédateur aérien attaque toujours subitement (Gotceitas et Godin 1993).

2.2 Écologie hivernale

L'hiver peut être défini comme étant la période qui débute après la fraie du saumon atlantique et qui dure jusqu'à la fonte du couvert de glace ou encore jusqu'à la dévalaison des saumonnetaux (Cunjak 1996; Cunjak *et al.* 1998). Cette définition de l'hiver est spécifique au saumon atlantique et sa signification biologique est bien supérieure à la définition de l'hiver basée sur le calendrier (Cunjak 1996). L'hiver est une période dynamique qui peut durer jusqu'à 8 mois dans l'hémisphère nord, selon la latitude. Durant cette période, les poissons vivant en rivière adoptent des stratégies de survie variées en réponse aux conditions physico-chimiques de leur milieu (Cunjak 1996). Dans la section suivante, les processus hivernaux et leurs impacts sur la biologie des saumons atlantiques juvéniles seront abordés.

2.2.1 Dynamique fluviale

Début de l'hiver

La diminution progressive de la température de l'eau est l'un des premiers changements à se produire dans la rivière à l'automne. La vitesse du refroidissement dépend du ratio surface/volume du chenal qui détermine l'efficacité des échanges thermiques entre le cours d'eau et l'atmosphère (Cunjak *et al.* 1998). Les rivières larges et peu profondes refroidissent donc plus rapidement que les rivières étroites et profondes. Les apports en eau souterraine prennent une importance accrue dans le budget thermique du cours d'eau à cette période. En effet, la formation du couvert de glace peut être retardée ou même empêchée par la présence d'apports considérables en eau souterraine. Plusieurs espèces

de poissons utilisent ces zones d'eau plus chaude comme habitat d'hiver et de reproduction (Brown et Mackay 1995; Cunjak 1996; Jakober *et al.* 1998). Les saumons atlantique juvéniles semblent toutefois éviter ces zones (Cunjak, non publié). Il est possible que ceux-ci ne soient pas physiologiquement adaptés à l'utilisation de températures situées entre 5 et 10 °C durant l'hiver.

Au début de l'hiver, les précipitations commencent à s'accumuler sous forme de neige dans le bassin versant. La quantité d'eau de ruissellement s'écoulant vers la rivière étant ainsi réduite, le débit diminue progressivement. Le niveau de base du cours d'eau peut être maintenu grâce aux apports en eau souterraine et aux lacs. Les zones en marge de la rivière ainsi que certains petits tributaires s'assèchent, réduisant la quantité d'habitat disponible pour les poissons. Ces derniers doivent alors se concentrer en certains endroits, ce qui a pour effet d'augmenter les risques de prédation et la compétition pour l'espace. En outre, leurs déplacements deviennent plus limités, certains corridors étant dorénavant inaccessibles (Cunjak *et al.* 1998; Power *et al.* 1999).

Formation du couvert de glace, du frasil et de la glace de fond

Lorsque la température de l'eau atteint 0°C, la formation du couvert de glace débute à partir des berges. Les poissons peuvent alors utiliser cette bordure de glace comme couvert afin d'éviter les prédateurs (figure 2.3) (Cunjak 1996; Gregory et Griffith 1996a; Power *et al.* 1999). À la périphérie de ce couvert de glace, le courant est concentré au centre du cours d'eau formant ainsi une zone d'eau turbulente et rapide (Power *et al.* 1999). Le frasil, un autre type de glace, peut se former dans cette partie du cours d'eau ou à tout autre endroit où l'eau libre subit un brassage important (rapides, seuils, chutes). L'eau turbulente se refroidit par contact avec l'air ambiant et entre en état de surfusion. Les cristaux de glace constituant le frasil vont alors se former. Ces cristaux adhésifs se fixent les uns aux autres ainsi qu'aux objets submergés tels que la végétation, le couvert de glace et le substrat de la rivière. Le frasil s'accumule là où les vitesses de courant sont faibles, soit le long des berges ou encore dans les fosses (Cunjak et Caissie 1994). Cette accumulation de frasil peut obstruer une grande partie du chenal, réduisant non seulement la superficie d'habitat disponible pour les poissons (figure 2.4) mais causant également

une augmentation des vitesses de courant dans la zone non comblée. Des vitesses de courant plus élevées entraînent des coûts énergétiques accrus pour les poissons et peuvent avoir des conséquences importantes pour leur survie (Cunjak et Caissie 1994).



Figure 2.3 Distribution des poissons au début de l'hiver en présence de glace le long des berges. Le débit est modérément élevé. Les poissons utilisent la glace, les débris végétaux, ou le substrat comme couvert. Ils utilisent également l'eau plus chaude du tributaire alimenté par une source d'eau souterraine. Tiré de Power *et al.* (1999).

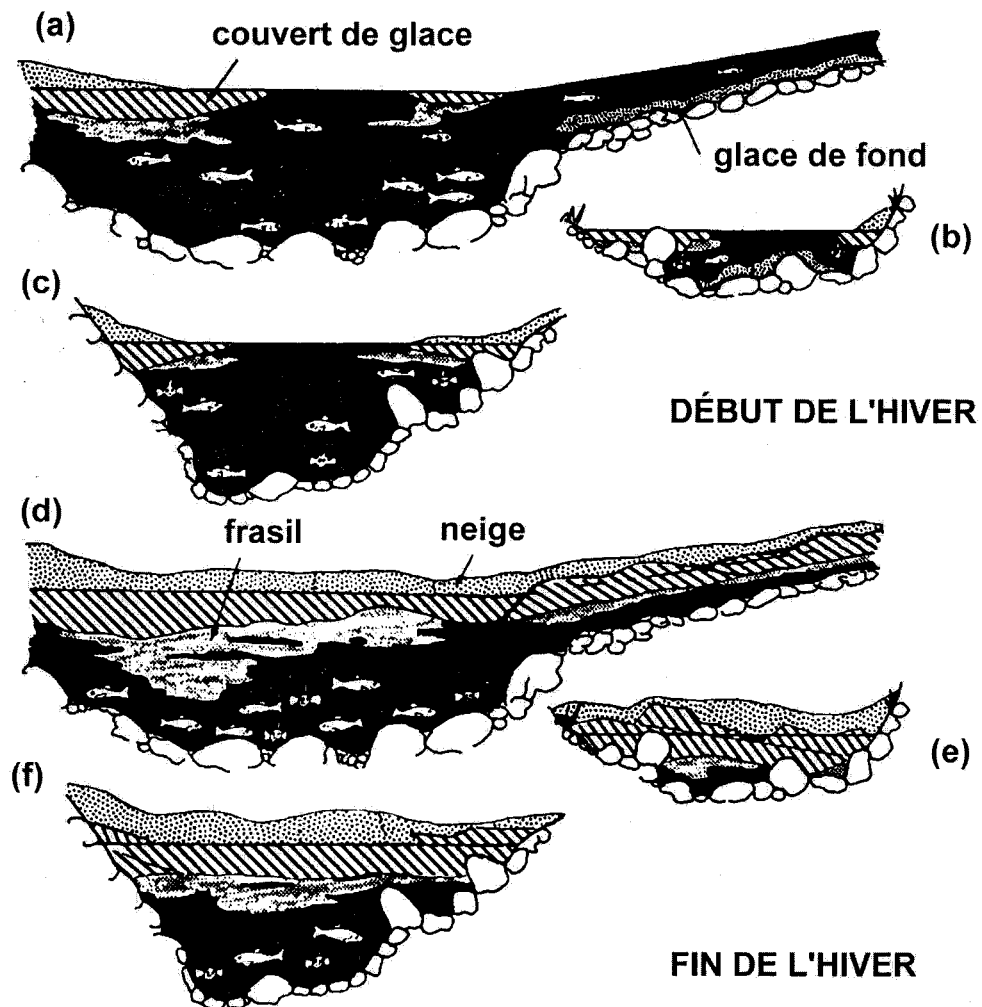


Figure 2.4 Changements dans la disponibilité d'habitat dus à la présence du couvert de glace, de la glace de fond ou du frasil. (a) Au début de l'hiver, le couvert commence à se former ainsi que la glace de fond. (b) Il y a moins d'espace disponible le long des berges mais au centre (c) il n'y a pas encore de contrainte d'espace. (d) Vers la fin de l'hiver, le couvert de glace couvre toute la surface. (e) Près des berges, la glace a comblé tout l'espace disponible et ailleurs, (f) la quantité d'habitat disponible est réduite. Modifié de Power *et al.* (1993).

La glace de fond est formée par une accumulation de frasil sur le lit de la rivière. Cette glace de fond s'agglomère et peut recouvrir de larges portions du lit de la rivière. Lorsque son épaisseur devient suffisante pour augmenter sa flottabilité, la glace de fond se décroche en emportant quelques particules de substrat avec elle. La glace de fond peut colmater les interstices du substrat restreignant ainsi la disponibilité de refuges pour les saumons juvéniles ainsi que la survie intergranulaire des œufs (Power *et al.* 1993; Cunjak *et al.* 1998).

Le couvert de glace formé initialement le long des berges, s'étend alors que le refroidissement de l'eau et de l'air se poursuit. Les accumulations de frasil et de neige contribuent à épaissir le couvert, qui recouvre éventuellement toute la largeur du cours d'eau (figure 2.4). La présence de ce couvert de glace entraîne des modifications importantes aux caractéristiques hydrauliques de la rivière. Une grande quantité d'eau est maintenant entreposée sous forme de glace, ce qui provoque une réduction du débit. Pourtant, le niveau d'eau ne diminue pas nécessairement. En effet, la friction à l'interface eau-glace ralentit la vitesse de l'écoulement, faisant ainsi augmenter la profondeur d'eau requise pour maintenir un débit constant (Beltaos *et al.* 1993). Ceci peut avoir comme conséquence une hausse du niveau d'eau ou l'érosion du lit de la rivière dans le cas où le couvert de glace restreint l'augmentation du niveau d'eau. Dépendamment de la morphologie de la rivière, une hausse du niveau d'eau peut contrecarrer l'effet de la baisse de débit sur le périmètre mouillé. Par conséquent, l'effet du couvert de glace sur la disponibilité d'habitat pour les poissons est variable d'un secteur à l'autre. Une fois le couvert de glace bien développé, la température de l'eau demeure stable autour de 0°C.

L'expansion du couvert de glace se poursuit verticalement vers le fond au cours de l'hiver et peut s'étendre jusqu'au lit de la rivière. Lorsque cela se produit, la disponibilité d'habitat pour les saumons juvéniles est réduite et ces derniers sont alors contraints à se déplacer pour survivre (figure 2.4) (Cunjak et Randall 1993; Brown et Mackay 1995; Jakober *et al.* 1998).

La composition de l'eau se modifie aussi au cours de l'hiver, particulièrement en ce qui concerne sa teneur en oxygène dissous. Sous le couvert de glace, les échanges gazeux avec l'air ambiant sont éliminés, la photosynthèse est ralentie, tandis que la consommation d'oxygène se poursuit (respiration et décomposition). La concentration en oxygène dissous peut diminuer parfois jusqu'à des niveaux létaux pour les oeufs en incubation ou pour les poissons (Power *et al.* 1993 ; Cunjak *et al.* 1998). L'ampleur de ce déclin en oxygène dépend, entre autres, de la qualité et de l'origine des apports en eau. La diminution de la concentration en oxygène dissous est plus dramatique dans les cours d'eau alimentés par de l'eau souterraine anoxique (Cunjak 1988; Prowse 2001).

Fin de l'hiver

Au printemps, le réchauffement des températures entraîne la fonte de la neige provoquant ainsi une augmentation du débit des cours d'eau. La qualité de l'eau, notamment le pH, peut être modifiée dramatiquement selon la composition chimique de la neige et selon la géologie du bassin versant (Cunjak *et al.* 1998). La neige et la pluie étant plutôt acides, un apport soudain et considérable a pour effet d'acidifier l'eau de la rivière. Ce phénomène est accentué si la géologie locale offre peu de minéraux ayant des propriétés tampon.

La rupture et la dérive du couvert de glace peuvent se réaliser lentement (rupture thermique) ou rapidement (rupture dynamique). Dans le premier cas, la fonte s'effectue progressivement et la rupture du couvert de glace se produit lorsque son épaisseur est suffisamment réduite pour qu'il soit délogé par le courant. Dans ce cas, peu d'embâcles sont susceptibles de se former, le niveau d'eau augmente légèrement et il y a peu de perturbations physiques du milieu. Il y a rupture dynamique du couvert lorsque la fonte des neiges est rapide. L'impact est amplifié lorsque la fonte est accompagnée de pluies abondantes. Dans ce cas, le niveau d'eau augmente rapidement, le couvert de glace se fracture et de gros morceaux sont emportés par le courant. Des embâcles se forment, causant alors des inondations en amont ainsi qu'une érosion accrue des berges et du lit du cours d'eau. Par l'intermédiaire d'un transport sédimentaire considérable, ce type d'évènements peut causer des modifications importantes de la morphologie du cours d'eau et conséquemment, de l'habitat des poissons. De surcroît, le déplacement des

sédiments peut déloger les poissons enfouis dans les interstices du substrat, notamment les salmonidés (Rimmer *et al.* 1983; Cunjak 1988).

2.2.2 Écologie des saumons juvéniles

Diète et comportement alimentaire

La diète hivernale des saumons juvéniles est constituée majoritairement de nymphes d'éphéméroptères, de trichoptères et de plécoptères (Cunjak 1988). Cette faible diversité de proies consommées peut être due à un appétit réduit chez les saumons juvéniles combiné à une faible abondance d'invertébrés durant cette période. En effet, l'abondance et la diversité des invertébrés sont affectées par les conditions hivernales. L'accumulation de glace sur le lit de la rivière constitue une sérieuse menace pour les invertébrés benthiques. Ces derniers doivent alors soit migrer verticalement ou longitudinalement, soit éviter le gel par un mécanisme physiologique ou encore tolérer le gel des tissus (Power *et al.* 1993). Les chironomides, par exemple, supportent bien les rigueurs hivernales, ce qui explique leur dominance dans les rivières nordiques. Certains plécoptères sont également bien adaptés aux conditions hivernales, leur diapause (*i.e.* période de dormance) ayant lieu durant l'été tandis que leur croissance s'effectue à l'automne et à l'hiver (Power *et al.* 1993).

Compétition intra- et inter- spécifique pour l'espace

Alors qu'il existe une compétition pour les territoires d'alimentation durant l'été, la situation est différente durant l'hiver. En effet, des observations nocturnes du comportement des saumons juvéniles n'ont permis de dénoter aucun comportement agressif et la proximité de congénères était tolérée jusqu'à des distances de 10-20 cm (Whalen et Parrish 1999). Des observations effectuées par Heggenes *et al.* (1993) chez la truite brune (*Salmo trutta*) ont permis de constater un comportement similaire. Il semble que cette stratégie aurait pour but de minimiser les dépenses énergétiques (Rimmer *et al.* 1984; Cunjak et Power 1986; Cunjak 1988; Griffith et Smith 1993; Riehle et Griffith 1993; Whalen et Parrish 1999). Durant l'hiver, les saumons juvéniles sont enfouis dans les interstices du substrat durant la journée (Rimmer *et al.* 1983; Cunjak 1988; Heggenes

et Saltveit 1990) et émergent pour s'alimenter durant la nuit (Fraser *et al.* 1993, 1995; Valdimarsson et Metcalfe 1999). La proportion de saumons juvéniles utilisant un interstice semble fortement dépendante de la densité (Armstrong et Griffith 2001). Certains individus ne trouvent pas de refuges lorsque les densités sont élevées par rapport à la disponibilité d'interstices. Généralement, un seul individu utilise un interstice donné mais parfois deux ou trois individus peuvent occuper le même abri (Cunjak 1988; Armstrong et Griffith 2001). La compétition pour les refuges peut donc éventuellement contrôler la survie des saumons juvéniles et, conséquemment, la capacité de support des cours d'eau (Armstrong et Griffith 2001).

Outre les saumons atlantique juvéniles, bien d'autres espèces de poissons utilisent les interstices du substrat comme abri : la truite brune (*Salmo trutta*), l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*), la truite fardée (*Oncorhynchus clarki*), les cottidés (chabots, *Cottus* sp.), certains cyprinidés (ménés, naseux, etc.) et centrarchidés (crapets et achigans) (Cunjak 1988, 1996). Une compétition interspécifique pour les refuges peut donc s'installer si l'espace interstitiel disponible est limité ou si les densités de poissons sont importantes. La compétition entre les saumons atlantique juvéniles et le chabot visqueux (*Cottus cognatus*) pourrait même expliquer, du moins en partie, les déplacements observés chez les saumons juvéniles durant l'hiver (Cunjak et Randall 1993).

Habitat

À l'hiver, les saumons juvéniles utilisent sensiblement le même type d'habitat que durant l'été soit les seuils et, moins fréquemment, les fosses (Rimmer *et al.* 1983). Lors de leurs sorties nocturnes, les saumons juvéniles recherchent des zones de courant relativement faible. On les retrouve à des vitesses allant de 0 à 45 cm s⁻¹ mais en moyenne inférieures à 19 cm s⁻¹ (Whalen et Parrish 1999). L'utilisation des zones de courant faibles permet aux saumons juvéniles de minimiser leurs dépenses d'énergie (Heggenes *et al.* 1993; Whalen et Parrish 1999). De plus, étant donné leur vitesse de réaction réduite en eau froide, l'utilisation de ces zones rend possible la localisation et la capture de proies avant qu'elles ne dérivent hors d'atteinte. Puisque les saumons juvéniles sont des prédateurs visuels

(Fraser et Metcalfe 1997), la distance de détection des proies diminue à faible intensité lumineuse. L'endroit le plus profitable pour l'alimentation nocturne dépend de l'intensité lumineuse. Lors des nuits très sombres, les saumons juvéniles choisissent des zones de vitesses plus faibles que lorsque la lune et les étoiles sont présentes (Metcalfé *et al.* 1997).

Durant le jour, les saumons juvéniles trouvent refuge sous des roches ayant un diamètre d'environ 40 cm situées sur des fonds où la profondeur moyenne est de 18-49 cm et où la vitesse moyenne de l'écoulement se situe entre 10 et 50 cm s⁻¹ (Rimmer *et al.* 1984; Cunjak 1988). Les nids construits par les saumons adultes lors de la fraie, à l'automne, constituent des sites de choix pour les saumons juvéniles puisqu'ils offrent un substrat grossier renfermant de nombreux interstices. Sur une rivière de la Nouvelle-Écosse (South River), 40% des juvéniles observés étaient enfouis dans les excavations des nids, occupant seulement 10% de la surface (Cunjak 1988).

La taille du poisson est généralement proportionnelle au diamètre de la roche sous laquelle il peut se réfugier (Rimmer *et al.* 1984; Cunjak 1988). La taille des particules composant le substrat revêt donc une grande importance pour l'habitat hivernal. Un substrat grossier ne suffit pas nécessairement à fournir un habitat de qualité puisque la disponibilité des interstices peut être affectée par le colmatage associé à la présence de sédiments fins (Cunjak 1988, 1996; Griffith et Smith 1993) et par l'accumulation de glace de fond sur le lit de la rivière.

Patron d'activité

Tel que vu précédemment, de nombreux auteurs ont observé que les saumons juvéniles n'étaient plus visibles dans la colonne d'eau durant la journée lorsque la température de l'eau était inférieure à 8-12°C (Rimmer *et al.* 1983, 1984; Cunjak 1988; Rimmer et Paim 1990). Les saumons juvéniles adoptent alors un patron d'activité nocturne, c'est-à-dire qu'ils émergent de leur interstice seulement durant la nuit pour s'alimenter (Rimmer *et al.* 1983; Cunjak 1988; Heggenes et Saltveit 1990; Fraser *et al.* 1993, 1995; Valdimarsson et Metcalfe 1999). Ce type de patron d'activité est plutôt inattendu de la part d'un prédateur visuel (Fraser et Metcalfe 1997; Valdimarsson et Metcalfe 1998).

Lorsque la température de l'eau est sous 8 °C, la capacité des saumons juvéniles à se maintenir dans le courant diminue fortement (Rimmer *et al.* 1985). Cette diminution de la capacité de nage coïncide avec la température à laquelle les saumons juvéniles deviennent nocturnes (Rimmer *et al.* 1983, 1985; Rimmer et Paim 1990; Fraser *et al.* 1995). Étant donné leur capacité de réaction amoindrie, les saumons juvéniles deviennent très vulnérables aux prédateurs endothermes, qui eux, ne sont pas affectés par la température (Contor et Griffith 1995; Fraser *et al.* 1995; Valdimarsson et Metcalfe 1998). Les prédateurs aériens étant actifs seulement durant la journée, l'alimentation de nuit est moins risquée. L'adoption d'un patron d'activité nocturne se fait donc aux dépens de l'efficacité d'alimentation, qui diminue considérablement sous des conditions de faible luminosité (Fraser et Metcalfe 1997).

L'activité nocturne n'est pas exclusivement limitée à la période hivernale (Fraser *et al.* 1993, 1995; Gries *et al.* 1997; Amundsen *et al.* 1999). Dans les rivières subarctiques où la température de l'eau demeure sous 8°C durant l'été, les saumons juvéniles sont plutôt nocturnes (Fraser *et al.* 1995). Des faibles températures d'eau, des risques de prédation élevés ou encore une disponibilité de nourriture plus importante durant la nuit peuvent mener à un comportement nocturne même durant les mois d'été (Fraser *et al.* 1993, 1995).

Prédation

Durant la période hivernale, les saumons juvéniles sont particulièrement vulnérables aux prédateurs endothermes. La présence d'un couvert de glace peut être avantageuse pour les saumons juvéniles. En effet, celui-ci constitue un abri permettant aux poissons d'être actifs dans la colonne d'eau sans qu'ils soient exposés à la vue des prédateurs (Power *et al.* 1993). De plus, plusieurs de ces prédateurs sont des oiseaux migrateurs (harles, *Mergus* sp.; hérons, *Ardea* sp.; martins-pêcheurs, *Ceryle* sp.) et sont conséquemment absents de certaines régions durant l'hiver (Godfrey 1989). À l'automne cependant, ces oiseaux essaient de se constituer des réserves d'énergie en vue de leur migration, augmentant ainsi la pression de prédation sur les poissons. La formation précoce d'un

couvert de glace est alors bénéfique pour la survie de ces derniers, leur permettant de s'abriter en ce moment de l'année où ils sont vulnérables. La présence du couvert de glace limite aussi l'efficacité de chasse des prédateurs terrestres tels les visons (*Mustela* sp.) et les loutres (*Lutra* sp.). Ces derniers sont restreints à utiliser les zones libres de glace comme trous de respiration et comme aire de chasse (Power *et al.* 1993, 1999). Ces zones sont souvent formées par l'arrivée d'eau souterraine ayant une température plus élevée (Power *et al.* 1999).

Chapitre 3

Patron d'activité, croissance et survie des saumons atlantique juvéniles

3.1 Patron d'activité, croissance et survie des saumons atlantique juvéniles

Le présent chapitre traitera des facteurs biologiques et environnementaux impliqués dans les décisions comportementales prises par les saumons juvéniles en ce qui concerne les rythmes journaliers d'alimentation. L'effet de la température, de la photopériode, de la condition physique et physiologique des individus ainsi que l'effet de la compétition intraspécifique sur le patron d'activité sera abordé.

3.1.1 Facteurs influençant le choix du patron d'activité

Température de l'eau

Plusieurs études en milieu naturel (Rimmer *et al.* 1983, 1984; Fraser *et al.* 1995) et en conditions expérimentales (Rimmer *et al.* 1985; Rimmer et Paim 1990; Fraser *et al.* 1993, 1995), ont montré que la transition vers un patron d'activité nocturne semble être contrôlée essentiellement par la température. En milieu naturel, Rimmer *et al.* (1983) ont observé qu'un déclin rapide du nombre de juvéniles actifs durant le jour se produisait toujours approximativement à la même température à l'automne mais non à la même date. Le rôle de la photopériode serait donc limité dans l'initiation du changement de patron d'activité. De plus, Fraser *et al.* (1995) ont observé que les alevins devenaient progressivement nocturnes durant l'été quand la température se trouvait sous 15°C, ce qui suggère que la transition vers l'activité nocturne n'est pas régie par un rythme annuel inhérent mais bien par la température.

La vulnérabilité des saumons juvéniles face aux prédateurs endothermes varie selon la température. La prédation est considérée comme une importante force sélective dans l'évolution de plusieurs caractéristiques morphologiques et éthologiques des animaux. Au cours de chacune de leurs activités, les animaux doivent évaluer et modifier, par leurs comportements, les risques de devenir victimes d'un prédateur (Lima et Dill 1990). Les saumons juvéniles sont très vulnérables aux prédateurs lorsqu'ils sont actifs dans la

colonne d'eau car ils sont alors à découvert. Leur coloration cryptique (Donnelly et Whoriskey 1993) ainsi que l'utilisation de refuges, permet aux saumons juvéniles de passer inaperçus auprès des prédateurs. Toutefois, ils ne peuvent se déplacer et s'alimenter en étant simultanément cryptiques ou enfouis dans un interstice. Conséquemment, les saumons juvéniles doivent perpétuellement chercher un équilibre entre l'évitement des prédateurs et la poursuite de leurs activités alimentaires ou autres. La meilleure stratégie pour minimiser les risques de prédation tout en s'alimentant semble être l'activité nocturne.

L'activité nocturne constitue une stratégie optimale sous certaines conditions seulement. La meilleure période d'alimentation correspond au moment de la journée où le rapport entre le risque de mortalité (μ) et la croissance (g) ou l'alimentation (f) est minimisé (Clark et Levy 1988; Metcalfe *et al.* 1999). Ce rapport (μ/g ou μ/f) se modifie en fonction de la température. Au-dessus de 8 à 12°C, le rapport μ/g (μ/f) est minimisé par un patron d'activité diurne. Sous ces conditions, les besoins métaboliques sont élevés (Brett et Groves 1979) et l'efficacité d'alimentation se doit d'être maximale. De plus, le risque de prédation est minimisé car la vitesse de réaction des juvéniles face à un prédateur est grande. Par contre, le risque de prédation s'accroît lorsque la température de l'eau diminue et affecte la vitesse de fuite des juvéniles. À ce moment, l'adoption d'un patron d'activité nocturne est optimale, d'autant plus que les besoins métaboliques diminuent. Le choix de cette stratégie semble indiquer que l'objectif des saumons juvéniles est de survivre plutôt que de croître (Bull *et al.* 1996; Metcalfe *et al.* 1999). L'adoption d'un patron d'activité nocturne ne se fait toutefois pas à moindres coûts. Même lors des nuits très claires (*i.e.* pleine lune et ciel dégagé), l'efficacité des saumons juvéniles à s'alimenter correspond à seulement 35% de leur efficacité d'alimentation diurne (Fraser et Metcalfe 1997). La plus grande abondance d'invertébrés en dérive durant la nuit (Rader 1997) peut potentiellement compenser pour leur plus faible efficacité d'alimentation (Fraser *et al.* 1995) mais n'est pas suffisante pour retourner au niveau d'alimentation diurne (Fraser et Metcalfe 1997; Valdimarsson *et al.* 1997).

L'adoption d'un patron d'activité nocturne n'est pas limitée à la période hivernale ni aux moments où la température de l'eau est faible (Fraser *et al.* 1993, 1995; Gries *et al.* 1997; Amundsen *et al.* 1999). Sous des conditions naturelles, Gries *et al.* (1997) ont noté que les alevins et les tacons adoptaient un patron d'activité plutôt nocturne même à des températures supérieures à 15°C à la fin de l'été. Il semble qu'à l'intérieur de certaines périodes de l'année et de certains intervalles de température, d'autres facteurs que la température interviennent dans la détermination des patrons d'activité nyctéméraux. Les patrons saisonniers de disponibilité de nourriture et d'appétit, l'état physiologique des individus, le stade et la stratégie de vie ainsi que les risques de prédation sont autant d'éléments qui doivent être considérés.

Photopériode

La photopériode est un important facteur dans la régulation de l'alimentation, de la croissance et de la smoltification des saumons juvéniles (Brett et Groves 1979; Higgins et Talbot 1985; Villarreal *et al.* 1988). L'appétit et la motivation à s'alimenter des juvéniles change de façon saisonnière, indépendamment de la température (Metcalf *et al.* 1986; Simpson *et al.* 1996). En laboratoire, il a été observé que la consommation de nourriture était maximale en mai puis qu'elle déclinait par la suite chez les tacons 1+ (Simpson *et al.* 1996). De façon similaire, une diminution de l'appétit de juillet à septembre a aussi été documentée chez les alevins (Metcalf *et al.* 1986; Metcalf et Thorpe 1992). En milieu naturel, Amundsen *et al.* (1999) ont observé une diminution de la quantité de nourriture ingérée par les saumons juvéniles d'août à septembre sur une rivière subarctique (rivière Alta, Norvège). Ils ont attribué cette réduction de consommation à une combinaison de facteurs tels la température, la disponibilité de nourriture et les changements d'appétit saisonniers. La transition vers l'activité nocturne se produit peu après le moment où la diminution d'appétit commence à se faire sentir (Metcalf *et al.* 1986). Au début de l'été, les saumons juvéniles semblent maximiser leur croissance alors que par la suite, ils semblent minimiser les coûts énergétiques liés à l'obtention de nourriture (Metcalf *et al.* 1986).

La direction des changements saisonniers de photopériode semble avoir davantage d'effet sur la croissance des saumons juvéniles que la durée absolue du jour (Higgins et Talbot 1985). Toutefois, l'effet conjugué de la photopériode et de la température de l'eau est difficile à dissocier en milieu naturel. À l'automne, la diminution de la photopériode synchronisée avec le refroidissement de l'eau indique sans équivoque aux poissons que le déclin de la température n'est pas ponctuel mais bien associé à un changement de saison (Fraser *et al.* 1983). La réponse des saumons juvéniles à une combinaison donnée de photopériode et de température n'est pas toujours prévisible, ce qui suggère l'influence d'autres variables notamment l'état physiologique des individus (Rimmer et Paim 1990).

Condition physique et physiologique

La stratégie de vie, *i.e.* l'âge de la migration en mer, exerce une influence déterminante sur les rythmes journaliers d'alimentation. La distribution en taille des alevins, normalement unimodale, devient bimodale durant l'automne. Cette bimodalité est reliée à l'âge de la migration en mer : les individus du groupe modal supérieur (migrants hâtifs) vont croître lentement au cours de l'hiver et vont vraisemblablement migrer le printemps suivant. Pour les juvéniles du groupe modal inférieur (migrants tardifs), la croissance cesse presque complètement durant l'hiver et ces derniers vont migrer vers la mer au moins une année plus tard que les individus du groupe modal supérieur. À l'automne, quoique les alevins des deux groupes présentent une réduction d'appétit, les individus faisant partie du groupe modal inférieur manifestent une réduction d'appétit accrue (Higgins et Talbot 1985; Metcalfe *et al.* 1986). Les migrants hâtifs adoptent un patron d'activité davantage diurne que leurs congénères (Metcalfe *et al.* 1998; Valdimarsson et Metcalfe 1999). De plus, les individus en mauvaise condition physiologique sont également plus diurnes que les autres individus de leur groupe respectif (Metcalfe *et al.* 1998). Ces observations mettent en évidence que le compromis entre les gains alimentaires et l'évitement de la prédation n'est pas fixe mais qu'il varie selon l'état physiologique et la stratégie de vie des individus. Quand les individus éprouvent un besoin accru de nourriture, ils vont s'alimenter durant la journée malgré un risque de prédation important.

Selon le principe de conservation des acquis (« asset protection principle ») (Clark 1994), un individu de grande taille devrait minimiser le risque de prédation afin de conserver sa valeur adaptative (fitness). Les individus de petite taille devraient prendre plus de risques à court terme afin d'augmenter leur taille, et ainsi éviter des coûts à long terme. Cette théorie repose sur le fait qu'avoir grande taille augmente les chances de survie (e.g. smoltification ou survie hivernale) mais aussi le risque de prédation. Bradford et Higgins (2001) ont évalué ces prédictions en milieu naturel pour le saumon chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) et la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*). Pour ce faire, ils ont comparé la taille des alevins actifs durant la journée avec celle des alevins actifs durant la nuit. Les alevins capturés dans la colonne d'eau pendant la nuit présentaient une taille légèrement plus grande que ceux capturés durant le jour, mais l'étendue des tailles étaient très similaires. Il est probable que l'adoption d'un patron d'activité donné soit reliée à des facteurs indépendants de la taille tels que le succès d'alimentation récent, l'exposition à des prédateurs ou les interactions sociales (Bradford et Higgins 2001).

Compétition intraspécifique

La compétition intraspécifique pour les territoires d'alimentation peut pousser les saumons juvéniles à utiliser des refuges durant la journée. Pendant la période estivale, Gries et Juanes (1998) ont observé qu'une grande proportion d'alevins (45%) utilisaient les interstices du substrat durant la journée comparativement aux tacons (10%). Étant donné que l'isolation visuelle diminue les interactions entre les juvéniles, cela peut constituer un mécanisme pour diminuer la compétition entre les alevins et les tacons (Gries *et al.* 1997). Pour les individus incapables d'entrer en compétition avec les poissons de plus grande taille qu'eux, la meilleure stratégie peut être de réduire les dépenses énergétiques et non de maximiser les gains alimentaires (Metcalf *et al.* 1986; Gries et Juanes 1998). La présence de prédateurs peut aussi provoquer l'utilisation accrue des refuges. Toutefois, les individus de grande taille, donc les tacons, sont normalement plus prudents et utilisent davantage les refuges que les alevins (Mikheev *et al.* 1994). Il est conséquemment peu probable que ce soit pour éviter les prédateurs que les alevins font une utilisation accrue des interstices du substrat.

Alors que les saumons juvéniles sont en compétition pour les territoires d'alimentation durant l'été, la compétition semble davantage se situer au niveau de l'espace interstitiel durant l'hiver. La disponibilité de refuges influence la quantité d'individus présents dans la colonne d'eau. Une faible disponibilité d'interstices par rapport à la densité de saumons juvéniles contraints ces derniers à s'exposer aux prédateurs durant la journée (Armstrong et Griffith 2001). Les individus qui échouent constamment dans la quête d'un refuge sont possiblement victimes de prédation tôt ou tard (Gregory et Griffith 1996b).

3.1.2 Compétition, croissance et survie des saumons juvéniles

Très tôt dans leur existence, les saumons juvéniles doivent entrer en compétition avec leurs semblables afin de survivre et de s'assurer une bonne croissance. Dès que les alevins émergent du substrat, ils se dispersent et recherchent un territoire où la nourriture est abondante et où des refuges sont disponibles. Les alevins, alors de taille similaire, présentent des différences dans le niveau d'agressivité (Metcalf *et al.* 1990; Mikheev *et al.* 1994). À ce moment, les interactions sociales sont déterminantes dans l'acquisition d'un bon territoire. Les individus contraints à vivre dans des habitats de piètre qualité présentent des taux de croissance plus faibles et peuvent éventuellement mourir.

Au cours des mois qui suivent l'émergence, la taille des alevins varie de façon importante, ce qui influence les relations intraspécifiques. Selon les conditions du milieu, posséder une grande ou une petite taille corporelle procure tantôt des avantages et tantôt des inconvénients. Les individus de grande taille sont avantagés dans les cas de compétition intraspécifique pour l'espace, ils présentent une grande efficacité de recherche et de capture de nourriture, et ils peuvent consommer une grande variété de proies. Les individus de petite taille sont toutefois de meilleurs compétiteurs dans les situations où la nourriture est peu abondante car ils ont besoin d'une quantité réduite de nourriture (Harvey et Nakamoto 1997). Ces derniers possèdent également un avantage dans les habitats où la taille du substrat, et conséquemment des interstices, est réduite. Les petits individus ont alors accès à des refuges qui sont impénétrables pour les individus de grande taille. En ce qui concerne les risques de prédation, il est difficile de déterminer si ce sont les individus de grande taille qui ont un avantage ou si ce sont les individus de

petite taille. En effet, les individus de petite taille peuvent être plus vulnérables que les plus grands mais, pour le prédateur, le gain énergétique associé à la consommation d'une grande proie est supérieur (Pepin et Shears 1995). Les individus de grande taille semblent prendre moins de risques face à la prédation que les individus plus petits, ce qui suggère qu'ils sont davantage vulnérables à la prédation (Mikheev *et al.* 1994).

Selon les conditions du milieu, certaines catégories d'individus vont subir davantage de mortalité que d'autres. La présence de mortalité sélective envers les plus petits individus a été documentée chez les alevins, entre l'éclosion et l'émergence (Meekan *et al.* 1998a). Par la suite, au cours de leur premier été de vie, la mortalité peut être accrue chez les individus de petite ou de grande taille. Des conditions d'étiage estival sévères peuvent réduire significativement la disponibilité d'habitats peu profonds avec des vitesses faibles utilisée par les alevins. Ces derniers sont alors contraints à se déplacer vers les habitats plus profonds où se trouvent les tacons. Une compétition intense est défavorable pour la survie des alevins. Par contre, lors d'une crue importante, les endroits offrant une protection contre le courant sont situés dans les zones peu profondes qui peuvent être inaccessibles pour les individus de grande taille. La mortalité chez les saumons juvéniles, associée aux événements hydroclimatiques, peut avoir des impacts importants sur les populations (Good *et al.* 2001).

Lorsque les saumons juvéniles adoptent un patron d'activité nocturne, la compétition intraspécifique pour les territoires d'alimentation semble à peu près nulle. En effet, les saumons juvéniles tolèrent la proximité de leurs congénères durant la nuit (Fraser *et al.* 1993; Gries *et al.* 1997; Whalen et Parrish 1999). Le patron d'activité peut donc s'avérer un élément critique dans la régulation des populations de salmonidés (Fraser *et al.* 1995; Gries *et al.* 1997). Un patron d'activité nocturne permet potentiellement le maintien de densités beaucoup plus élevées qu'en présence de comportements territoriaux (Gries *et al.* 1997) où des individus sont exclus de certains sites. Pendant les périodes de l'année où l'espace est limité et les conditions difficiles, l'adoption d'un patron d'activité nocturne peut être une réponse permettant de maintenir la population. L'effet d'un tel

comportement sur la dynamique de population, la croissance et la survie des saumons juvéniles est encore peu connu.

Chapitre 4

Résumé des travaux de recherche et des résultats4.1 Description des rivières à l'étude

Les travaux ont été effectués sur les rivières Petite Cascapédia (48° 12' N, 65° 50' O) et Bonaventure (48° 02' N, 65° 28' O) situées en Gaspésie, Québec, Canada (figure 5.1, p.86). La Petite rivière Cascapédia prend sa source dans les monts Chics Chocs et se jette dans la Baie des Chaleurs à la hauteur de New Richmond. Son bassin versant draine une superficie de 1463 km² et le débit annuel moyen est de 33,2 m³s⁻¹ (minimum 4,5 m³s⁻¹, maximum 613,1 m³s⁻¹ ; Ministère de l'Environnement station 010902, 1996-2002). La rivière est constituée d'un tronçon principal de 35 km de longueur, allant de l'embouchure jusqu'à la jonction des branches Est et Ouest. La branche Ouest constitue en réalité le prolongement du cours d'eau principal sur environ 65 km. La branche Est, d'une longueur de près de 75 km, constitue le seul tributaire d'importance ayant des habitats salmonicoles. L'ensemble du tronçon principal est colonisé par le saumon alors que l'on observe la présence de saumons juvéniles sur environ 42% de la branche Est.

Les espèces de poissons retrouvées dans cette rivière sont les suivantes : saumon atlantique (*Salmo salar*), omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), naseux noir (*Rhinichthys atratulus*), ménés (*Notropis* sp.), épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*), meunier noir (*Catostomus commersoni*), meunier rouge (*Catostomus catostomus*) et anguille d'Amérique (*Anguilla rostrata*). Le chabot visqueux (*Cottus cognatus*) est l'espèce la plus abondante sur la Petite rivière Cascapédia.

La rivière Bonaventure a un débit moyen de 39,9 m³s⁻¹ (minimum 4,5 m³s⁻¹, maximum 687,3 m³s⁻¹, Ministère de l'Environnement station 010802, 1996-2002) et son bassin versant couvre 2391 km². Le principal tributaire de cette rivière est la rivière Bonaventure Ouest. L'ensemble du tronçon principal de la rivière et de ses tributaires est colonisé par le saumon.

On retrouve sensiblement les mêmes espèces de poissons dans cette rivière que dans la Petite rivière Cascapédia, exception faite du chabot visqueux (*Cottus cognatus*) qui n'a

jamais colonisé ce cours d'eau et du naseux des rapides (*Rhinichtys cataractae*) qui y est présent. Contrairement à la situation de la Petite rivière Cascapédia, la production salmonicole de la rivière Bonaventure se situe généralement au-dessus du seuil de conservation (1017 reproducteurs).

La température de l'eau de la rivière Bonaventure et de la Petite rivière Cascapédia est influencée par des apports importants en eau souterraine. Conséquemment, les températures estivales sont plutôt froides. Par exemple, les températures mensuelles moyennes ont varié de 7,6 à 11,0 °C de juin à septembre 2001 pour les deux rivières à l'étude.

4.2 Étude du patron d'activité des saumons juvéniles

Le premier objectif spécifique de ces travaux était de documenter le patron d'activité estival et automnal des saumons atlantique juvéniles des rivières Petite Cascapédia et Bonaventure. Dans cette section, les principaux résultats de cette partie de l'étude seront résumés. Une discussion plus détaillée est présentée sous forme d'article dans le chapitre cinq. L'essentiel des travaux de terrain, de la méthodologie, de l'analyse et de l'interprétation des résultats ainsi que la rédaction de l'article ont été réalisés par Patricia Johnston.

4.2.1 Méthodologie

Des plongées de jour et de nuit ont été effectuées du 26 juin au 29 octobre 2001 afin de quantifier les variations spatio-temporelles du patron d'activité des saumons juvéniles durant l'été et l'automne. Quatre sites d'étude, reflétant les variations longitudinales de température sur chacune des rivières, ont été sélectionnés (figure 5.1, p.86). À chaque site, deux sections couvrant une superficie de 500 m² (5 x 100 m) situées le long de la berge droite (R) et gauche (L) ont été choisies (figure 5.2, p.87). Des observations préliminaires sur la Petite rivière Cascapédia avaient montré que 98,1 % (n = 160) des saumons juvéniles étaient retrouvés à une distance de 5 m de la berge durant la nuit et que seulement quelques individus étaient visibles durant la journée (N.E. Bergeron, non publié). La majorité des juvéniles actifs dans la colonne d'eau étaient donc retrouvés dans

les sections de plongée. De plus, afin de s'assurer que les poissons ne se déplaçaient pas latéralement dans le cours d'eau, les plongeurs ont fait de fréquentes vérifications à l'extérieur des sections, et ce, particulièrement quand peu d'individus étaient dénombrés.

La profondeur d'eau, les vitesses de courant et la composition du substrat ont été déterminées en septembre 2000 à des débits similaires à ceux de la période d'étude ($7-11 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) (Environnement Canada station 010802 et 010902, 1996-2002). Les caractéristiques physiques de chaque section sont présentées au tableau 1 (tableau 5.1, p.83). Sur les sites amont et aval des deux rivières, des thermographes ont enregistré la température de l'eau en continu durant toute la période d'étude. De plus, la température de l'eau a été mesurée au début et à la fin de chacune des plongées avec un thermomètre manuel.

Les observations en plongées ont été effectuées à des intervalles de 3 à 4 semaines (26-29 juin, 19-22 juillet, 27-30 août, 24-27 septembre et 26-29 octobre, 2001). La période d'étude incluait donc la majorité de la saison de croissance des saumons juvéniles ainsi que la transition automnale. À chacun des sites, les données ont été recueillies par des observations jour-nuit appariées sur une période de 12-h. Les observations de jour ont été faites entre 10:00 et 15:00 et celles de nuit ont été effectuées entre 22:00 et 3:00. Pour les plongées nocturnes, une lampe sous-marine a été utilisée et le faisceau lumineux était dirigé vers la surface de l'eau afin de réduire le dérangement des poissons (Contor et Griffith 1995). Afin de minimiser le biais dû à l'observateur, chaque sous-section a été étudiée par le même plongeur tout au long des travaux (Hankin et Reeves 1988). Deux plongeurs ont effectué l'ensemble des observations, les données des deux sous-sections d'un même site étant recueillies simultanément. Les plongeurs débutaient la plongée à l'aval de la sous-section et se déplaçaient vers l'amont afin de minimiser le dérangement des poissons. Les saumons atlantique juvéniles visibles dans la colonne d'eau étaient dénombrés en distinguant les alevins des tacons en se basant sur la taille, évaluée visuellement. Les juvéniles plus petits que 65 mm étaient considérés comme étant des alevins et ceux qui étaient plus grands étaient classifiés comme étant des tacons.

(Boudreau et Bourdages 2000; Bourdages et Boudreau 2001a). La visibilité était toujours supérieure 8 m sur les deux rivières.

4.2.2 Résultats et discussion

Nous avons documenté le patron d'activité des alevins et des tacons de deux rivières ayant des températures estivales situées entre 8 et 12°C, ce qui correspond aux températures où l'activité diurne est abandonnée au profit de l'activité nocturne (Rimmer *et al.* 1983, 1984; Cunjak 1988; Fraser *et al.* 1993, 1995; Valdimarsson *et al.* 1997). Durant la période d'étude, la température de l'eau a varié entre 0,5 et 15°C (figure 5.3, p.88). La majorité des observations ont été effectuées à des températures excédant 8,5 °C et sous 13 °C, couvrant ainsi l'intervalle de température où le patron d'activité des saumons juvéniles n'avait pas encore été étudié en milieu naturel (Fraser *et al.* 1995; Gries *et al.* 1997).

Le degré de comportement nocturne des saumons juvéniles est exprimé par un indice de comportement nocturne. Cet indice est constitué du rapport entre le nombre de poissons observés la nuit (E_n) sur le nombre total de poissons observés (le jour et la nuit, $E_n + E_d$) : indice de comportement nocturne (NI) = $100 \times (E_n / E_n + E_d)$ (Fraser *et al.* 1995). Un indice de comportement nocturne a été calculé pour les alevins et les tacons séparément, pour chacun des sites et à chacune des plongées jour-nuit.

Les alevins étaient plutôt diurnes durant l'été mais ils sont devenus nocturnes vers la fin de l'été (tableau 5.2 et figure 5.6, p.84 et 91). Une dualité dans la réponse à la température entre 7 et 13°C a été observée (figure 5.7, p.92). À ces températures, les alevins étaient plutôt diurnes en juin et juillet alors qu'ils étaient davantage nocturnes en août et septembre. Ces résultats suggèrent que la température n'est pas le seul facteur qui influence le choix du patron d'activité. En effet, à des températures similaires, les alevins semblent maximiser leur consommation de nourriture au début de l'été alors qu'ils semblent minimiser les risques de prédation vers fin de l'été. À des températures inférieures à 7 °C, les alevins ont adopté un patron d'activité nocturne tandis qu'au-dessus de 13 °C, ils étaient plutôt diurnes.

Les tacons ont adopté un patron d'activité nocturne durant toute la période d'étude mais l'intensité de leur activité nocturne a varié légèrement au cours de la saison (tableau 5.2 et figure 5.6, p.84 et 91). Les indices de comportement nocturne les plus bas ont été observés en juin sur la Petite rivière Cascapédia. Par la suite, les tacons sont devenus davantage nocturnes pour le reste de la période d'étude. Sur la rivière Bonaventure, les indices de comportement nocturne étaient similaires à ceux de la Petite rivière Cascapédia en juin. Par la suite, les tacons sont devenus davantage diurnes en juillet et août pour redevenir plus nocturnes au début de l'automne. Les tacons de la Petite rivière Cascapédia cherchent possiblement à maximiser leur consommation de nourriture au début de l'été afin de restaurer leurs réserves d'énergies perdues au cours de l'hiver. Les tacons de la rivière Bonaventure semblent adopter la même stratégie en juin puis, la température de l'eau étant plus élevée par la suite, ils doivent s'alimenter davantage de jour pour combler leurs besoins métaboliques.

Un test de χ^2 pour tableaux de contingence a été utilisé afin de tester l'hypothèse nulle que la proportion de juvéniles actifs durant la nuit était la même pour les alevins et pour les tacons. La proportion de tacons actifs durant la nuit était constamment supérieure à celle des alevins et ce, pour tous les sites sauf un au mois de juin (tableau 5.2, p.84). À partir du mois d'août jusqu'en octobre, la différence entre l'indice de comportement nocturne des alevins et celui des tacons a diminué jusqu'à devenir nulle en octobre (tableau 5.2, p.84). Le patron d'activité adopté par les alevins indique qu'ils cherchent à maximiser leur consommation de nourriture pendant la saison estivale alors qu'à l'automne, ils minimisent les dépenses d'énergie ainsi que les risques de prédation. Pour les tacons, l'évitement des prédateurs semble prédominant par rapport la croissance peu importe le moment de l'année.

4.3 Étude de la mortalité sélective

4.3.1 Introduction

Une des hypothèses proposées pour expliquer la faible production salmonicole de la Petite rivière Cascapédia était une disponibilité restreinte d'habitat hivernal, combinée à

une mauvaise croissance estivale des saumons juvéniles liée à la température de l'eau. Les inventaires ichtyologiques annuels laissent supposer une mortalité importante des alevins, vraisemblablement durant leur premier hiver. Parmi les alevins, les individus de petite taille sont susceptibles de subir davantage de mortalité que les autres étant donné leur habilité compétitive restreinte et leurs réserves d'énergie limitées. Chez le saumon atlantique, il a été documenté que la mortalité estivale des alevins peut être sélective envers les petits individus mais qu'elle peut aussi être dirigée contre les individus de grande taille dépendamment des conditions du milieu (West et Larkin 1987; Elliot 1990; Good *et al.* 2001). Durant la période hivernale, le phénomène de mortalité sélective selon la taille est peu documenté. L'objectif de cette partie de l'étude était d'évaluer la présence de mortalité sélective en fonction de la taille chez les alevins des rivières Petite Cascapédia et Bonaventure durant l'hiver.

4.3.2 Méthodologie

Afin d'étudier l'hypothèse de la présence de mortalité sélective, nous avons utilisé l'analyse d'otolithes. Les otolithes sont des concrétions minérales, situées à l'intérieur de la cavité vestibulaire de l'oreille interne des poissons (figure 4.1). Ces derniers en possèdent trois paires, nommées otolithes sagittaux (ou sagittae), otolithes utriculaires (ou lapilli) et otolithes lagenaire (ou asterisci) (Secor *et al.* 1991). Sur ces structures, la croissance et les événements marquants de la vie du poisson sont enregistrés sous forme d'anneaux de croissance (figure 4.2). Ces derniers sont constitués de dépôts journaliers calcaires qui s'effectuent généralement au même rythme que la croissance somatique (figure 4.3). Ainsi, il est possible de rétro-calculer la taille d'un individu à un âge antérieur à sa capture à l'aide de la relation allométrique entre la taille de l'otolithe et la taille du poisson. L'âge à laquelle se forme le premier anneau ainsi que la fréquence de déposition des anneaux doivent être établies préalablement pour l'espèce de poisson étudiée (Jones 1992). Pour le saumon atlantique, la présence d'une relation entre la taille de l'otolithe et la taille du poisson a été vérifiée de l'éclosion à l'émergence par Meekan *et al.* (1998a) ainsi que de l'émergence jusqu'à l'âge de 300 jours par Wright *et al.* (1991) (figure 4.2b). Le dépôt journalier des anneaux de croissance a aussi été vérifié par Meekan *et al.* (1998a). De plus, ces auteurs ont montré que l'éclosion et l'absorption du

sac vitellin (correspondant généralement à l'éclosion) laissent une marque distinctive sur l'otolithe, permettant ainsi l'identification du moment précis où se sont produits ces événements.

Afin de détecter la présence de mortalité sélective hivernale, la taille à l'éclosion et à l'éclosion des saumons juvéniles est rétro-calculée pour des individus de la même cohorte prélevés à différents moments de l'année. Les individus capturés à un moment donné (au temps x) constituent en fait, un sous-échantillon de la population qui était présente auparavant (au temps $x - 1$). Une différence dans la distribution des tailles rétro-calculées entre les deux échantillons est considérée comme étant une preuve de mortalité sélective (figure 4.4) (West et Larkin 1987; Meekan *et al.* 1998a, 1998b). L'utilisation de cette méthode repose sur l'hypothèse que les individus de grande taille lors de l'éclosion et de l'éclosion conservent une taille supérieure à la moyenne durant leur première année de vie, ce qui semble être le cas chez le saumon atlantique (Aubin-Horth 2002).

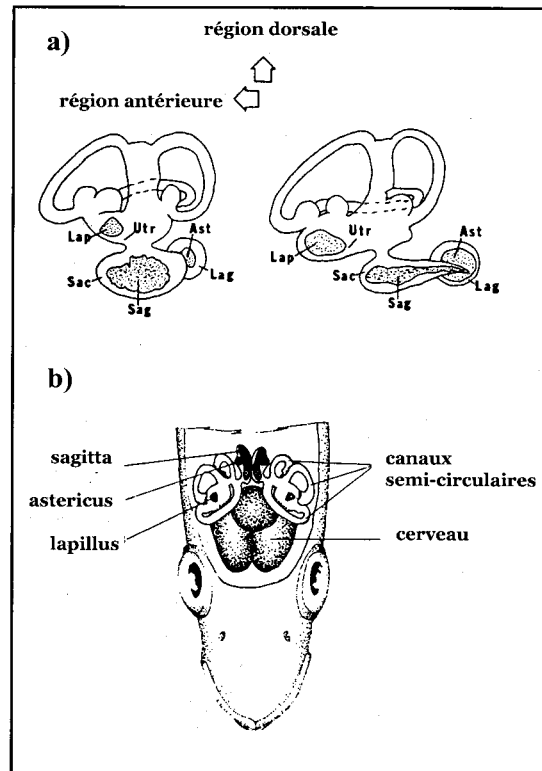


Figure 4.1 Anatomie de l'appareil vestibulaire des poissons. (a) Otolithes dans les canaux semi-circulaires d'un poisson téléostéen et ostariophysien (cyprinoïde). Modifié de Lowenstein (1971). (b) Vue dorsale de l'appareil vestibulaire d'un téléostéen typique. Le dessus de la tête a été retiré. Ast = astéricus ; Lag = vestibule lagenaire ; Lap = lapillus ; Sac = vestibule sacculaire ; Sag = sagitta ; utr = vestibule utriculaire. Tiré de Secor *et al.* (1991).

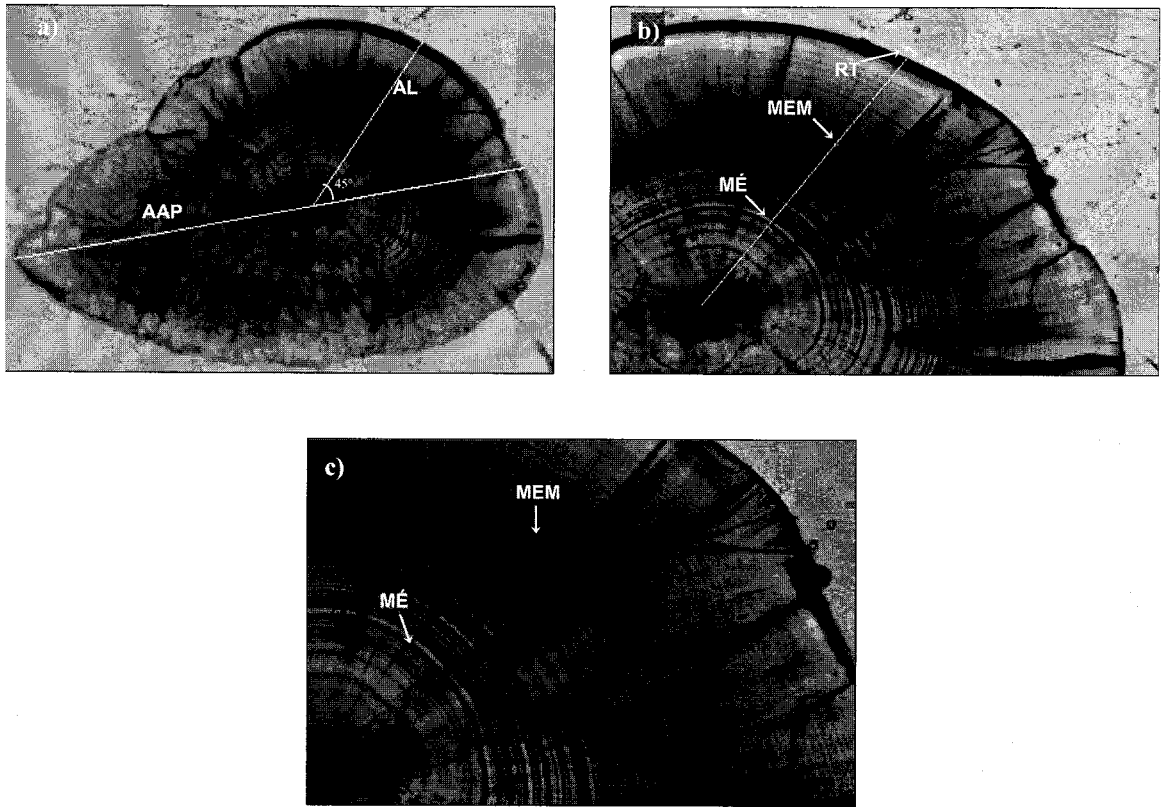


Figure 4.2 Otolithe d'alevin de saumon atlantique à différents facteurs de grossissement : (a) 100x, (b) 200x et (c) 400x. AAP = axe antéro-postérieur, AL = axe longitudinal, MÈ = marque d'éclosion, MEM = marque d'émergence, RT = rayon total.

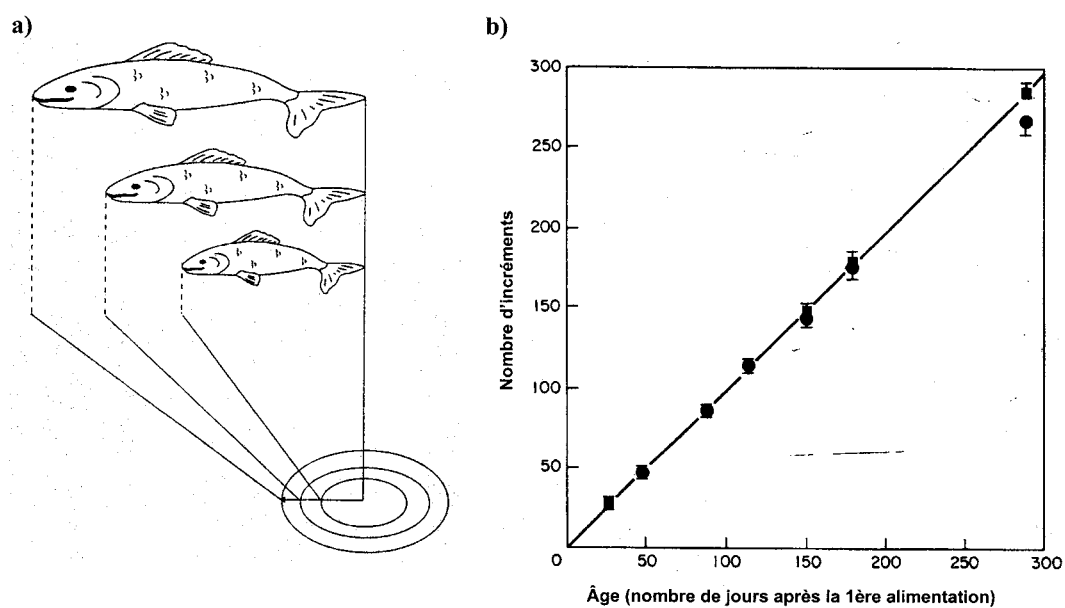


Figure 4.3 Relation entre la taille de l'otolithe et la taille corporelle du poisson. (a) Schéma illustrant le principe du rétro-calcul de tailles à partir de l'otolithe. Modifié de Bagenal et Tesch (1978). (b) Relation entre le nombre d'incréments (anneaux de croissance) et l'âge connu d'alevins de saumon atlantique élevés en conditions expérimentales. Tiré de Wright *et al.* (1991).

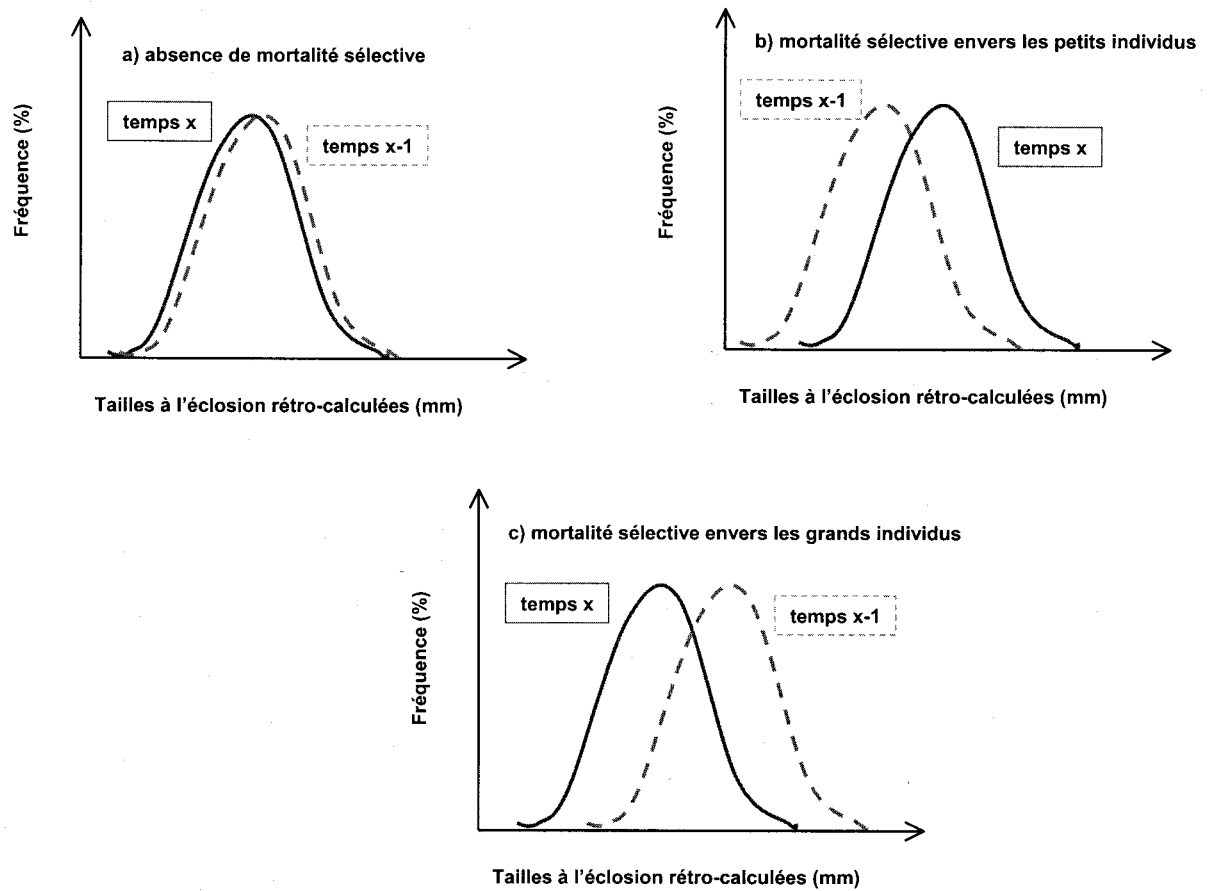


Figure 4.4 Distributions de tailles rétro-calculées à l'éclosion à l'aide d'otolithes provenant d'échantillons prélevés à deux moments différents. (a) Absence de mortalité sélective, (b) mortalité sélective envers les petits individus et (c) mortalité sélective envers les individus de grande taille.

Des saumons juvéniles ont été prélevés à l'aide d'un appareil de pêche à l'électricité (Smith-Root) à l'intérieur de deux sites situés sur les rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure (figure 4.5). Chacun de ces sites a été échantillonné à deux reprises, soit à l'automne 2000 (26 octobre et 2 novembre 2000) et au début de l'été 2001 (26-27 juin 2001). L'échantillonnage consistait à sacrifier les cinquante premiers individus capturés à chacun des sites qui appartenaient à la cohorte de l'année 2000 (automne 2000 : alevins, été 2001 : tacons 1+). La capture des spécimens pour l'analyse des otolithes a été effectuée conjointement à un inventaire ichtyologique mené sur l'ensemble du tronçon principal des deux rivières.

Les individus prélevés ont été mesurés, congelés et subséquemment, les otolithes sagittaux ont été retirés. Une fois nettoyées, les otolithes ont été fixées à des lames de microscope à l'aide de colle thermoplastique. Les otolithes ont ensuite été sablées jusqu'au niveau du noyau. Les mesures ont été effectuées sur les images digitalisées et calibrées des otolithes. Ces images ont été acquises à l'aide d'un microscope à 200x de grossissement, relié à un système d'analyse d'image (Scion image). Le rayon total de l'otolithe a été mesuré en suivant un axe longitudinal formant un angle de 45° avec l'axe antéro-postérieur dans la région ventrale de l'otolithe (figure 4.2a,b). Afin de rétro-calculer la taille des individus à l'éclosion et à l'émergence, le rayon de l'otolithe à la marque laissée par chacun de ces événements a été mesuré le long de l'axe longitudinal. Les mesures ont été faites par deux lecteurs de façon indépendante.

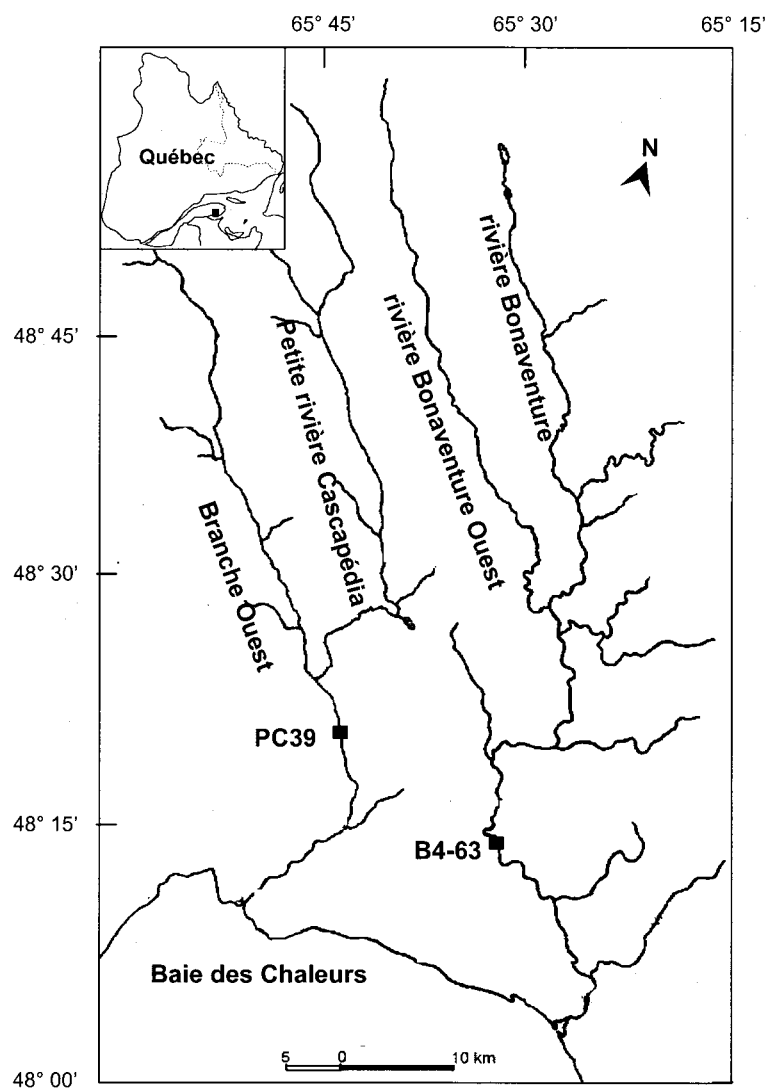


Figure 4.5 Localisation des sites d'échantillonnage sur les rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure (Gaspésie, Québec). (La carte est une gracieuseté de D. Bourdages et É. Boudreau, GRSQ)

Calculs et analyse statistique

La présence d'erreurs systématiques a été évaluée en comparant les mesures effectuées par les deux lecteurs à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA) à un facteur pour mesures répétées. La technique de l'ordonnée biologique (biological intercept technique) de Campana et Jones (1992) a été utilisée afin de rétro-calculer la longueur à l'éclosion et à l'émergence des saumons juvéniles de chacun des échantillons. Les prémisses liées à l'utilisation de ce modèle ont été déjà vérifiées chez le saumon atlantique, soit la formation journalière des anneaux de croissance ainsi que la proportionnalité entre la taille corporelle et celle de l'otolithe (Wright *et al.* 1991; Meekan *et al.* 1998a). Une ANOVA à un facteur a été utilisée pour tester l'hypothèse nulle que les tailles rétro-calculées à l'éclosion et à l'émergence ne diffèrent pas entre les périodes d'échantillonnage. Les analyses ont été effectuées à l'aide de STATISTICA Statsoft, Inc. (1997) et le seuil de signification a été fixé à $0,05\alpha$.

4.3.3 Résultats et discussion

Distribution en taille des saumons juvéniles des deux rivières

L'inventaire ichthyologique effectué sur l'ensemble du tronçon principal des deux rivières a permis de compiler la distribution en taille des saumons juvéniles à l'automne 2000 et à l'été 2001, à partir d'un grand nombre d'observations. Les résultats indiquent qu'à l'automne 2000, les alevins de la Petite rivière Cascapédia étaient plus grands, en moyenne, que les alevins de la rivière Bonaventure (moyennes : Bon. = 49 mm ($n = 830$) ; P.C. = 55 mm ($n = 510$) ; test de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,001$) (figure 4.6). Ceci semble contredire l'hypothèse voulant que les alevins de la Petite rivière Cascapédia aient une mauvaise croissance durant l'été. L'échantillonnage de cette même cohorte, effectué à l'été 2001, a révélé par la suite qu'il n'y avait plus de différence dans la distribution en taille des tacons 1+ entre les deux rivières (moyennes : Bon. = 67 mm ($n = 1390$) ; P.C. = 67 mm ($n = 277$) ; test de K.-S., $p > 0,10$). On constate que la taille moyenne a augmenté de l'automne 2000 à l'été 2001 chez les juvéniles respectifs des deux rivières (test de K.S., $p < 0,001$) entre les deux périodes d'échantillonnage, indiquant vraisemblablement qu'il y a eu croissance. Une reprise de croissance plus précoce chez les tacons 1+ de la rivière Bonaventure par rapport à ceux de la Petite rivière Cascapédia à l'été 2001,

pourrait expliquer l'atteinte de tailles similaires au mois de juin. Dans le cas où la croissance des tacons 1+ des deux rivières débiterait au même moment, des taux de croissance supérieurs chez les poissons de la rivière Bonaventure pourraient également produire la distribution en taille observée. En outre, une mortalité sélective hivernale envers certaines classes de tailles chez les juvéniles, a pu avoir une influence importante en déterminant la taille des individus survivants. La mortalité sélective pourrait être dirigée contre les plus petits individus de la rivière Bonaventure ou encore envers les grands individus de la Petite rivière Cascapédia.

Précision des mesures effectuées sur les otolithes

Aucune différence significative entre les mesures des différents lecteurs n'a été détectée pour les échantillons de la rivière Bonaventure. En ce qui concerne ceux de la Petite rivière Cascapédia, les mesures étaient uniformes entre les lecteurs à l'exception des mesures du rayon de l'otolithe à l'émergence pour l'échantillon de l'été 2001 ($F_{1,15} = 5,00$; $p = 0,04$). Plusieurs otolithes étaient particulièrement endommagées à l'intérieur de cet échantillon, rendant l'identification de la marque d'émergence particulièrement difficile alors que la marque d'éclosion était facilement identifiable. L'interprétation subséquente des résultats obtenus à partir de cet échantillon est par conséquent difficile.

Mortalité sélective en fonction de la taille

La longueur à l'éclosion et à l'émergence a été rétro-calculée pour les saumons juvéniles prélevés à l'automne 2000 et à l'été 2001. Les résultats ne montrent aucune différence significative entre les tailles à l'éclosion rétro-calculées pour l'échantillon de l'automne et celles de l'échantillon de l'été suivant pour la rivière Bonaventure (figure 4.7) (lecteur A : $F_{1,80} = 0,00005$; $p = 0,99$; lecteur B : $F_{1,80} = 0,01$; $p = 0,92$). Par contre, les résultats indiquent des différences significatives pour ce qui est des tailles rétro-calculées à l'émergence (lecteur A : $F_{1,80} = 6,98$; $p = 0,001$; lecteur B : $F_{1,80} = 16,46$; $p = 0,0001$). La taille des juvéniles prélevés à l'été 2001 était supérieure à l'émergence (moyennes : lecteur A = 26,26 mm ; lecteur B = 26,53 mm) comparativement à celle des juvéniles capturés à l'automne 2000 (moyennes : lecteur A = 24,85 mm ; lecteur B = 24,32 mm).

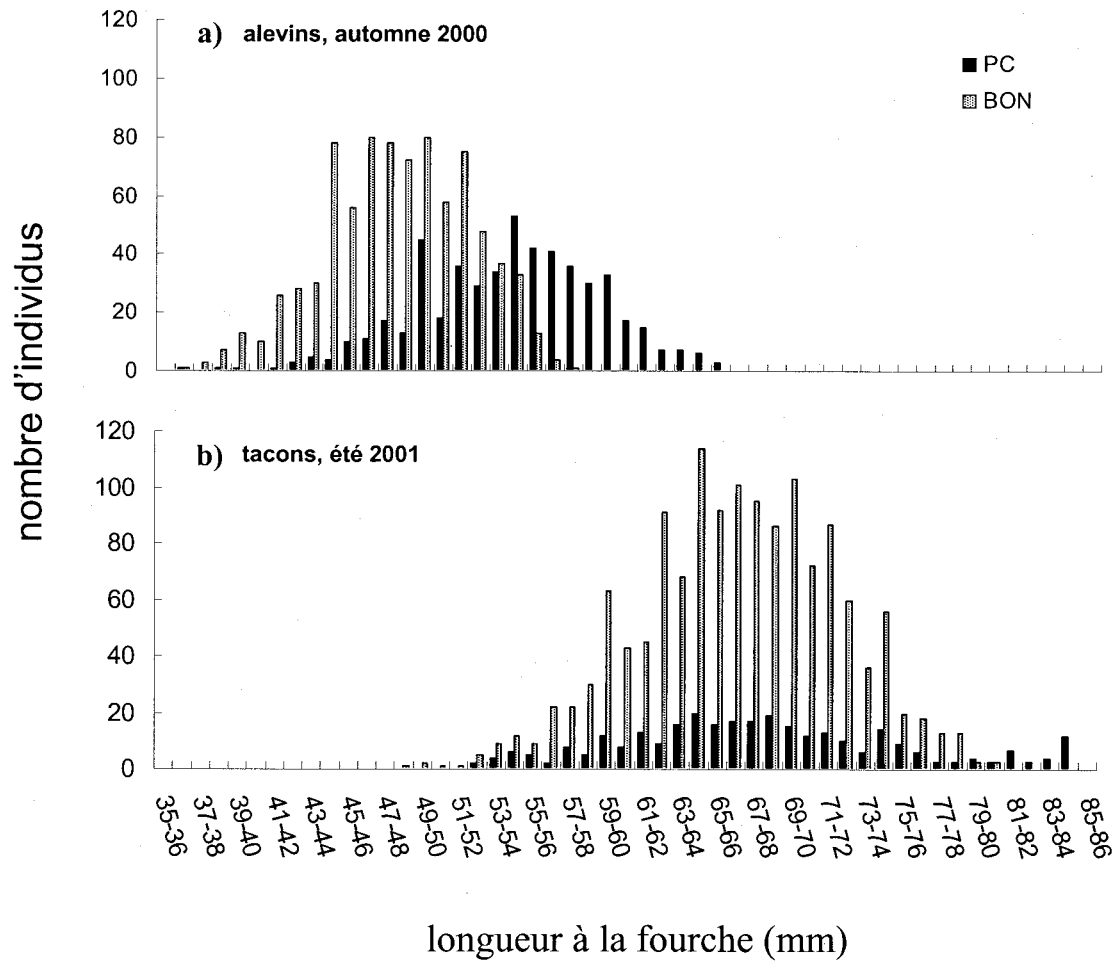


Figure 4.6 Distribution en taille (a) des alevins à l'automne 2000 et (b) des tacons 1+ à l'été 2001 des rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure.

La mortalité a donc été sélective envers les alevins de petite taille sur la rivière Bonaventure. Aucune différence significative n'a été notée entre les tailles à l'éclosion rétro-calculées pour les saumons juvéniles capturés à l'automne et ceux de l'été (lecteur A : $F_{1,38} = 0,11$; $p = 0,74$; lecteur B : $F_{1,38} = 0,05$; $p = 0,83$) pour la Petite rivière Cascapédia. Pour ce qui est des tailles rétro-calculées à l'émergence, aucune évidence de mortalité sélective en fonction de la taille n'a été détectée (lecteur A : $F_{1,39} = 0,07$; $p = 0,79$; lecteur B : $F_{1,39} = 0,63$; $p = 0,43$). Étant donné la présence d'erreurs systématiques, ces résultats doivent être interprétés avec précaution, et ce, malgré l'obtention de résultats similaires avec les mesures effectuées par les deux lecteurs (figure 4.8).

Les résultats indiquent la présence de mortalité sélective en fonction de la taille chez les alevins de la rivière Bonaventure tandis que sur la Petite rivière Cascapédia, la mortalité a semblé plutôt aléatoire durant la période hivernale. Il a été documenté que la mortalité associée aux évènements hydroclimatiques détermine de façon significative la taille moyenne atteinte par les saumons atlantique juvéniles à la fin de leur premier été de vie (Good *et al.* 2001). De façon similaire, les conditions hivernales peuvent exercer un effet significatif sur la distribution en taille des juvéniles. À l'été 2001, la distribution en taille des tacons 1+ de la rivière Bonaventure résulte de l'effet combiné de la croissance et de la mortalité sélective.

La direction de la mortalité sélective sur la rivière Bonaventure, appuie l'idée généralement admise qu'une grande taille procure un avantage en termes de compétition et de survie. La mortalité différentielle des petits individus par rapport aux plus grands durant l'hiver pourrait être le résultat d'une compétition intraspécifique considérable. On peut supposer que les conditions du milieu permettent la survie et même la croissance, malgré la compétition, des individus de petite taille durant l'été. L'issue de cette compétition durant l'hiver est plus dramatique car les conditions du milieu sont beaucoup moins favorables à ce moment de l'année. Dans le cas où la densité de saumons juvéniles

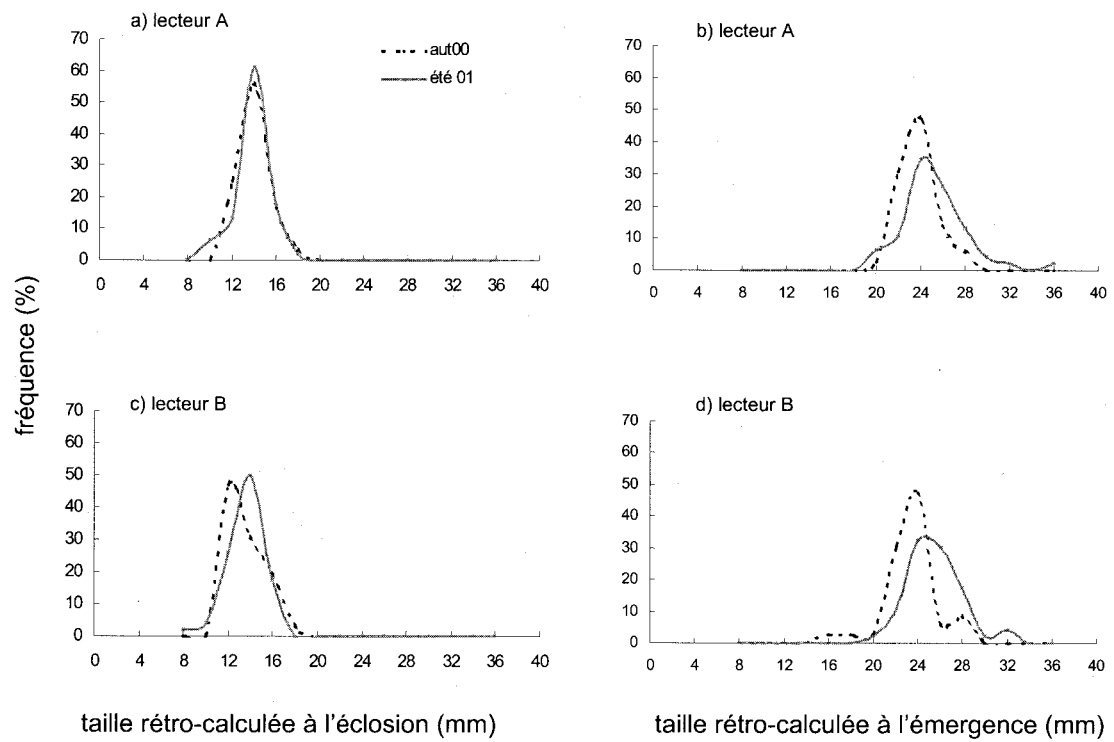


Figure 4.7 Tailles rétro-calculées à l'éclosion et à l'émergence pour les échantillons de la rivière Bonaventure. (a) Tailles à l'éclosion et, (b) à l'émergence rétro-calculées par le lecteur A. (c) Tailles à l'éclosion et, (d) à l'émergence rétro-calculées par le lecteur B.

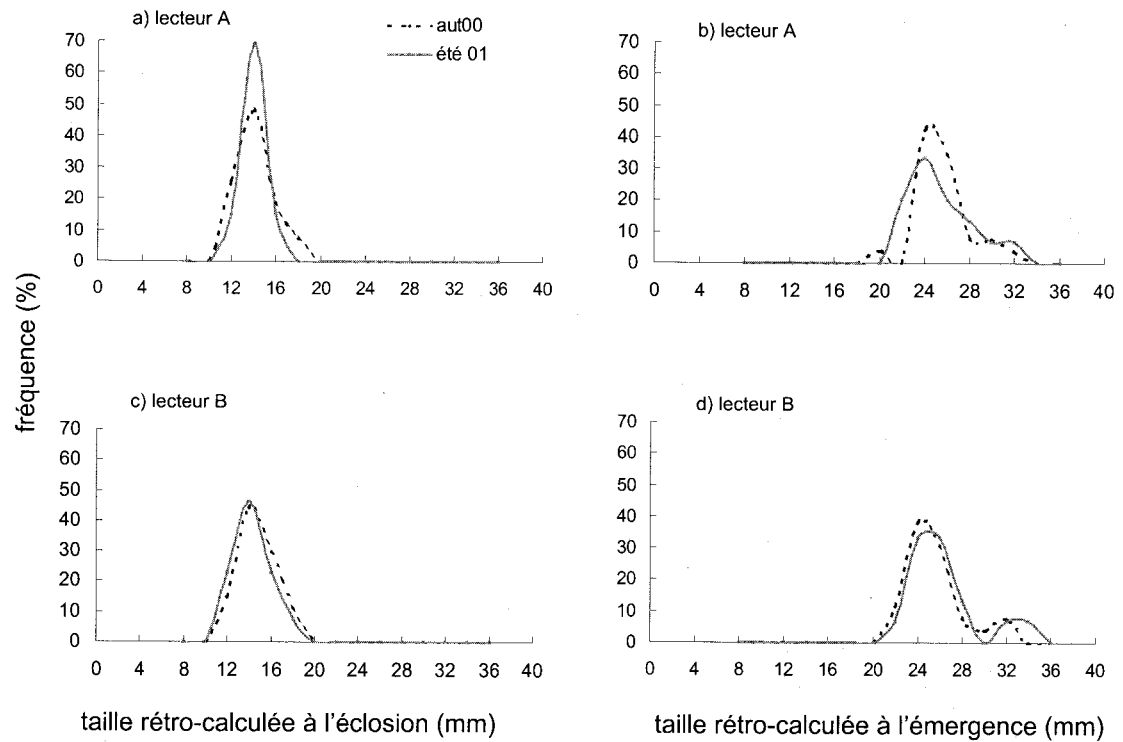


Figure 4.8 Tailles rétro-calculées à l'éclosion et à l'émergence pour les échantillons de la Petite rivière Cascapédia. (a) tailles à l'éclosion et, (b) à l'émergence rétro-calculées par le lecteur A. (c) Tailles à l'éclosion et, (d) à l'émergence rétro-calculées par le lecteur B.

est élevée relativement à la disponibilité de refuges, les individus de petite taille ne peuvent pas soutenir la compétition avec les individus plus grands. De plus, ils possèdent des réserves d'énergie limitées, possiblement insuffisantes pour toute la durée de la période hivernale.

La comparaison de la distribution en taille des alevins des deux rivières à l'automne 2000 suggère la présence de mortalité sélective estivale. En effet, les alevins de la Petite rivière Cascapédia étaient plus gros que ceux de la rivière Bonaventure à l'automne 2000 et ceci avait également été observé en 1990, 1991 et en 1992 (FAPAQ non publié). Une mortalité sélective estivale dirigée contre les petits alevins de la Petite rivière Cascapédia pourrait expliquer l'absence de mortalité sélective durant l'hiver. Par exemple, une compétition pour les sites d'alimentation pourrait potentiellement provoquer une mortalité accrue des individus en moins bonne condition, et ce, dès les premières semaines suivant l'émergence des alevins. Dans ce cas, les individus plus vulnérables seraient déjà éliminés de la population au début de l'hiver. L'étude de la mortalité sélective estivale est susceptible d'apporter une meilleure compréhension de la dynamique de population des rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure.

4.4 Conclusion générale

Ce projet de maîtrise avait comme objectif général d'évaluer l'influence de différents facteurs de l'habitat physique sur l'abondance, le comportement et la croissance des saumons atlantique juvéniles dans le cadre de la problématique de la Petite rivière Cascapédia. Plusieurs hypothèses avaient été proposées pour expliquer la faible productivité salmonicole de cette rivière. L'effet de la température froide de l'eau sur le patron d'activité des saumons juvéniles ainsi que la mortalité sélective hivernale chez les alevins sont les deux aspects qui ont été documentés lors de cette étude.

Sur les rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure, la température estivale de l'eau est relativement froide comparativement aux rivières à saumon typiques de nos régions. Nos observations montrent que les alevins ont adopté un patron d'activité diurne au début de l'été mais qu'ils sont devenus nocturnes à l'automne. Ces résultats confirment notre

hypothèse de départ voulant qu'il soit avantageux pour les saumons juvéniles de maximiser la consommation de nourriture durant l'été malgré le risque de prédation. La transition vers l'activité nocturne s'est produite plus hâtivement à l'amont qu'à l'aval selon le gradient longitudinal de température. Les tacons, quant à eux, ont adopté un patron d'activité nocturne durant toute la période d'étude. Ce patron d'activité était plus marqué chez les tacons de la Petite rivière Cascapédia que chez ceux de la rivière Bonaventure. Un patron d'activité nocturne maintenu durant toute la période d'étude était plutôt inattendu de la part d'un prédateur visuel. Ceci suggère que les tacons avaient adopté une stratégie d'évitement de la prédation plutôt qu'une stratégie visant à maximiser les gains alimentaires.

Sur les deux rivières, les résultats ont montré que les saumons juvéniles étaient diurnes au début de leur premier été de vie mais que par la suite, ils ont adopté un patron d'activité plutôt nocturne. Les tacons, quant à eux, ont adopté un patron d'activité nocturne durant toute la période d'étude. Ces observations laissent supposer que les alevins sont diurnes au début de leur vie et qu'ils deviennent nocturnes par la suite et ce, possiblement pour le reste de leur vie en rivière. L'effet d'un tel patron d'activité sur la croissance des saumons juvéniles ainsi que sur la dynamique de population est encore peu connu. Les saumons juvéniles ayant une efficacité d'alimentation réduite dans l'obscurité, il serait intéressant de documenter leur rythme de croissance en fonction du patron d'activité adopté.

Comme les saumons juvéniles sont nocturnes pendant une grande partie de leur vie et qu'ils ne sont pas territoriaux durant cette période, on peut supposer que la compétition pour les refuges plutôt que pour les territoires est déterminante pour la survie des juvéniles. Dans le cadre d'un projet visant à évaluer l'effet des conditions hivernales sur l'habitat des saumons juvéniles, la disponibilité de substrat de qualité a été quantifiée sur les rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure (M.-A. Pouliot et N.E. Bergeron, INRS-ETE). L'abondance et les déplacements des saumons juvéniles ont aussi été caractérisés. Ceci permettra de déterminer l'influence relative du substrat par rapport à d'autres variables de l'habitat sur la répartition et l'abondance des poissons. De plus, des courbes de préférences d'habitat de jour et d'habitat de nuit pourront éventuellement être

réalisées à l'aide de données complémentaires recueillies lors de travaux conjoints (P. Carbonneau et F. Bérubé, INRS-ETE).

Le deuxième partie de cette étude consistait à évaluer la présence de mortalité sélective en fonction de la taille chez les alevins des rivières Petite rivière Cascapédia et Bonaventure durant la saison hivernale. Aucune évidence de mortalité sélective en fonction de la taille n'a été détectée chez les alevins de la Petite rivière Cascapédia, ce qui n'est pas le cas des alevins de la rivière Bonaventure où les plus petits individus ont subi une mortalité accrue. Étonnamment, à l'automne, les alevins de la Petite rivière Cascapédia présentaient des tailles significativement plus élevées que les alevins de la rivière Bonaventure. Une mortalité sélective estivale envers les petits alevins de la Petite rivière Cascapédia pourrait expliquer cette différence dans les distributions en taille. Cette hypothèse mériterait d'être vérifiée. À cette fin, l'échantillonnage des alevins à plusieurs reprises durant l'été permettrait de cibler, le cas échéant, à quel moment se produit la mortalité sélective. Une mortalité dirigée envers les petits individus, tôt à l'été, pourrait ainsi être liée à la prédation par le chabot visqueux (*Cottus cognatus*). En effet, certaines observations (S. Heppel et N.E. Bergeron, INRS-ETE, communication personnelle) laissent présumer que le chabot visqueux pourrait être un prédateur pour les petits alevins de saumon atlantique.

Chapitre 5

Diel activity patterns of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in streams with summer water temperature near the temperature-dependent switch to nocturnal activity

Diel activity patterns of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in streams with summer water temperature near the temperature-dependent switch to nocturnal activity¹

Johnston, Patricia and Bergeron, Normand E.

INRS-Eau, Terre et Environnement

880 ch. Sainte-Foy, bur. 840, C.P. 7500, Québec, QC, G1V 4C7, Canada

Tel.: 418-654-2647 (P. Johnston), 418-654-3703 (N.E. Bergeron)

pjohnsto@nrcan.gc.ca, nbergeron@inrs.quebec.ca

Dodson, Julian J.

Département de biologie, Université Laval

Cité universitaire, Québec, Qc, G1K 7P4, Canada

Tel.: 418-656-3102

Julian.Dodson@bio.ulaval.ca

¹ This is a contribution to the scientific program of CIRSA (Centre Interuniversitaire de Recherche sur le Saumon Atlantique).

5.1 Abstract

Summer and fall diel activity patterns of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) were examined in two streams with summer water temperatures generally ranging from 8 to 12°C, corresponding to the threshold temperatures below which diurnal activity has been shown to be suppressed. Paired day-night snorkelling counts showed that young-of-the-year salmon (YOY) were predominantly diurnal in summer and became increasingly nocturnal in late summer, whereas post-young-of-the-year salmon (PYOY) were constantly nocturnal during the entire study period. YOY salmon were more diurnal in early summer than in late summer although water temperatures were similar (7-13°C). Below 7 °C, they were completely nocturnal and above 13 °C they were predominantly diurnal. YOY salmon may maximize net intake rate in early summer while minimising predation risk in late summer. For the range of water temperature documented in this study, PYOY salmon did not show a strong response to temperature. The difference in activity patterns between YOY and PYOY salmon may be explained by size-dependent trade-off between growth and predation risk.

Key words: diel activity pattern, nocturnal activity, snorkelling observations, *Salmo salar*.

5.2 Résumé

Le patron d'activité estival et automnal des saumons atlantique juvéniles (*Salmo salar*) a été documenté dans deux rivières où la température de l'eau est située entre 8 et 12 °C durant l'été. Cet intervalle correspond aux températures sous lesquelles les saumons juvéniles adoptent un patron d'activité nocturne. Les décomptes de saumons juvéniles, effectués en plongée durant le jour et la nuit, ont montré que les alevins (jeunes de l'année) étaient plutôt diurnes durant l'été mais qu'ils devenaient nocturnes vers la fin de l'été. Les tacons (juvéniles de plus d'un an) ont adopté un patron d'activité nocturne durant toute la période d'étude. Les alevins étaient davantage diurnes au début de l'été qu'à la fin de l'été et ce, malgré des températures d'eau similaires (7-13 °C). Sous 7 °C, ils étaient complètement nocturnes et au-dessus de 13 °C ils étaient plutôt diurnes. Les alevins semblent maximiser leur consommation de nourriture au début de l'été alors qu'ils minimiseraient les risques de prédation à la fin de l'été. Pour l'intervalle de température documenté dans cette étude, les tacons n'ont pas répondu de façon importante à la température. La différence observée dans le patron d'activité adopté par les alevins et celui adopté par les tacons peut être expliquée par un compromis dépendant de la taille entre la croissance et le risque de prédation.

5.3 Introduction

Juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*), as well as other juvenile salmonids, display complex diel activity patterns. Unlike most animals, they cannot be considered as being entirely diurnal, nocturnal or crepuscular. During summer, the feeding activity of juvenile salmon is primarily diurnal although some feeding also occurs during hours of darkness (Higgins and Talbot 1985; Fraser *et al.* 1993; Amundsen *et al.* 1999, 2000). During fall and winter, they switch to a nocturnal activity pattern as soon as water temperature drops below a threshold of 8 to 12°C. Below these temperatures, fish begin to conceal themselves in interstitial refuges within the streambed during the day (Rimmer *et al.* 1983; Cunjak 1988; Heggenes and Saltveit 1990) and emerge at dusk to feed (Fraser *et al.* 1993, 1995; Valdimarsson and Metcalfe 1999). Since juvenile salmon are visual foragers, such nocturnal activity is quite unexpected due to the reduced feeding efficiency at nighttime light intensities (Fraser and Metcalfe 1997; Valdimarsson and Metcalfe 1998).

It has been suggested that juvenile salmon switch from diurnal to nocturnal activity in order to minimise predation risk. Since position holding performance, and thus escape reaction, drop sharply in cold water (Rimmer *et al.* 1985), juvenile salmon become very vulnerable to predation by warm-blooded predators such as piscivorous birds and mustelids (Fraser *et al.* 1995; Contor and Griffith 1995; Valdimarsson and Metcalfe 1998). Because avian predators are only active by day, it has been proposed that it may be adaptative for fish to hide during the day when predation risk is highest (Fraser *et al.* 1993). Thus, low feeding efficiency at night is possibly offset by reduced predation risk and by increased food availability (Fraser *et al.* 1993, 1995; Rader *et al.* 1997; Valdimarsson and Metcalfe 1998). Furthermore, at low water temperatures, maximum food intake rates decrease due to slower metabolic and digestion rates (Brett and Groves 1979; Higgins and Talbot 1985) making a reduction of feeding efficiency less costly in winter (Fraser *et al.* 1993). An alternative explanation for nocturnal activity is that juvenile salmon may move out of streambed refuges to avoid being trapped by ice, since decreasing water temperature at night often induce very dynamic ice conditions (Heggenes *et al.* 1993).

In typical salmon streams, summer water temperatures are well above the range of temperature below which fish begin to conceal themselves during the day (Rimmer *et al.* 1983; Fraser *et al.* 1993, 1995). In such rivers, juvenile salmon are predominantly diurnal during summer and switch to nocturnal activity during fall. However, in streams where summer water temperatures are below 8°C, it has been shown that juvenile Atlantic salmon display nocturnal activity in summer as well as in winter (Fraser *et al.* 1995). While diel activity patterns of juvenile salmon were studied both in warm and cold-water streams, no studies have documented their activity patterns in streams experiencing summer water temperatures between 8 and 12 °C. These temperatures are recognized in the literature as being the threshold temperatures below which diurnal activity is suppressed. Under these conditions, it is not known whether the strategy selected by juvenile salmon will be to maximize growth with diurnal feeding or to minimise predation risk by adopting a nocturnal activity pattern.

The objective of this study was to examine the summer and fall diel activity patterns of juvenile Atlantic salmon in streams with summer water temperatures ranging from 8 to 12°C. We expected fish to adopt diurnal feeding during summer, at least for part of it, since parr (age 1 or older juveniles) have to restore fat reserves lost during winter and that both fry (age 0 juveniles) and parr have to maximize growth to survive next winter and/or to undergo smoltification the following year. During fall, we expected juvenile salmon to switch to nocturnal activity as their escape reaction drops significantly as water temperature decreases below 8°C.

5.4 Material and methods

Study area

The study was conducted on the Petite Cascapédia River (48° 12' N, 65° 50' O) and on the Bonaventure River (48° 02' N, 65° 28' O), located in the Gaspé Peninsula, Québec, Canada (Figure 5.1). The Petite Cascapédia River drains an area of 1463 km² and has a mean annual discharge of 33.2 m³s⁻¹ (Water survey of Canada gauge 010902, 1996-2002). The river is organized into an East and a West branch merging to form a main

stem of 35 km. The Bonaventure River has a catchment area of 2391 km² and a mean annual discharge of 39.9 m³s⁻¹ (Water survey of Canada gauge 010802, 1996-2002). The stream is supplied by many tributaries, among which the West Bonaventure River is the most important one. Water temperature on these two rivers is largely influenced by important groundwater contributions. As a result, summer water temperatures are generally cool, with mean monthly water temperature ranging from 7.6 to 11.0 °C from June to September 2001 for both rivers.

Fish species composition is roughly the same for both rivers: Atlantic salmon (*Salmo salar*), brook trout (*Salvelinus fontinalis*), blacknose dace (*Rhinichthys atratulus*), shiner (*Notropis* sp.), threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*), longnose sucker (*Catostomus catostomus*), white sucker (*Catostomus commersoni*) and American eel (*Anguilla rostrata*). Slimy sculpin (*Cottus cognatus*) is very abundant in the Petite Cascapédia River but completely absent in the Bonaventure River. Longnose dace (*Rhinichthys cataractae*) were found only in the Bonaventure. Avian and mammalian predators of juvenile salmon present on both rivers are the common merganser (*Mergus merganser*), the belted kingfisher (*Ceryle alcyon*), the great blue heron (*Ardea herodias*), the mink (*Mustela vison*) and the river otter (*Lutra canadensis*).

Snorkelling observations

Direct day and night underwater observations of juvenile Atlantic salmon were used to determine the temporal and spatial variation of activity patterns during summer and fall 2001. Four study sites were selected on both rivers in order to reflect longitudinal variations of stream water temperature along the main stem of each river (Figure 5.1). Distance between sites was approximately 7 km and 14 km on the Petite Cascapédia and Bonaventure River respectively. At each site, two survey sections covering an area of 500 m² (width: 5 m, length: 100 m) each were chosen along the right (R) and left (L) bank of the channel (Figure 5.2). The sections were located along the stream margins because previous snorkelling observations in the Petite Cascapédia River showed that 98.1 % (n = 160) of juvenile salmon were found within a distance of 5 m from the banks at night and that only a few fish were seen during the day (N.E. Bergeron, unpublished data). Thus, most of the active fish in the sites were located in the surveyed sections. In order to

ensure that fish did not move laterally within the stream, snorkelers made frequent observations outside the sections both by day and by night, especially when a low number of fish was observed.

Physical characteristics of the sites were determined in September 2000 at discharges similar to those observed during the study period in summer-fall 2001 ($7\text{--}11\text{ m}^3\text{s}^{-1}$) (Water survey of Canada gauge 010802 and 010902, 1996-2002). Water depth, water velocity and substrate size were quantified at 2 m intervals along transects spaced every 10 m. Water velocities were visually assessed by trained operators and classified as being less than 10 cm s^{-1} , between $10\text{--}40\text{ cm s}^{-1}$ or above 40 cm s^{-1} . Size of the median stone (median axis) found in an area of 1 m^2 centered on each measurement location was also estimated by eye according to the technique described by Latulippe *et al.* (2001). Mean substrate diameter of the sections was generally comprised in the pebble-cobble grain size classes ($4.0\text{--}10.0\text{ cm}$) except for site B3-L where particle size was in the cobble-boulder classes ($>12.8\text{ cm}$) (Table 5.1). Mean water velocity was generally lower than 40 cm s^{-1} with the exception of sections PC1-L and PC2-R where it was higher (Table 5.1). Mean water depth varied from 16 to 74 cm and maximum water depth was comprised between 34 and 132 cm. On both rivers, thermographs continuously monitored water temperatures at the upstream and downstream sites during the entire study period. In addition, water temperature was measured with a hand-held thermometer at each site at the beginning and at the end of each snorkelling observation.

Snorkelling surveys were conducted at 3 to 4 weeks intervals from June to October (June 26-29, July 19-22, August 27-30, September 24-27 and October 26-29, 2001) in order to encompass most of the growth season as well as the summer to fall transition. At each site, data were collected as paired day-night observations completed within a 12-h period. Daytime snorkelling observations were made between 10:00 and 15:00 and nighttime observations were made between 22:00 and 3:00. Observations were carried out using a dry-suit, mask and snorkel. A diving light was used at nighttime. The light beam was then directed to the underside of the water surface to reduce displacement of fishes (Contor and Griffith 1995). Two snorkelers performed the observations, with each section of a site

being surveyed by the same person throughout the entire study period to reduce observational bias (Hankin and Reeves 1988). Divers entered the water downstream of their sections and moved upstream to minimise fish disturbance. To avoid counting the same individual twice, snorkelers displaced fishes downstream as they continued their upstream survey. Juvenile Atlantic salmon holding position on or above the substrate were enumerated and fry (hereafter referred to as young-of-the-year, YOY) were distinguished from parr (hereafter referred to as post-young-of-the-year, PYOY) based on a visual estimation of their length. Juveniles smaller than 65 mm in total length were considered as YOY while those larger were classified as PYOY, according to Boudreau and Bourdages (2000) and Bourdages and Boudreau (2001). Underwater visibility was at all time more than 8 m on both rivers.

Data analysis

The extent to which juvenile salmon were nocturnal was expressed in terms of a nocturnal index (Ni):

$$Ni = 100 \times (E_n / E_n + E_d)$$

where E_n and E_d are the number of fish observed at night and day respectively (Fraser *et al.* 1993, 1995). Separate nocturnal indices were calculated for YOY and PYOY salmon. These indices were calculated at every site for each snorkelling survey. We used χ^2 analysis with a two-dimensional contingency table to test the null hypothesis that the proportion of fish holding position above the substrate at night was the same for YOY and PYOY salmon for each sampling survey. We also employed χ^2 test for two by two comparisons of the proportion of fish holding position above the substrate at night between months for YOY and PYOY salmon. Spearman's rank correlation was used to test for the presence of a relationship between the nocturnal index and water temperature. Statistical analyses were performed using STATISTICA StatSoft, Inc. (1997).

5.5 Results

Water temperature

During the sampling period comprised between June-26 and October-29 2001, mean daily water temperature ranged from 0.5 to 15 °C (Figure 5.3). The majority of snorkelling surveys were performed at temperatures between 8 and 12 °C. Temporal variation of water temperature was comparable on both rivers although the Petite Cascapédia River was generally cooler than the Bonaventure River (Figure 5.3 and 5.4). In June, water temperature was similar on both streams, but from July to September, water temperature was consistently warmer on the Bonaventure River than on the Petite Cascapédia River (Figure 5.4). This difference was greater upstream where it reached as much as 5 °C in August for sites PC1 and B3 located at approximately the same distance from their respective river mouth. As water temperature became cooler in September and October, the difference between the two rivers decreased.

Snorkelling counts

During the 105 hours of underwater search of this study, a total of 1393 juvenile Atlantic salmon (934 YOY and 459 PYOY salmon) were observed during the day while 4967 individuals were observed at night (359 YOY and 4608 PYOY salmon). Observations made outside the surveyed sections confirmed that most of the active fish in the sites were located in the study sections. On the Petite Cascapédia River, total daily snorkelling counts of YOY salmon generally decreased from June to October (Figure 5.5a). On the Bonaventure River, counts of YOY salmon were constant throughout summer but showed a marked peak in August at sites B2 and B4 (Figure 5.5c). Between August and October, snorkelling counts of YOY salmon decreased steadily at all sites. The total number of PYOY salmon observed on the Petite Cascapédia River generally decreased from June to October (Figure 5.5b). On the Bonaventure River, total counts of PYOY salmon showed a peak in July at site B4 and in August at sites B1 and B3, followed by a steady decrease until October (Figure 5.5d). Snorkelling counts of PYOY salmon varied only slightly throughout the study period at site B2. On both streams, total counts of both YOY and

PYOY salmon showed a steady increase in the downstream direction. Furthermore, total numbers of YOY observed were constantly lower than those of PYOY salmon.

Analysis of the nocturnal index indicate that YOY salmon were predominantly diurnal in summer and became increasingly nocturnal in late summer, while PYOY salmon were almost exclusively nocturnal at all times (Table 5.2; Figure 5.6). The proportion of PYOY salmon out at night was consistently larger than that of YOY salmon at all sites in June and July, except for PC1 in June (Table 5.2). From August to October, the disparity between nocturnal index of YOY and PYOY salmon decreased, as YOY salmon switched to nocturnal activity (Table 5.2; Figure 5.6). However, on the Petite Cascapédia River, the transition to nocturnal activity occurred in July-August at the upstream sites (PC1 and PC2) while it occurred from August to October farther downstream (PC3 and PC4) (Table 5.2; Figure 5.6a). A similar trend was observed at site B3 where YOY salmon became increasingly nocturnal one month earlier than at the other sites of the Bonaventure River (Table 5.2; Figure 5.6c). For site PC1, fluctuations of the nocturnal index are probably due to the low numbers of fish observations from which the index was calculated (Figure 5.5, 5.6a). The nocturnal index of PYOY salmon was always comprised between 71.4 % and 100 %. On the Petite Cascapédia River, PYOY salmon were slightly less nocturnal in June than in July (Figure 5.6a). On the Bonaventure River, PYOY salmon were generally less nocturnal in July and August than in June and September (Figure 5.6b). A marked difference is observed at site B3 where the nocturnal index increased steadily throughout summer (Figure 5.6b).

For YOY salmon, the switch from diurnal to nocturnal activity occurred at temperatures ranging from 7 to 13 °C (Figure 5.7a). Below 7 °C, YOY salmon were completely nocturnal while they were predominantly diurnal above 13 °C. Between 7 to 13 °C, a duality in the response to temperature is observed. For similar temperatures, YOY salmon were almost exclusively diurnal in early summer (June and July) while they became predominantly nocturnal in late summer (August and September) (Figure 5.7a). PYOY salmon did not show a strong response to temperature, for the range of water temperature documented in this study (Figure 5.7b). However, Spearman's rank correlation between

the nocturnal index and water temperature at the beginning of the survey was significant both for daytime ($r_s = -0.58$, $p < 0.01$, $n = 40$) and nighttime temperatures ($r_s = -0.49$, $p < 0.01$, $n = 40$). On the Bonaventure River, PYOY salmon became slightly less nocturnal than on the Petite Cascapédia when temperature increased above 10°C (Figure 5.7b).

5.6 Discussion

In this study, we observed the diel activity patterns of YOY and PYOY salmon in two rivers with summer water temperatures generally ranging from 8 to 12°C, corresponding to the threshold temperatures below which diurnal activity has been shown to be suppressed (Rimmer *et al.* 1983; Cunjak 1988; Fraser *et al.* 1993, 1995; Valdimarsson *et al.* 1997). Our results indicate that YOY salmon were diurnal in summer and switched to nocturnal activity in late summer-early fall whereas PYOY salmon were predominantly nocturnal throughout the entire study period. Gries *et al.* (1997) also noted similar differences between YOY and PYOY salmon activity patterns in late summer at higher water temperature (13 to 23 °C). Diurnal and nocturnal snorkelling counts of other salmonids (*Salvelinus fontinalis*, *Oncorhynchus mykiss*, *Oncorhynchus tshawytscha*) and a non-salmonid (*Catostomus commersoni*) revealed similar differences between YOY and PYOY activity patterns (Gries *et al.* 1997; Bradford and Higgins 2001).

For YOY salmon, a duality in response to temperature is observed between 7 and 13°C. At these temperatures, YOY salmon were predominantly diurnal in early summer and nocturnal in late summer. Previously, it has been suggested that low water temperatures rather than an inherent annual rhythm trigger nocturnal activity (Fraser *et al.* 1995). However, in late summer, Gries *et al.* (1997) noticed that diel counts of YOY salmon were skewed towards nocturnal activity even at water temperatures well above 15°C. They suggested that within certain seasonal periods and water temperature ranges, factors other than water temperature might interact to determine diel patterns of activity. Our observations, made over a broader seasonal period, support this point of view. Feeding motivation might be involved since it has been shown to decline steadily from July to September regardless of temperature, food supply and competition (Metcalf *et al.* 1986; Metcalfe and Thorpe 1992). Fish might minimise the costs of obtaining a maintenance

ration in late summer, whereas earlier in the summer their strategy may have been one of maximizing net intake rate (Metcalf *et al.* 1986). The need for growth might overcome anti-predation behaviour in early summer even at cool water temperatures while in late summer and fall, concern for predation risk increased.

The diel activity pattern of PYOY salmon was skewed towards nocturnal activity during summer and fall on both rivers. Several studies have already reported persistent nocturnal activity and feeding for PYOY Atlantic salmon in warm (Gries *et al.* 1997), glacial and subarctic streams (Fraser *et al.* 1995; Amundsen *et al.* 1999, 2000) and for other salmonids as well (Hillman *et al.* 1992; Bradford and Higgins 2001). Our results extend a growing body of evidence that PYOY salmon display nocturnal activity under a wide range of conditions, not only during winter at low water temperature. Although PYOY salmon were constantly nocturnal, some fluctuations in the nocturnal index were observed. The lowest nocturnal index was found in June on the Petite Cascapédia River and in July-August on the Bonaventure River. Seasonal fluctuations in nutritional state of fishes might account for these results. It has been shown that appetite of age 1 PYOY salmon is higher in May, corresponding to the first month in which temperature rose above the lower critical level for diurnal activity (Simpson *et al.* 1996). Fish can become hyperphagic to restore fat lost during the course of winter (Higgins and Talbot 1985; Cunjak 1988; Bull *et al.* 1996; Simpson *et al.* 1996). This could explain why PYOY salmon were more diurnal in June on the Petite Cascapédia River, since diurnal feeding bouts may allow them to maximize feeding. However, on the Bonaventure River, PYOY salmon were even more diurnal later in the summer. Difference in water temperatures between the two streams may be sufficiently high to cause a distinction in trends of activity patterns. In fact, PYOY salmon of both rivers may maximize feeding in June and then, while they adopt a safer feeding strategy on the Petite Cascapédia River, PYOY salmon of the Bonaventure River may have to adopt a different strategy due to higher metabolic rates.

The disparity in diel activity patterns displayed by YOY and PYOY salmon can be viewed in terms of a trade-off between growth and predation risk. Since the scope for

growth declines with increasing body size (Brett and Groves 1979) and predation risk may be higher for larger individuals (Cerri 1983), nocturnal feeding activity may offer an optimal trade-off for larger fish. Conversely, diurnal feeding activity may be more profitable for smaller individuals with higher metabolic rates and lower predation risk. The asset protection principle (Clark 1994) predicts that there should be a threshold size below which small individuals should adopt a riskier diurnal strategy in order to increase their "asset" (*i.e.*, body mass) whereas individuals larger than the threshold size should adopt a nocturnal strategy to protect their accumulated "asset" and, hence, future fitness. Since we did not measure the size of active fish seen during snorkelling observations, our results provide only an indirect support to Clark's principle (1994). Bradford and Higgins (2001) measured steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) and chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) juveniles that were out during the day and the night and found only weak support for the asset protection principle. They suggested that decision-making about diel activity patterns might be related to size-independent factors such as recent foraging success, exposure to predators and social interactions. However, verification of Clark's (1994) asset protection principle by Bradford and Higgins (2001) was made by catching only age 0 fishes. Capturing a wider range of age and, hence, size could possibly have led to different conclusions.

From August to October, we observed a steady decrease in total daily snorkelling counts of both YOY and PYOY salmon at all sites. This general decrease in total counts may indicate a reduction in the overall activity of juvenile salmon. Riehle and Griffith (1993) have also monitored a similar decline in daytime and nighttime relative densities for juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) at decreasing temperatures in fall and early winter. They suggested that some fish might be sheltering both at night and at day, although emigration or mortality may partially account for the diminution of fish numbers. We also noticed that daily total counts of both YOY and PYOY salmon increased in the downstream direction. This might be related to stream water temperature since temperatures gradually increase from upstream to downstream sites. Higher water temperatures may offer better conditions for growth and survival of juvenile salmon.

The fact that total counts of YOY salmon were constantly lower than those of PYOY salmon, may reflect the lower accuracy of underwater counts for YOY salmon. YOY salmon generally tend to select stations in shallow water where snorkelers have difficulty to access. This can lead to a constant underestimation of fish numbers (Cunjak *et al.* 1988; Hillman *et al.* 1992). Moreover, YOY salmon might be harder than PYOY to locate due to their small size, especially in coarse substrate habitats (Cunjak *et al.* 1988). Another explanation for the low numbers of YOY salmon observed could be that a larger proportion of them were constantly sheltering compared to PYOY salmon, which has been previously observed by Gries and Juanes (1998). They suggested that intraspecific competition for food and space may have caused YOY salmon to occupy refuges to a greater extent than PYOY. Since we did not search for sheltering salmon by overturning substrate stones, this hypothesis cannot be confirmed.

Conclusion

This study has extended the range of summer temperatures where activity patterns of juvenile salmon has been assessed in natural conditions. Our results, in accordance with those of other studies (Gries *et al.* 1997; Valdimarsson *et al.* 1997; Bradford and Higgins 2001), show that the relation between temperature and diel activity patterns displayed by juvenile salmon is not clear-cut and varies with life-stage and season. Within water temperatures near the temperature-dependent switch to nocturnal activity, fish must make a trade-off according to the relative importance of feeding, growth and predation on survival. For YOY salmon, growth appeared to be a major concern in early summer but in late summer, they seemed to minimise predation risk by becoming nocturnal. This trade-off is quite different for PYOY salmon, since avoiding predation seemed to be of greater importance than growth. While salmonids are known to defend feeding territories during the day in summer (Grant and Kramer 1990) but not during the night in winter nor in summer (Fraser *et al.* 1993; Heggenes *et al.* 1993; Gries *et al.* 1997), further investigation is needed to understand implications of this behaviour on population dynamics. In summer, competition for feeding territories may be a major concern for YOY salmon while in winter and, in some cases, for the remainder of their in-stream life, competition for interstitial refuges may control survival and, hence, the carrying capacity of streams

(Armstrong and Griffith 2001). This highlights the fact that suitable substrate composed of large and unembedded stones (Rimmer *et al.* 1983; Cunjak 1988; Gries and Juanes 1998) is as important in summer than in winter (Gries and Juanes 1998). Thus, carrying capacity of streams may be more related to general habitat characteristics and to availability of shelters than to feeding territory size (Gries *et al.* 1997; Bradford and Higgins 2001; Armstrong and Griffith 2001).

5.7 Acknowledgements

We would like to thank Marc-André Pouliot for his essential assistance in field work. Thanks to partners : Société de la faune et des Parcs du Québec (New Richmond), Z.E.C. Petite Cascapédia, Association des pêcheurs sportifs de la rivière Bonaventure. Special thanks to Martin Dorais (FAPAQ), Pascal Moreau and Gaétane Bujold (Z.E.C. Petite Cascapédia), Ronald Cormier, David Bourdages and Éric Boudreau (APSB). FCAR-Équipe and CIRSA funding to N.E. Bergeron supported this study. A postgraduate scholarship grant by the Fonds de recherche sur la nature et les technologies was provided to Patricia Johnston.

5.9 References

- Amundsen, P.-A., Bergersen, R., Huru, H., and Heggberget, T.G. 1999. Diel feeding rhythms and daily food consumption of juvenile Atlantic salmon in the River Alta, northern Norway. *J. Fish Biol.* **54**: 58-71.
- Amundsen, P.-A., Gabler, H.-M., Herfindal, T., and Riise, L.S. 2000. Feeding chronology of Atlantic salmon parr in subarctic rivers: consistency of nocturnal feeding. *J. Fish Biol.* **56**: 676-686.
- Armstrong, J.D., and Griffith, S.W. 2001. Density-dependent refuge use among overwintering wild Atlantic salmon juveniles. *J. Fish Biol.* **58**: 1524-1530.
- Boudreau, É., and Bourdages, D. 2000. Inventaire ichtyologique par la pêche à l'électricité dans la rivière Petite Cascapédia, été 2000. Projet des 4 rivières, pour l'Association des Pêcheurs Sportifs de la Bonaventure, Bonaventure, Québec, Canada.
- Bourdages, D., and Boudreau, É. 2001. Inventaire ichtyologique par la pêche à l'électricité dans la rivière Bonaventure, été 2000. Projet des 4 rivières, pour l'Association des Pêcheurs Sportifs de la Bonaventure, Bonaventure, Québec, Canada.
- Bradford, M.J., and Higgins, P.S. 2001. Habitat-, season-, and size-specific variation in diel activity patterns of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **58**: 365-374.
- Brett, J.R., and Groves, T.D.D. 1979. Physiological energetics. *In* Fish physiology. Vol. 8. Edited by W.S. Hoar, D.J. Randall, and J.R. Brett. Academic Press, London, U.K. pp. 279-352.
- Bull, C.D., Metcalfe, N.B., and Mangel, M. 1996. Seasonal matching of foraging to anticipated energy requirements in anorexic juvenile salmon. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B, Biol. Sci.* **263**: 13-18.
- Cerri, R.D. 1983. The effect of light intensity on predator and prey behaviour in cyprinid fish: factors that influence prey risk. *Anim. Behav.* **31**: 736-742.
- Clark, C.W. 1994. Antipredator behavior and the asset-protection principle. *Behav. Ecol.* **5**(2):159-170.
- Contor, C.R., and Griffith, J.S. 1995. Nocturnal emergence of juvenile rainbow trout from winter concealment relative to light intensity. *Hydrobiologia* **299**: 179-183.
- Cunjak, R.A. 1988. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 2156-2160.

- Cunjak, R.A., Randall, R.G., and Chadwick, M.P. 1988. Snorkelling versus electrofishing: a comparison of census techniques in Atlantic salmon rivers. *Can. Naturalist* **115**: 89-93.
- Fraser, N.H.C., Metcalfe, N.B., and Thorpe, J.E. 1993. Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proc. R. Soc. Lond. Ser. B., Biol. Sci.* **252**: 135-139.
- Fraser, N.H.C., Heggenes, J., Metcalfe, N.B., and Thorpe, J.E. 1995. Low summer temperatures cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal. *Can. J. Zool.* **73**: 446-451.
- Fraser, N.H.C., and Metcalfe, N.B. 1997. The costs of becoming nocturnal: feeding efficiency in relation to light intensity in juvenile Atlantic salmon. *Funct. Ecol.* **11**: 385-391.
- Grant, J.W.A., and Kramer, D.L. 1990. Territory size as a predictor of the upper limit to population density of juvenile salmonids in streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**: 1724-1737.
- Gries, G., and Juanes, F. 1998. Microhabitat use by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) sheltering during the day in summer. *Can. J. Zool.* **76**: 1441-1449.
- Gries, G., Whalen, K.G., Juanes, F., and Parrish, D.L. 1997. Nocturnal activity of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in late summer: evidence of diel activity partitioning. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 1408-1413.
- Hankin, D.G., and Reeves, G.H. 1988. Estimating total fish abundance and total habitat area in small streams based on visual estimation methods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 834-844.
- Heggenes, J., and Saltveit, S.J. 1990. Seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in a Norwegian river. *J. Fish Biol.* **36**: 707-720.
- Heggenes, J., Krog, O.M.W., Lindås, O.R., Dokk, J.G., and Bremnes, T. 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *J. Anim. Ecol.* **62**: 295-308.
- Higgins, P.J., and Talbot, C. 1985. Growth and feeding in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). In *Nutrition and feeding in fish. Edited by C.B. Cowey, A.M. Mackie, and J.G. Bell.* Academic Press, London. pp. 243-263.
- Hillman, T.W., Mullan, J.W., and Griffith, J.S. 1992. Accuracy of underwater counts of juvenile chinook salmon, coho salmon, and steelhead. *North Am. J. Fish. Manage.* **12**: 598-603.

- Latulippe, C., Lapointe, M.F., and Talbot, T. 2001. Visual characterization technique for gravel-cobble river bed surface sediments; validation and environmental applications. *Earth Surface Processes and Landforms* **26**(3): 307-318.
- Metcalf, N.B., and Thorpe, J.E. 1992. Anorexia and defended energy levels in overwintering juvenile salmon. *J. Anim. Ecol.* **61**: 175-181.
- Metcalf, N.B., Huntingford, F.A., and Thorpe, J.E. 1986. Seasonal changes in feeding motivation of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Zool.* **64**: 2439-2446.
- Rader, R.B. 1997. A functional classification of the drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 1211-1234.
- Riehle, M.D., and Griffith, J.S. 1993. Changes in habitat use and feeding chronology of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in fall and the onset of winter in Silver Creek, Idaho. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**: 2119-2128.
- Rimmer, D.M., Paim, U., and Saunders, R.L. 1983. Autumnal habitat shift of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a small river. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 671-680.
- Rimmer, D.M., Saunders, R.L., and Paim, U. 1985. Effects of temperature and season on the position holding performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Zool.* **63**: 92-96.
- Simpson, A.L., Metcalf, N.B., Huntingford, F.A., and Thorpe, J.E. 1996. Pronounced seasonal differences in appetite of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*: effects of nutritional state and life-history strategy. *Funct. Ecol.* **10**: 760-767.
- STATISTICA, StatSoft, Inc. 1997. STATISTICA for Windows [Computer program manual]. Tulsa, OK. WEB: <http://www.statsoft.com>.
- Valdimarsson, S.K., and Metcalf, N.B. 1998. Shelter selection in juvenile Atlantic salmon, or why do salmon seek shelter in winter? *J. Fish Biol.* **52**: 42-49.
- Valdimarsson, S.K., and Metcalf, N.B. 1999. Effect of time of day, time of year, and life history strategy on time budgeting in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **56**: 2397-2403.
- Valdimarsson, S.K., Metcalf, N.B., Thorpe, J.E., and Huntingford, F.A. 1997. Seasonal changes in sheltering: effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon. *Anim. Behav.* **54**(6): 1405-1412.

Table 5.1 Physical characteristics of the study sites on the Petite Cascapédia and Bonaventure rivers as measured in September 2000.

Site and section	Maximum water depth (cm)	Mean water depth (cm)	Mean width (m) ^a	Mean substrate diameter (cm) ^b	Water velocity classes ^c	Distance to river mouth (km)
PC1 R	43	21	34	7.5	1	34
L	83	44		7.5	2-3	
PC2 R	68	42	30	8.0	2-3	25
L	87	43		7.5	2	
PC3 R	42	27	20	9.0	1	18
L	42	26		5.0	1-2	
PC4 R	98	74	20	6.0	2	12.5
L	50	31		4.0	1	
B1 R	68	30	36	8.0	1	56
L	51	40		10.0	2	
B2 R	63	25	85	6.0	1-2	44
L	40	27		7.0	1	
B3 R	34	16	36	9.0	1	37
L	132	47		>12.8	1	
B4 R	NA	NA	32	8.5	NA	15
L	NA	NA		NA	NA	

^a Mean wetted width of the stream at this site

^b Visual estimation

^c Visual estimation of mean water velocity, categorized in three classes: 1) < 10 cm s⁻¹, 2) 10-40 cm s⁻¹ and 3) > 40 cm s⁻¹.

Table 5.2 Nocturnal index for YOY and PYOY salmon for each snorkelling survey. Asterisks indicate cases where there was a significant difference between the proportion of YOY and PYOY salmon holding position above the substrate at night (Chi-square test with a two-dimensional contingency table, $df = 1$, * $p < 0.05$ and ** $p < 0.01$).

	June		July		August		September		October	
	YOY	P YOY	YOY	P YOY	YOY	P YOY	YOY	P YOY	YOY	P YOY
PC1	50.0	86.7	16.7	93.8**	100	100	80.0	100**	100	100
PC2	9.1	96.3**	15.0	100**	100	100	100	100	100	100
PC3	0.0	91.5**	1.7	99.1**	36.4	100**	93.3	100*	100	100
PC4	1.3	79.6**	6.8	96.3**	31.7	95.9**	85.7	99.2**	100	100
B1	0.0	98.8**	0.0	88.3**	31.0	92.2**	75.0	97.7**	100	100
B2	3.4	95.2**	6.8	83.6**	20.8	82.7**	41.3	88.8**	100	97.2
B3	3.8	92.1**	31.0	94.1**	75.5	97.4**	82.2	99.1**	100	100
B4	3.0	85.1**	13.1	72.8**	16.5	71.4**	63.9	98.6**	100	99.3

List of figures

- Figure 5.1 Location of study sites on the Petite Cascapédia and Bonaventure River (Québec, Canada). (Map was kindly provided by D. Bourdages and É. Boudreau, GRSQ)
- Figure 5.2 Schematic representation of surveyed sections (R = right bank and L = left bank).
- Figure 5.3 Mean daily water temperature at the upstream and downstream study sites of both rivers. (a) Sites PC1 and PC4 of the Petite Cascapédia River and, (b) sites B1 and B4 of the Bonaventure River. Arrows indicate snorkelling surveys and broken horizontal lines represent the 8 to 12 °C interval.
- Figure 5.4 Mean water temperature of all sites on (a) June 29, (b) July 22, (c) August 29, (d) September 27 and (e) October 28 2001, according to their distance from river mouth. Water temperature of sites PC1, PC4, B1 and B4 were taken from thermographs. Water temperature of sites PC2, PC3, B2 and B3 were calculated from significant relationships obtained between temperatures measured with a hand-held thermometer at those sites and temperatures recorded by the closest thermograph.
- Figure 5.5 Total number of (a) YOY and (b) PYOY salmon of the Petite Cascapédia River, (c) YOY and (d) PYOY salmon of the Bonaventure River observed at each snorkelling survey.
- Figure 5.6 Nocturnal index for YOY salmon of (a) YOY and (b) PYOY salmon of the Petite Cascapédia River, (c) YOY and (d) PYOY salmon of the Bonaventure River at each snorkelling survey.
- Figure 5.7 Relationship between daytime water temperature and the nocturnal index of (a) YOY and, (b) PYOY juvenile Atlantic salmon. $n = 40$ for both YOY and PYOY salmon. Solid points are corresponding to early summer observations (June-July), open points correspond to late summer (August and September) while asterisks are for fall (October) observations.

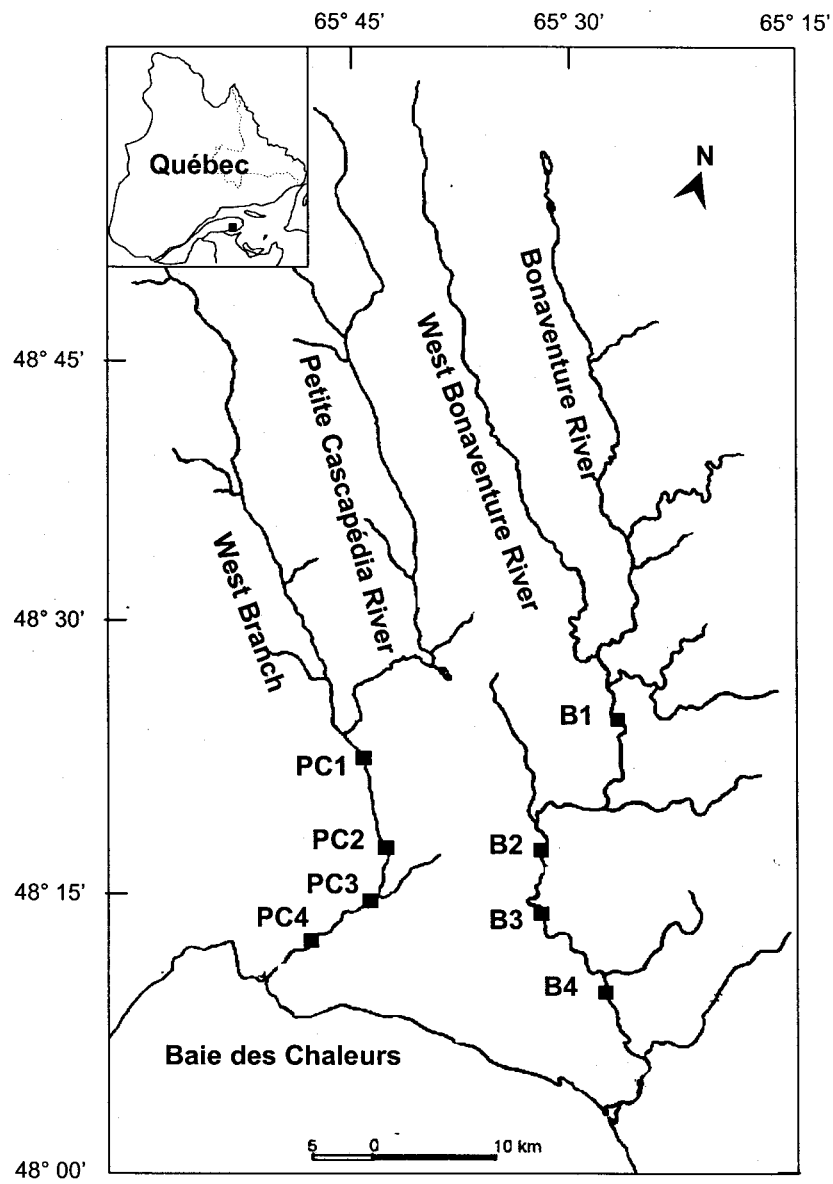


Figure 5.1 Johnston, Bergeron and Dodson

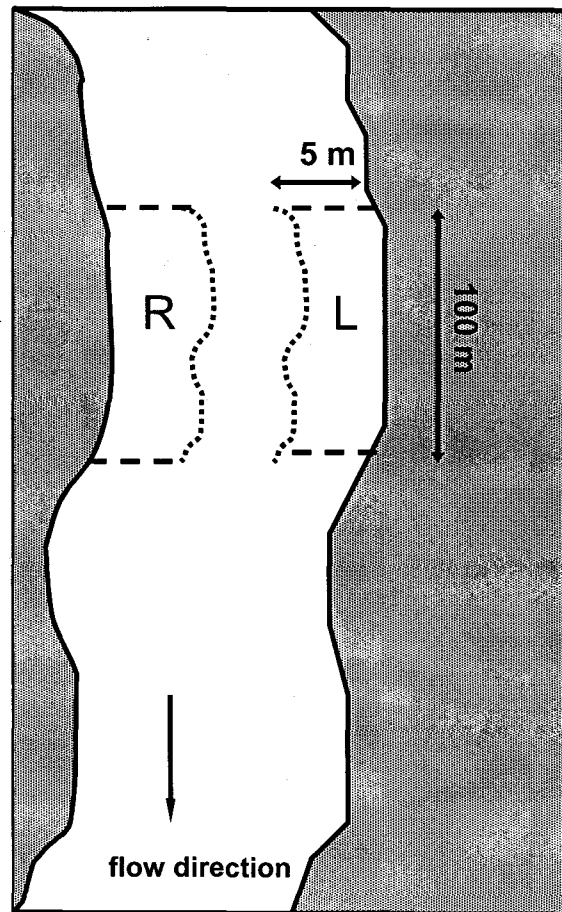


Figure 5.2 Johnston, Bergeron and Dodson

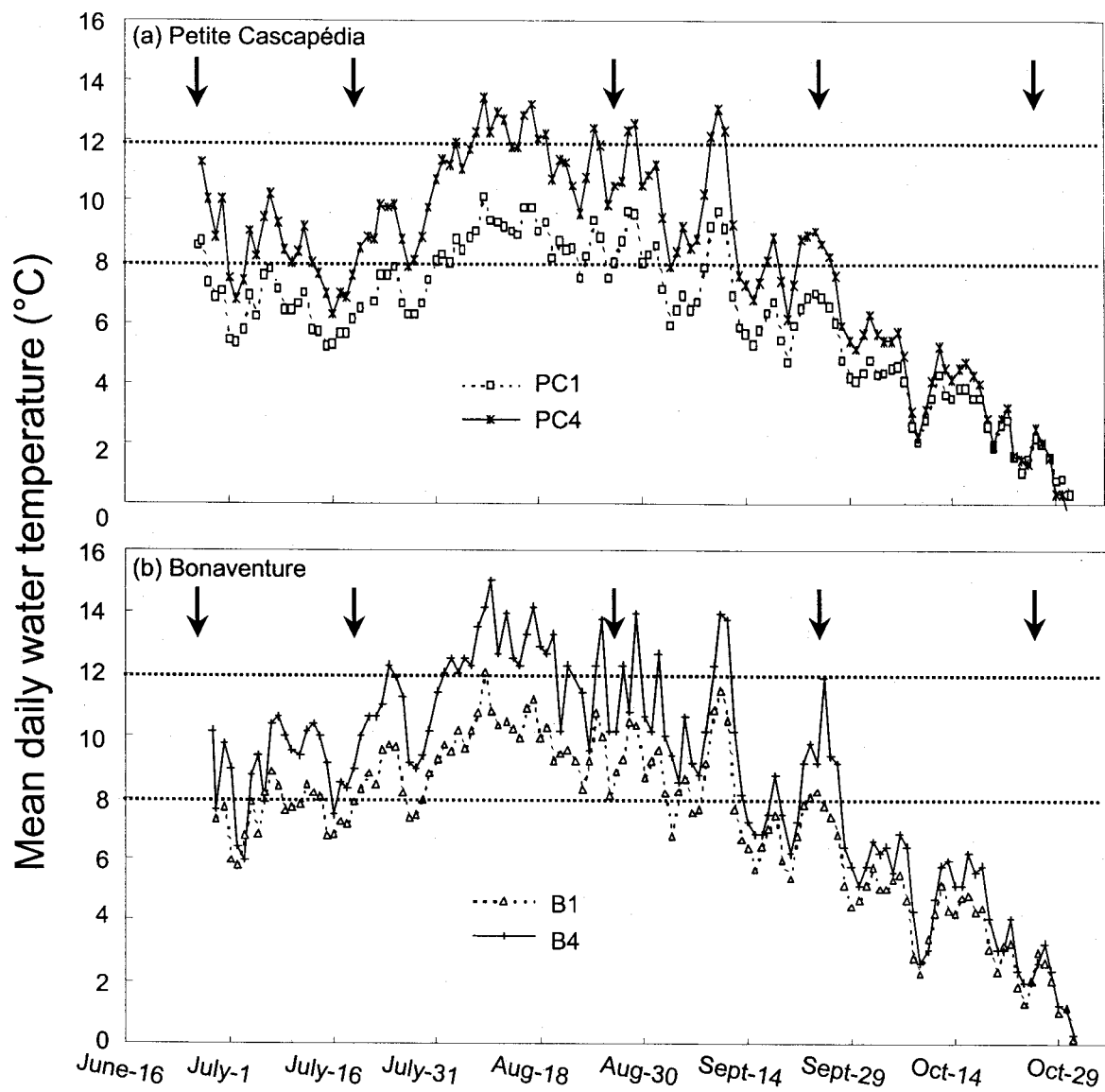


Figure 5.3 Johnston, Bergeron and Dodson

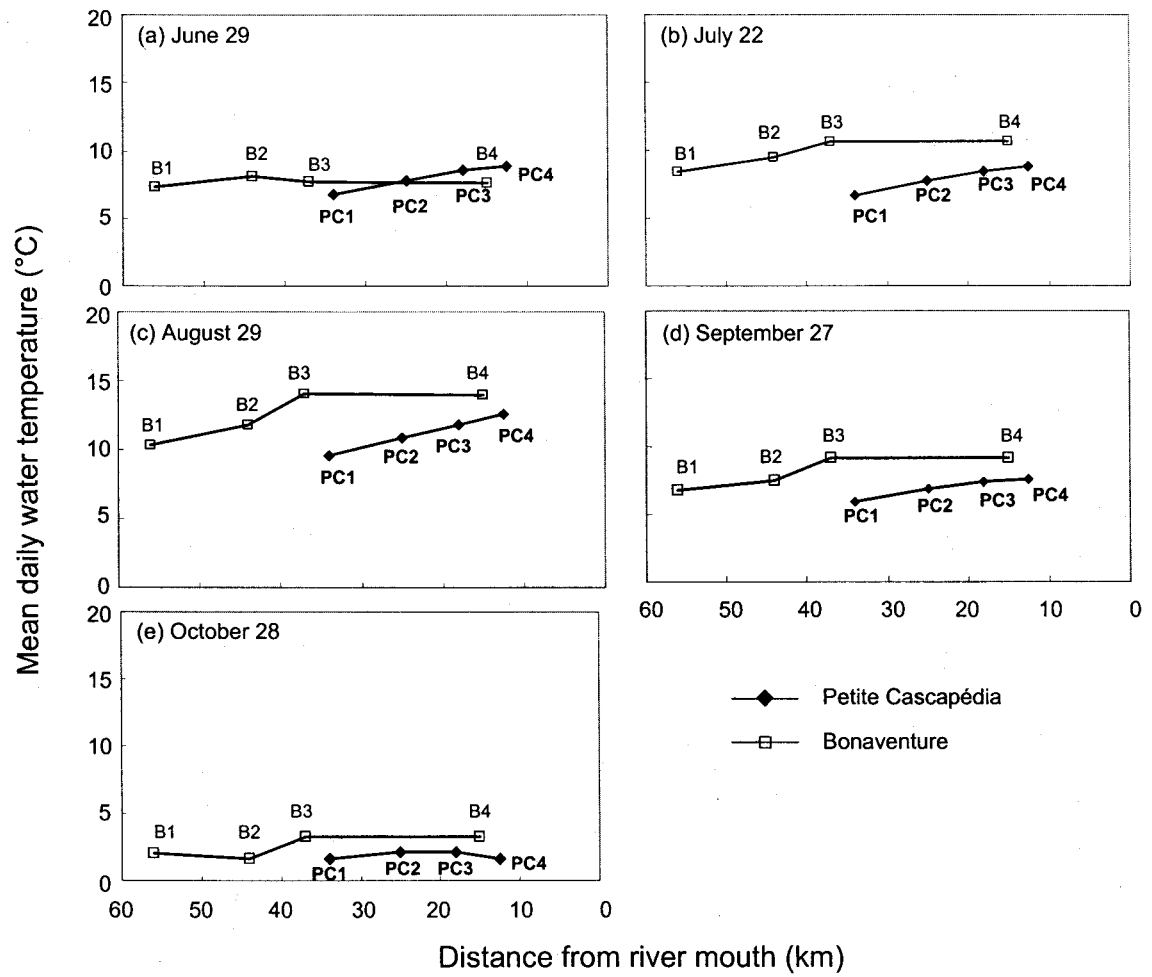


Figure 5.4 Johnston, Bergeron and Dodson

Figure 5.5 Johnston, Bergeron and Dodson

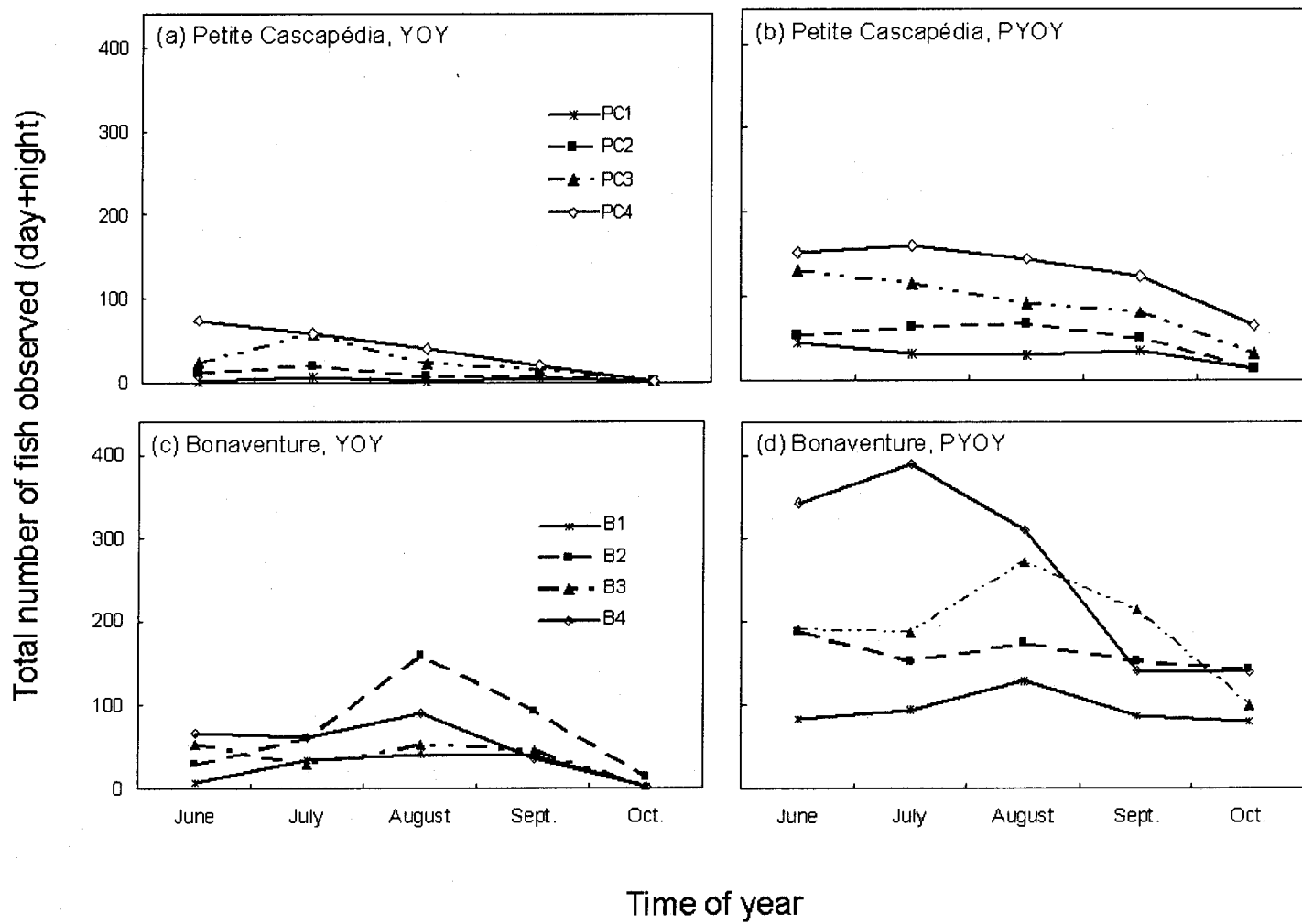
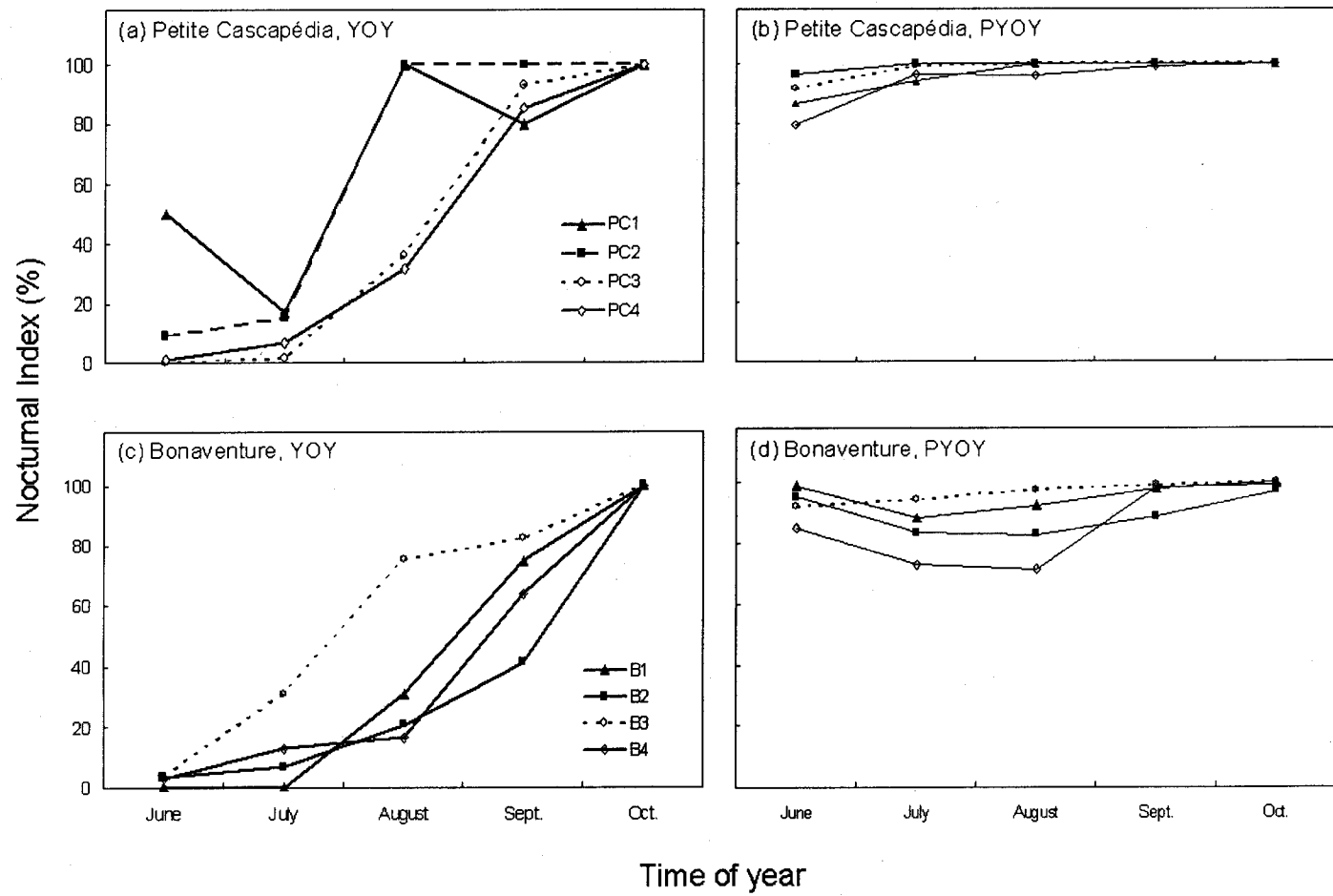


Figure 5.6 Johnston, Bergeron and Dodson



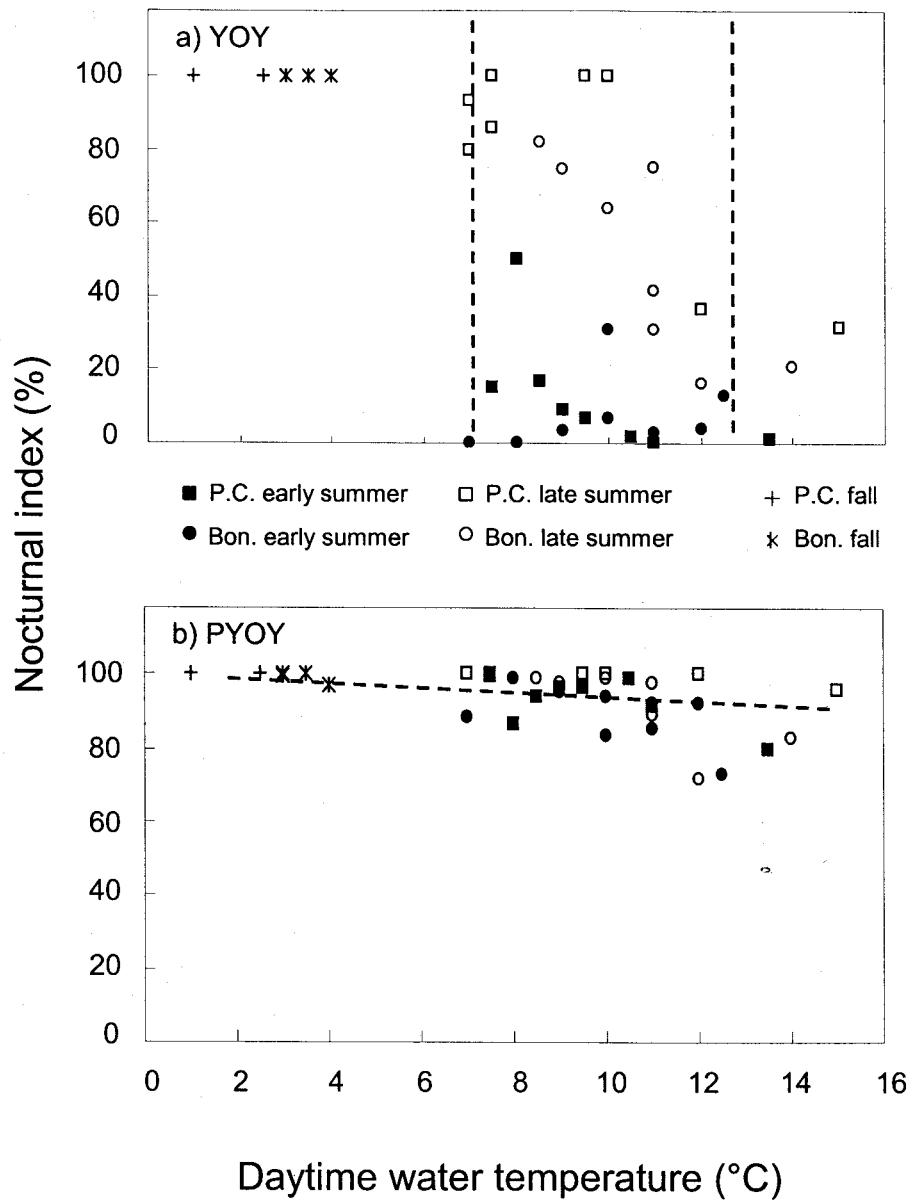


Figure 5.7 Johnston, Bergeron and Dodson

Liste de références

- Amundsen, P.-A., R. Bergersen, H. Huru et T.G. Heggberget. 1999. Diel feeding rhythms and daily food consumption of juvenile Atlantic salmon in the River Alta, northern Norway. *Journal of Fish Biology* **54**: 58-71.
- Amundsen, P.-A., H.-M. Gabler, T. Herfindal et L.S. Riise. 2000. Feeding chronology of Atlantic salmon parr in subarctic rivers: consistency of nocturnal feeding. *Journal of Fish Biology* **56**: 676-686.
- Armstrong, J.D., F.A. Huntingford et N.A. Herbert. 1999. Individual space use strategies of wild juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **55**: 1201-1212.
- Armstrong, J.D., et S.W. Griffith. 2001. Density-dependent refuge use among overwintering wild Atlantic salmon juveniles. *Journal of Fish Biology* **58**: 1524-1530.
- Arnold, G.P., P.W. Webb et B.H. Holford. 1991. The role of pectoral fins in station-holding of Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.). *Journal of Experimental Biology* **156**: 625-629.
- Aubin-Horth, N. 2002. Déterminisme de la variabilité à micro-échelle d'une stratégie de reproduction conditionnelle chez le saumon atlantique (*Salmo salar*) mâle. Thèse de doctorat. Faculté de Sciences et Génie, Université Laval, août 2002.
- Bagenal, T.B. et F.W. Tesch. 1978. Age and growth. In T. Bagenal (ed) *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. IBP Handbook No. 3, 3rd Edition. Blackwell Scientific Publications, London.
- Bardonnet, A. et J.-L. Baglinière. 2000. Freshwater habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**: 497-506.
- Beltaos, S., D.J. Calkins, L.W. Gatto, T.D. Prowse, S. Reedyk, G.J. Scrimgeour et S.P. Wilkins. 1993. Physical effects of river ice. In *Environmental aspects of river ice*. Edited by T.D. Prowse and N.C. Gridley. National Hydrology Research Institute, Environment Canada, Saskatoon, Sask. pp. 2-74.
- Bernatchez, L. et M. Giroux. 1991. Guide des poissons d'eau douce du Québec et leur distribution dans l'Est du Canada. Éditions Broquet Inc. 304 p.
- Boudreau, É. et D. Bourdages. 2000. Inventaire ichtyologique par la pêche à l'électricité dans la rivière Petite rivière Cascapédia, été 2000. Projet des 4 rivières, pour l'Association des Pêcheurs Sportifs de la Bonaventure. 16 p.
- Bourdages, D. et É. Boudreau. 2001a. Inventaire ichtyologique par la pêche à l'électricité dans la rivière Bonaventure, été 2000. Projet des 4 rivières, pour l'Association des Pêcheurs Sportifs de la Bonaventure, Bonaventure. 13 p.

- Bourdages, D. et É. Boudreau. 2001b. Recensement des populations de Grands Harles (*Mergus merganser*) sur les rivières Bonaventure, Petite-Cascapédia, Cascapédia et Nouvelle, été 2001. Projet des 4 rivières, pour l'Association des Pêcheurs Sportifs de la Bonaventure inc., l'Association des Pêcheurs Sportifs des Rivières Cascapédia inc., la Société Cascapédia inc., la Société de Restauration et de Gestion de la Nouvelle inc., Bonaventure. 25 p.
- Bradford, M.J. et P.S. Higgins. 2001. Habitat-, season-, and size-specific variation in diel activity patterns of juvenile chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) and steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 365-374.
- Brett, J.R. et T.D.D Groves. 1979. Physiological energetics. *In* Fish physiology. Vol. 8. *Edited by* W.S. Hoar, D.J. Randall, and J.R. Brett. Academic Press, London, U.K. pp. 279-352.
- Brown, R.S. et W.C. Mackay. 1995. Fall and winter movements of and habitat use by cutthroat trout in the Ram River, Alberta. *Transactions of the American Fisheries Society* **124**: 873-885.
- Bull, C.D., N.B. Metcalfe et M. Mangel. 1996. Seasonal matching of foraging to anticipated energy requirements in anorexic juvenile salmon. *Proceedings of the Royal Society of London Ser. B, Biological Sciences* **263**: 13-18.
- Campana, S.E. et C.M. Jones. 1992. Analysis of otolith microstructure data. *In* Otolith microstructure examination and analysis. *Edited by* D.K. Stevenson and S.E. Campana. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences **117**: 73-100.
- Campbell, N.A. 1995. Biologie. Éditions du Renouveau Pédagogique Inc. 1190 p.
- Caron, F., P.M. Fontaine et S.-É. Picard. 1999. Seuil de conservation et cible de gestion pour les rivières à saumon (*Salmo salar*) du Québec. Direction de la faune et des habitats, Faune et Parcs Québec, Canada. Novembre 1999. 63 p.
- Clark, C.W. et D.A. Levy. 1988. Diel vertical migration by juvenile sockeye salmon and the anti-predation window. *American Naturalist* **131** (2): 271-290.
- Clark, C.W. 1994. Antipredator behavior and the asset-protection principle. *Behavioral Ecology* **5**: 159-170.
- Contor, C.R. et J.S. Griffith. 1995. Nocturnal emergence of juvenile rainbow trout from winter concealment relative to light intensity. *Hydrobiologia* **299**: 179-183.
- Cunjak, R.A. and G. Power. 1986. Winter habitat utilization by stream resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **43**: 1970-1981.

- Cunjak, R.A. 1988. Behaviour and microhabitat of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**: 2156-2160.
- Cunjak, R.A., et R.G. Randall. 1993. In-stream movements of young Atlantic salmon (*Salmo salar*) during winter and early spring. *In* R.J. Gibson and R.E. Cutting (ed.) Production of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in natural waters. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences **118**: 43-51.
- Cunjak, R.A. et D. Caissie. 1994. Frazil ice accumulation in a large salmon pool in the Miramichi River, New Brunswick: ecological implications for overwintering fishes. *In* Proceedings of the Workshop on Environmental Aspects of River Ice. Edited by T.D. Prowse, National Hydrology Research Institute, Saskatoon, Sask., NHRI Symposium Series No. 12, p. 279-295.
- Cunjak, R.A. 1996. Winter habitat of selected stream fishes and potential impacts from land-use activity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53** (Suppl. 1): 267-282.
- Cunjak, R.A., T.D. Prowse et D.L. Parrish. 1998. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: "the season of parr discontent"? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55** (Suppl. 1): 161-180.
- Danie, D.S., J.G. Trial et J.G. Stanley. 1984. Species profiles: life histories and environmental requirements of coastal fish and invertebrates (North Atlantic), Atlantic salmon. U.S. Fish and Wildlife Service. FWS/OBS-82/11.22. U.S. Army Corps of Engineers, TR EL-82-4. 19 pp.
- DeCola, J.N. 1970. Water quality requirements for Atlantic salmon, USDI. Federal Water Quality Administration, N.E., Region, Boston, Massachusetts. 42 p.
- Dill, L.M. 1987. Animal decision making and its ecological consequences: the future of aquatic ecology and behaviour. *Canadian Journal of Zoology* **65**: 803-811.
- Donnelly, W.A. et F.G. Whoriskey Jr. 1993. Transplantation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) and crypsis breakdown. *In* R.J. Gibson and R.E. Cutting (ed.) Production of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in natural waters. Canadian Special Publication of Fisheries Aquatic Sciences **118**: 25-34.
- Dorais, M. 2001. Bilan de la situation du saumon atlantique et son exploitation en Gaspésie en 2001. Société de la faune et des parcs du Québec, Direction de l'aménagement de la faune de la Gaspésie et des Îles-de-la-Madeleine, 67 p.

- Elliot, J.M. 1990. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory brown trout, *Salmo trutta*. II. Fish growth and size variation. *Journal of Animal Ecology* **59**: 803-818.
- Elson, P.F. 1975. Atlantic salmon rivers smolt production and optimal spawning: an overview of natural production. *Int. Atlantic Salmon Foundation Special Publication Series* **6**: 96-119.
- Feltham, M.J. 1990. The diet of red-breasted mergansers (*Mergus serrator*) during the smolt run in N.E. Scotland: the importance of salmon (*Salmo salar*) smolts and parr. *Journal of Zoology* **222**: 285-292.
- Fraser, N.H.C., N.B. Metcalfe et J.E. Thorpe. 1993. Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of the Royal Society of London Ser. B.* **252**: 135-139.
- Fraser, N.H.C., J. Heggenes, N.B. Metcalfe et J.E. Thorpe. 1995. Low summer temperatures cause juvenile Atlantic salmon to become nocturnal. *Canadian Journal of Zoology* **73**: 446-451.
- Fraser, N.H.C. et N.B. Metcalfe. 1997. The costs of becoming nocturnal: feeding efficiency in relation to light intensity in juvenile Atlantic salmon. *Functional Ecology* **11**: 385-391.
- Garside, E. 1973. Ultimate upper lethal temperature of Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Zoology* **5**: 898-900.
- Godfrey, W.E. 1989. *Les oiseaux du Canada*. Édition révisée. Éditions Broquet Inc. 650 p.
- Good, S.P., J.J. Dodson, M.G. Meekan et D.A.J. Ryan. 2001. Annual variation in size-selective mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 1187-1195.
- Gotceitas, V. et J.-G. J. Godin. 1993. Effects of aerial and in-stream threat of predation on foraging by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). In R.J. Gibson and R.E. Cutting (ed.) *Production of juvenile Atlantic salmon, Salmo salar, in natural waters*. *Canadian Special Publication of Fisheries Aquatic Sciences* **118**: 35-41.
- Graham, W.D., J.E. Thorpe et N.B. Metcalfe. 1996. Seasonal current holding performance of juvenile Atlantic salmon in relation to temperature and smolting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**: 80-86.
- Grant, J.W.A et D.L. Kramer. 1990. Territory size as a predictor of the upper limit to population density of juvenile salmonids in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**: 1724-1737.

- Gregory, J.S. et J.S. Griffith. 1996a. Winter concealment by subyearling rainbow trout: space size selection and reduced concealment under surface ice and in turbid water conditions. *Canadian Journal of Zoology* **74**: 451-455.
- Gregory, J.S. et J.S. Griffith. 1996b. Aggressive behaviour of underyearling rainbow trout in simulated winter concealment habitat. *Journal of Fish Biology* **49**: 237-245.
- Gries, G., K.G. Whalen, F. Juanes et D.L. Parrish. 1997. Nocturnal activity of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in late summer: evidence of diel activity partitioning. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 1408-1413.
- Gries, G. et F. Juanes. 1998. Microhabitat use by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) sheltering during the day in summer. *Canadian Journal of Zoology* **76** (8): 1441-1449.
- Griffith, J.S. et R.W. Smith. 1993. Use of winter concealment cover by juvenile cutthroat and brown trout in the South Fork of the Snake River, Idaho. *North American Journal of Fisheries Management* **13**: 823-830.
- Hankin, D.G. et G.H. Reeves. 1988. Estimating total fish abundance and total habitat area in small streams based on visual estimation methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**: 834-844.
- Harvey, B.C. et R.J. Nakamoto. 1997. Habitat-dependent interactions between two size-classes of juvenile steelhead in a small stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 27-31.
- Higgins, P.J. et C. Talbot. 1985. Growth and feeding in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). In *Nutrition and feeding in fish. Edited by C.B. Cowey, A.M. Mackie and J.G. Bell. Academic Press, London. pp. 243-263.*
- Heggenes, J., et S.J. Saltveit. 1990. Seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young Atlantic salmon, *Salmo salar* L., and brown trout, *Salmo trutta* L., in a Norwegian river. *Journal of Fish Biology* **36**: 707-720.
- Heggenes, J., O. M. W. Krog, O.R. Lindås, J.G. Dokk et T. Bremnes. 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *Journal of Animal Ecology* **62**: 295-308.
- Heland, M., P. Gaudin et A. Bardonnet. 1995. Mise en place des premiers comportements et utilisation de l'habitat après l'émergence chez les salmonidés d'eau courante. *Bulletin français de la pêche et de la pisciculture* **337/338/339** : 191-197.
- Jakober, M.J., T.E. McMahon, R.F. Thurow et C.G. Clancy. 1998. Role of stream ice on fall and winter movements and habitat use by bull trout and cutthroat trout in Montana headwater streams. *Transactions of the American Fisheries Society* **127**: 223-235.

- Jones, C.M. 1992. Development and application of the otolith increment technique. *In* D.K. Stevenson and S.E. Campana (ed.) Otolith microstructure examination and analysis. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences **117**: 1-11.
- Kreivi, P., T. Muotka, A. Huusko, A. Mäki-Petäys, A. Huhta et K. Meissner. 1999. Diel feeding periodicity, daily ration and prey selectivity in juvenile brown trout in a subarctic river. *Journal of Fish Biology* **55**: 553-571.
- Leim, A.H. et Scott, W.B. 1972. Poissons de la côte Atlantique du Canada. Office des recherches sur les pêcheries du Canada, Environnement Canada. 530 p.
- Lima, S.L. et L.M. Dill. 1990. Behavioral decisions made under the risk of predation: a review and prospectus. *Canadian Journal of Zoology* **68**: 619-640.
- Lowenstein, O. 1971. The labyrinth. *In* W.S. Hoar and D.J. Randall (ed.). Fish physiology, Vol. 5. Academic Press, New York, NY. p. 207-240.
- Martel, G. 1996. Growth rate and influence of predation risk on territoriality in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**: 660-669.
- Meekan, M.G., J.J. Dodson, S.P. Good et D.A.J. Ryan. 1998a. Otolith and fish size relationships, measurement error, and size-selective mortality during the early life of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 1663-1673.
- Meekan, M.G., D.A.J. Ryan, J.J. Dodson et S.P. Good. 1998b. Does mortality select size or growth potential in young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)? A simulation based on otolith-fish size relationships. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 1674-1681.
- Metcalf, N.B., F.A. Huntingford et J.E. Thorpe. 1986. Seasonal changes in feeding motivation of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology* **64** (11): 2439-2446.
- Metcalf, N.B., F.A. Huntingford, J.E. Thorpe et C.E. Adams. 1990. The effects of social status on life-history variation in juvenile salmon. *Canadian Journal of Zoology* **68**: 2630-2636.
- Metcalf, N.B. et J.E. Thorpe. 1992. Anorexia and defended energy levels in overwintering juvenile salmon. *Journal of Animal Ecology* **61**: 175-181.
- Metcalf, N.B., S.K. Valdimarsson et N.H.C. Fraser. 1997. Habitat profitability and choice in a sit-and-wait predator: juvenile salmon prefer slower currents on darker nights. *Journal of Animal Ecology* **66**: 866-875.

- Metcalf, N.B., N.H.C. Fraser et M.D. Burns. 1998. State-dependent shifts between nocturnal and diurnal activity in salmon. *Proceedings of the Royal Society of London Ser.B.* **265**: 1503-1507.
- Metcalf, N.B., N.H.C. Fraser et M.D. Burns. 1999. Food availability and the nocturnal vs. diurnal foraging trade-off in juvenile salmon. *Journal of Animal Ecology* **68**: 371-381.
- Mikheev, V.N., N.B. Metcalf, F.A. Huntingford et J.E. Thorpe. 1994. Size-related differences in behaviour and spatial distribution of juvenile Atlantic salmon in a novel environment. *Journal of Fish Biology* **45**: 379-386.
- Nislow, K.H., C. Folt et M. Seandel. 1998. Food and foraging behavior in relation to microhabitat use and survival of age-0 Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**: 116-127.
- Pepin, P. et T.H. Shears. 1995. Influence of body size and alternate prey abundance on the risk of predation to fish larvae. *Marine Ecology Progress Series* **128**: 279-285.
- Peterson, R.H., P.G. Daye et J.L. Metcalf. 1980. Inhibition of Atlantic salmon (*Salmo salar*) hatching at low pH. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**: 770-774.
- Picard, S.-É. 1998. Élaboration d'un indice de qualité d'habitat (IQH) caractérisant les aires de croissance des juvéniles de saumon atlantique (*Salmo salar*) pour les rivières du Québec. Mémoire de maîtrise, Université du Québec à Rimouski. 85 p.
- Power, G., R. Cunjak, J. Flannagan et C. Katopodis. 1993. Biological effects of river ice. *In* Environmental aspects of river ice. *Edited by* T.D. Prowse and N.C. Gridley. National Hydrology Research Institute, Environment Canada, Saskatoon, Sask. pp. 97-119.
- Power, G., R.S. Brown et J.G. Imhof. 1999. Groundwater and fish, insights from northern North America. *Hydrological Processes* **13**: 401-422.
- Prowse, T.D. 2001. River-ice ecology. I: Hydrologic, geomorphic, and water-quality aspects. *Journal of Cold Regions Engineering* **15** (1): 1-16.
- Puckett, K.J. and L.M. Dill. 1985. The energetics of feeding territoriality in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Behaviour* **92**: 97-111.
- Rader, R.B. 1997. A functional classification of the drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **54**: 1211-1234.

- Riehle, M.D. et J.S. Griffith. 1993. Changes in habitat use and feeding chronology of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in fall and the onset of winter in Silver Creek, Idaho. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 2119-2128.
- Rimmer, D.M., U. Paim et R.L. Saunders. 1983. Autumnal habitat shift of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in a small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **40** (6): 671-680.
- Rimmer, D.M., U. Paim et R.L. Saunders. 1984. Changes in the selection of microhabitat by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the summer-autumn transition in a small river. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **41**: 469-475.
- Rimmer, D.M., R.L. Saunders et U. Paim. 1985. Effects of temperature and season on the position holding performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology* **63**: 92-96.
- Rimmer, D.M. et U. Paim. 1990. Effects of temperature, photoperiod, and season on the photobehaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Zoology* **68**: 1098-1103.
- Secor, D.H., J.M. Dean et E.H. Laban. 1991. Manual for otolith removal and preparation for microstructure examination. Baruch Institute Technical Report 91-1, University of South Carolina, Columbia, SC, 85 p.
- Simpson, A.L., N.B. Metcalfe, F.A. Huntingford et J.E. Thorpe. 1996. Pronounced seasonal differences in appetite of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*: effects of nutritional state and life-history strategy. *Functional Ecology* **10**: 760-767.
- Stradmeyer, L. et J.E. Thorpe. 1987. Feeding behaviour of wild Atlantic salmon, *Salmo salar* L., parr in mid- to late summer in a Scottish river. *Aquaculture and Fisheries Management* **18**: 33-49.
- Valdimarsson, S.K., N.B. Metcalfe, J.E. Thorpe et F.A. Huntingford. 1997. Seasonal changes in sheltering: effect of light and temperature on diel activity in juvenile salmon. *Animal Behaviour* **54** (6): 1405-1412.
- Valdimarsson, S.K. et N.B. Metcalfe. 1998. Shelter selection in juvenile Atlantic salmon, or why do salmon seek shelter in winter? *Journal of Fish Biology* **52**: 42-49.
- Valdimarsson, S.K. et N.B. Metcalfe. 1999. Effect of time of day, time of year, and life history strategy on time budgeting in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**: 2397-2403.

- Villarreal, C.A., J.E. Thorpe et M.S. Miles. 1988. Influence of photoperiod on growth changes in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Journal of Fish Biology* **33**: 15-30.
- Wankowski, J.W.J. 1981. Behavioural aspects of predation by juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on particulate, drifting prey. *Animal Behaviour* **29**: 557-571.
- Watt, W.U., C.U. Scott et W.J. White. 1983. Evidence of acidification of some Nova Scotia rivers and its impact on Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **40**: 462-473.
- West, C.J. et P.A. Larkin. 1987. Evidence for size-selective mortality of juvenile sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in Babine Lake, British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **44**: 712-721.
- Whalen, K.G., et D.L. Parrish. 1999. Nocturnal habitat use of Atlantic salmon parr in winter. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**: 1543-1550.
- Wright, P.J., D. Rowe et J.E. Thorpe. 1991. Daily growth increments in the otoliths of Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L., and the influence of environmental factors on their periodicity. *Journal of Fish Biology* **39**: 103-113.