

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

**Analyse de la variabilité spatio-temporelle des refuges  
thermiques à l'échelle du paysage lotique : Importance pour  
les populations de saumon atlantique (*Salmo salar*)**

**Riverscape analysis of the spatio-temporal variability of thermal refuges:  
Significance for Atlantic salmon (*Salmo salar*) populations**

Stephen J. Dugdale

Thèse présentée  
pour l'obtention  
du grade de Philosophiae Doctor (Ph.D)  
en sciences de la terre

Jury d'évaluation :

Examineurs externes : Christian Torgersen, US Geological Service and University of  
Washington  
Jeff McKenzie, McGill University

Examineur interne : Erwan Gloaguen, Institut National de la Recherche Scientifique

Directeur de recherche : Normand Bergeron, Institut National de la Recherche Scientifique

Co-directeur de recherche : André St-Hilaire, Institut National de la Recherche Scientifique



## REMERCIEMENTS

While a good portion of this thesis is written in French, I don't think that I can give justice to my feelings regarding the acknowledgements unless they're written in my native language...so here goes:

Thanks go firstly to the research partners and funding sources without whom this work would not have been possible. This thesis forms a contribution to a larger NSERC/CSNRG collaborative research and development project in partnership with the Ouranos consortium. Additional funding was provided by the Restigouche River Watershed Management Council/Conseil de Gestion du Bassin Versant de la rivière Restigouche, the NSERC/CSNRG HydroNet project and the Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL).

I owe a huge debt of gratitude to my research director, Normand Bergeron, for his patience, enthusiasm, knowledge and supervision at every stage of my PhD. It's impossible to put in words the importance of his contribution to this project. Since he met me (and Lucy) at the airport in cold January 2010, I've enjoyed pretty much every minute I've spent on the project and every second that I've spent in Québec. Thank you for persuading me/us to come here and embark on such a great adventure.

I'd also like to thank my co-director, André St-Hilaire, whose input on all things temperature, statistics and everything in between has been invaluable. His patience in responding to my myriad stats questions and ability to make complex concepts seem easy have hugely improved this thesis and made me a better researcher.

Thanks also to everyone in Labo Bergeron and beyond at the INRS who have been so welcoming, especially at the start of the project: Maxime Rousseau, Clément Clerc, Carole-Anne Gillis, J-B Torterotot and Elsa Goerig. I've hugely appreciated their friendship, help with the project (especially Max and Clem) and willingness to put up with a constant stream of French questions for almost 5 years! Thanks also to Marc-André Pouliot and Francis Berubé for useful advice on all things technical.

Finally, thank you to Lucy Niccol for all that we've done together and for everything that's to come. None of this would have been possible without you.



## RÉSUMÉ

La température de l'eau est l'un des facteurs clé de l'habitat en rivière, contrôlant à la fois la distribution et le comportement des organismes aquatiques. Comme toutes les espèces ectothermes, les salmonidés sont incapables de contrôler eux-mêmes leur température corporelle et sont par conséquent particulièrement intolérants aux températures élevées. Afin de survivre aux épisodes de chaleurs extrêmes, ils doivent ainsi trouver et utiliser des zones où l'eau est plus froide que celle du chenal principal. Ces zones, appelées refuges thermiques, jouent un rôle important dans le maintien des populations de poissons dans des rivières qui seraient normalement trop chaudes pour une espèce donnée. En raison du réchauffement prévu de la température de l'eau causé par le changement climatique, il est probable que les refuges thermiques joueront un rôle de plus en plus important sur la survie des salmonidés en eau douce. Une meilleure compréhension de ces refuges est donc essentielle. Cependant, les facteurs contrôlant la variabilité spatio-temporelle des refuges thermiques ainsi que leurs impacts sur les salmonidés demeurent méconnus. Cette thèse a pour objectif d'améliorer les connaissances sur les refuges thermiques en mettant en lumière les facteurs responsables de leur variabilité temporelle et spatiale ainsi que leur utilisation par les salmonidés à l'échelle du paysage lotique («riverscape»), ceci en utilisant le saumon atlantique comme espèce modèle.

Afin de caractériser la variabilité spatio-temporelle des refuges thermiques, nous avons développé un système hélicoptère d'imagerie optique et infrarouge thermique. Ce système, conçu pour acquérir des images optiques et thermiques d'une résolution de  $\sim 3$  cm et  $\sim 20$  cm respectivement à partir d'une altitude de 300 m AGL, a été utilisé afin d'obtenir des images de deux rivières à saumon du Québec, la rivière Ouelle et la rivière Restigouche. Les données provenant de six survols aériens de la Ouelle, effectués entre 2009 et 2011, ont été utilisés afin de caractériser la variabilité temporelle des refuges thermiques ainsi que les facteurs la contrôlant. Nous avons observé que la variabilité temporelle était différente selon le type de refuge. Ceux qui provenaient des processus d'eau souterraine étaient beaucoup plus variables dans le temps que ceux associés aux tributaires. De plus, la variabilité temporelle des suintements latéraux d'eau souterraine était fortement corrélée avec le débit moyen saisonnier, ce qui indique que la variabilité des refuges thermiques est générée par des tendances hydrométéorologiques à long terme. Ces résultats sont les premiers à relier la dynamique temporelle des refuges à des conditions hydrométéorologiques et offrent des informations

précieuses sur la façon dont l'évolution des régimes climatiques pourrait influencer l'hétérogénéité de la température des rivières dans le futur.

Les facteurs contrôlant la variabilité spatiale des refuges thermiques ont été examinés en utilisant les images thermique et optique de ~700 km de la rivière Restigouche. Cette base de données comprenant plus de 38 000 images est sans précédent dans le domaine de la télédétection fluviale, et offre une opportunité unique de comprendre les processus responsables de la présence et de l'abondance des refuges thermiques sur un bassin versant entier. Parmi les refuges thermiques identifiés à partir des images aériennes, ceux associés aux processus d'eau souterraine ont été identifiés comme étant à la fois les plus abondants et les plus variables dans l'espace. Une analyse SIG a indiqué que la présence ou l'absence de refuges thermiques d'eau souterraine est positivement reliée à la courbure du chenal et à la proximité de vallées tributaires. À plus grande échelle, les résultats montrent que la densité de refuges thermiques par km est fortement corrélée avec le degré de confinement du chenal dans sa vallée (mesurée comme le rapport entre la largeur de la vallée et la largeur du chenal). Cette étude est parmi les premières à démontrer comment la géomorphologie du paysage régit la distribution spatiale des refuges thermiques. Par ailleurs, les résultats présentent un potentiel considérable pour guider des stratégies de conservation ciblées permettant de préserver les habitats thermiques les plus importants dans les rivières touchées par le changement climatique.

Le rôle des épisodes de température élevés sur les mouvements des saumons à l'échelle du tronçon a été examiné à l'aide d'une étude de marquage-recapture utilisant la télémétrie PIT («Passive Integrated Transponders»). Des antennes PIT placées autour de deux refuges thermiques et aux limites amont et aval du tronçon du cours d'eau principal dans lequel ils se déversent ont été utilisés pour enregistrer les mouvements des salmonidés en réponse à une température d'eau élevée. Il a été observé que le mouvement des poissons aux limites du tronçon se produisait en moyenne 135 minutes avant la taille maximale des agrégations dans les refuges thermiques. La régression logistique a montré que l'occurrence de mouvements à l'échelle du tronçon peut être prédite à partir des métriques de température simples avec un bon niveau de précision, ce qui suggère l'existence d'un seuil critique qui forcerait le saumon atlantique à se mettre à la recherche d'un refuge thermique. Ce mouvement n'a jamais été observé chez le saumon et jette un éclairage important sur la façon dont il se déplace pour trouver de l'eau fraîche pendant les canicules.

Les résultats de cette thèse sont les premiers à mettre en évidence la variabilité spatio-temporelle des refuges thermiques à grande échelle, leurs mécanismes de formation et leurs impacts sur la mobilité des salmonidés à l'échelle du tronçon. Bien qu'il reste un travail considérable à faire afin de comprendre l'effet de la variation spatio-temporelle de la température de l'eau des rivières sur les populations de salmonidés, les résultats présentés dans cette thèse mettent en lumière l'importance des refuges thermiques et appuient les appels à intensifier les efforts déployés pour leur conservation, particulièrement dans les cours d'eau les plus menacés par le changement climatique.



## ABSTRACT

Water temperature is a key river habitat variable, governing the distribution and behaviour of all fluvial organisms. Like all ectothermic species, salmonids are unable to regulate their body temperature, and are thus particularly intolerant of high water temperatures. In order to survive heat waves, they thermoregulate by finding and using discrete zones of cool water. These zones, known as thermal refuges, play an important role in maintaining salmonid populations in rivers that would normally be too warm to support them. Due to predicted increases in water temperature caused by climate change, it is likely that thermal refuges will become increasingly important in ensuring the survival of salmon populations in freshwater. A better understanding of these critical cold water habitats is therefore vital. However, the factors controlling the spatio-temporal variability of these cold water habitats remain unknown. This thesis therefore aims to enhance our knowledge of thermal refuges by examining the drivers of their temporal and spatial variability and their use by salmonids at riverscape scales, taking the Atlantic salmon (*Salmo salar*) as an ecological model.

In order to characterise the spatio-temporal variability of thermal refuges, we developed an optical and thermal infrared imaging system suitable for mounting on a helicopter. This system, capable of acquiring ~3 cm optical and ~20 cm thermal images from an altitude of 300 m AGL, was used to obtain imagery of two salmon rivers in Québec, Canada, the rivière Ouelle and the rivière Restigouche. Data from six aerial surveys of the rivière Ouelle carried out between 2009 to 2011 were used to examine the temporal variability of thermal refuges and their controlling mechanisms. We observed that the temporal variability of thermal refuges varied depending on the refuge type. Those driven by groundwater processes were significantly more temporally variable than those driven by the drainage network (eg. tributaries). Temporal variability of lateral groundwater seep refuges correlated significantly with seasonal mean discharge, indicating that the variability of thermal refuges is driven by long term hydrometeorological trends. These results are the first to link refuge dynamics to hydrometeorological conditions and may offer valuable insights into how changing climatic regimes could influence these important cold water units in the future.

Factors controlling the spatial variability of thermal refuges were examined using TIR and optical imagery of ~700 km of river in the Restigouche River watershed. This dataset, comprising over 38,000 images, is unprecedented in both the remote sensing and river sciences, and offers a unique opportunity to understand the processes responsible for thermal refuges across an entire

watershed. Among the thermal refuges detected from aerial imagery, those driven by groundwater processes were both the most abundant and most spatially variable, with upland areas of the watershed showing particularly high densities of thermal refuges. GIS analysis indicated that the presence or absence of individual groundwater-driven thermal refuges was positively related to values of channel curvature and proximity of incoming tributary valleys. At larger scales, the density of thermal refuges per km was shown to correlate strongly with valley confinement (measured with a modified entrenchment ratio). This study is among the first to demonstrate how landscape geomorphology governs the spatial distribution of thermal refuges. Furthermore, the results demonstrate considerable potential for the adoption of targeted conservation strategies to preserve important thermal habitats in climate change affected rivers.

The role of high temperature events in provoking reach-scale movement of salmon towards thermal refuges was examined using a mark-recapture study based on PIT telemetry. PIT antennas placed around the thermal refuges and at the upstream and downstream limits of the reach surrounding them (identified from thermal imagery of the rivière Ouelle) were used to record the movement of salmonids in response to high temperature. It was observed that movement at the upstream and downstream antennas occurred 135 minutes prior to the peak size of aggregations in the thermal refuges. Logistic regression showed that simple temperature metrics could predict the occurrence of reach-scale movement with a high degree of accuracy, highlighting the existence of a fundamental threshold causing Atlantic salmon to make reach-scale movements in search of thermal refuges. Such movement has never before been observed in salmon and sheds important light on how they move to find cool water during heatwaves.

The results of this thesis are the first to document the spatio-temporal variability of thermal refuges at large scales and high resolutions, their driving mechanisms and their impacts on salmonid movement and behaviour at the reach scale. While there remains a considerable amount of research to be done with regards to understanding the effect of spatio-temporal variations in water temperature on salmonid populations, the results presented in this thesis highlight on the importance of thermal refuges and support their conservation, particularly in streams and rivers under threat of climate change.





# TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	iii
RÉSUMÉ.....	v
ABSTRACT .....	ix
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES FIGURES.....	xix
LISTE DES TABLEAUX .....	xxv

## CHAPITRE 1 : INTRODUCTION..... 1

1.1	Les rivières à saumon et les refuges thermiques .....	1
1.2	L'approche télédétection infrarouge thermique .....	3
1.3	Objectifs de recherche.....	3
1.4	Subdivision de la thèse .....	5

## CHAPITRE 2 : RÉVUE DE LITTÉRATURE ..... 7

2.1	Perspective du changement climatique .....	7
2.1.1	Changements climatiques globaux actuels et antérieurs .....	7
2.1.2	Changements climatiques globaux futures.....	9
2.1.3	Le changement climatique dans le nord-est de l'Amérique du Nord et en Europe de l'Ouest.....	11
2.1.4	L'effet des changements climatiques sur le régime hydrologique et la température des rivières à saumon .....	13
2.1.5	Les impacts des modifications du régime hydrologique et de la température de l'eau sur les salmonidés .....	14
2.1.5.1	<i>Le cycle de vie et l'état de santé des populations du saumon atlantique...</i>	14
2.1.5.2	<i>Les effets des changements des régimes hydrologique et thermique sur les salmonidés.....</i>	17
2.2	La température et le stress thermique chez les salmonidés.....	19
2.2.1	Le stress thermique et sa base physiologique .....	19
2.2.2	Les effets négatifs du stress thermique sur les salmonidés .....	20
2.2.3	Seuils de température d'espèces de salmonidés .....	22
2.2.4	L'évitement du stress thermique par la thermorégulation comportementale	25
2.3	La température des rivières, les refuges thermiques et l'habitat des saumons ...	27
2.3.1	Les facteurs régissant la température des rivières à différentes échelles.....	27
2.3.1.1	<i>Les processus atmosphériques .....</i>	27
2.3.1.2	<i>La topographie du bassin versant .....</i>	30
2.3.1.3	<i>Flux de chaleur au niveau du lit .....</i>	32
2.3.1.4	<i>La contribution du débit.....</i>	33

2.3.1.5	<i>Variabilité à l'échelle du micro-habitat</i> .....	34
2.3.2	<b>Les refuges thermiques et les mécanismes qui les contrôlent</b> .....	35
2.3.3	<b>Le rôle des refuges thermiques dans la définition de l'habitat du saumon</b> ...	38
2.3.4	<b>Le manque de connaissances concernant les refuges thermiques</b> .....	39
2.4	<b>Téledétection infrarouge thermique pour cartographier la température des rivières</b> .....	41
2.4.1	<b>La téledétection des rivières et l'analyse à l'échelle du paysage lotique («riverscape»)</b> .....	41
2.4.2	<b>La téledétection infrarouge thermique : principes de base</b> .....	43
2.4.3	<b>Considérations pour la téledétection infrarouge thermique des masses d'eau</b> .....	45
2.4.4	<b>La téledétection infrarouge thermique des cours d'eau : l'état d'avancement</b> ..	47
<b>CHAPITRE 3 : DÉVELOPPEMENT D'UNE MÉTHODOLOGIE DE TÉLÉDÉTECTION THERMIQUE POUR LA CARACTÉRISATION DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ THERMIQUE À L'ÉCHELLE DU PAYSAGE LOTIQUE</b> .....		51
3.1	<b>Introduction et contexte</b> .....	51
3.2	<b>Les considérations techniques</b> .....	52
3.2.1	<b>La plateforme de téledétection</b> .....	52
3.2.2	<b>Les considérations temporelles et hydrométéorologiques des survols</b> .....	52
3.2.3	<b>Altitude, vitesse de survol et résolution des images thermiques</b> .....	53
3.2.4	<b>La caméra infrarouge thermique</b> .....	54
3.3	<b>Méthodologie de téledétection thermique</b> .....	55
3.3.1	<b>Les tests préliminaires et l'élimination des faux positifs</b> .....	55
3.3.2	<b>La version finale du système de téledétection infrarouge thermique</b> .....	57
3.4	<b>Méthodologie de l'extraction des données de température</b> .....	60
3.4.1	<b>Le positionnement géographique des images</b> .....	60
3.4.2	<b>L'extraction des données</b> .....	61
3.4.3	<b>L'élimination des «sauts» de température causés par la correction de non-uniformité de la caméra thermique</b> .....	63
3.5	<b>Validation des données</b> .....	64
3.5.1	<b>Validation des données de température</b> .....	64
3.5.2	<b>Validation des refuges thermiques</b> .....	65
3.6	<b>Conclusion</b> .....	67
<b>CHAPITRE 4 : RÉSUMÉ DES TRAVAUX DE RECHERCHE</b> .....		71
4.1	<b>Variabilité temporelle des refuges thermiques et des patrons de la température de l'eau dans une rivière à saumon atlantique</b> .....	71
4.1.1	<b>Matériel et méthodes</b> .....	72

4.1.2	<b>Résultats</b> .....	72
4.1.2.1	<i>Variation de l'abondance des refuges thermiques</i> .....	72
4.1.2.2	<i>Variation de la complexité du profil en long</i> .....	73
4.1.3	<b>Discussion et conclusion</b> .....	74
4.2	<b>Analyse de la variation spatiale des refuges thermiques dans une rivière à saumon atlantique</b> .....	76
4.2.1	<b>Matériel et méthodes</b> .....	76
4.2.2	<b>Résultats</b> .....	77
4.2.2.1	<i>Variabilité spatiale des refuges thermiques</i> .....	77
4.2.2.2	<i>Présence/absence des refuges thermiques</i> .....	78
4.2.2.3	<i>Densité des refuges thermiques</i> .....	78
4.2.3	<b>Discussion et conclusion</b> .....	78
4.3	<b>Mouvement des saumons atlantique juvéniles à l'échelle du tronçon en réponse aux températures d'eau élevées</b> .....	80
4.3.1	<b>Matériel et méthodes</b> .....	80
4.3.2	<b>Résultats</b> .....	82
4.3.2.1	<i>Mouvement des tacons dans le chenal principal</i> .....	82
4.3.2.2	<i>Comparaison des détections du chenal principal et des agrégations aux refuges thermiques</i> .....	82
4.3.2.3	<i>Analyse statistique des mouvements dans le chenal principal</i> .....	82
4.3.3	<b>Discussion et conclusion</b> .....	83

**CHAPITRE 5 : TEMPORAL VARIABILITY OF THERMAL REFUGES AND WATER TEMPERATURE PATTERNS IN AN ATLANTIC SALMON RIVER.....87**

Abstract	.....	88
5.1	<b>Introduction</b> .....	89
5.2	<b>Method</b> .....	92
5.2.1	<b>Study area</b> .....	92
5.2.2	<b>Image acquisition</b> .....	94
5.2.3	<b>Data validation and extraction</b> .....	95
5.2.4	<b>Hydrometeorological data</b> .....	99
5.3	<b>Results</b> .....	102
5.3.1	<b>Temporal variability and persistence of thermal refuges</b> .....	102
5.3.2	<b>Temporal variability of long profile temperature complexity</b> .....	106
5.3.3	<b>Correlations with hydrometeorology</b> .....	111
5.4	<b>Discussion</b> .....	116
5.4.1	<b>Response of thermal refuges to long duration hydrometeorological trends</b> .....	116
5.4.2	<b>Long profile complexity, hydromorphology and short duration hydrometeorology</b> .....	117
5.4.3	<b>Implications for salmonids</b> .....	120

5.5	Conclusions .....	122
	Acknowledgements .....	123

**CHAPITRE 6 : ANALYSIS OF THE SPATIAL DISTRIBUTION OF THERMAL REFUGES IN AN ATLANTIC SALMON WATERSHED USING AIRBORNE THERMAL INFRARED IMAGERY .....** 125

Abstract.....	126
6.1 Introduction .....	127
6.2 Method .....	129
6.2.1 Study area.....	129
6.2.2 Thermal refuge inventory .....	131
6.2.3 Landscape metrics.....	133
6.2.4 Data analysis .....	137
6.3 Results .....	140
6.3.1 Thermal refuge inventory .....	140
6.3.2 Landscape links to presence/absence of individual thermal refuges .....	144
6.3.3 Landscape links to thermal refuge density .....	147
6.4 Discussion.....	149
6.4.1 Thermal refuge abundance.....	149
6.4.2 Links between landscape geomorphology and thermal refuges .....	150
6.4.2.1 Presence/absence of thermal refuges.....	150
6.4.2.2 Density of thermal refuges .....	153
6.4.3 Complexity, uncertainty and lack of links to other landscape metrics .....	156
6.5 Future implications .....	158
Acknowledgements .....	158

**CHAPITRE 7 : REACH-SCALE MOVEMENT OF JUVENILE ATLANTIC SALMON IN RESPONSE TO HIGH WATER TEMPERATURE.....** 161

Abstract.....	162
7.1 Introduction .....	163
7.2 Methodology.....	164
7.2.1 Study area.....	164
7.2.2 PIT antenna setup .....	166
7.2.3 Fish capture and PIT tagging .....	169
7.2.4 PIT data processing .....	169
7.2.4.1 Main stem detections.....	169
7.2.4.2 Thermal refuge aggregation events .....	170
7.2.5 Statistical analysis of timing and temperature of main stem detections .....	171
7.3 Results .....	172

7.3.1	Characterisation of study reach/period .....	172
7.3.2	Main stem detection events.....	174
7.3.2.1	<i>Principal component analysis</i> .....	174
7.3.2.2	<i>Main stem detection events associated with high water temperature</i> .....	174
7.3.3	Thermal refuge aggregations .....	177
7.3.3.1	<i>Principal component analysis</i> .....	177
7.3.3.2	<i>Thermal refuge aggregations associated with high water temperature</i> ....	177
7.3.4	Comparison and statistical analysis of main stem detection events versus aggregations.....	178
7.4	Discussion.....	183
7.4.1	PCA Classification of detection events .....	183
7.4.2	Timing of main stem movements .....	184
7.4.3	Temperature of main stem movements .....	185
7.4.4	Statistical analysis of movement trends .....	187
7.4.5	Recapture rate and uncertainty regarding undetected individuals .....	188
7.5	Future research and conclusions .....	189
	Acknowledgements .....	190
CHAPITRE 8 : CONCLUSION DE LA THÈSE.....		193
8.1	Avancées technologiques .....	193
8.2	Recherches fondamentales.....	194
8.3	Développements futurs .....	197
8.4	Remarques de clôture.....	200
RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....		203



## LISTE DES FIGURES

Figure 2.1 La réchauffement climatique global antérieur depuis ~1800. Source : IPCC (2013). ..7	7
Figure 2.2 La plage prévue de la hausse de la température mondiale d'ici 2100. RCPx.x («representative concentration pathway») désigne le forçage radiatif en $Wm^{-2}$ amené par une augmentation de gaz à effet de serre donnée. Source : IPCC (2013). ....9	9
Figure 2.3 La tendance globale des régimes de précipitations saisonnières d'ici 2100. Source : IPCC (2013). ....11	11
Figure 2.4 Polygone de température pour le saumon atlantique. Modifiée de Solomon & Lightfoot (2008). ....23	23
Figure 2.5 Les facteurs contrôlant la température de l'eau d'une rivière. D'après Caissie (2006). ....27	27
Figure 2.6 Les processus atmosphériques influençant la température de l'eau d'une rivière. Modifiée de Caissie (2006). ....29	29
Figure 2.7 Résurgence d'eau souterraine ou hyporhéique dans les vallées alluviales causée par la présence des ruptures de pentes (échelle du tronçon), et des séquences seuil-mouille (échelle du micro-habitat). Direction d'écoulement indiqué par les flèches. Modifiée de Baxter & Hauer (2000). ....31	31
Figure 2.8 Changement dans la température radiante de l'eau ( $\sim+0.5^{\circ} C$ ) causée par l'agitation de la surface par l'hélice d'un bateau. La rugosité du sillage du bateau le rend semble plus chaude que la reste du lac en raison de la diminution locale de l'émissivité de l'eau. ....46	46
Figure 3.1 Refuges thermiques faux positifs causés par A. De la mousse de surface. B. Des zones d'ombres. ....56	56
Figure 3.2 A. Système pan-tilt avec les caméras installées. B. Joystick et écran permettant de contrôler la direction des caméras. C. Pod de bagages contenant les caméras. D. Pod et hélicoptère prêt pour le survol. ....58	58
Figure 3.3 A. Mini-ordinateur à écran tactile utilisé pour le déclenchement synchronisé des caméras. B. Système de déclenchement branché à l'ordinateur portable durant le vol. ....59	59
Figure 3.4 Interface de la fonction Matlab développée pour enregistrer les données GPS et contrôler les caméras. ....60	60
Figure 3.5 Interface de la fonction Matlab utilisé pour extraire les données de température et pour identifier et classer les refuges thermiques. ....62	62
Figure 3.6 «Saut de température» de $\sim 1^{\circ} C$ causé par le système de correction de non-uniformité de la caméra thermique. ....64	64
Figure 3.7 Validation de températures radiantes dérivées des images thermiques avec les données thermographes. ....65	65

Figure 3.8 A. Tributaire froid (1) et suintement latéral (2) visible à partir de l'image thermique. B. Mêmes endroits dans l'image optique. C. Tributaire et suintement visible au fond (image panoramique thermique pris à partir du pont). ..... 67

Figure 5.1 A. Thermal infrared image showing thermal refuge resulting from tributary discharging into main river stem. B. Corresponding location in optical image. Modified from Bergeron and Carbonneau (2012). ..... 89

Figure 5.2 Map showing location of study area. From CanVec topographic dataset (Government of Canada, 2007)..... 93

Figure 5.3 Channel altitude and width of the rivière Ouelle and tributary La Grande Rivière..... 94

Figure 5.4 Validation of TIR-derived water temperatures using in-situ thermograph measurements. .... 96

Figure 5.5 Hydrographs for period between March 19<sup>th</sup> and October 19<sup>th</sup>. March 19<sup>th</sup> is the day on which data is available for all three years following the reactivation of the gauging station after winter. Arrows indicate timing of TIR imaging flight..... 101

Figure 5.6 Variation in absolute count of thermal refuges observed during six surveys of the rivière Ouelle and Grande. Median counts denoted by grey lines in middle of each box, 25<sup>th</sup> and 75<sup>th</sup> percentiles given by upper and lower edges. Whiskers denote extrema within 90<sup>th</sup> percentiles and outliers are indicated by crosses..... 104

Figure 5.7 Long profiles of river surface temperature (solid line) for the rivière Ouelle and temperature derivative (dashed line) as measured within a 1km downstream moving window. Shows presence of four discrete thermal links bounded by distinct hydromorphological units. 107

Figure 5.8 Long profiles of river surface temperature (solid line) for La Grande Rivière and temperature derivative (dashed line) as measured within a 1km downstream moving window. Shows presence of three discrete thermal links bounded by distinct hydromorphological units. .... 108

Figure 5.9 Variability in lateral seep count per survey as a function of average discharge since March 19th (first day on which data is available following winter). ..... 113

Figure 5.10 Variation in downstream temperature complexity (quantified as standard deviation of temperature long profile derivative) as a function of cumulative precipitation prior to survey. .. 115

Figure 6.1 Map of study area showing major rivers (bold) and smaller watercourses of Strahler order 3 and above. .... 130

Figure 6.2 A. Binary locations (presence/absence) of groundwater-driven thermal refuge classes. B. Density of groundwater-driven thermal refuges in 1 km moving window. .... 138

Figure 6.3 Variation in density of thermal refuges within the Restigouche watershed. Median counts denoted by grey lines in middle of each box, 25<sup>th</sup> and 75<sup>th</sup> percentiles given by upper and lower edges. Whiskers denote extrema within 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentiles and outliers are indicated by crosses. .... 143

Figure 6.4 Jacobs' selectivity index computed on Box-Cox transformed values of channel curvature. Negative values indicate under representation; positive values indicate over representation of thermal refuges at a particular binned value of channel curvature. Error bars denote 95% confidence intervals..... 145

Figure 6.5 Jacobs' selectivity index computed on Box-Cox transformed values of tributary valley distance. Negative values indicate under representation; positive values indicate over representation of thermal refuges at a particular binned value of tributary valley distance. Error bars denote 95% confidence intervals..... 146

Figure 6.6 Variation in mean groundwater-driven refuge density as a function of Box-cox transformed entrenchment ratio. Error bars indicate 95% confidence intervals computed on means..... 148

Figure 6.7 Example of lateral seep refuge at apex of meander associated with high value of channel curvature..... 150

Figure 6.8 Plan view of meander protrusion into groundwater flow field causing increased hydraulic gradient and groundwater flow convergence (after Dunne, 1990, 1980). Solid lines show groundwater flow direction, dashed lines indicate groundwater level contours. .... 151

Figure 6.9 Plan view of tributary valley protrusion into groundwater flow field causing increased hydraulic gradient and groundwater flow convergence (after Dunne, 1990, 1980). Solid lines show groundwater flow direction, dashed lines indicate groundwater level contours. .... 152

Figure 6.10 Example of lateral seep refuge located in front of dry tributary valley. Visible as darker colour patch in thermal image..... 153

Figure 6.11 Conceptual diagram showing variation in groundwater exfiltration between confined, semi-confined and unconfined channel sections (after Winter et al., 1998)..... 155

Figure 7.1 Map of rivière Ouelle and La Grande Rivière showing location of study reach..... 166

Figure 7.2 Schematic of study reach (2.4km section between upstream and downstream antenna pairs) showing the location of electrofishing sites and temperature loggers. .... 168

Figure 7.3 Mean temperature recorded by loggers during study period (squares). Error bars from modified Tukey-Kramer multiple comparison test (eg. Hochberg & Tamhane, 2008); loggers with non-overlapping bars recorded statistically different mean temperatures ( $p < 0.05$ ; eg. T1 and T14)..... 173

Figure 7.4 Hierarchical cluster analysis applied to PCA of temperature, discharge and time data concurrent with (a) main stem detection events and (b) tributary detection events. Shows distinct clusters related to elevated discharge, diel cycling and high temperatures. .... 176

Figure 7.5 Temperature, discharge, main stem detections and thermal refuge aggregations associated with high water temperatures during 28 day sub-study period. .... 179

Figure 7.6 Timing of main stem detection events compared to thermal refuge aggregation midpoints ( $n = 20$  and  $n = 11$  respectively). Mean times denoted by grey lines in middle of each box, 25th and 75th percentiles given by upper and lower edges. Whiskers denote extrema

within 90th percentiles and outliers are indicated by crosses. Difference is significant ( $p < 0.05$ ).  
..... 180

Figure 7.7 Mean (a) and maximum (b) water temperatures on days on which main stem detections did and did not occur ( $n = 7$  vs  $n = 21$  respectively). Mean temperatures denoted by grey lines in middle of each box, 25th and 75th percentiles given by upper and lower edges. Whiskers denote extrema within 90th percentiles and outliers are indicated by crosses. Difference is significant ( $p < 0.05$ ). ..... 181

Figure 7.8 Logistic regression models showing probability of main stem detection events as a function of degree hours above (a)  $28^{\circ}$  C and (b)  $22^{\circ}$  C. Dashed lines denote 95% confidence limits..... 182





# LISTE DES TABLEAUX

Tableau 2.1 Les limites thermiques des salmonidés. D'après Jonsson & Johnsson (2009).	24
Tableau 2.2 Types communs de refuge thermique.	36
Tableau 3.1 Principaux composants du système de télédétection. <sup>1</sup> Altitude au-dessus du niveau de la mer.	57
Table 5.1 Thermal refuge classification scheme.	98
Table 5.2 Absolute counts and percentage composition of thermal refuges observed within the rivière Ouelle and La Grande Rivière (and their combined data).	103
Table 5.3 Persistence of thermal refuges observed within the rivière Ouelle and La Grande Rivière.	105
Table 5.4 Long profile temperature complexity of the rivière Ouelle and Grande (defined as the standard deviation of the downstream temperature trend in a 1km moving window applied to long profile).	110
Table 5.5 Hydrometeorological conditions at time of survey.	112
Table 5.6 Magnitude of temperature increase or decrease in each thermal link and its correlation with precipitation in five days prior to survey. Grey shaded cells indicate significant correlation.	115
Table 6.1 Image acquisition parameters for surveyed rivers of Restigouche watershed.	132
Table 6.2 Thermal refuge classes.	133
Table 6.3 List of landscape metrics derived from various geospatial data.	135
Table 6.4 Absolute count and density of thermal refuges observed in the surveyed rivers of the Restigouche watershed.	141
Table 7.1 List of metrics extracted describing study period and main stem detection events or thermal refuge aggregations.	171
Table 7.2 Summary of parr displacements from initial release site to first detection.	174
Table 7.3 Statistics for five best-fitting logistic regression models. Quality of models ranked using Akaike's information criterion. $AIC_C$ = Akaike's size-corrected information criterion. $\Delta AIC_C$ = difference in Akaike's size-corrected information criterion in comparison to optimal model. $w_i$ = Normalised Akaike model weight. $R^2_L$ = McFadden's generalised likelihood $R^2$ analogue.	182



# CHAPITRE 1 : INTRODUCTION

## 1.1 Les rivières à saumon et les refuges thermiques

Les rivières sont des environnements dynamiques qui varient considérablement dans leurs axes spatiaux et temporels. Les habitats fluviaux sont donc très diversifiés, formant une mosaïque de différents écosystèmes qui existent et évoluent en fonction des interactions entre les processus physiques locaux (Stanford et Ward, 1993; Ward, 1998; Fausch et al., 2002; Malard et al., 2002; Ward et al., 2002). Bien que le type d'habitat présent dans une rivière dépende de l'amplitude relative de chacun de ces processus, certains d'entre eux exercent une influence particulière sur la distribution et le comportement de la faune fluviale. La température de l'eau est l'un de ces facteurs physiques qui revêt une importance particulière. Reconnu comme l'une des variables fondamentales régissant la biologie des poissons (Wilby et al., 2010), les variations locales de la température de l'eau peuvent exercer une grande influence sur le type et l'emplacement des populations de poissons présentes dans une rivière (Meisner, 1990; Rahel et al., 1996; Ebersole et al., 2001; Crozier et al., 2008).

Comme tous les poissons, les salmonidés sont des espèces ectothermes, et ne peuvent donc pas réguler leur température corporelle. Les salmonidés sont spécialement intolérants aux températures élevées (Elliott, 1991; Jonsson et Jonsson, 2009) et une exposition prolongée à des températures au-dessus du seuil critique supérieur conduit fréquemment à la mort des individus (Elliott, 1991; Elliott et Elliott, 1995, 2010). Le saumon atlantique (*Salmo salar*) est un exemple typique de poisson d'eau froide ayant développé un comportement permettant de réduire l'impact de cette vulnérabilité aux températures élevées. Ainsi, lors d'épisodes météorologiques particulièrement chauds, le saumon utilise de manière opportuniste les variations spatiales de l'habitat thermique (Breau et al., 2007; Breau et al., 2011) en sélectionnant des zones discrètes d'eau fraîche. Ces zones, appelés «refuges thermiques» jouent un rôle important dans l'atténuation des effets nuisibles des températures élevées sur les populations de saumons (Torgersen et al., 2012).

Il existe un large consensus dans le domaine des sciences fluviales que la température de l'eau des rivières des milieux tempérés et nordiques augmentera dans le futur en lien avec le réchauffement de la planète (Webb, 1996; Morrison et al., 2002; Reist et al., 2006; Ficke et al., 2007). Les modèles prévisionnels suggèrent que le changement climatique exercera une influence directe sur l'écosystème des rivières à saumon via un changement du régime des

précipitations et de l'hydrologie (Battin et al., 2007; Ficke et al., 2007; Jonsson et Jonsson, 2009; McCullough et al., 2009). Étant donné que l'ampleur et la fréquence des épisodes de stress thermique risque d'augmenter, il est probable que les refuges thermiques deviendront une composante de l'habitat vitale à la protection des espèces aquatiques intolérantes aux températures élevées.

Plusieurs études ont été consacrées à la compréhension de l'utilisation par les poissons des zones d'eau froide à des fins de refuge thermique. La plupart de celles-ci ont été menées dans des rivières à salmonidés et à l'échelle des refuges thermiques simples isolés (ex. Elliott, 2000; Magoulick et Kobza, 2003; Sutton et al., 2007; Sutton et Soto, 2012). Ces études ont porté sur les conditions thermiques incitant les salmonidés à se regrouper dans les refuges d'eau froide et sur leur comportement lors de ces agrégations (ex. Breau et al., 2007; Breau et al., 2011; Wilbur, 2012). Cependant, comme la distribution spatiale et temporelle des refuges thermiques affecte directement l'accessibilité des refuges aux salmonidés, une étude détaillée sur les refuges thermiques et leurs mécanismes causaux à des échelles spatiales et temporelles plus grandes est crucial afin de mieux comprendre les facteurs pouvant assurer la survie du saumon dans les rivières affectées par des températures élevées. Par ailleurs, étant donné que l'hétérogénéité thermique d'une rivière peut influencer les patrons de migration et mouvement des populations de poissons (Ebersole et al., 2003b), une telle étude pourrait aussi aider à la compréhension des facteurs fondamentaux régissant la distribution des populations des salmonidés.

Le développement du concept de «paysage lotique» («riverscape») suggère qu'une meilleure compréhension de la dynamique des populations ichthyennes et de leurs interactions avec l'environnement physique ne peut être atteinte que par des études menées sur une échelle spatiale continue (Vannote et al., 1980; Ward, 1998; Fausch et al., 2002; Wiens, 2002; Carbonneau et al., 2012). Cela suggère que la simple étude des refuges thermiques à l'échelle locale est insuffisante pour comprendre comment ils sont reliés aux patrons écologiques. Afin de caractériser la variabilité spatio-temporelle des refuges thermiques, leurs mécanismes causaux et leurs effets sur les populations salmonidés, il est nécessaire de produire une description ininterrompue de l'ensemble des refuges thermiques présents au sein d'une rivière ou d'un bassin versant.

## 1.2 L'approche télédétection infrarouge thermique

Le fait qu'aucune étude antérieure n'ait examiné la variabilité spatio-temporelle des refuges thermiques à grande échelle et de façon continue dans l'espace est vraisemblablement dû au manque d'outils appropriés. Jusqu'à récemment, la caractérisation à haute résolution et sur de grandes surfaces des patrons d'hétérogénéité de la température des cours d'eau était difficile, voire impossible. Les campagnes de terrain nécessaires pour obtenir une base de données adéquate pour quantifier tous les refuges thermiques présents dans une rivière étaient d'un coût prohibitif. Par conséquent, peu de données appropriées pour une caractérisation de type «riverscape» des refuges thermiques existent.

Cependant, durant les vingt dernières années, la télédétection a été de plus en plus acceptée en tant que technique alternative pour étudier les rivières à des échelles qui se prêtent pour la faune des rivières (Marcus et Fonstad, 2008, 2010; Carbonneau et al., 2012). En utilisant les données satellitaires ou aéroportées, il est maintenant possible de cartographier et de mesurer une gamme de processus fluviaux avec une résolution spatiale élevée (Carbonneau et Piégay, 2012). Par exemple, l'imagerie infrarouge thermique a déjà été utilisée avec succès pour quantifier la variabilité de la température des rivières de l'amont vers l'aval (ex. Torgersen et al., 2001; Cherkauer et al., 2005; Kay et al., 2005; Handcock et al., 2006; Madej et al., 2006), et montre un potentiel intéressant dans le cadre de l'étude des refuges thermiques. Toutefois, une telle technique n'a jamais été appliquée pour quantifier les patrons bidimensionnels de la température de l'eau à grandes échelles, ni pour cartographier l'emplacement spatio-temporel des refuges thermiques. Compte tenu de cela, l'application de l'imagerie infrarouge thermique à la problématique de l'analyse des refuges thermiques en milieu fluvial pourrait permettre d'obtenir pour la première fois un aperçu des patrons de température de l'eau de la rivière à l'échelle de bassins versants entiers.

## 1.3 Objectifs de recherche

L'objectif global de la thèse est de parvenir à une meilleure compréhension des facteurs et des processus responsables de la variabilité spatio-temporelle des refuges thermiques dans les bassins versants nordiques, cela en vue de mieux comprendre leurs effets sur les populations de salmonidés, plus spécifiquement le saumon Atlantique (*Salmo salar*). Afin d'atteindre cet

objectif général, le projet de recherche a été menée dans le contexte de quatre objectifs spécifiques: 1) développer une méthodologie de télédétection appropriée pour la caractérisation de type «riverscape» des refuges thermiques à grande échelle et à faible coût, 2) déterminer les facteurs responsables de la variabilité temporelle des refuges thermiques, 3) préciser les processus régissant la distribution spatiale des refuges thermiques à l'échelle du bassin versant et 4) caractériser le mouvement des saumons à l'échelle du tronçon associé avec l'utilisation des refuges thermiques durant les canicules.

Le premier objectif concerne le développement d'une méthodologie d'acquisition d'images infrarouges thermiques et optiques pouvant être appliquée à l'identification et la classification des refuges thermiques à grande échelle. Bien qu'en principe la technologie nécessaire pour atteindre cet objectif existe déjà, elle n'a jamais été appliquée dans le contexte de l'analyse des patrons de température de l'eau à l'échelle du paysage lotique. Les résolutions appropriées, la validation des données de température et le coût de la réalisation des survols sur de grandes surfaces ne sont donc pas pleinement connus. Une telle méthodologie doit être fiable, facile à déployer et produire des résultats qui peuvent être utilisés par les organismes de gestion des bassins versants.

Dans le cas du deuxième objectif, les résultats découlant du premier objectif (l'imagerie infrarouge thermique et optique) seront analysés en vue de mieux comprendre la variabilité temporelle des refuges thermiques d'une rivière. Des survols répétés, menés au cours de plusieurs années subséquentes, seront utilisés pour l'identification et la classification des refuges thermiques (ex. Ebersole et al., 2003a; Torgersen et al., 2012). L'abondance de refuges thermiques sera quantifiée pour chaque survol et mise en relation avec des variables hydrométéorologiques afin d'explorer les processus responsables de la variabilité temporelle observée.

Le troisième objectif consiste à documenter la distribution spatiale des refuges thermiques dans un grand bassin versant afin d'examiner les liens entre les patrons de distribution observés et les variables du paysage. Une série de variables hydromorphologiques seront assemblées à partir d'une analyse utilisant des systèmes d'information géographique (SIG), et des méthodes statistiques seront utilisées pour explorer les liens avec la présence/absence ainsi que la densité par kilomètre des refuges thermiques dans le bassin versant.

Le quatrième et dernier objectif consiste à quantifier comment les salmonidés répondent aux refuges thermiques à l'échelle du tronçon. Bien que certains chercheurs aient déjà documenté le comportement des saumons durant les agrégations, aucune étude n'existe concernant les

mouvements des poissons à l'échelle du tronçon en lien avec la recherche de refuges thermiques. En outre, les signaux thermiques et temporels amenant les poissons à se déplacer pendant les périodes de canicule sont peu connus. Une approche utilisant la technologie des transpondeurs passifs intégrés («PIT-tags») sera employée pour quantifier les mouvements des salmonidés dans un tronçon de rivière identifié à partir des images thermiques. Les indices thermiques et temporels associés avec le mouvement des salmonidés seront mesurés, et un modèle de régression logistique permettra de prédire les mouvements à l'échelle du tronçon en fonction des données thermiques.

## **1.4 Subdivision de la thèse**

Cette thèse comprend huit chapitres. L'introduction, soulignant la problématique de la thèse, est suivie par une revue de littérature exhaustive. Cette revue met en contexte le projet de recherche en fonction du phénomène de réchauffement climatique, de la biologie des salmonidés, des facteurs régissant la température de l'eau en rivière et de la télédétection infrarouge thermique. Le troisième chapitre détaille les travaux effectués dans le cadre du premier objectif de la thèse, soit le développement d'une méthodologie pour l'acquisition d'imagerie infrarouge thermique appropriée pour la caractérisation des refuges thermiques à grande échelle. Le quatrième chapitre présente de courts résumés en français des articles rédigés en anglais et présentés dans les chapitres subséquents. Le chapitre 5 présente un article publié dans *Remote Sensing of Environment* concernant la variabilité temporelle des refuges thermiques et ses liens avec l'hydrométéorologie. Le chapitre 6 présente un article accepté avec révisions dans *Remote Sensing of Environment* portant sur la variabilité spatiale des refuges thermiques et sa correspondance avec des variables hydrogéomorphologiques. Le chapitre 7 correspond à un article pour soumission à *Ecology of Freshwater Fish* sur le mouvement à l'échelle du tronçon des salmonidés juvéniles en fonction de la température de l'eau. Enfin, le huitième et dernier chapitre comprend une conclusion générale de la thèse suivie d'une brève discussion de la recherche à venir.



## CHAPITRE 2 : RÉVUE DE LITTÉRATURE

### 2.1 Perspective du changement climatique

#### 2.1.1 Changements climatiques globaux actuels et antérieurs

Les relevés instrumentaux de la température de surface mondiale au cours des cent vingt dernières années indiquent que la terre a subi une augmentation de la température nette de  $\sim 0,85^{\circ}\text{C}$  (IPCC, 2013). Ces données, provenant d'une gamme de sources (ex. Hansen et al., 2010; Lawrimore et al., 2011; Jones et al., 2012; Rohde et al., 2013), indiquent que toutes les grandes régions du globe ont subi un réchauffement climatique (figure 2.1), et les tendances indiquent qu'elles continueront à le faire dans le futur. Chacune des trois dernières décennies a été successivement plus chaude que n'importe quelle autre période depuis le début des relevés (IPCC, 2013) et il est clair que le taux d'augmentation de la température s'accélère actuellement (Hansen et al., 2010; Lawrimore et al., 2011; Jones et al., 2012; IPCC, 2013; Rohde et al., 2013).

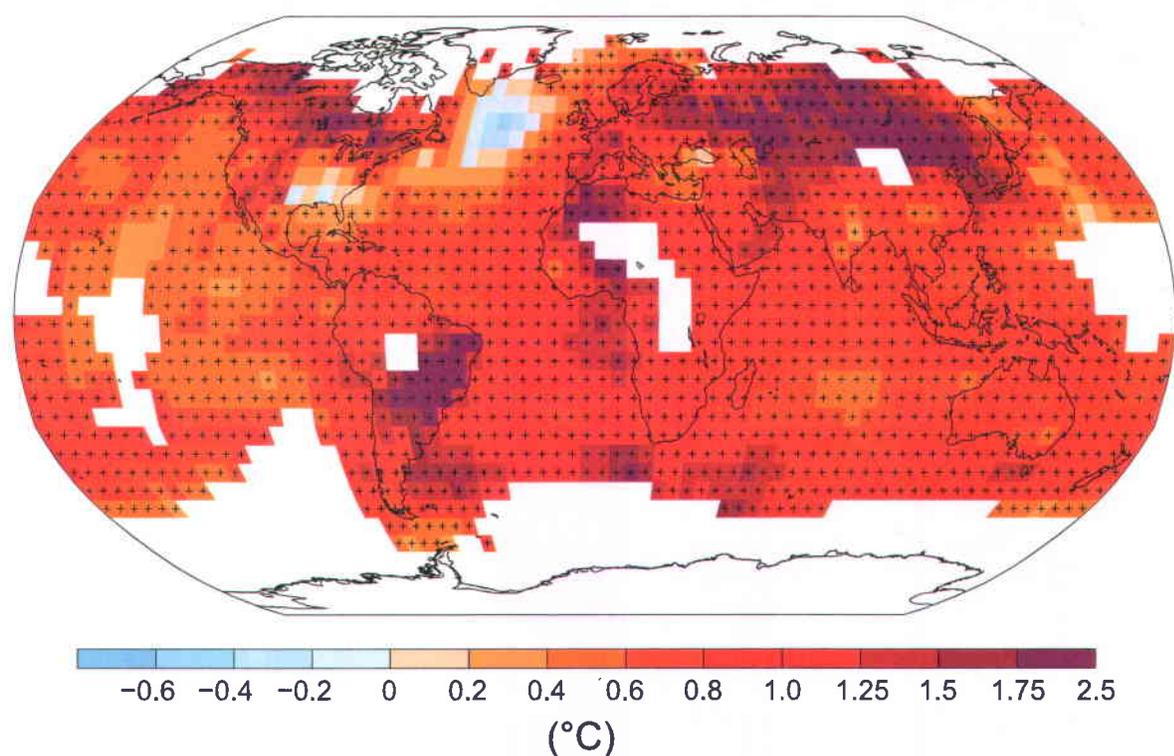


Figure 2.1 La réchauffement climatique global antérieur depuis  $\sim 1800$ . Source : IPCC (2013).

Les changements passés et actuels du régime climatique mondial ne sont pas simplement limités à la hausse générale de la température, les chercheurs ayant aussi observé des changements dans les patrons de variabilité de la température. Depuis 1950, la plage de température diurne s'est réduite (Vose et al., 2005; Donat et al., 2013), probablement dû à une différence dans les taux d'augmentation entre les températures minimales et maximales. En même temps, le nombre de jours et de nuits froids (les jours/nuits ayant une température <10<sup>e</sup> percentile du minimum journalier) a diminué, supplanté par une augmentation associée du nombre de jours et de nuits chaudes (ayant une température >90<sup>e</sup> percentile du maximum journalier; Moberg et al., 2006; Kunkel et al., 2008; Peterson et al., 2008; Efthymiadis et al., 2011). La fréquence et la durée des vagues de chaleur ont augmenté et même triplé dans certains cas (Della-Marta et al., 2007; Kunkel et al., 2008; Perkins et al., 2012), et, les années récentes ont été marquées par des canicules particulièrement intenses qui ont peu ou pas d'équivalent historique (Coumou et Rahmstorf, 2012).

Pendant que ces changements sans précédents de la température mondiale se produisent, d'autres patrons hydrométéorologiques subissent des modifications d'une ampleur similaire. Les métriques de précipitation globale ont démontré une augmentation générale de la quantité annuelle de pluie et de neige depuis 1900 (en moyenne globale; Smith et al., 2012; Becker et al., 2013; IPCC, 2013), bien qu'il reste une quantité considérable d'incertitude entre l'ampleur des tendances rapportées par les différentes études (IPCC, 2013). Cependant, les chercheurs considèrent que la fréquence d'occurrence des événements de précipitations intenses a considérablement augmenté (ex. Groisman et al., 2011; Westra et al., 2012; Skansi et al., 2013; van den Besselaar et al., 2013), ainsi que le nombre d'orages au cours de la dernière décennie (Coumou et Rahmstorf, 2012), cela étant attribuable au changement climatique (IPCC, 2013). Malgré cela, ni l'incidence des inondations ni celle des sécheresses ne semble changer de façon significative et, bien qu'il existe des rapports isolés d'augmentation des sécheresses dans certaines régions (ex. Sousa et al., 2011; Dai, 2013; Peterson et al., 2013), il n'y a pas de tendance globale uniforme concernant ces phénomènes.

Tandis que les modifications du régime mondial de précipitations sont difficiles à préciser, des tendances significatives ont été observées à plus petite échelle. Au Canada, par exemple, la précipitation moyenne annuelle a augmenté d'environ 12% entre 1950 et 2009 (Lemmen et al., 2008). Au sud-est du Canada, cela s'est traduit par une augmentation importante de la pluie pendant l'été et l'automne de l'est de l'Ontario jusqu'à la Nouvelle Écosse (Bush et al. 2014).

Cependant, cette augmentation a également été accompagnée par une diminution des précipitations hivernales (Bush et al. 2014) suggérant que les changements passés des patrons hydrométéorologiques sont fortement variables tant dans l'espace que dans le temps.

## 2.1.2 Changements climatiques globaux futures

En général, les modèles de circulation globale basés sur des scénarios d'émissions probables suggèrent que les changements climatiques futurs suivront des tendances similaires à celles observées dans le passé (IPCC, 2013). Cependant, il est prévu que l'amplitude et le taux de changement s'accroîtront considérablement (ex. Moss et al., 2010; Coumou et Rahmstorf, 2012; Deser et al., 2012; IPCC, 2013). En agrégeant les données de tous les scénarios d'émissions, une augmentation de la température de l'air à la surface du globe de 0,3° à 0.7° C est prévue pour 2035 par rapport aux niveaux actuels (Meehl et Teng, 2012; Stott et Jones, 2012; IPCC, 2013; Stott et al., 2013). Cette tendance persistera à long terme et, bien que les modèles divergent, les scénarios d'émissions moyennes (ex. voie de concentration représentative («RCP») 4.5; Thomson et al., 2011) prédisent un changement de température de 1.1° C à 2.6° C d'ici à 2100 (IPCC, 2013; figure 2.2).

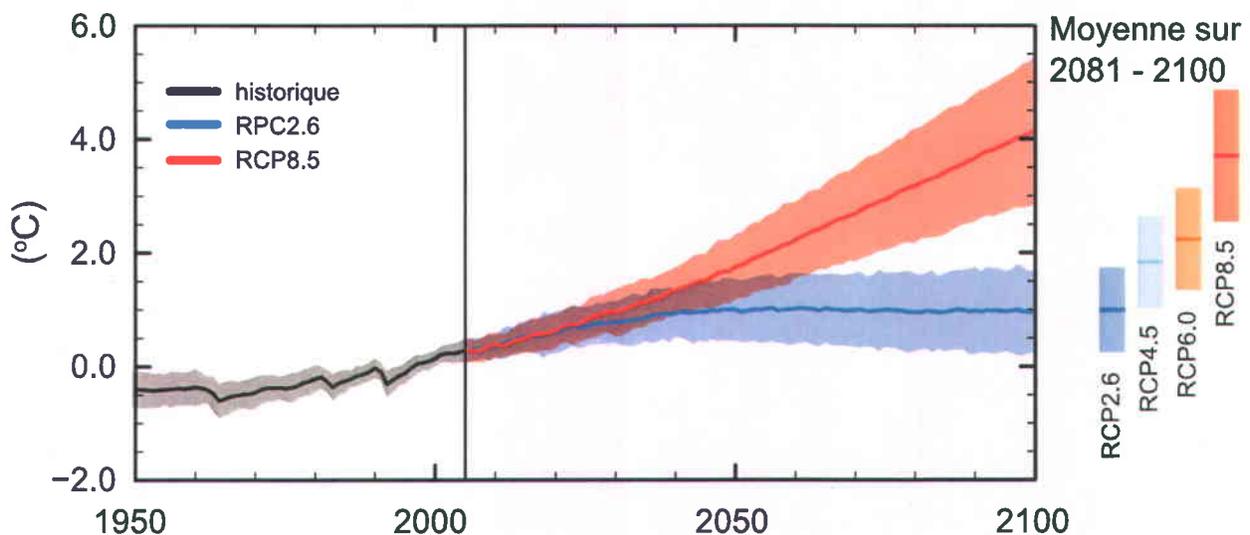


Figure 2.2 La plage prévue de la hausse de la température mondiale d'ici 2100. RCPx.x («representative concentration pathway») désigne le forçage radiatif en  $Wm^{-2}$  amené par une augmentation de gaz à effet de serre donnée. Source : IPCC (2013).

Bien qu'il y ait plus d'incertitude dans les projections à court terme, la tendance à long terme vers une fréquence décroissante des épisodes froids ainsi qu'une augmentation du nombre de jours chauds (Orlowsky et Seneviratne, 2012; Gershunov et al., 2013; Sillmann et al., 2013) est claire. Il est prévu que les épisodes de canicule seront plus fréquents, plus longs, et plus intenses d'ici 2100 (IPCC, 2013; Lau et Nath, 2014) quel que soit le scénario d'émissions retenu (Caesar et Lowe, 2012). La confiance dans les projections en ce qui concerne les vagues de chaleur est donc très élevée.

À court terme, il y a peu de consensus sur les patrons futurs de précipitations globales (IPCC, 2013), et la variabilité future comporte une forte composante régionale (Deser et al., 2012; Mahlstein et al., 2012; Rowell, 2012). Toutefois, les modèles à plus long terme suggèrent que les précipitations augmenteront de 2% à 5% d'ici à 2100 en ligne avec l'augmentation de la température mondiale (IPCC, 2013; figure 2.3). En dépit de cette variation relativement faible, les chercheurs s'entendent sur le fait que l'incidence des événements de précipitations extrêmes augmentera (ex. Gutowski et al., 2007; Sun et al., 2007; Boberg et al., 2009; Nikulin et al., 2011; Kharin et al., 2013), tout comme leur intensité (Meehl et al., 2005; Lenderink et van Meijgaard, 2008; Sillmann et al., 2013). En lien avec l'augmentation des épisodes de précipitations extrêmes, la fréquence, la durée et l'intensité des inondations augmentera également (Dai, 2011; Trenberth, 2011). Toutefois, paradoxalement, la propension globale pour les sécheresses s'accroîtra aussi (Wehner et al., 2011; Wilby et Keenan, 2012; Dai, 2013; Hirabayashi et al., 2013), vraisemblablement en lien avec l'augmentation des épisodes de température élevées.

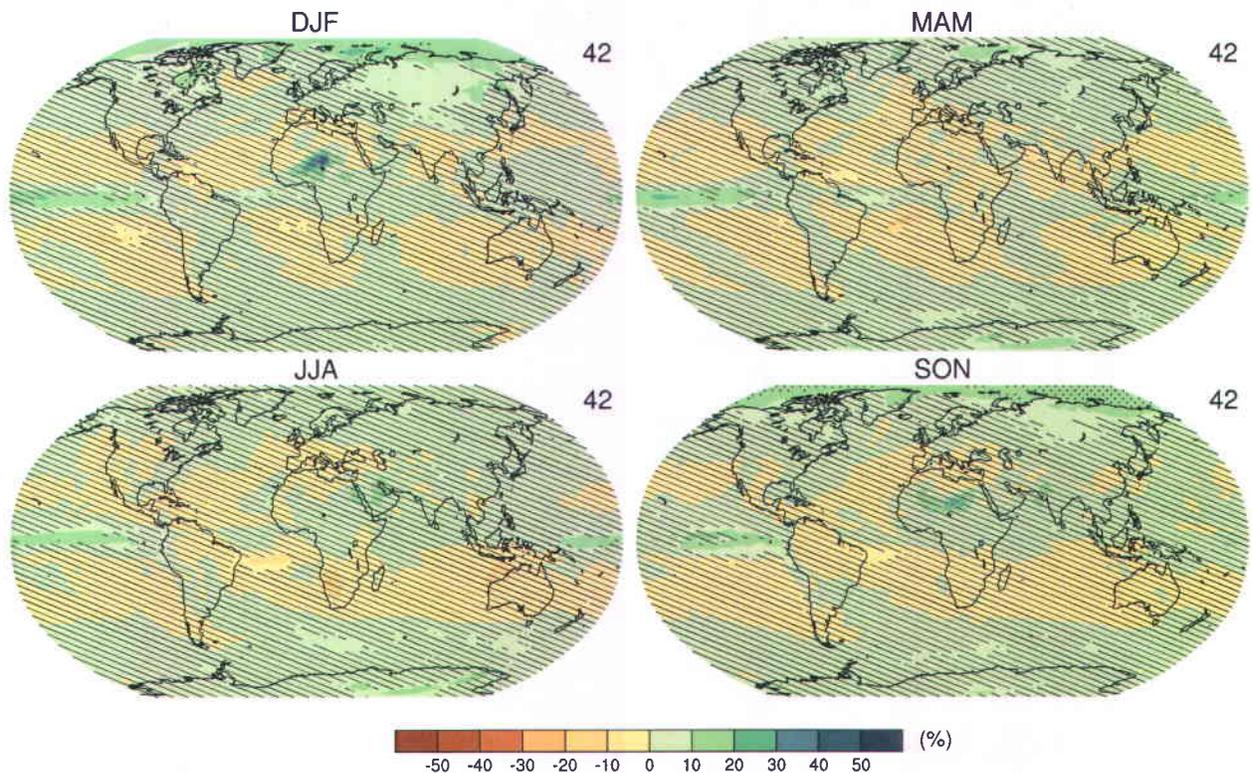


Figure 2.3 La tendance globale des régimes de précipitations saisonnières d'ici 2100. Source : IPCC (2013).

Les modifications futures du régime global de température et de précipitations ont des composantes saisonnières notables et une différence plus prononcée entre les saisons sèches et humides sera l'un des principaux impacts du changement climatique (Chou et al., 2009; Dutra et al., 2011; IPCC, 2013). En outre, les changements dans le régime des précipitations seront également marqués par des variations régionales. Les modèles de circulation globale suggèrent qu'il y aura un effet «rich-get-richer» par lequel les régions sèches deviendront plus sèches et les zones humides plus humides (Held et Soden, 2006; Chou et al., 2009; Scheff et Frierson, 2012). Cette tendance se répètera aussi dans les patrons météorologiques extrêmes (IPCC, 2013).

### 2.1.3 Le changement climatique dans le nord-est de l'Amérique du Nord et en Europe de l'Ouest

À la lumière de ces fortes tendances régionales, il est pertinent d'examiner de façon plus détaillée les caractéristiques des changements climatiques prévus dans les régions

correspondantes à l'aire de distribution géographique du saumon atlantique. Bien que la majeure partie des changements climatiques locaux prévus soient similaires aux tendances climatiques mondiales, il existe des différences régionales subtiles qui méritent d'être soulignées, la plus évidente étant la vitesse prévue de l'augmentation de température dans le nord-est de l'Amérique du Nord et le nord-ouest de l'Europe. Le réchauffement climatique passé de ces régions est déjà supérieur à la moyenne mondiale (ex. Morice et al., 2012; Vose et al., 2012; IPCC, 2013), la température de la surface terrestre y étant passée de 1.0° à 2.5° C depuis 1900 (IPCC, 2013). Ces régions sont également supposées subir, selon les scénarios d'émissions les plus probables, l'un des taux les plus élevés de réchauffement au cours du prochain siècle (ex. Taylor et al., 2011; IPCC, 2013). Bien qu'une hausse générale de 2,5° à 3.0° soit prévue d'ici à 2100 (IPCC, 2013) pour l'Amérique du Nord et l'Europe, le nord de l'aire de distribution géographique du saumon pourrait se réchauffer de 6° C, même sous les scénarios conservateurs (IPCC, 2013).

Cette forte augmentation de la température des régions nordiques se traduira aussi par une hausse des précipitations de 5% à 20% (en fonction du scénario d'émissions; Taylor et al., 2011; IPCC, 2013). Cela sera particulièrement prononcé en hiver (IPCC, 2013), où les hivers plus humides, doux et orageux deviendront la norme (Graham et Harrod, 2009). Bien que les chiffres spécifiques n'existent pas, ce changement sera également reflété par une réduction de la période de retour des inondations et des crues printanières de grande ampleur (Roy et al., 2001; Ficke et al., 2007; Jonsson et Jonsson, 2009).

En même temps que cette augmentation des précipitations hivernales, les périodes estivales très chaudes se multiplieront (IPCC, 2013). Des études récentes suggèrent que les vagues de chaleur européennes et nord-américaines ont été particulièrement sévères au cours des dernières années (Della-Marta et al., 2007; Peterson et al., 2013), et une augmentation de la fréquence et de l'intensité des canicules dans les régions nordiques sera à prévoir (ex. Meehl et Tebaldi, 2004). Malgré cela, un certain degré d'incertitude existe toujours en ce qui concerne l'augmentation de la fréquence des sécheresses en Amérique du Nord et au nord de l'Europe (Burke et Brown, 2008), vraisemblablement dû à l'augmentation générale des précipitations dans ces régions.

#### **2.1.4 L'effet des changements climatiques sur le régime hydrologique et la température des rivières à saumon**

La modification future des patrons climatiques régionaux se reflétera dans les changements apportés au régime hydrologique des rivières à saumon. Les données passées suggèrent que l'ampleur et la fréquence des débits de pointe hivernaux des rivières tempérées se sont intensifiés au cours des dernières années (Lane et al., 2007; Thodsen, 2007; Webb et Nobilis, 2007). Il est probable que cette tendance se poursuivra en fonction de l'augmentation du ruissellement dans les bassins versants nordiques, tel que prévu par les scénarios climatiques futurs (IPCC, 2013). Des études indiquent aussi que des débits printaniers hâtifs résulteront d'une réduction du couvert nival et d'une augmentation des pluies hivernales (ex. Nijssen et al., 2001; Morrison et al., 2002; Ficke et al., 2007; Quilbé et al., 2008). Ces modifications du régime hydrologique de la période hivernale, couplées à une réduction de la période de gel et de l'épaisseur du pergélisol, auront pour effet d'accroître le taux de recharge de la nappe phréatique (Michel et Van Everdingen, 1994; Jyrkama et Sykes, 2007; Green et al., 2011), modifiant ainsi le débit de base (Michel et Van Everdingen, 1994) et donc les régimes thermiques d'été des rivières à saumon.

Inversement, la réduction des précipitations estivales et l'augmentation correspondante de la température prévue suggèrent que le ruissellement pourrait être réduit de façon notable au cours des mois d'été (Arnell et Reynard, 1996 77; Quilbé et al., 79), ce qui entraînera une diminution possible de la recharge pendant l'été. Ceci est particulièrement le cas dans des environnements montagneux, où une réduction de la quantité d'eau retenue dans le sol (ex. Nijssen et al., 2001) augmentera la prévalence de sécheresses et des périodes d'étiage d'ici 2050 (Arnell, 1999).

Outre cette diminution des précipitations estivales et ses effets connexes, les rivières à saumon seront fortement touchées par la température. L'impact de la hausse globale de la température de l'air sur la température des rivières est peut-être l'effet le plus pernicieux des futurs changements climatiques dans les environnements nordiques (ex. Webb, 1996). Il est largement reconnu que la température de l'eau dans les bassins versants nordiques augmentera dans les futurs scénarios de changement climatique (Webb, 1996; Morrison et al., 2002; Reist et al., 2006; Ferrari et al., 2007; Ficke et al., 2007; van Vliet et al., 2011), même si l'ampleur des changements de température varie selon la localisation. Les rivières nordiques de l'Europe se sont déjà réchauffées en moyenne de  $\sim 1,0^{\circ}$  C depuis 1900 (Webb, 1996; Webb et Nobilis, 2007) et, malgré la rareté des données à long terme similaires en Amérique du Nord, il

est probable que les mêmes patrons s'appliquent. Bien qu'il existe peu de données spécifiques concernant le futur réchauffement des cours d'eau, cette tendance devrait se poursuivre, et des études récentes ont suggéré que la température moyenne mondiale des rivières augmentera de ~1,0 à 3,0° C, en réponse à l'évolution future de la température de l'air (Morrill et al., 2005; van Vliet et al., 2011). van Vliet et al. (2013) ont subséquemment démontré que ce réchauffement variera selon la latitude et que les rivières situées dans l'aire de distribution géographique du saumon atlantique seront soumises à une augmentation de température de 2° à 3° C. Ces résultats reflètent les conclusions de Morrison et al. (2002) et Ferrari et al. (2007) qui ont prédit des réchauffements similaires dans les bassins versants nordiques de l'ouest de l'Amérique du Nord. De plus, en tenant compte du fait que ces données ne considèrent que l'augmentation de la température annuelle moyenne et n'incluent pas l'effet d'une fréquence accrue des canicules, il est très probable que le réchauffement estival des rivières à saumon sera encore plus prononcé.

### **2.1.5 Les impacts des modifications du régime hydrologique et de la température de l'eau sur les salmonidés**

#### *2.1.5.1 Le cycle de vie et l'état de santé des populations du saumon atlantique*

Avant d'examiner l'effet du changement climatique sur le saumon atlantique, il est pertinent de considérer son cycle de vie et l'état de santé de ces populations afin d'arriver à une meilleure compréhension de sa réponse aux changements prévus dans les régimes hydrologiques et thermiques des rivières nordiques. Le saumon atlantique est un poisson anadrome, son cycle de vie étant généralement caractérisé par un stade juvénile initial en eau douce, une migration subséquente vers l'océan aux fins de croissance et de maturation sexuelle et une migration de frai où le saumon retourne en eau douce pour se reproduire (Mills, 1991; Thorstad et al., 2010; Jonsson et Jonsson, 2011). Au début du stade juvénile, les œufs de saumon sont déposés dans un nid de frai creusé dans le gravier de la rivière (Thorstad et al., 2010). La frayère est normalement située dans des zones peu profondes ayant une vitesse d'écoulement élevée, afin d'alimenter les œufs en oxygène dissous et d'évacuer les déchets métaboliques (Armstrong et al., 2003; Jonsson et Jonsson, 2011). Ayant été pondus pendant l'automne, les œufs éclosent au printemps suivant (Thorstad et al., 2010). Les poissons nouvellement éclos sont appelés *alevins vésicules*, et sont nourris par leur sac vitellin jusqu'au moment où ils émergent du gravier approximativement 4-5 semaines plus tard (Mills, 1991). Une fois qu'ils ont émergé, ils

commencent à se nourrir de petits invertébrés (Jonsson et Jonsson, 2011). À ce stade de vie, les juvéniles sont connus sous le nom *alevins* jusqu'au fin de leur première année, où ils sont appelés *tacons*.

Le saumon demeure à l'étape de tacon pour un minimum de deux ans (mais souvent pendant 3 ou 4 ans, jusqu'à un maximum de 8 (Mills, 1991; Thorstad et al., 2010). Durant ce temps, les tacons abandonnent leur habitat d'alevinage et établissent des territoires d'alimentations, typiquement dans des seuils là où la vitesse de l'écoulement est élevée et où le substrat est suffisamment grossier pour qu'ils se cachent des prédateurs (McCormick et al., 1998). La superficie de ce territoire dépend de la géomorphologie de la rivière, de la disponibilité de l'alimentation, de la taille du tacon, et de sa capacité à défendre son territoire (McCormick et al., 1998). Tous ces facteurs régissent le taux de croissance de l'individu et donc le moment où le saumon amorce sa transformation morphologique et physiologique en *smolt* («smoltification») qui le prépare à la migration vers la mer. En général, la smoltification s'amorce lorsque le tacon a atteint une longueur seuil d'environ 15 cm de longueur (Jonsson et Jonsson, 2011). Le corps du smolt prend alors une couleur argentée (McCormick et al., 1998; Jonsson et Jonsson, 2011) et il amorce sa dévalaison vers la mer lors de la crue du printemps (Thorstad et al., 2008). Lorsqu'il commence sa migration, le smolt développe une tolérance accrue à la salinité (McCormick et al., 1998). Les smolts utilisent parfois les eaux saumâtres des estuaires pendant quelques temps (Handeland et al., 1998), mais la plupart des individus continuent directement vers l'océan afin d'éviter les prédateurs littoraux (Klemetsen et al., 2003). C'est une fois dans l'océan que les saumons commencent le stade adulte de leur cycle de vie.

La période océanique du cycle de vie du saumon est le stade de vie le moins bien connu (Holm et al., 2007; Thorstad et al., 2010), les patrons de migration et les mouvements des saumons adultes étant encore bien peu compris. Cependant, il est connu que le saumon Atlantique se distribue sur de grandes surfaces du nord de l'océan Atlantique où il se nourrit d'une variété de poissons pélagiques et d'invertébrées (Hansen et Quinn, 1998). Durant ce stade marin, le saumon peut augmenter son poids de moins de 50 g jusqu'à un maximum de 30 kg (Thorstad et al., 2010). Ainsi, une croissance moyenne de ~37.5 cm a été rapportée pour la première année en mer seulement (Hansen et al., 2007). Après avoir passé 1-5 années en mer et atteint la maturation sexuelle, l'adulte retourne à sa rivière natale pour frayer. Les individus qui ont passé seulement un hiver en mer sont appelés *madelineaux*, et sont généralement plus petits que les saumons ayant passé plusieurs années en mer (Mills, 1991).

La migration de frai survient généralement à la fin du printemps, mais parfois aussi tard qu'en octobre (Thorstad et al., 2008). Les adultes remontent alors vers les frayères où ils recherchent un compagnon pour se reproduire (Klemetsen et al., 2003; Thorstad et al., 2010; Jonsson et Jonsson, 2011). Contrairement aux salmonidés pacifiques, le saumon Atlantique est itéropare et il ne meurt donc pas nécessairement suivant le frai (Thorstad et al., 2010). Cependant, la condition des adultes se détériore en fonction du temps passé en eau douce en raison de l'épuisement de substrats énergétiques, de l'exposition à la maladie et de la prédation (Thorstad et al., 2010). Les mâles sont particulièrement susceptibles de mourir après la reproduction en raison des batailles qu'ils ont pu livrer avec d'autres mâles pour s'approprier le droit de fertiliser les œufs d'une femelle (Fleming, 1996). Malgré cela, certains individus survivent et retournent à la mer où ils recommencent à se nourrir. Ces poissons y demeurent pour un minimum de 3 – 5 mois, mais peuvent rester parfois plus d'un an avant de retourner pour frayer de nouveau, où ils sont connus sous le nom *saumon noir* ou *charognard* (Mills, 1991; Thorstad et al., 2010).

Depuis les années 1970, la capture totale de saumon atlantique a fortement diminué dans toute l'aire de sa distribution géographique (Parrish et al., 1998), allant d'une capture maximale de ~12,000 t en 1973 à un minimum de 1296 t en 2013 (ICES, 2014). Cela se reflète dans l'état général des populations de saumon, qui sont maintenant à leurs plus bas niveaux depuis le début des relevés (Department of Fisheries and Oceans et Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, 2009). À l'exception d'une reprise momentanée au début des années 2000, le déclin de la population a été relativement constant et devrait se poursuivre selon les prévisions (Elmen, 2003). Les causes de ce déclin sont nombreuses et complexes (Parrish et al., 1998; Cairns, 2001; ICES, 2014), mais pourraient être largement attribuées à la portion en eau douce du cycle de vie. La pollution et la diminution de la qualité de l'eau douce (ex. Thorstad et al., 2008), la perte et la dégradation des habitats des juvéniles, la présence accrue des obstacles à la migration (ex. McCormick et al., 1998; Parrish et al., 1998), la surpêche et l'aquaculture intensive (ex. Department of Fisheries and Oceans et Ministère des Ressources naturelles et de la Faune du Québec, 2009; ICES, 2014) sont les causes potentielles les plus souvent soulevées. Une grande partie de la baisse de la population pourrait aussi être due à une mortalité survenant au cours de la phase marine du cycle de vie (Windsor et al., 2012) causée par la surpêche (ICES, 2014). De plus, il est estimé que le changement climatique en cours aurait une influence sur les taux de survie, particulièrement en raison des modifications de la structure trophique et la disponibilité des proies causées par le réchauffement de l'eau de la mer qui contraindrait la productivité marine (Mills et al., 2013). En raison de la prévalence croissante de facteurs défavorables tels que ceux mentionnés ici et du

déclin observé des populations, le saumon atlantique est de plus en plus considéré comme une espèce menacée (ex. Elmen, 2003). Dans ce contexte, une meilleure compréhension de la façon dont les changements attendus dans les régimes hydrologiques et thermiques des rivières nordiques pourraient affecter les salmonidés est de la plus haute importance.

#### *2.1.5.2 Les effets des changements des régimes hydrologique et thermique sur les salmonidés*

Les modifications aux régimes climatiques auront des répercussions profondes sur les salmonidés et leur habitat (Tetzlaff et al., 2005; Battin et al., 2007; Ficke et al., 2007; Walsh et Kilsby, 2007; Jonsson et Jonsson, 2009; McCullough et al., 2009; Moore et al., 2012). Ces effets peuvent être largement séparés en deux catégories : les impacts hydrologiques et les impacts thermiques. Au niveau des impacts hydrologiques, les changements des régimes d'écoulement devraient entraîner des modifications des patrons de mouvement et de migration des saumons, aussi bien chez les juvéniles que les adultes. Cependant, ces impacts seront différents selon la latitude et le régime hivernal du cours d'eau. Dans les bassins versants qui sont couverts par la glace en hiver, la migration de frai vers l'amont survient après la crue printanière, généralement entre mai et octobre (ex. Klemetsen et al., 2003; Juanes et al., 2004; Thorstad et al., 2008). Ces migrations coïncident avec l'occurrence des périodes de faible débit prédites par les modèles prévisionnels, et il est donc probable que la migration de frai sera entravée pendant les périodes d'étiage à cause des bas niveaux d'eau (Battin et al., 2007; Ficke et al., 2007; Walsh et Kilsby, 2007). Une diminution des débits estivaux pourrait aussi engendrer des migrations précoces dans les bassins versants situées au nord de la répartition géographique du saumon atlantique (Battin et al., 2007; Graham et Harrod, 2009). Les faibles débits ne posent pas autant de problème dans les bassins versants qui ne sont pas enneigés et là où les migrations de frai sont déjà précoces ou se produisent tout au long de l'année (Klemetsen et al., 2003; Thorstad et al., 2008), mais il est estimé qu'une réduction du débit estival pourrait repousser l'occurrence de la migration vers l'hiver (Juanes et al., 2004; Graham et Harrod, 2009).

L'interaction entre des hivers plus pluvieux et des étés plus secs aura aussi un impact sur les smolts. Par conséquence des crues printanières plus précoces, il a été observé que l'occurrence des migrations de smolts dans les bassins versants enneigés se fait actuellement plus tôt que par le passé, à un taux de ~3 jours par décennie (Russell et al., 2012). Des tendances similaires ont été observées par d'autres chercheurs (ex. Jutila et al., 2005; Graham et Harrod, 2009; Johnston et al., 2009; Olden et Naiman, 2010). Ce recul, combiné à

l'augmentation prévue de l'ampleur des débits de pointe et à la hausse de la fréquence des événements de précipitations extrêmes, pourrait se traduire par une augmentation de la mortalité et une diminution du nombre de smolts atteignant la mer (Battin et al., 2007; Jonsson et Jonsson, 2009).

Outre ces impacts sur la migration, les changements hydrologiques auront d'autres effets sur les salmonidés. L'une des conséquences les plus importantes de la réduction du débit estival sera la perte d'habitat de fraie et d'aires d'alevinage (Tetzlaff et al., 2005; Ficke et al., 2007; Graham et Harrod, 2009; Jonsson et Jonsson, 2009), largement due à une réduction de la superficie mouillée du chenal (ex. Bradford et Heinonen, 2008). Ce phénomène pourrait inhiber la création de nids ou entraîner leur assèchement (Walsh et Kilsby, 2007), et pourrait également se traduire par des échouages et des mortalités de saumons juvéniles (Jonsson et Jonsson, 2009).

Inversement, les périodes de débit élevé pourraient aussi compromettre les habitats des juvéniles. L'augmentation des vitesses d'écoulement en raison de l'accroissement des précipitations hivernales endommagera les frayères par le décapage des nids (Clark et al., 2001; Jonsson et Jonsson, 2009; Mantua et al., 2010) au cours de la période d'incubation. De plus, étant donné que les salmonidés juvéniles ne peuvent habiter qu'une plage de vitesses et de profondeurs restreintes (ex. Heggenes, 1990; Crisp, 1993; Armstrong et al., 2003), les futurs changements du régime hydrologique auront inévitablement pour effet de modifier la mosaïque d'habitats utilisée par les saumons (ex. Tetzlaff et al., 2005).

Les modifications au régime thermique des rivières nordiques auront également un effet majeur sur le saumon atlantique, et les impacts du réchauffement de la température sur les salmonidés font déjà l'objet d'une attention particulière dans la littérature (ex. McCullough, 1999; Lund et al., 2002; Breau et al., 2007; Ficke et al., 2007; Graham et Harrod, 2009; Jonsson et Jonsson, 2009; McCullough et al., 2009; Moore et al., 2012). En général, les effets de la température sur les saumons seront similaires à ceux causés par les modifications hydrologiques. Étant données que les migrations de frai sont initiées par la température de l'eau ainsi que par le débit (Jonsson et Jonsson, 2009; Mantua et al., 2010; Moore et al., 2012), il s'ensuit qu'une augmentation de la température de l'eau entraînera des migrations précoces vers l'amont (ex. Juanes et al., 2004). Cependant, des températures excessivement élevées pourraient également inciter les saumons adultes à rester en mer (Solomon et Sambrook, 2004; Jonsson et Jonsson, 2009). La température régissant aussi le début de la migration des smolts (Jonsson et Ruud-Hansen, 1985; Zydlewski et al., 2005; Jonsson et Jonsson, 2009), il est possible que le réchauffement des cours d'eau se traduira par des migrations vers la mer plus hâtive (Jonsson

et Jonsson, 2009). Il est aussi suggéré que l'augmentation de la température de l'eau pourrait entraîner une baisse du nombre de smolts (Graham et Harrod, 2009), en raison d'une réduction de certaines caractéristiques des smolts telles que la tolérance à la salinité (McCormick et al., 1999).

Outre ces effets sur les patrons de migration, la température peut aussi influencer la survie des saumons juvéniles pendant l'hiver (Jonsson et Jonsson, 2009), l'état des œufs (Ficke et al., 2007), la qualité de l'eau, incluant le niveau d'oxygène dissous (Ficke et al., 2007; Graham et Harrod, 2009), et la disponibilité des proies (Ficke et al., 2007). Cependant, l'une des façons les plus évidentes par laquelle le changement climatique aura un impact sur le saumon atlantique, et peut-être l'effet le plus pernicieux de l'augmentation de la température de l'eau, est la prévalence croissante du stress thermique dans les populations de saumon de rivière (ex. Elliott, 1991; McCullough, 1999; Lund et al., 2002; Breau et al., 2007; Ficke et al., 2007; Graham et Harrod, 2009; Jonsson et Jonsson, 2009; Breau et al., 2011; Todd et al., 2011). Ce phénomène et ses conséquences pour les populations de saumon seront discutés en détail dans la section 2.2.

## **2.2 La température et le stress thermique chez les salmonidés**

### **2.2.1 Le stress thermique et sa base physiologique**

Les poissons sont des animaux poïkilothermes, subissant une grande variété de changements de température au cours de leur cycle de vie (ex. McCullough, 1999). Comme tous les poïkilothermes, les saumons sont aussi des ectothermes, et ne peuvent donc pas réguler leur température corporelle. Les fonctions physiologiques des ectothermes s'effectuent mieux dans un intervalle relativement étroit de températures; en dehors de ces seuils, l'efficacité de ces procédés physiologiques est réduite (Breau et al., 2011). Cette réduction de l'efficacité se traduit par une demande en oxygène accrue, et nécessite donc une augmentation du taux de respiration (Wedemeyer, 1973; Pörtner, 2001; Pörtner et Farrell, 2008; Farrell et al., 2009). À des températures s'écartant légèrement de la plage optimale, la demande en oxygène peut encore être satisfaite par la respiration aérobie (la «portée aérobie»; Brett, 1971; Farrell et al., 2009; Breau et al., 2011). Cependant, à des extrêmes de température, la demande en oxygène est telle qu'elle ne peut pas être remplie par la respiration aérobie, incitant une transition vers la

respiration anaérobie (Pörtner et Farrell, 2008; Breau et al., 2011). Les effets indésirables de la respiration anaérobie (ex. la réduction du glycogène, l'augmentation de l'acide lactique) provoquent un stress chez les salmonidés (Elliott, 1991; Iwama et al., 1999; Lund et al., 2002; Mesa et al., 2002; Quigley et Hinch, 2006; Breau et al., 2007). La manifestation du stress en réponse à des températures élevées est généralement appelé le «stress thermique».

À l'instar d'autres agents de stress néfastes physiques et biologiques (ex. Iwama et al., 1999), l'apparition du stress thermique est associé à la libération de protéines de choc thermique (Iwama et al., 1999; Basu et al., 2002; Lund et al., 2002) et de cortisol (Fevolden et al., 1991; Basu et al., 2001; Mesa et al., 2002). La libération de protéines de choc thermique représente une forme de réponse d'acclimatation aux températures élevées (Olsvik et al., 2013) qui agit pour ralentir la dénaturation des protéines et pour réduire les dommages cellulaires résultant de l'augmentation de l'acide lactique et d'autres sous-produits métaboliques indésirables (DuBeau et al., 1998; Basu et al., 2002; Lund et al., 2002; Mesa et al., 2002). Cette réponse cellulaire aux températures extrêmes est accompagnée d'une réponse neuroendocrine (Basu et al., 2001), à savoir la libération de cortisol, qui aide les poissons à atteindre l'homéostasie (Iwama et al., 1999; Basu et al., 2001; Mesa et al., 2002; Fast et al., 2008). Le cortisol sert également comme anti-inflammatoire, et de médiateur des protéines de choc thermique (Basu et al., 2001; Fast et al., 2008). Cependant, son rôle comme immunosuppresseur (Pickering et Pottinger, 1985; Fast et al., 2008) peut avoir un effet négatif sur la santé des poissons à court et à long terme (Fast et al., 2008). Cela, couplé aux effets délétères de la respiration anaérobie prolongée et ses impacts associés sur les dommages cellulaires, signifie que les conséquences d'un stress thermique chez les salmonidés peuvent être de grande envergure.

### **2.2.2 Les effets négatifs du stress thermique sur les salmonidés**

Les épisodes intenses de respiration anaérobie qui caractérisent les périodes prolongées de stress thermique sont marquées par une exténuation de glycogène, triphosphate adénosine et phosphocréatine (Iwama et al., 1999; Breau et al., 2011). L'épuisement de ces substrats énergétiques durant le stress thermique entraîne une réduction associée des processus anaboliques qui utiliseraient normalement ces réserves d'énergie pour la croissance et la reproduction (Pickering et Pottinger, 1985; Iwama et al., 1999; Schreck et al., 2001).

En ce qui a trait à la croissance, celle-ci s'effectue de façon maximale entre 13° et 19° C pour la plupart des salmonidés (résumé par Jonsson & Jonsson, 2009). Aux températures en dehors de ces limites, la croissance est réduite (Elliott et Hurley, 1997; Finstad et al., 2004; Elliott et Elliott, 2010) et le taux de croissance spécifique s'abaisse à zéro à des températures approchant le stress thermique (ex. Brett, 1971; Elliott et Hurley, 1997), vraisemblablement en raison du manque des réserves d'énergie mais aussi dû en partie à la cessation, liée au stress thermique, de l'activité d'alimentation (voir ci-dessous). En lien avec la croissance, le succès reproductif est aussi impacté par le stress thermique (Iwama et al., 1999). À l'extérieur de l'optimum thermique des salmonidés, la fertilité des femelles, la survie des ovules et la production des œufs sont significativement réduites (Taranger et Hansen, 1993; King et al., 2003; King et al., 2007). De plus, tandis que de faibles niveaux de stress sont susceptibles d'améliorer les processus reproductifs (Schreck, 2010), des périodes de stress intenses comme le stress thermique ont des effets négatifs sur la libération des hormones reproductives et sur la qualité et la quantité des gamètes (Schreck et al., 2001; Schreck, 2010). Les saumons adultes exposés au stress thermique pour de longues périodes ou à haute intensité sont donc moins susceptibles de se reproduire avec succès, avec des conséquences négatives évidentes au niveau de la population (Barton, 1997).

Les processus cataboliques tels le mouvement, l'alimentation et le comportement d'évitement de la prédation sont aussi affectés par le stress thermique. Vraisemblablement dû à l'épuisement des réserves énergétiques normalement utilisées pour les déplacements rapides, la capacité de mouvement des salmonidés diminue fortement en réponse au stress thermique (Quigley et Hinch, 2006; Steinhausen et al., 2008). Cette cessation de mouvement est probablement responsable de la réduction du comportement de recherche de nourriture et du refus de se nourrir à des températures d'eau élevées (Elliott et Hurley, 1997; Lund et al., 2002; Elliott et Elliott, 2010; Breau et al., 2011). L'exténuation physique causée par la respiration anaérobie explique aussi la cessation du comportement d'évitement de la prédation liée au stress thermique (ex. Coutant, 1973; Mesa et al., 2002; Quigley et Hinch, 2006).

Cependant, la vulnérabilité accrue à la prédation pendant les périodes de stress thermique et aussi due à la libération de cortisol (Olla et al., 1995). Le rôle du cortisol comme immunosuppresseur (ex. Pickering et Pottinger, 1985; Fast et al., 2008) est probablement une des raisons pour la réduction de la résistance aux maladies des saumons soumis au stress thermique (ex. Iwama et al., 1999; Jonsson et Jonsson, 2009). Cependant, étant donné que la prévalence de certaines bactéries, champignons et parasites augmente en fonction de la

température de l'eau (Jonsson et Jonsson, 2009), il est difficile de séparer les effets du stress sur la résistance aux maladies de celui de l'augmentation de la concentration d'agents pathogènes dans l'environnement (Jonsson et Jonsson, 2009).

### **2.2.3 Seuils de température d'espèces de salmonidés**

Les optimums et limites thermiques des salmonidés varient considérablement selon l'espèce. Afin d'explorer les limites spécifiques d'une espèce, un poisson est généralement placé dans un bassin expérimental et soumis à une lente augmentation de la température de l'eau. En analysant le comportement du poisson, il est alors possible de définir ses températures optimales, dangereuses et létales. Étant donné que la réponse thermique des poissons dépend de leur exposition précédente aux températures élevées, le procédé est répété plusieurs fois avec des poissons acclimatés à des températures différentes. Les résultats de ces expériences sont utilisés pour construire un polygone de température (figure 2.4, ex. Fry, 1947; Brett, 1956; Elliott, 1991; Jonsson et Jonsson, 2009) duquel les limites thermiques d'une espèce particulière peuvent être établies.

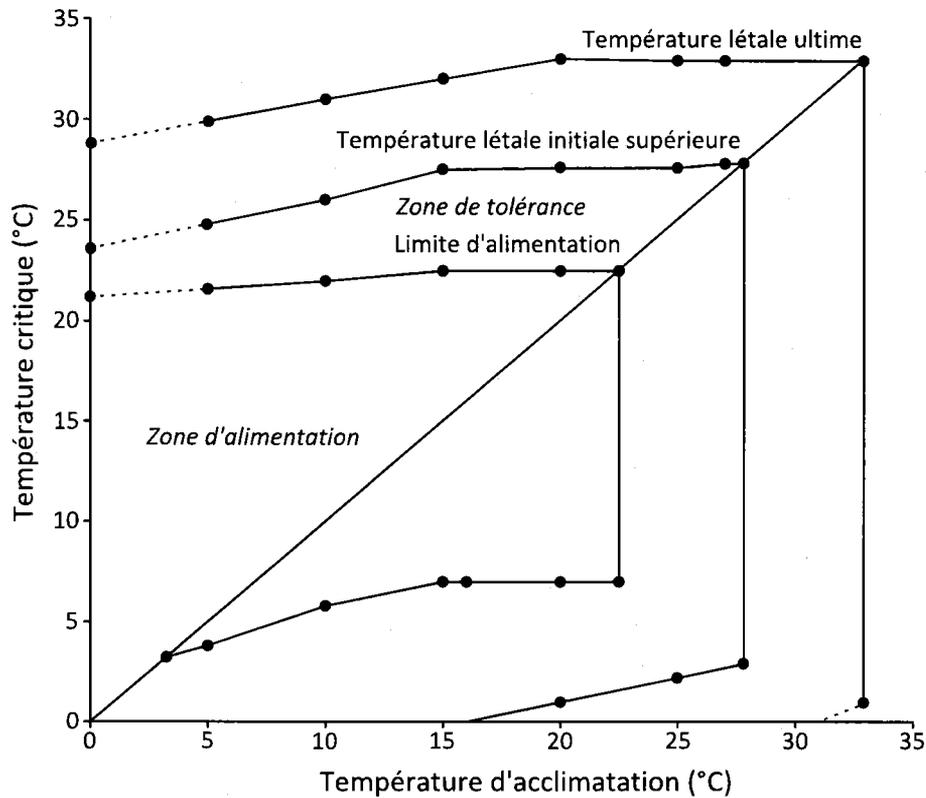


Figure 2.4 Polygone de température pour le saumon atlantique. Modifiée de Solomon & Lightfoot (2008).

L'optimum thermique est généralement défini comme la gamme des températures à laquelle le poisson se nourrit de manière normale (Elliott, 1991). La limite à laquelle le poisson cesse de manger constitue donc la limite d'alimentation («feeding limit»; Elliott, 1991). Ces points définissent également les plages critiques supérieures et inférieures de températures («upper [et] lower critical range»; Jonsson et Jonsson, 2009) auxquelles les fonctions physiologiques normales s'arrêtent et le stress thermique commence (ex. Elliott, 1991; Iwama et al., 1999; Jonsson et Jonsson, 2009; Breau et al., 2011). En dehors de cette zone de température optimale, les chercheurs définissent une «zone de tolérance» où les poissons sont capables de survivre à des températures élevées pendant une période de temps prolongée (ex. Elliott, 1991). La limite supérieure de cette zone, appelée la température létale initiale supérieure («upper incipient lethal temperature»; Fry, 1947; Elliott, 1991; Cleator et al., 2009; Jonsson et Jonsson, 2009) est définie comme la température à laquelle 50% des poissons meurent après une exposition de 7 jours (Fry, 1947; Elliott, 1991). Au-dessus de cette limite, la température létale ultime («ultimate lethal temperature»; Fry, 1947; Garside, 1973; Elliott, 1991) est le seuil auquel 50% des poissons meurent après une période de 10 minutes (Fry, 1947; Garside, 1973; Elliott, 1991; Elliott et Elliott, 1995, 2010).

Les limites individuelles thermiques de plusieurs espèces de saumon et de truite sont indiquées au tableau 2.1. Bien que tous les salmonidés soient très sensibles aux extrêmes thermiques (Graham et Harrod, 2009), le saumon atlantique est en fait l'espèce la plus tolérante aux températures élevées des genres *Salmo*, *Salvelinus* et *Oncorhynchus* (Beitinger et al., 2000; Jonsson et Jonsson, 2009). Cette tolérance, mesurée comme la superficie du polygone thermique en degrés C<sup>2</sup>, résulte de la capacité accrue du saumon atlantique à s'acclimater aux températures élevées (ex. Beitinger et Bennett, 2000) comparativement aux autres salmonidés. Bien qu'il existe peu d'information concernant les mécanismes sous-jacents à ce phénomène, il est possible que cette capacité accrue d'adaptation explique en partie la grande portée géographique du saumon atlantique (ex. Hart, 1952).

Tableau 2.1 Les limites thermiques des salmonidés. D'après Jonsson & Johnsson (2009).

Éspece	Plage critique inférieure (° C)	Plage critique supérieure (° C)	Température létale initiale supérieure (° C)	Tolérance thermique (° C <sup>2</sup> )
<i>Salmo salar</i>	0 - 7	22 - 33	27·8	708
<i>S. trutta</i>	0 - 4	20 - 30	24·7	583
<i>Salvelinus alpinus</i>	0	20 - 27	-	-
<i>S. fontinalis</i>	0 - 7	20 - 29	25·3	625
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i>		21 - 28	23·9	450
<i>O. keta</i>	0 - 7	22 - 28	23·8	468
<i>O. nerka</i>	0 - 7	22 - 28	24·4	505
<i>O. kisutch</i>	0 - 6	23 - 28	25·0	528
<i>O. tshawytscha</i>	0 - 7	22 - 28	25·1	529
<i>O. mykiss</i>	0 - 9	19 - 30	26·2	-

Malgré le fait que la capacité d'adaptation locale à des températures plus élevées est relativement limitée (Jonsson et al., 2001; Jonsson et Jonsson, 2009), des variations intraspécifiques de tolérance à l'élévation de la température sont présentes chez les salmonidés (Taylor, 1991; Dionne et al., 2008; Jensen et al., 2008; Eliason et al., 2011). Bien qu'il existe un manque de données en ce qui concerne l'adaptation thermique des saumons (Jonsson et Jonsson, 2009), Dionne et al. (2008) suggèrent que les populations de saumon au Québec montrent des signes d'adaptation génétique aux températures d'eau élevées, particulièrement au sud de la région où les rivières atteignent souvent pendant l'été des températures au-dessus de la température létale initiale supérieure (ex. Dugdale et al., 2010; Jeong et al., 2012; Gendron, 2013). Cela explique en partie la capacité des saumons à survivre dans des rivières ayant des conditions normalement trop chaudes pour la survie.

La tolérance des poissons aux variations de la température de l'eau et au stress thermique varie par ailleurs considérablement selon la taille, l'âge et le stade de vie du poisson (Breau et al., 2007; Graham et Harrod, 2009; Jonsson et Jonsson, 2009; Breau et al., 2011). Tandis que Brett (1952) suggère que les jeunes salmonidés (les alevins et les tacons) sont les plus susceptibles au stress thermique, des études récentes démontrent que bien que les alevins sont très sensibles aux températures élevées, cela n'est toutefois pas le cas pour les tacons (Elliott, 1991; Jonsson et Jonsson, 2009). Par ailleurs, les jeunes de l'année constituent le stade de vie le plus tolérant aux températures élevées (McDonald et al., 1998; Breau et al., 2007; Breau et al., 2011), vraisemblablement en raison du rapport élevé entre la surface de leur corps et leur volume (Willmer et al., 2009), permettant une meilleure régulation de leur température corporelle. La réponse des smolts et des adultes au stress thermique est moins bien connue, spécialement en termes de taux de survie pendant les migrations à haute température. Cependant, étant donné que d'autres études suggèrent que les adultes sont plus sensibles aux températures élevées (Huntsman, 1942; Rodnick et al., 2004), il est probable que les individus appartenant à ces stades de vie sont plus affectés par le stress thermique que les juvéniles, tant dans leurs migrations que dans d'autres aspects de leur cycle de vie.

#### **2.2.4 L'évitement du stress thermique par la thermorégulation comportementale**

Puisque les salmonidés sont des animaux ectothermes, ils doivent réguler leur température corporelle en utilisant la variabilité thermique externe de leur milieu ambiant. Ce processus nécessite généralement un changement de comportement, et se nomme donc «thermorégulation comportementale» («behavioural thermoregulation»; Brett, 1971; Berman et Quinn, 1991; Konecki et al., 1995; Baird et Krueger, 2003; Hyatt et al., 2003; Goniea et al., 2006; Moore et al., 2012; Armstrong et Schindler, 2013). La thermorégulation comportementale est une caractéristique des espèces à sang froid (ex. Humphreys, 1974; Firth et al., 1980; Seebacher et al., 1999; Blouin-Demers et Weatherhead, 2002), et il est estimé que ce phénomène pourrait être important en ce qui concerne la capacité des ectothermes à survivre aux effets néfastes du changement climatique (Pörtner, 2001; Kearney et al., 2009; Gvoždík, 2012).

Chez les salmonidés, la thermorégulation comportementale est effectuée par le mouvement des individus vers des sources d'eau froide discrètes (Gibson, 1966; Cunjak et al., 1993; Torgersen et al., 1999; Elliott, 2000; Ebersole et al., 2001; Breau et al., 2007; Sutton et al., 2007; Stevens

et DuPont, 2011; Petty et al., 2012). Appelées «refuges thermiques», ces zones d'eau fraîches sont utilisées par les saumons pour éviter le stress thermique et les premières observations de leurs utilisations remontent au milieu du 20<sup>e</sup> siècle (Huntsman, 1942; Fry, 1947; Brett, 1956; Gibson, 1966). Plus récemment, la thermorégulation comportementale des saumons du Pacifique dans les refuges thermiques a été bien étudiée (ex. Berman et Quinn, 1991; Matthews et Berg, 1997; Ebersole et al., 2003b; Goniea et al., 2006; Sutton et al., 2007; Stevens et DuPont, 2011; Sutton et Soto, 2012), mais de plus en plus, l'attention a été accordée aux salmonidés du genre *Salmo* et *Salvelinus*, étant donné que des rivières de l'est du Canada atteignent ou dépassent régulièrement durant l'été le seuil critique supérieur de température pour le saumon atlantique (ex. Lund et al., 2002; Baird et Krueger, 2003; Mather et al., 2008; Jeong et al., 2012). De grandes agrégations de saumons atlantique juvéniles ont depuis longtemps été observées dans les zones d'eau fraîches (ex. Gibson, 1966; Cunjak et al., 1993; Elliott, 2000; Cunjak et al., 2005), et les chercheurs commencent à comprendre le comportement des poissons à proximité de ces refuges thermiques (ex. Breau et al., 2007; Breau et al., 2011; Wilbur, 2012; Gendron, 2013).

Breau et al. (2007; 2011) ont observé que le mouvement des saumons vers les refuges thermiques commence quand la température de l'eau d'une rivière dépasse 23° - 24° C, en lien avec le seuil critique supérieur de température pour le saumon atlantique (ex. Jonsson et Jonsson, 2009). Les individus cessent alors de s'alimenter, abandonnent leur territoire, et forment des agrégations dans les refuges d'eau froide (Breau et al., 2011). L'utilisation des refuges dépend de l'âge du poisson, et seuls les juvéniles de 1+ et 2+ ans ont été observés dans les refuges thermiques (Breau et al., 2007; Breau et al., 2011). Ce résultat est en accord avec d'autres données physiologiques des saumons indiquant que les jeunes de l'année ne sont pas aussi affectés par le stress thermique (McDonald et al., 1998). En outre, les juvéniles 2+ ans et plus ont montré une forte préférence pour les secteurs de refuges thermiques les plus profonds et plus froids, vraisemblablement en raison du rapport élevé entre la surface de leur corps et leur volume et aussi due à l'augmentation de la disponibilité de l'oxygène dissous (Breau et al., 2007). Les résultats de Wilbur (2012) indiquent un effet similaire de dépendance à la taille. Cependant, ses données ont aussi montré que seulement certains refuges thermiques dans un tronçon ont été utilisés pour la thermorégulation (Wilbur, 2012), un résultat supporté par Gendron (2013). Cette constatation résulte probablement de différences locales dans le type, la source, la forme et la variabilité spatio-temporelle des refuges thermiques présents dans un tronçon, et cela sera discuté dans la section 2.3.

## 2.3 La température des rivières, les refuges thermiques et l'habitat des saumons

### 2.3.1 Les facteurs régissant la température des rivières à différentes échelles

Les facteurs régissant la variabilité spatio-temporelle de la température d'une rivière peuvent être grossièrement groupés en quatre classes différentes : les processus atmosphériques (incluent la rayonnement solaire), la topographie et l'utilisation du territoire du bassin versant, les échanges au niveau du lit de la rivière et la contribution du débit (figure 2.5; Caissie et al., 2012). Le rôle de chacun de ces facteurs sur la température de l'eau sera examiné, ainsi que celui d'autres variables contrôlant l'hétérogénéité thermique à l'échelle du micro-habitat.

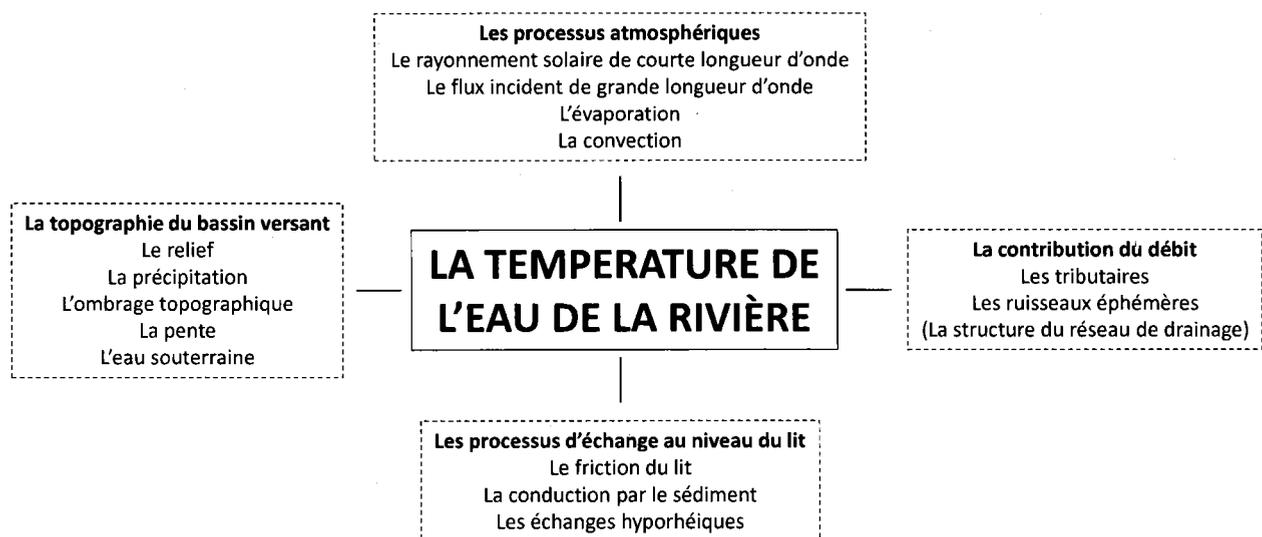


Figure 2.5 Les facteurs contrôlant la température de l'eau d'une rivière. D'après Caissie (2006).

#### 2.3.1.1 Les processus atmosphériques

À l'échelle régionale, les processus atmosphériques dominent le régime thermique des rivières (Sinokrot et Stefan, 1993; Evans et al., 1998; Johnson, 2003; Caissie, 2006; Webb et al., 2008), amenant des variations de température par le flux de l'énergie à l'interface entre l'air et l'eau (ex. Brown, 1969; Morin et Couillard, 1990; Caissie, 2006; Yearsley, 2009; Benyahya et al., 2012).

Ces processus, comprenant le rayonnement solaire de courte longueur d'onde, le flux incident de grande longueur d'onde, l'évaporation et la convection (figure 2.6; Caissie, 2006), ont des fortes composantes diurne, saisonnière, ainsi qu'une forte variabilité latitudinal. En général, le flux de rayonnement représente la majeure partie du transfert de chaleur en surface (Webb et Zhang, 1997, 1999). Le rayonnement solaire contribue la majorité des gains de chaleur (~70% - 100%; Sinokrot et Stefan, 1993; Webb et Zhang, 1997; Evans et al., 1998; Johnson, 2004; Benyahya et al., 2012) tandis que le flux incident de grande longueur d'onde (provenant de l'atmosphère et de la forêt) est responsable de le plupart des autres gains ou pertes d'énergie (~80% à ~25%; Benyahya et al., 2012). La variabilité spatiale du flux de rayonnement solaire est principalement fonction de la latitude (ex. Garnier et Ohmura, 1968; Edinger et al., 1974; Sinokrot et Stefan, 1993; Rouse et al., 2003), celui-ci diminuant en fonction de la distance de l'équateur. Localement, le gain de chaleur associée à ce flux à la surface dépend de la végétation en rive qui résulte en une plus ou moins grande fermeture du futaie au-dessus du cours d'eau. Cependant, le rayonnement de grande longueur d'onde change notamment en fonction de la température de l'air, de l'humidité atmosphérique et d'une gamme de variables concernant la chimie de l'atmosphère (Edinger et al., 1974). Étant donné que la présence de nuages modifie de manière significative l'émissivité atmosphérique (Chelliah et Arkin, 1992; Crawford et Duchon, 1999), les gains ou pertes nets de chaleur résultant du flux incident de grande longueur d'onde sont plus spatialement complexes (ex. Bastable et al., 1993).

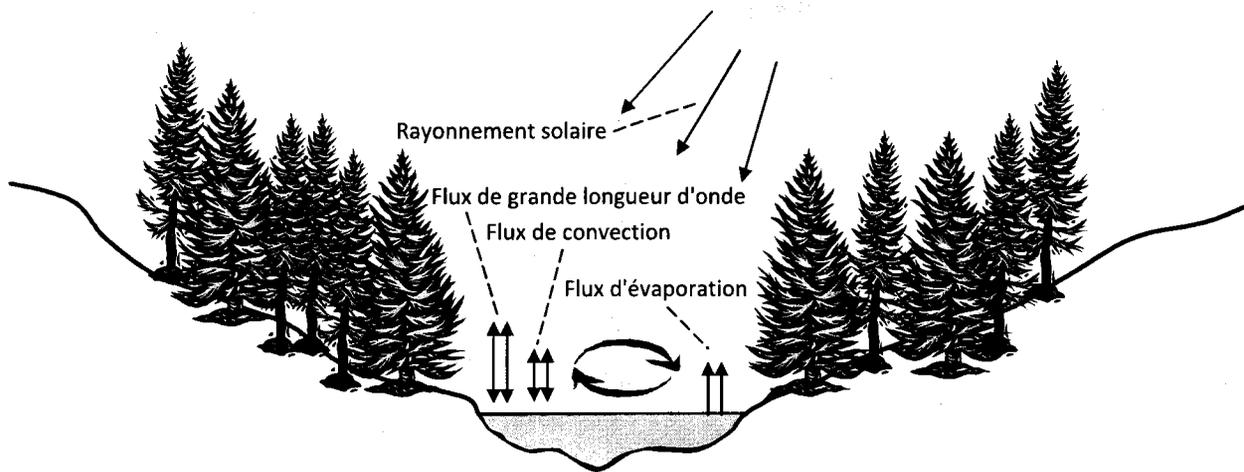


Figure 2.6 Les processus atmosphériques influençant la température de l'eau d'une rivière. Modifiée de Caissie (2006).

Le refroidissement lié à l'évaporation est aussi responsable d'une grande partie de la variabilité de la température de l'eau, contribuant une partie majeure (jusqu'à ~40%) de la perte nette d'énergie d'une rivière (Webb et Zhang, 1997, 1999; Benyahya et al., 2012; Maheu et al., 2013; Ouellet et al., 2014). Contrôlée par la température de l'air et de l'eau et l'humidité atmosphérique ainsi que la vitesse du vent (Edinger et al., 1974; Morin et Couillard, 1990; Caissie et al., 2007; Ouellet et al., 2014), la variabilité spatiale de flux de chaleur latente est largement régie par ces processus (ex. Brutsaert, 1998; Mohamed et al., 2004) qui eux-mêmes varient en fonction des différences topographiques, de végétation et d'humidité du sol (ex. Sellers et al., 1995; McVicar et al., 2007). Les changements de température de l'eau associés au flux de chaleur sensible (la convection) sont aussi reliés avec ces variables (ex. Brutsaert, 1998), mais leur ampleur est considérablement moindre en comparaison avec les autres processus atmosphériques (Caissie, 2006; Ouellet et al., 2014). Bien que l'effet de convection sur la température de l'eau ne soit pas normalement négligeable, ses impacts sur les rivières sont généralement mineurs (Caissie, 2006) et varient aussi fortement selon la saison (ex. Webb et Zhang, 1999). Les études concernant les liens entre la convection et la variabilité spatiale de la température des rivières sont donc rares.

### *2.3.1.2 La topographie du bassin versant*

La topographie d'une région ou d'un bassin versant est aussi responsable d'une grande proportion de la variabilité thermique à grande échelle (Brown, 1969; Webb et Walling, 1986; Caissie, 2006; Brown et Hannah, 2008; Torgersen et al., 2012). Le refroidissement, relié au relief du paysage, domine dans les cours supérieurs des bassins versants (McMahon et al., 2007; Brown et Hannah, 2008), particulièrement dans les régions montagneuses (ex. Leung et Wigmosta, 1999). Cela est largement dû à la réduction de la température de l'air en fonction de l'altitude, mais aussi en partie à l'augmentation de la précipitation orographique hivernale associée aux régions montagneuses (ex. Nash et Gleick, 1991). En général, la température de la rivière augmente donc de l'amont vers l'aval, bien que cet effet résulte également du réchauffement solaire (Caissie, 2006). Aussi relié à la topographie, l'effet de ce réchauffement solaire sur la température de l'eau dépend fortement de la quantité de rayonnement incident reçu à une section de rivière donnée. L'orientation de la rivière joue donc également un effet considérable sur la température de l'eau (Webb et Walling, 1986; Webb, 1996; Caissie, 2006; Brown et Hannah, 2008; Webb et al., 2008; Hrachowitz et al., 2010), celles faisant face au sud étant exposées à un plus grand rayonnement solaire. De façon similaire, l'ombrage topographique joue un rôle significatif sur le refroidissement des rivières à l'échelle du bassin versant (ex. Flint et Flint, 2008) en raison d'une perte nette d'énergie causée par la réduction du rayonnement incident dans les tronçons ombragés.

La topographie peut également influencer la température de l'eau à des échelles plus petites (spécifiquement à l'échelle du tronçon) en engendrant des changements locaux dans la pente du chenal et dans la forme de la vallée. Brown et Hannah (2008) suggèrent que le taux de réchauffement peut varier selon la pente du chenal, en raison du gain d'énergie par la friction qui résulte d'une augmentation de la vitesse d'écoulement dans les ruisseaux rugueux (qui caractérisent souvent des bassins versants montagneux). Ils notent aussi que le rapport largeur/profondeur du chenal peut réguler la température de la rivière, une observation supportée par Blann et al. (2002). Ce phénomène est vraisemblablement dû à une augmentation de réchauffement solaire là où le rapport largeur/profondeur se traduit par une surface d'échange de chaleur plus grande, mais également en raison d'un accroissement du temps de séjour à cause des faibles vitesses d'écoulement, aussi caractéristique des chenaux larges.

La forme de la vallée exerce aussi une influence sur les patrons de température à l'échelle du tronçon. Plusieurs études (ex. Stanford et Ward, 1993; Baxter et al., 1999; Baxter et Hauer,

2000; Fausch et al., 2002; Ward et al., 2002; Wright et al., 2005; Benjamin et al., 2007; Boxall et al., 2008; Roberts et al., 2013) ont observé que les vallées alluviales confinées («bounded alluvial valleys») correspondent souvent à des tronçons froids. Ces vallées, comprenant des tronçons d'environ 50 m de large et 500 m de long (Baxter et Hauer, 2000), sont généralement caractérisées par un fond alluvial plat, et des ruptures de pentes à leurs limites aval (Brunke et Gonser, 1997; Baxter et al., 1999; Wright et al., 2005). Ces ruptures, appelé «knickpoints», résultent normalement de la présence d'une moraine imperméable ou de la présence de substrat rocheux qui favorise la résurgence d'eau souterraine froide notamment là où les vallées se resserrent (Baxter et al., 1999; Baxter et Hauer, 2000; Wright et al., 2005; Torgersen et al., 2012; figure 2.7).

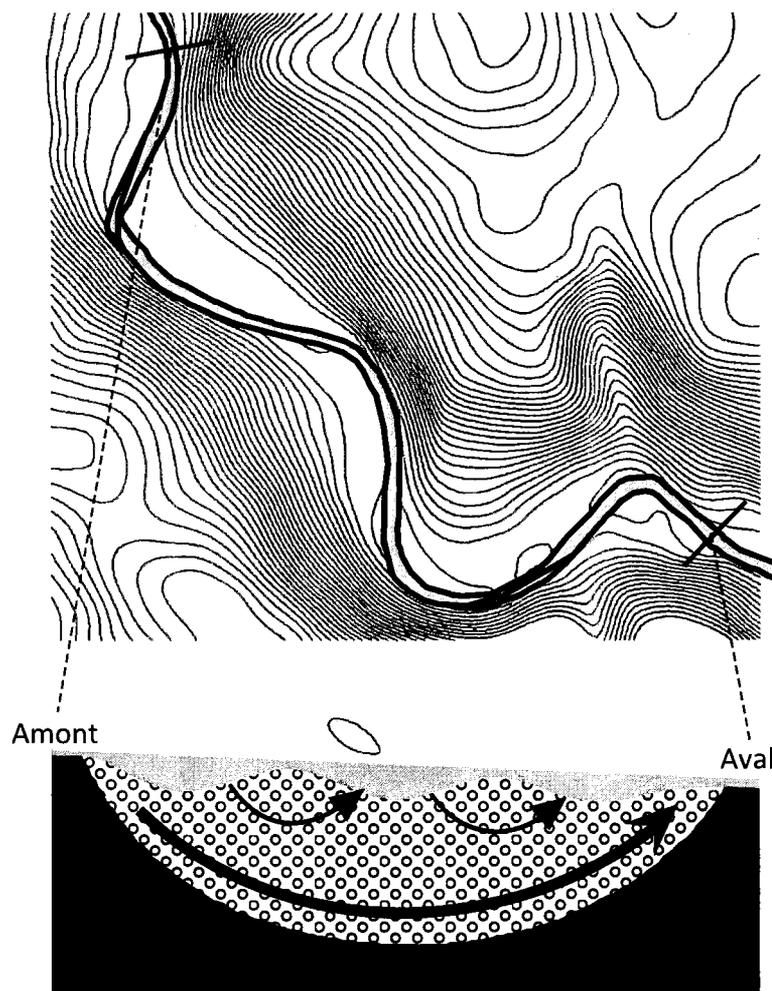


Figure 2.7 Résurgence d'eau souterraine ou hyporhéique dans les vallées alluviales causée par la présence des ruptures de pentes (échelle du tronçon), et des séquences seuil-mouille (échelle du micro-habitat). Direction d'écoulement indiquée par les flèches. Modifiée de Baxter & Hauer (2000).

Au niveau des interactions entre les écoulements de surface et de sous-surface, l'hydrogéologie du bassin versant est largement acceptée comme l'un des facteurs topographiques régissant les résurgences et donc les patrons de température aux grandes et moyennes échelles (Ring et Watson, 1999). Par exemple, il a été observé qu'un changement local de la lithologie pouvait restreindre la résurgence d'eau souterraine en raison d'une réduction de la conductivité hydraulique (Ring et Watson, 1999; Wright et al., 2005). De même, la variabilité spatiale de la perméabilité du sol et des dépôts de surface sont des facteurs contrôlant le taux de recharge et le temps de séjour de l'eau souterraine dans la nappe phréatique (Dunne, 1980, 1990; Larkin et Sharp, 1992). Cette variabilité spatiale engendre aussi des chemins d'écoulement à haute porosité qui facilitent les remontées d'eau (Stanford et Ward, 1993; Price, 1998; Armstrong et al., 2003; Harner et Stanford, 2003; Güntner et al., 2004). Ainsi, il est clair que la variabilité hydrogéologique d'un bassin versant joue un rôle important sur le paysage thermique des rivières.

### *2.3.1.3 Flux de chaleur au niveau du lit*

Les échanges de chaleur au niveau du lit sont aussi reliés à la forme de la vallée et à l'hydrogéologie mais à des échelles plus petites (échelle du tronçon ou plus petite). La friction et la conduction par le sédiment peut théoriquement influencer la température à l'interface substrat-eau mais ces effets sont souvent considérés négligeables. Il a été observé qu'une augmentation de la friction dû à la présence de larges particules sur lit exerce un effet positif sur la température de l'eau des ruisseaux de montagne (ex. Chikita et al., 2010), mais il existe peu d'études qui quantifient ses impacts sur le bilan thermique d'une rivière. De même, bien que la conduction du lit puisse réchauffer le chenal en raison de sa capacité à stocker ou à réfléchir la chaleur (ex. Johnson, 2004), cet effet n'a été caractérisé que dans les rivières où la variabilité diurne de la température est très prononcée (ex. Westhoff et al., 2007).

Cependant, l'échange de chaleur associé aux processus hyporhéiques est généralement plus important, contribuant dans certains cas jusqu'à 20% à 30% du flux de chaleur total d'une rivière (ex. Story et al., 2003; Cozzetto et al., 2006). Comme avec l'eau souterraine, l'écoulement hyporhéique est contrôlé par la forme de la vallée et les dépôts de surfaces perméables (Stanford et Ward, 1993). Les séquences seuil-mouille, l'une des caractéristiques morphologiques importantes du lit des vallées alluviales, créent des modifications locales du

gradient hydraulique vertical (GHV) du chenal en raison des zones de haute pression à l'aval des mouilles et de faible pression à l'aval des seuils (figure 2.7). Vis-à-vis de la zone de haute pression, une partie de l'eau de la rivière située près du lit est forcée d'entrer dans la zone hyporhéique où elle coule lentement dans le gravier sous-fluvial pour ressortir au niveau du prochain seuil (Brunke et Gonser, 1997; Baxter et al., 1999; Baxter et Hauer, 2000; Robert, 2003; Cardenas et al., 2004; Gooseff et al., 2006) engendrant ainsi une variabilité thermique à petite échelle (ex. Evans et Petts, 1997).

L'intervalle entre ces zones de résurgence hyporhéique est donc fonction de la distance séparant les seuils et les mouilles. Étant donné que cette périodicité est régie par la largeur et la courbure du chenal (Gooseff et al., 2006) qui est elle-même contrôlée par la forme de la vallée, il ressort que la présence des vallées alluviales confinées exercent une influence importante sur la température de la rivière à plusieurs échelles. Cependant, contrairement aux résurgences d'eau souterraines, qui sont généralement plus froide que le chenal principal pendant l'été, la température du débit hyporhéique change notamment selon son heure d'entrée dans la zone hyporhéique, son temps de séjour et l'heure à laquelle elle émerge à la surface (Poole et Berman, 2001; Arrigoni et al., 2008; Burkholder et al., 2008). Ainsi la structure morphologique du chenal joue un rôle prépondérant sur la genèse de ce type de résurgence (Fernald et al., 2006). Bien que la résurgence puisse tempérer la température du chenal principal, sa capacité à le faire varie considérablement dans le temps (ex. Arrigoni et al., 2008). Par conséquent l'effet de l'écoulement hyporhéique sur la température de l'eau est très variable dans l'espace.

#### *2.3.1.4 La contribution du débit*

Bien que les contributions de l'eau souterraine et de l'écoulement hyporhéique peuvent être considérée comme des processus advectifs de transfert de chaleur (Evans et al., 1998), ces phénomènes sont essentiellement reliés à la topographie du bassin versant ou le lit du chenal. Ainsi, seuls les apports en eau d'un tributaire ou du ruissellement sont généralement considérés responsables du flux de chaleur advectifs. Les tributaires constituent souvent des sources ponctuels d'eau froide pour le chenal principal (Torgersen et al., 2012). Ainsi, les tributaires peuvent créer des panaches d'eau froide dont la fréquence est liée à la topologie du réseau de drainage et à l'hydrogéologie du bassin versant (ex. Shreve, 1966). Par conséquent, la variabilité spatiale multi-échelle de l'effet des tributaires sur la température d'une rivière varie considérablement selon la configuration du bassin versant et ses environs.

Ceci est également le cas des apports d'eau temporaires fournis par les ruisseaux éphémères et le ruissellement rapide dû à la précipitation. Cependant, ces phénomènes sont également régis par les conditions hydrométéorologiques (Buttle et al., 2012), l'écoulement hyporhéique (Webb et al., 2008) et le niveau de la nappe phréatique (Buttle et al., 2012). Il en résulte que le rôle des contributions d'eau temporaire sur l'hétérogénéité thermique d'une rivière est très complexe et susceptible de varier rapidement dans le temps.

### *2.3.1.5 Variabilité à l'échelle du micro-habitat*

Outre les quatre facteurs responsables de la température de l'eau soulignés par Caissie (2006), la température d'une rivière peut être affectée par les processus qui se produisent à l'échelle du micro-habitat. Ainsi, la végétation riveraine est souvent citée comme l'un des facteurs ayant un grand impact sur la température. Les forêts riveraines influencent les patrons d'infiltration des précipitations à grande échelle (Price, 1998; Poole et Berman, 2001). Il en résulte un contrôle de la recharge de la nappe phréatique si important que la déforestation peut avoir un impact important tant sur la contribution de l'eau souterraine (ex. Ruprecht et Schofield, 1989; Story et al., 2003) et la température de l'eau d'une rivière (Story et al., 2003; Caissie, 2006). Cependant, la végétation influence aussi la température à l'échelle du micro-habitat. La présence d'arbres près du chenal crée des ombres qui réduisent l'effet du rayonnement solaire et aident le refroidissement de la rivière en favorisant la perte de chaleur (Beschta, 1987; Ebersole et al., 2003a; Story et al., 2003; Johnson, 2004). Ces effets sont généralement limités à l'étendue de la zone boisée (Johnson, 2004), créant ainsi des mosaïques d'habitats froids et chauds en fonction de la présence ou absence d'arbres. À l'inverse, la végétation peut aussi réchauffer le chenal, là où les forêts sont denses en stockant la chaleur solaire pendant la journée et en la réémettant sous forme de rayonnement de grande longueur d'onde pendant la nuit (Benyahya et al., 2012; Maheu et al., 2013). Il a été montré que ce processus peut jouer un rôle significatif sur la température des petits ruisseaux (Benyahya et al., 2012), mais l'ampleur du réchauffement dépend de plusieurs facteurs importants, incluant la largeur du chenal ainsi que le type et la densité du couvert forestier (Benyahya et al., 2012).

Les fosses constituent également un autre facteur responsable des variations thermiques à l'échelle du micro-habitat. Ainsi, il a été noté que la stratification de l'eau dans les fosses profondes est souvent associée à des zones jusqu'à 10° C plus froide au fond de la fosse qu'en surface (ex. Ozaki, 1988; Matthews et al., 1994; Nielsen et al., 1994; Elliott, 2000; Magoulick et Kobza, 2003). La présence de ces habitats froids dépend à la fois de la réduction relative de la

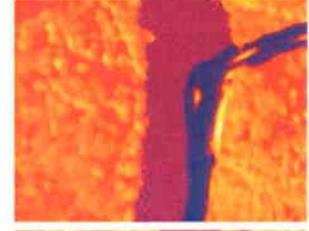
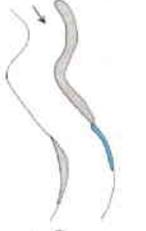
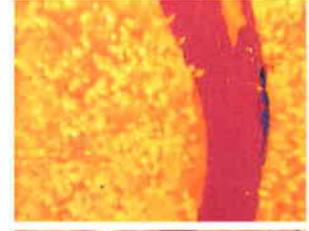
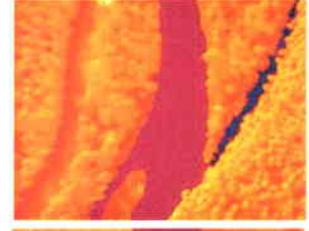
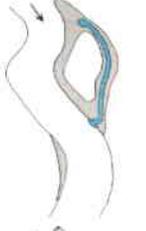
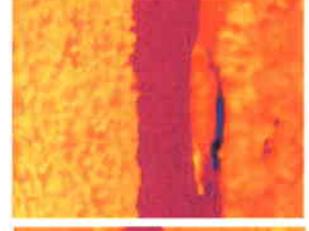
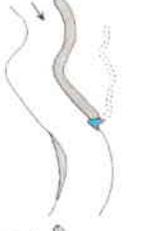
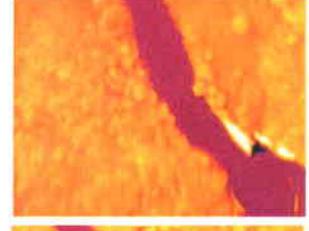
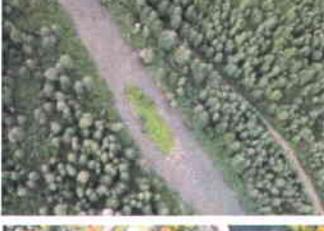
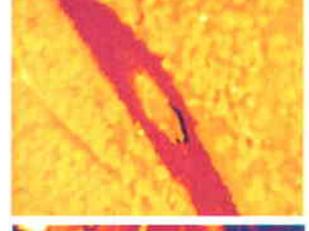
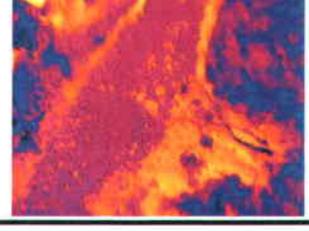
turbulence de l'écoulement dans les fosses, de la forme du chenal et du débit. Lors de périodes de sécheresse caractérisées par des débits faibles, les fosses peuvent devenir très chaudes en raison du lent transit de l'eau dans la fosse (Magoulick et Kobza, 2003). Par contre, dans certains cas, les fosses très profondes constituent des zones d'apports accrue d'eau souterraine froide là où le fond de la fosse intersecte la nappe phréatique (ex. Bilby, 1984; Ozaki, 1988; Baird et Krueger, 2003; Gendron, 2013), créant ainsi des habitats qui peuvent demeurer froids même si la température du chenal principal est très élevée.

### **2.3.2 Les refuges thermiques et les mécanismes qui les contrôlent**

Les processus régissant la température des rivières se manifestent non seulement dans les tendances de réchauffement et de refroidissement à grande échelle, mais également au niveau de zones d'eau froide ponctuelles. Bien que ces unités ne constituent des «refuges thermiques» que lorsqu'elles sont utilisées par les poissons à des fins de thermorégulation, ce terme sera désormais utilisé pour désigner toutes les zones d'eau froide discrètes (à l'échelle du micro-habitat) ayant le potentiel de réduire le stress thermique chez les poissons. L'hétérogénéité thermique des rivières est contrôlée par des processus complexes qui interagissent à différentes échelles. Les refuges thermiques résultent donc d'un éventail de processus variés. Ils peuvent ainsi être séparés en différentes classes selon les mécanismes qui les contrôlent. Ces catégories, résumées dans Ebersole *et al.* (2003a) et Torgersen *et al.* (2012), constituent une base utile pour leur compréhension. Des schémas et des exemples des types de refuges thermiques mentionnés ici sont donnés dans le tableau 2.2.

Les refuges thermiques liés au réseau de drainage constituent la catégorie la plus facilement conceptualisable. Ils peuvent être séparés en deux classes : les panaches des tributaires («tributary confluence plumes») et les effluents provenant des versants de vallées («wall-base channels»). Les processus régissant les panaches des tributaires à grande échelle ont déjà été couverts en section 2.3.1. Cependant, la taille et la forme de chaque panache est unique, puisque résultant de l'interaction complexe entre le débit, la largeur du chenal, les caractéristiques du bassin versant et la température du tributaire (Danielescu *et al.*, 2009; Monk *et al.*, 2013).

**Tableau 2.2 Types communs de refuge thermique.**

Refuge thermique	Reference	Schema	Exemple d'image optique	Exemple d'image thermique
Panache de tribulaire («Tributary confluence plume»)	Torgersen et al., 2012			
Suintement latéral («Lateral seep»)	Bilby, 1984 Ebersole et al., 2003a			
Ruisseau d'eau de source («Springbrook»)	Stanford and Ward, 1993 Ebersole et al., 2003a			
Chenal lateral froid («Cold side channel»)	Ebersole et al., 2003a Stevens and DuPont, 2011			
Alcôve froide («Cold alcove»)	Ozaki, 1988 Ebersole et al., 2003a			
Resurgence hyporhéique («Hyporheic upwelling»)	Brunke and Gonser, 1997 Poole and Berman, 2001 Burkholder et al., 2008			
Effluents de versant de vallée («Wall-base channel»)	Peterson and Reid, 1984 Torgersen et al., 2012			

Les effluents provenant des versants de vallées sont plus complexes : ils correspondent à des apports d'eau froide dérivés des eaux superficielles qui ruissellent depuis le haut des versants vers le chenal à travers la plaine alluviale (Belknap et Naiman, 1998; Torgersen et al., 2012). Ces refuges se produisent la plupart du temps après des périodes de précipitation où le ruissellement est élevé (Peterson et Reid, 1984; Cederholm et al., 1988), notamment au niveau des exutoires de ruisseaux éphémères; ils sont donc généralement regroupés dans la classe de refuges thermiques provenant du réseau de drainage. Cependant, ces apports d'eau froide peuvent également résulter de la présence d'étangs et de lacs situés au-dessus de la terrasse alluviale (Null et al., 2000), possiblement en lien avec des nappes phréatiques suspendues, raison pour laquelle Belknap & Naiman (1998) associent ces refuges aux eaux souterraines.

Torgersen et al. (2012) et Ebersole (2003a) définissent quatre types de refuges thermiques associés aux eaux souterraines : les suintements latéraux («lateral seeps»), les ruisseaux d'eau de source («springbrooks»), les alcôves froides («cold alcoves») et les chenaux latéraux froids («cold side channels»). Les suintements latéraux se forment là où le chenal actif coupe directement la nappe phréatique et où il existe un gradient hydraulique important entre la berge et la rivière (Bilby, 1984; Ebersole et al., 2001; Ebersole et al., 2003a; Torgersen et al., 2012). Cela a pour effet de pousser l'eau souterraine dans le chenal, créant un panache froid. Ces unités se trouvent normalement aux marges du chenal et sont souvent très petites (Ebersole et al., 2003a). Leur taille et débit est donc en partie fonction du niveau de la nappe phréatique.

Les ruisseaux d'eau de source résultent de la présence de zones de résurgence au niveau de la plaine d'inondation qui entraînent la formation de marais ou de zones humides dans les dépressions situées près de la rivière (Stanford et Ward, 1993; Ebersole et al., 2003a; Torgersen et al., 2012) et qui peuvent s'écouler vers le chenal principal. Ces unités sont souvent observées dans les cicatrices de méandres et dans les anciens cours d'eau éphémères (Torgersen et al., 2012) mais surtout là où les sédiments sont très perméables, permettant la transmission hydraulique des eaux souterraines vers la surface (Ebersole et al., 2003a).

Les alcôves froides résultent de processus globalement similaires. Ces refuges thermiques se forment là où il existe des chemins d'écoulement souterrain à haute porosité qui facilitent la résurgence d'eau à l'aval d'un banc de gravier (Ozaki, 1988; Ebersole et al., 2003a). Ces unités coïncident souvent avec l'existence d'anciens cours d'eau (Ebersole et al., 2003a), aussi impliqués dans la création de la quatrième catégorie de refuges : les chenaux latéraux froids. Comme les alcôves froides, ces refuges sont en lien avec l'écoulement d'eau froide dans les

chenaux secondaires et dans les chenaux de trop-plein (à côté du chenal principal) ayant une transmissivité hydraulique élevée (Ebersole et al., 2003a; Stevens et DuPont, 2011). Ces unités sont généralement intermittentes, s'écoulant seulement quand le niveau de la nappe phréatique entraîne des remontées d'eau importantes.

Outre les refuges thermiques associés avec le réseau de drainage ou à l'écoulement de l'eau souterraine, il existe d'autres types de zones froides discrètes utilisées par les poissons pendant les canicules. Ainsi, les zones froides à la base des fosses profondes résultant de la stratification thermique (ex. Ozaki, 1988; Matthews et al., 1994; Nielsen et al., 1994) où les apports d'eau souterraine (ex. Bilby, 1984; Ozaki, 1988; Baird et Krueger, 2003; Gendron, 2013) sont reconnues pour fournir l'eau froide aux salmonidés pendant les canicules (ex. Matthews et al., 1994; Nielsen et al., 1994; Matthews et Berg, 1997; Elliott, 2000). Cependant, étant donné que l'eau froide est plus dense et reste normalement dans la partie la plus profonde de la fosse, ces unités sont souvent difficiles à détecter à la surface du chenal. Par contre, les refuges thermiques provenant de la résurgence hyporhéique sont généralement concentrés à la surface du chenal, en aval des bancs de gravier, des îles mi-chenal ou d'autres formes de relief similaires (ex. Cardenas et al., 2004; Fernald et al., 2006; Burkholder et al., 2008). Le taux de résurgence hyporhéique (et donc la taille de son panache thermique) est lié à la longueur ainsi qu'à la perméabilité de son chemin d'écoulement à travers le gravier (Fernald et al., 2006). Par ailleurs, la température de ces résurgences est influencée par l'heure de la journée à laquelle l'eau rentre dans son chemin d'écoulement (ex. Loheide et Gorelick, 2006).

### **2.3.3 Le rôle des refuges thermiques dans la définition de l'habitat du saumon**

Les extrêmes de température dans les rivières constituent des barrières thermiques au mouvement et à la migration des poissons. Ainsi, les patrons de température fluviale peuvent influencer la distribution et la structure des communautés de salmonidés, aboutissant parfois à un phénomène de fragmentation des habitats (Meisner, 1990; Rahel et al., 1996; Ebersole et al., 2001; Crozier et al., 2008). Étant donné que les refuges thermiques jouent un rôle important dans la capacité des poissons à survivre aux épisodes chauds, il est logique de conclure que ces unités seront de plus en plus importantes dans le futur afin de préserver et maximiser l'utilisation des habitats fluviaux par les salmonidés.

Plusieurs études ont examiné les liens entre les refuges thermiques, les populations de salmonidés et leurs habitats. Depuis longtemps, il est reconnu que les salmonidés fraient et pondent leurs œufs dans les zones de résurgence hyporhéique, là où la température tempérée des eaux souterraines les protège pendant la période englacée (ex. Hansen, 1975; Curry et al., 1995; Baxter et McPhail, 1999; Soulsby et al., 2009). Les tacons ont également été observés dans ces zones pendant leur hivernage (ex. Swales et al., 1986; Cunjak, 1996; Cunjak et al., 1998). Il n'est donc pas surprenant que la distribution des juvéniles suive la répartition de ces résurgences et suintements d'eau souterraine (ex. Ebersole et al., 2003b) qui créent également les refuges thermiques froids pendant l'été. Il a également été observé que la distribution des populations des salmonidés adultes suivait non seulement les patrons de température à grande échelle (ex. McCormick et al., 1972; Torgersen et al., 1999; Ebersole et al., 2001; Fausch et al., 2002; Dunham et al., 2003; Torgersen et al., 2006) mais aussi la distribution spatiale des refuges thermiques discrets. Ebersole et al. (2003b) ont ainsi démontré que l'abondance de truites arc-en-ciel et de saumons chinook était supérieure de ~30% à 60% là où les refuges thermiques étaient plus densément concentrés. Par ailleurs, Torgersen et al. (1999) ont remarqué que les fosses froides sont surreprésentées (13% à 20%) dans les types d'habitat correspondant aux pics de densité de saumon.

La distribution spatiale des fosses froides et autres types de refuges thermiques joue aussi un rôle sur la montaison des géniteurs. La température est en effet reconnue comme étant l'une des variables régissant le comportement des poissons pendant les migrations de fraie (Strange, 2010). Les adultes sont ainsi souvent observés dans les tributaires et les fosses froides où ils se reposent pendant les périodes chaudes (Gonia et al., 2006; High et al., 2006; Strange, 2010). La fréquence à laquelle les refuges thermiques sont utilisés pendant la migration augmente en fonction de la température (High et al., 2006) indiquant que les saumons les utilisent de façon opportuniste pour éviter le stress thermique. Cependant, les poissons ayant utilisé des refuges thermiques ont des taux de mortalité élevés en comparaison avec les adultes qui ont nagé directement vers les frayères (Keefer et al., 2009). L'impact exact des refuges thermiques sur les patrons des migrations est donc toujours loin d'être compris.

#### **2.3.4 Le manque de connaissances concernant les refuges thermiques**

Malgré la richesse de l'information qui existe en ce qui concerne les refuges thermiques, il reste une incertitude considérable au sujet de plusieurs questions clés. Afin d'obtenir une meilleure

compréhension de ces habitats thermiques, il est donc nécessaire de combler certaines lacunes dans les connaissances pour mieux orienter les recherches futures. Bien que plusieurs auteurs aient déjà examiné la variabilité temporelle de l'hétérogénéité thermique à court terme (ex. Loheide et Gorelick, 2006; Cardenas et al., 2008; Tonolla et al., 2010; Tonolla et al., 2012; Wawrzyniak et al., 2013) ou à une résolution spatiale grossière (ex. Wawrzyniak et al., 2011; Curtarelli et al., 2013; Somers et al., 2013), aucune étude n'a encore porté sur l'étude de la variabilité temporelle des profils en longs de température à une échelle comparable à celle utilisée par les poissons durant la partie lotique de leur cycle de vie. De plus, il n'existe aucune étude détaillant la variabilité temporelle des refuges thermiques discrets. Des questions demeurent donc sans réponse quant à la stabilité de ces refuges dans le temps. Puisque Torgersen et al. (2012) ont noté que la question de la variabilité temporelle des refuges thermiques est souvent négligée au profit de leur variabilité spatiale, une meilleure compréhension de leur distribution et de leur persistance est donc nécessaire.

Une deuxième question clé concerne les mécanismes régissant la distribution spatiale des refuges thermiques à l'échelle de la rivière ou du bassin versant. Alors que les mécanismes contrôlant les refuges thermiques individuels sont déjà connus et ont déjà été décrits dans la section 2.3.2, la distribution spatiale des refuges thermiques et les processus la régissant sont relativement peu connus. Torgersen et al. (1999) ont utilisé l'imagerie aérienne thermique pour caractériser la distribution des fosses froides sur ~120 km de rivière. Ils ont noté que la densité des fosses (nombre par km) variait considérablement, certaines sections ayant jusqu'à six refuges par km, tandis que d'autres en contenaient très peu. Des études similaires à l'échelle de la rivière ont également été effectuées par Belknap & Naiman (1998) et Madej et al. (2006) qui ont observé une variabilité similaire dans la distribution spatiale des refuges thermiques froids. À petite échelle, Ebersole et al. (2001; 2003a; 2003b) ont mené des campagnes de terrain intensives pour cartographier la distribution des refuges thermiques (et leurs caractéristiques physiques) sur une série de tronçons d'une rivière au saumon. Là encore, ils ont mis en évidence une variation importante de la densité de plusieurs types de refuges thermiques. Cependant, aucune de ces études n'avait comme objectifs la description synoptique de l'ensemble des refuges thermiques présents dans une rivière ou un bassin versant et l'analyse des processus qui régissent leur distribution spatiale à plusieurs échelles. Plus récemment, Monk et al. (2013) ont utilisé un modèle de régression pour démontrer l'existence des liens existant entre la position et la température des tributaires froids et une série de variables du paysage. Cependant, ils n'ont pas examiné les processus contrôlant la distribution des refuges

thermiques provenant de l'eau souterraine, et les facteurs à l'origine de la variabilité spatiale de ce type de refuges thermiques demeurent inconnus.

Enfin, l'une des questions les plus importantes concerne le comportement des salmonidés à la recherche de refuges thermiques et à leurs stratégies de déplacement vers les refuges durant les épisodes chauds. Bien que plusieurs études aient démontré que les poissons se déplacent vers les refuges thermiques quand la température de l'eau atteint la température critique supérieure de leur espèce (ex. Cunjak et al., 1993; Nielsen et al., 1994; Cunjak et al., 2005; Breau et al., 2007; Breau et al., 2011), les points d'origine de ces déplacements et les distances couvertes par les poissons en recherche des refuges thermiques demeurent peu connus. Ainsi, les patrons de mouvement à l'échelle du micro-habitat ou du tronçon sont encore mal compris (Roy et al., 2012, 2013). Alors que les tacons ont longtemps été considérés comme sédentaires (ex. Gerking, 1959), des études récentes ont démontré que les salmonidés juvéniles présentent une variété de mouvements qui s'étendent au-delà de leur domaine vital (ex. Gowan et al., 1994; Power et al., 1999; Rodríguez, 2002; Bujold, 2010; Roy et al., 2012). Il est donc possible que les salmonidés parcourent d'importantes distances pour leurs thermorégulations dans les refuges thermiques, comme reporté par des études préliminaires menées dans des rivières de l'est du Canada (R. Cunjak, communication personnelle). Étant donné que la capacité d'un poisson à trouver et à se rendre dans un refuge thermique est intrinsèquement liée à sa survie pendant les périodes de stress thermique, ces mouvements ainsi que les seuils thermiques et temporels qui les déclenchent bénéficieraient donc d'études plus approfondies.

## **2.4 Télédétection infrarouge thermique pour cartographier la température des rivières**

### **2.4.1 La télédétection des rivières et l'analyse à l'échelle du paysage lotique («riverscape»)**

Au cours des vingt dernières années, des progrès substantiels ont été réalisés dans l'utilisation de la télédétection pour mesurer et cartographier les variables de l'habitat des rivières (Marcus et Fonstad, 2008, 2010; Carbonneau et al., 2012; Carbonneau et Piégay, 2012). Pendant cette période, la télédétection a montré un potentiel considérable pour caractériser une gamme de paramètres de l'habitat physique, incluant la profondeur d'eau et la topographie du lit (ex. Fonstad et Marcus, 2005; Carbonneau et al., 2006; Lejot et al., 2007; Legleiter et al., 2009;

McKean et al., 2009; Durand et al., 2010; Kinzel et al., 2013), la vitesse de l'écoulement (ex. Muste et al., 2008; Pavelsky et Smith, 2009; Chen et Mied, 2013), la taille du substrat et la morphologie du lit (ex. Winterbottom et Gilvear, 1997; Rainey et al., 2003; Carbonneau et al., 2004; Lane et al., 2010; Castillo et al., 2011; Eleftherakis et al., 2012) et la végétation fluviale et riveraine (ex. Marcus et al., 2003; Booth et al., 2007; Dunford et al., 2009; Hauet et al., 2009; Dufour et al., 2013; Visser et al., 2013).

Il est probable que l'utilisation de ces nouvelles technologies soit due en partie à la réduction du coût des travaux de terrain et à la précision de la mesure, mais leur essor est également lié à la nécessité croissante de caractériser les rivières et les bassins versants à l'échelle du paysage lotique. Utilisé pour la première fois en 1968 (ex. Leopold et O'Brien Marchand, 1968), le terme paysage lotique («riverscape») correspond à un paradigme qui considère que les rivières peuvent être conceptualisées par des transferts d'énergie à grande échelle et à leur influence sur la dynamique de l'habitat à l'échelle locale (Ward, 1998; Wiens, 2002). En substance, cela signifie que la distribution des organismes et de leurs parcelles d'habitat (des zones de caractéristiques physiques uniformes du point de vue de l'organisme; Pringle et al., 1988; Townsend, 1989) est contrôlée par le flux d'énergie vers l'aval et que la structure et la connectivité de ces parcelles évoluent en fonction de ces flux (Vannote et al., 1980; Ward, 1998; Fausch et al., 2002; Wiens, 2002; Carbonneau et al., 2012).

Avant les années 1990, la plupart des études écologiques ou géomorphologiques des milieux fluviaux ont été effectuées soit avec une très haute résolution spatiale sur des groupes d'échantillons isolés et courts, soit avec une résolution spatiale très grossière afin d'examiner les tendances à grande échelle (Fausch et al., 2002; Carbonneau et al., 2012). Cependant, à la lumière de cette nouvelle conceptualisation de processus fluviaux, il s'ensuit que pour mieux comprendre une rivière et ses processus physiques et écologiques, il est nécessaire d'examiner ces interactions à différentes échelles (Fausch et al., 2002). Par ailleurs, étant donné que des inputs ponctuels intermittents peuvent avoir une grande influence sur les rivières, il est pertinent de réaliser une description d'habitat continue de l'amont vers l'aval d'une rivière (Fausch et al., 2002), garantissant ainsi qu'aucun processus ayant une influence importante sur la distribution des organismes ne soit manqué lors de l'analyse subséquente.

La télédétection offre une solution unique à ce problème grâce à sa capacité à fournir simultanément des données sur les processus fluviaux à grande échelle et sur les unités d'habitats à petite échelle (Carbonneau et al., 2012). Ainsi, la télédétection ouvre la possibilité de comprendre les liens fondamentaux entre les processus fluviaux et la faune (Carbonneau et

al., 2012). Grâce à ce nouvel outil, des chercheurs ont ainsi récemment réalisé des études en accord avec les principes du paradigme «riverscape» (ex. Fonstad et Marcus, 2010; Alber et Piégay, 2011; Carbonneau et al., 2012; Bertrand et al., 2013). Cependant, la télédétection fluviale demeure une discipline de nature très technique et relativement peu appliquée. Il existe donc un potentiel d'utilisation de ces méthodes pour la recherche fondamentale sur les environnements fluviaux.

#### 2.4.2 La télédétection infrarouge thermique : principes de base

L'évolution vers l'étude des rivières à l'échelle du paysage lotique a un impact non seulement dans les domaines de l'écologie et de la géomorphologie fluviale, mais aussi sur celui de la thermie des rivières. Ainsi, les chercheurs utilisent depuis ~15 ans l'imagerie infrarouge thermique pour caractériser la température de l'eau à grande échelle (ex. Torgersen et al., 2001; Cherkauer et al., 2005; Kay et al., 2005; Handcock et al., 2006; Madej et al., 2006). Cependant, avant de résumer ces études antérieures, il semble important de présenter les fondements physiques de la télédétection infrarouge thermique.

Bien que la plupart des techniques de télédétection passives concerne la mesure des propriétés d'un objet en fonction de la lumière réfléctée par sa surface (Carbonneau et Piégay, 2012), la télédétection infrarouge thermique vise à quantifier la température de l'objet en fonction de la lumière infrarouge qu'il émet (Handcock et al., 2012). La loi de déplacement de Wien stipule que tous les objets dont la température excède 0 K émettent un rayonnement dont la longueur d'onde dépend de la température de l'objet (Lillesand et al., 2008). Étant donné que la température ambiante de la terre est ~300 K, et que :

$$\lambda_m = \frac{A}{T} \quad (2.1)$$

où  $\lambda_m$  est la longueur d'onde maximale ( $\mu\text{m}$ ) émise par un objet ayant une température  $T$  (K), et  $A$  ( $\mu\text{m}\cdot\text{K}$ ) est la constante de déplacement de Wien (Lillesand et al., 2008), il s'ensuit que le pic de rayonnement de la terre de  $9.66 \mu\text{m}$  coïncide avec les grandes longueurs d'onde infrarouges du spectre électromagnétique. La télédétection infrarouge thermique est donc bien adaptée à la mesure de la température des objets en fonction de leur rayonnement infrarouge.

Lorsque les propriétés thermiques de l'objet sont mesurées à l'aide d'instruments qui détectent la température d'un objet par conduction (ex. des thermocouples), la température enregistrée correspond à la température cinétique réelle de l'objet ( $T_K$ ; Handcock et al., 2012). Cependant, la télédétection infrarouge mesure la température radiante d'un objet ( $T_R$ ), et il faut donc tenir compte de l'efficacité avec laquelle l'objet émet le rayonnement. Cette efficacité est quantifiée par l'émissivité ( $\epsilon$ ) d'un objet, où  $\epsilon = 0$  correspond à un objet qui reflète l'intégralité du rayonnement et  $\epsilon = 1$  correspond à un absorbeur parfait (un « corps noir »; Lillesand et al., 2008), c'est à dire à un objet qui stocke toute l'énergie reçue et l'émet sous la forme d'un rayonnement infrarouge. La température radiante ( $T_R$ ) d'un objet est donc une combinaison de sa température cinétique ( $T_K$ ) et de son émissivité (Handcock et al., 2012).

Les instruments de télédétection infrarouges thermiques utilisent la loi de Planck afin de calculer la température radiante d'un objet. La température est ainsi calculée en fonction de la puissance et de la longueur d'onde du rayonnement mesurées au niveau du capteur infrarouge :

$$T = \frac{c_2}{\lambda \ln\left(\frac{c_1 \epsilon}{\lambda^5 L} + 1\right)} \quad (2.2)$$

où  $L$  et  $\lambda$  sont respectivement la puissance ( $\text{W}\cdot\text{m}^2\cdot\mu\text{m}^1$ ) et la longueur d'onde ( $\mu\text{m}$ ) du rayonnement incident enregistré au niveau du capteur et  $c_1$  et  $c_2$  sont la première et la deuxième constantes de rayonnement (où  $c_1 = 3.7415 \times 10^8 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$  et  $c_2 = 1.4388 \times 10^4 \text{ K}\cdot\text{m}$ ).  $T$  est donnée en Kelvin (Kay et al., 2005; Ricolfi et Barber, 2008; Handcock et al., 2012).

Lors du calcul de la température radiante, il est également nécessaire de tenir compte des conditions atmosphériques. Bien que le niveau de distorsion atmosphérique causé par l'atmosphère varie en fonction de l'altitude du capteur infrarouge, l'humidité de l'air constitue l'une des plus grandes sources d'erreur pour des données de type infrarouges thermiques (Handcock et al., 2012), et ce, même pour la télédétection aéroportée à basse altitude. Étant donné que la vapeur d'eau, en combinaison avec d'autres composants atmosphériques (la poussière, la fumée) émettent aussi dans le spectre infrarouge (Torgersen et al., 2001; Kay et al., 2005; Handcock et al., 2006; Handcock et al., 2012), leurs effets doivent être pris en considération. Cependant, comme les processus atmosphériques sont complexes, des modèles de transfert radiatif (ex. MODTRAN; Berk et al., 2004) sont utilisés pour calculer la contribution du rayonnement infrarouge associé à l'air, ainsi qu'un facteur de multiplication, à savoir, la transmissivité. Une fois connus, ces facteurs peuvent être appliqués afin de corriger les images infrarouges pour minimiser les erreurs et uniformiser l'ensemble des images pour des conditions

équivalents (Kay et al., 2005; Handcock et al., 2006; Handcock et al., 2012). En combinant cette correction atmosphérique avec la loi de Planck, il est donc possible d'obtenir des mesures de la température radiante qui se rapprochent étroitement des valeurs cinétiques réelles (ex. Torgersen et al., 2001).

### **2.4.3 Considérations pour la télédétection infrarouge thermique des masses d'eau**

Outre les principes généraux de la télédétection infrarouge, il importe aussi d'examiner quelques considérations spécifiques relatives à la télédétection de la température de l'eau. Contrairement aux environnements terrestres, les masses d'eau constituent des systèmes dynamiques qui évoluent plus vite dans le temps et dans l'espace. Il existe donc plusieurs facteurs qui doivent être pris en compte lors de l'application de l'imagerie thermique au suivi de la température de l'eau.

L'eau est un bon absorbeur de rayonnement, se comportant comme un corps noir (Kay et al., 2005; Lillesand et al., 2008; Handcock et al., 2012) avec une émissivité de 0.97 – 0.99 (FLIR, 2007; Lillesand et al., 2008). Cependant, ceci n'est vrai que pour des angles d'observation dans un rayon de 30° du nadir (perpendiculaire à la surface), à l'extérieur duquel la réflexion spéculaire augmente et l'émissivité diminue (Kay et al., 2005; Lillesand et al., 2008; Handcock et al., 2012). Cet effet se produit aussi à des angles d'observation plus faibles lorsque la surface de l'eau est agitée (figure 2.8) en raison de la réflexion diffuse (Sidran, 1981; Smith et al., 1996). Une telle réduction de l'émissivité influence évidemment les mesures de température radiante. Ainsi, Torgersen et al. (2001) et Kay et al. (2006) ont suggéré que cet effet pouvait biaiser la température d'eau enregistrée par les images thermiques à hauteur de 0.5° C. L'émissivité de l'eau peut aussi changer en fonction de la turbidité (Wen-Yao et al., 1987; Huh et al., 1996) et de la teneur en acide humique.

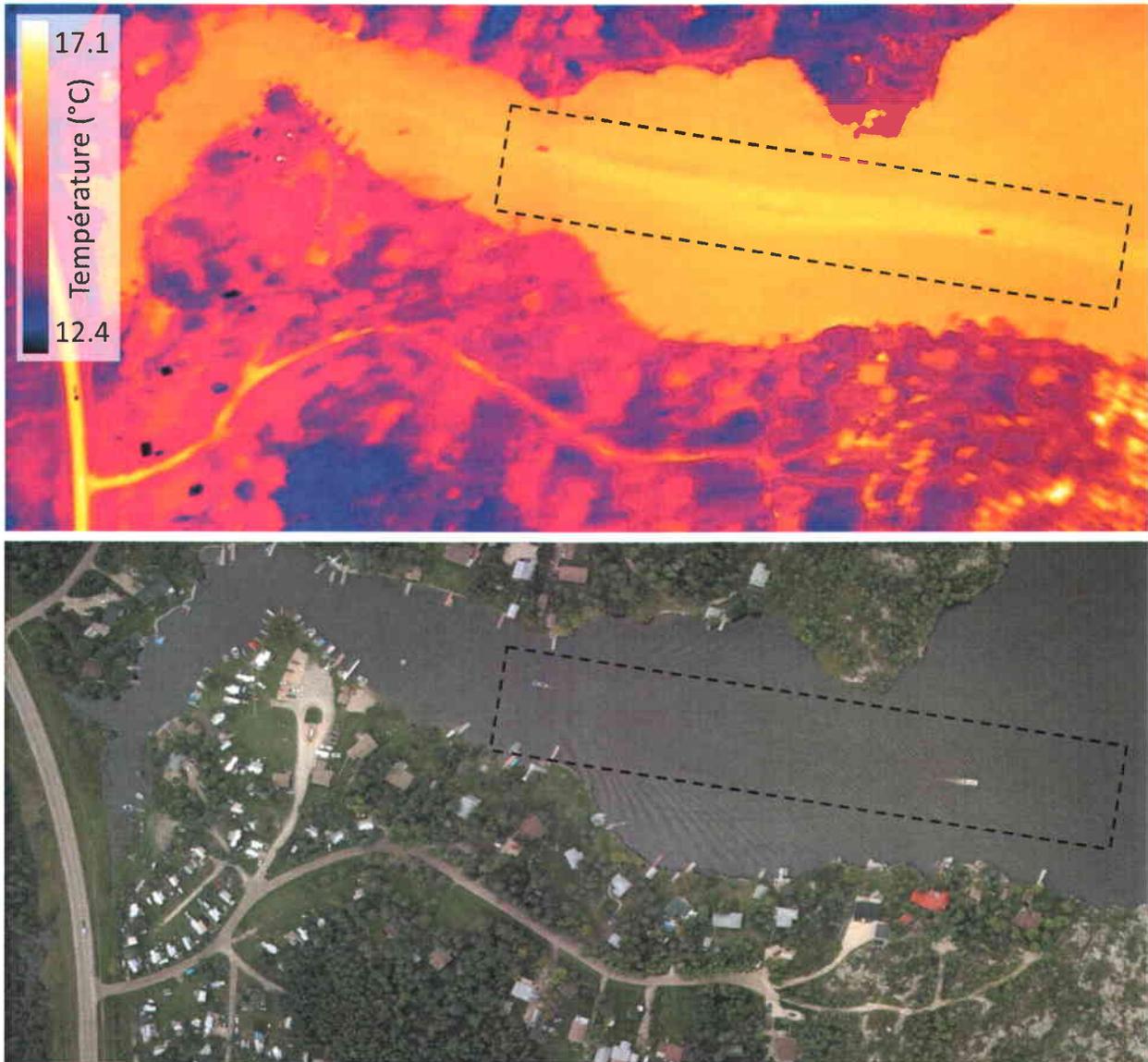


Figure 2.8 Changement dans la température radiante de l'eau ( $\sim +0.5^{\circ}\text{C}$ ) causée par l'agitation de la surface par l'hélice d'un bateau. La rugosité du sillage du bateau le rend semble plus chaude que la reste du lac en raison de la diminution locale de l'émissivité de l'eau.

Les reflets de la surface de l'eau modifient également la température de l'eau mesurée au niveau du capteur infrarouge puisqu'ils incorporent du rayonnement solaire incident et du rayonnement émis par le ciel et les nuages (Torgersen et al., 2001). En choisissant un instrument infrarouge thermique approprié, l'effet des reflets solaires peut être minimisé. Les capteurs sensibles au rayonnement de 8-14  $\mu\text{m}$  sont ainsi moins sensibles aux effets du rayonnement solaire que ceux qui opèrent dans la gamme des ondes moyennes (3-5  $\mu\text{m}$ ; Torgersen et al., 2001). Cependant, l'effet des reflets du ciel et des nuages ne peut pas être

atténué aussi facilement car le rayonnement incident du ciel occupe la même gamme d'ondes que celle émise par la surface de l'eau. Ceci s'applique également à la réflexion causée par des objets sur les berges tels les arbres qui peuvent biaiser la température de la surface d'eau de  $0.1^{\circ} - 0.6^{\circ} \text{ C}$  (Handcock et al., 2012). Il faut donc s'assurer que les images infrarouges thermiques soient capturées aussi près du nadir que possible pour minimiser l'impact des reflets (Handcock et al., 2012).

Une autre considération concerne la stratification thermique. L'instrument thermique infrarouge ne mesure que la température de surface d'un objet. Dans le cas des masses d'eau, cela équivaut à la température des premiers 100  $\mu\text{m}$  de surface (Atwell et al., 1971; Anderson et Wilson, 1984; Torgersen et al., 2001; Kay et al., 2005; Handcock et al., 2012), ce qui peut être problématique si la masse d'eau est stratifiée, car la température de surface diffèrera de celle de la colonne d'eau. Bien que le phénomène de stratification thermique soit courant dans les lacs et dans la mer (ex. Kay et al., 2005; Steissberg et al., 2005), il est moins commun dans les rivières dont le mélange est habituellement très grand en raison de leur écoulement turbulent (Torgersen et al., 2001). Néanmoins, quelques chercheurs ont observé une stratification thermique dans certaines rivières (Nielsen et al., 1994; Torgersen et al., 2001), souvent là où se trouvent les fosses profondes (ex. Matthews et Berg, 1997). Cette stratification est moins problématique dans les rivières moins profondes. Cependant, l'évaporation de la surface de l'eau peut toutefois causer la formation d'une couche limite thermique plus froide de  $0.5^{\circ} \text{ C}$  que la colonne d'eau. Il faut donc s'assurer que la température de surface d'une rivière est bien représentative de celle de la colonne d'eau lorsque l'on attribue des températures radiantes à la colonne entière.

#### **2.4.4 La télédétection infrarouge thermique des cours d'eau : l'état d'avancement**

La télédétection infrarouge thermique a d'abord été utilisée comme instrument de mesure de la température de l'eau au cours des années 1970, l'une de ses premières applications ayant porté sur l'étude de la température de la surface de la mer (ex. Anding et Kauth, 1970; Conrath et al., 1970). L'imagerie thermique infrarouge est donc bien établie dans le domaine de l'océanographie (ex. Bernstein, 1982; Emery et Yu, 1997; Newman et al., 2005). Malgré le fait que sa première utilisation pour mesurer la température d'une rivière a également eu lieu dans les années 1970 (ex. Atwell et al., 1971), la plupart des recherches utilisant la télédétection thermique pour suivre la température de l'eau douce ont été réalisées dans des environnements

lacustres (ex. LeDrew et Franklin, 1985; Lathrop Jr et Lillesand, 1987; Anderson et al., 1995). Cependant, au cours des 15 dernières années, une attention croissante a été accordée à son utilisation pour mesurer la température de surface des rivières.

L'imagerie infrarouge thermique satellitaire a jusqu'ici été peu utilisée dans les sciences fluviales, essentiellement en raison de la résolution des pixels des images satellites qui est souvent plus grossière que celle de la largeur du chenal des rivières (Cherkauer et al., 2005). Cependant, la télédétection satellitaire a été utilisée avec succès pour suivre la température de l'eau dans les plus grands (ex. 200 – 300 m de large) cours d'eau, et les images Landsat ETM+ (résolution de 60 m; Kay et al., 2005; Handcock et al., 2006; Wawrzyniak et al., 2011) et ASTER (90 m; Cherkauer et al., 2005; Kay et al., 2005; Handcock et al., 2006; Despini et Teggi, 2013) ont montré un fort potentiel pour l'extraction des profils en long de température des fleuves.

La majorité des recherches a toutefois mis l'accent sur l'imagerie thermique aéroportée. À basse résolution, les images MASTER (5 – 15 m; Hook et al., 2001) se sont montrées efficaces pour la mesure de la température de l'eau dans les grands cours d'eau (ex. Cherkauer et al., 2005; Kay et al., 2005; Handcock et al., 2006; Tan et Cherkauer, 2013), mais les tentatives dans les petits cours d'eau ont été moins concluantes en raison de la difficulté à discriminer entre les pixels riverains et fluviaux (Kay et al., 2001). À cette fin, l'imagerie thermique à haute résolution (avec une résolution <1 m utilisant les capteurs infrarouges FLIR) a été utilisée avec grand succès pour suivre la température des plus petits cours d'eau, à la fois sur de courtes distances (ex. Rayne et Henderson, 2004; Loheide et Gorelick, 2006; Tonolla et al., 2012; Wawrzyniak et al., 2013) mais aussi sur des rivières entières (ex. Torgersen et al., 1999; Torgersen et al., 2001; Madej et al., 2006; Cristea et Burges, 2009; Monk et al., 2013). Les images thermiques à haute résolution ont aussi été utilisées pour caractériser la variabilité temporelle de l'hétérogénéité thermique à petit échelle (ex. Loheide et Gorelick, 2006; Wawrzyniak et al., 2011; Tonolla et al., 2012), ainsi que pour caractériser une gamme de variables hydrogéomorphologiques telles que le débit (ex. Danielescu et al., 2009), la vitesse d'écoulement (ex. Dugan et al., 2014), l'épaisseur de la glace (ex. Emond et al., 2011) et la taille du substrat (ex. Hardgrove et al., 2009). En terme d'écologie des rivières, l'imagerie thermique à haute résolution s'est aussi montrée efficace pour l'analyse de l'habitat des poissons (ex. Madej et al., 2006; Woll et al., 2011; Tonolla et al., 2012) ainsi que pour la localisation des refuges thermiques froids (ex. Belknap et Naiman, 1998; Torgersen et al., 1999; Madej et al., 2006) et chauds (ex. Wirth et al., 2012).

La télédétection thermique au sol a aussi été utilisée pour caractériser des variables géomorphologiques telle que la vitesse d'écoulement (ex. Puleo et al., 2012) et pour caractériser l'hétérogénéité thermique à l'échelle du micro-habitat. Des études récentes utilisant les images infrarouges thermiques ont lié les patrons de température des rivières à petit échelle à la présence de bancs de gravier, d'embâcles de bois, ainsi qu'à la saturation du sol (ex. Cardenas et al., 2008; Pfister et al., 2010; Tonolla et al., 2010). Par ailleurs, la télédétection thermique à courte portée a également été utilisée pour révéler la localisation des suintements d'eau souterraine, sources potentielles de refuges thermiques (ex. Deitchman et Loheide, 2009; Schuetz et Weiler, 2011). Cependant, bien que des données à courte portée comme celles-ci soient utiles pour l'analyse des refuges thermiques individuels, ils sont moins applicables pour des études à l'échelle du paysage lotique. Néanmoins la télédétection thermique a démontré son efficacité pour la recherche dans le domaine des sciences fluviales, et il existe un fort potentiel pour son utilisation en vue d'une meilleure compréhension de la variabilité spatio-temporelle des refuges thermiques dans les rivières à saumon.



# CHAPITRE 3 : DÉVELOPPEMENT D'UNE MÉTHODOLOGIE DE TÉLÉDÉTECTION THERMIQUE POUR LA CARACTÉRISATION DE L'HÉTÉROGÉNÉITÉ THERMIQUE À L'ÉCHELLE DU PAYSAGE LOTIQUE

## 3.1 Introduction et contexte

L'imagerie infrarouge thermique aéroportée est actuellement la seule méthode permettant de cartographier avec précision l'abondance et la distribution spatiale des refuges thermiques à l'échelle du bassin versant. D'importants progrès ont été réalisés dans le domaine de l'imagerie numérique au cours de la dernière décennie, augmentant ainsi la disponibilité des capteurs à haute résolution et réduisant grandement le coût de la télédétection (ex. Decker et Gribba-Yukawa, 2010). Cependant, le coût des systèmes d'imagerie thermique demeure élevé, rendant les survols infrarouges thermiques (particulièrement à l'échelle du bassin versant) difficilement accessibles d'un point de vue financier pour la plupart des chercheurs. Par ailleurs, la majorité des systèmes d'imagerie thermique infrarouge actuellement en utilisation (par le secteur de la télédétection commerciale) est orientée vers les industries d'extraction des ressources et de production d'énergie. Ces systèmes ne sont pas optimisés pour être utilisés dans le cadre des sciences fluviales, n'offrant pas nécessairement un rapport coût-résolution approprié pour la couverture de bassins hydrographiques à grande échelle. Le premier objectif de la thèse, détaillé dans le présent chapitre, a donc consisté à développer une méthodologie de télédétection infrarouge thermique permettant la cartographie de la variabilité spatio-temporelle des refuges thermiques et des patrons de température de l'eau à l'échelle du bassin versant.

## **3.2 Les considérations techniques**

### **3.2.1 La plateforme de télédétection**

La caractérisation de la distribution spatio-temporelle des refuges thermiques requiert des données à haute résolution et à grande échelle. L'imagerie thermique satellitaire ou courte portée au sol est donc inadaptée. Par ailleurs, des essais préliminaires à l'aide d'un drone ont montré que l'acquisition d'imagerie à haute résolution était effectivement possible, mais la couverture spatiale de ces systèmes est relativement faible et également limitée par fait que l'utilisateur doit garder l'appareil à vue durant son utilisation. Il a donc été décidé d'utiliser un aéronef conventionnel. Les avions sont beaucoup moins coûteux à exploiter que les hélicoptères mais en raison de leur trajectoire rectiligne, ils permettent seulement l'acquisition d'images sur des profils en ligne droite. Compte tenu de la nature sinueuse des rivières, les avions exigent donc des passages répétés, et donc plus de temps qu'un hélicoptère pour couvrir un même tronçon de rivière. La plateforme héliportée semblait donc offrir le meilleur compromis entre la couverture spatiale et le coût d'acquisition des images. La dynamique diurne de la température d'une rivière nécessite que l'acquisition des images thermiques soit rapide pour garantir que le profil en long de température soit cohérent et que la rivière ne se réchauffe pas de façon appréciable au cours du survol. Étant donné qu'une rivière peut être survolée plus rapidement avec un hélicoptère qu'avec un avion, l'hélicoptère a donc été retenu pour réaliser l'acquisition des images thermiques.

### **3.2.2 Les considérations temporelles et hydrométéorologiques des survols**

Les survols d'imagerie thermique doivent être planifiés de façon à coïncider avec les épisodes de température chaude afin de capturer la plus grande variabilité thermique possible. En théorie, cela implique d'attendre le soir ou la nuit pour effectuer les vols. Toutefois, les survols aériens de nuit sont interdits dans la plupart des pays, et il faut donc faire l'acquisition des images durant le jour. Par ailleurs, l'imagerie optique est souvent acquise en tandem avec l'imagerie thermique (aux fins de la caractérisation de l'habitat fluvial, par exemple), ce qui implique nécessairement des survols de jour, idéalement entre 13h00 et 16h00, la période de la journée durant laquelle à la fois la lumière du jour et le réchauffement de l'eau de la rivière sont maximaux.

En termes de conditions hydrométéorologiques, il est conseillé de faire des survols lorsque le débit de la rivière est stable, généralement pendant le creux de l'hydrogramme. Si des images thermiques sont acquises trop tôt après une période de précipitation, la variabilité du profil thermique en long de la rivière sera moindre en raison du ruissellement (Christian Torgersen, communication personnelle). De même, les survols doivent être réalisés pendant les journées chaudes et ensoleillées afin de maximiser le réchauffement du chenal et par conséquent la variabilité thermique de l'eau.

### 3.2.3 Altitude, vitesse de survol et résolution des images thermiques

La résolution et la taille d'une image acquise par télédétection utilisant une matrice à plan focal (le capteur) est directement proportionnelle à l'altitude de la plateforme de télédétection au-dessus du sol. Le champ de vision linéaire d'une image acquise à l'altitude  $H$  est donnée par l'équation :

$$L = d \cdot \left(\frac{H}{f}\right) \quad (3.1)$$

où  $L$  est le champ de vision horizontal d'une image en mètres,  $d$  est la largeur de la matrice à plan focal de la caméra en millimètres et  $f$  est la longueur focale de l'objectif en millimètres (dérivé de Dugdale et al., 2010). La distance d'échantillonnage au sol d'un seul pixel peut alors être calculée en divisant le champ de vision horizontal par le nombre de pixels compris dans la largeur de la matrice à plan focal.

Afin d'optimiser la détection des refuges thermiques, il semblerait judicieux a priori de voler à très basse altitude pour bénéficier d'une très haute résolution. Cependant, cette solution est difficilement envisageable dans la pratique puisque la taille de l'image doit permettre la couverture de la totalité de la largeur de la rivière ainsi que d'une portion des zones riveraines afin de mettre en contexte l'image lors de l'analyse ultérieure. Par ailleurs les images aériennes successives doivent se chevaucher pour couvrir efficacement l'ensemble de la rivière. Enfin, les restrictions de vol imposent des limites strictes sur les altitudes minimales de vol. À la lumière de ce qui précède, il a été décidé qu'une altitude de vol de ~300 m permettrait d'atteindre un

compromis acceptable en termes de la taille d'image au sol (120 x 90 m) et de la résolution au sol des pixels (0,20 m).

La vitesse de vol de l'hélicoptère est aussi importante. En théorie, il semblerait logique de voler à grande vitesse afin de couvrir autant de terrain que possible et de minimiser l'effet du réchauffement de la rivière entre le début et la fin du survol. Cependant, une vitesse trop élevée ne permettrait pas d'obtenir un chevauchement adéquat entre les images successives. Par ailleurs, étant donné que le temps d'intégration d'une caméra thermique (équivalente à la vitesse de l'obturation d'un appareil photo) est généralement de l'ordre de 1/100 s, des vitesses de vol élevées pourraient entraîner un flou important dans les images thermiques (FLIR, communication personnelle). Il faut donc trouver un équilibre acceptable entre la couverture spatiale et la qualité des images.

### **3.2.4 La caméra infrarouge thermique**

Les caméras infrarouges thermiques commerciales peuvent être séparées en deux catégories : les systèmes à capteurs (microbolomètres) refroidis et ceux à capteurs non-refroidis (ex. Tissot, 2002). Les caméras refroidies sont généralement optimales en termes de résolution, de température de bruit équivalent (essentiellement la sensibilité thermique de la caméra) et de temps d'intégration. Cependant, ces systèmes sont souvent plus coûteux et plus encombrants que les caméras non refroidies, ce qui rend leur installation sur une plateforme de télédétection plus difficile. Il a donc été décidé qu'une caméra thermique non-refroidie offrirait le meilleur compromis en termes de coût et de portabilité. Par ailleurs, les caméras microbolométriques non-refroidies fonctionnent généralement dans la gamme infrarouge des grandes ondes (8 – 14  $\mu\text{m}$ ) et sont donc moins susceptibles à l'effet des réflexions solaires (ex. Torgersen et al., 2001) que les systèmes refroidies qui opèrent souvent dans les ondes moyennes (3 – 5  $\mu\text{m}$ ). Afin d'optimiser la détection des petits refuges thermique, il a donc été décidé d'utiliser la caméra thermique non-refroidie ayant la plus haute résolution disponible sur le marché, comprenant une matrice à plan focal de dimensions 640 x 480 pixels (0,3 mégapixels).

### **3.3 Méthodologie de télédétection thermique**

#### **3.3.1 Les tests préliminaires et l'élimination des faux positifs**

Des vols préliminaires d'essai ont été effectués durant l'été 2009 avec une caméra thermique FLIR SC660 montée sur un hélicoptère Robinson R44. Les survols ont été réalisés à une altitude moyenne de 300m au-dessus du niveau du sol. Bien que les images obtenues possèdent une résolution suffisante pour distinguer les zones d'eau fraîche de la rivière, il n'était toutefois pas possible de distinguer clairement les refuges thermiques réels des autres anomalies thermiques résultant de la présence de mousse en surface (ex. Anderson et al., 1995; Puleo et al., 2012; figure 3.1A) ou des zones d'ombres causées par la végétation riveraine (figure 3.1B) par exemple. Afin d'éliminer ces faux positifs et d'optimiser la classification des refuges thermiques réels, il a donc été jugé nécessaire d'incorporer un appareil photo optique au système de télédétection.

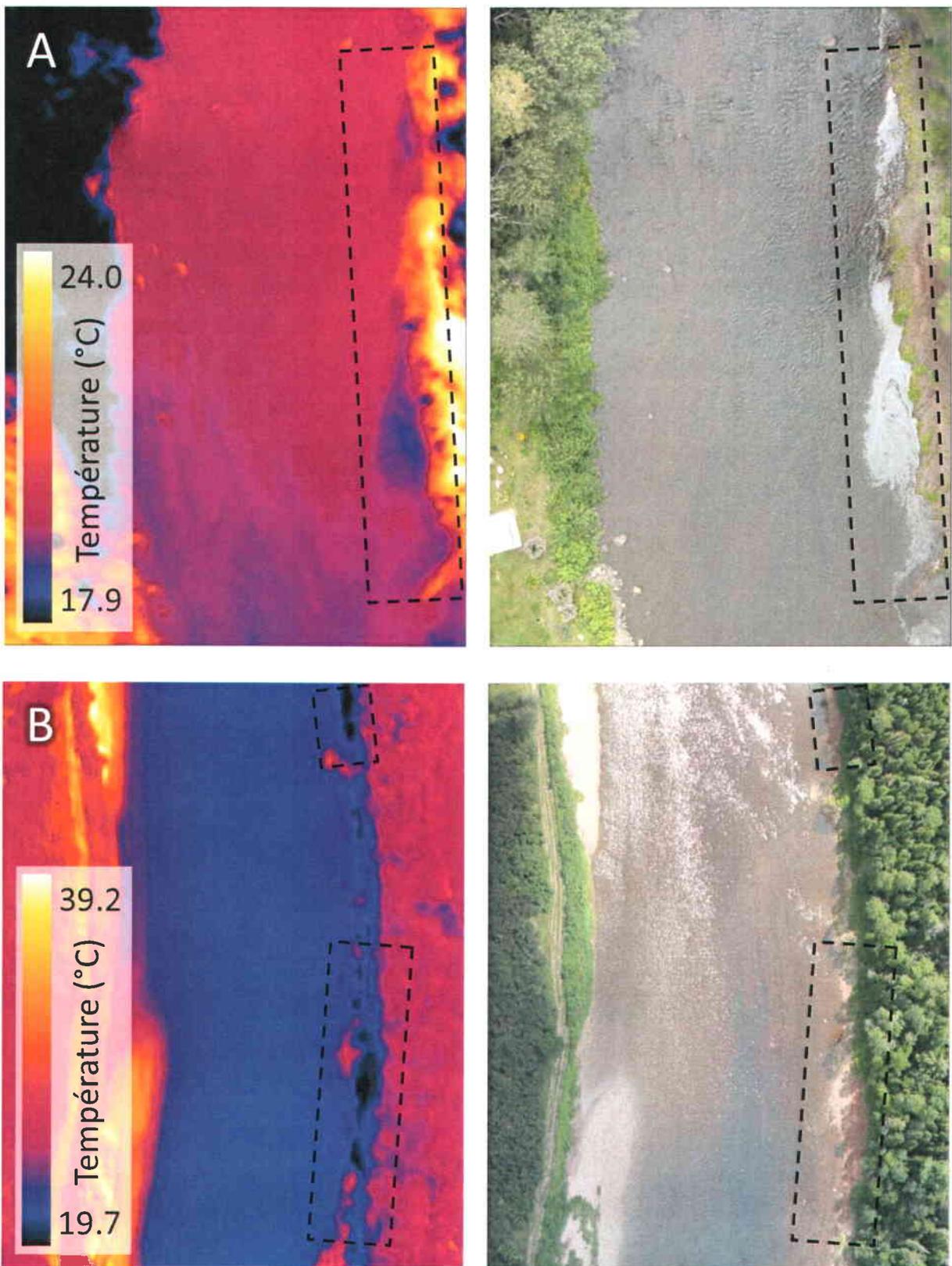


Figure 3.1 Refuges thermiques faux positifs causés par A. De la mousse de surface. B. Des zones d'ombres.

### 3.3.2 La version finale du système de télédétection infrarouge thermique

Suite aux tests préliminaires, les systèmes d'imagerie thermique et optique ont été combinés. La caméra thermique FLIR SC660 a été jumelée à un appareil photo numérique (Canon EOS 550D) qui produit des images ayant approximativement la même empreinte au sol lorsqu'utilisée avec une lentille 50 mm (tableau 3.1). Les caméras ont été montées sur un système «pan-tilt» (figure 3.2A) permettant à l'opérateur de contrôler depuis l'intérieur de l'hélicoptère la direction des caméras par l'intermédiaire d'un joystick et d'un petit écran permettant d'ajuster le cadrage des caméras (figure 3.2B). Ce système garantit que la rivière est bien couverte par les images enregistrées, minimisant ainsi le nombre de passages nécessaires au niveau des méandres serrés par exemple, réduisant ainsi le coût des survols. Le mouvement du système «pan-tilt» est limité à moins de 5° afin d'éviter les problèmes causés par la réflexion à des angles d'observation élevés. Les caméras et le «pan-tilt» ont été installés dans un pod de bagages Simplex Helipod II équipé d'un trou de 35 x 35 cm à sa base permettant de dégager le champs de vision des caméras (figure 3.2C,D).

Tableau 3.1 Principaux composants du système de télédétection. <sup>1</sup>Altitude au-dessus du niveau de la mer.

Composant	Marque/modèle	Notes
Caméra thermique	FLIR SC660	640x480 pixels, NETD <30 mK, 7.5 - 13 µm. Résolution et empreinte à 300 <sup>1</sup> m : 2.6 cm, 134 m
Caméra optique	Canon EOS 550D	5184 x 3456 pixels (17.9 MP), bandes RVB standards. Résolution et empreinte à 300 <sup>1</sup> m : 19.7 cm, 126 m
Système «pan-tilt»	Directed Perception PTU-D48	Permet 5° liberté de mouvement pour les caméras
Système GPS	Garmin GPS76 CSx	Précision de ~2 m, WAAS-permis

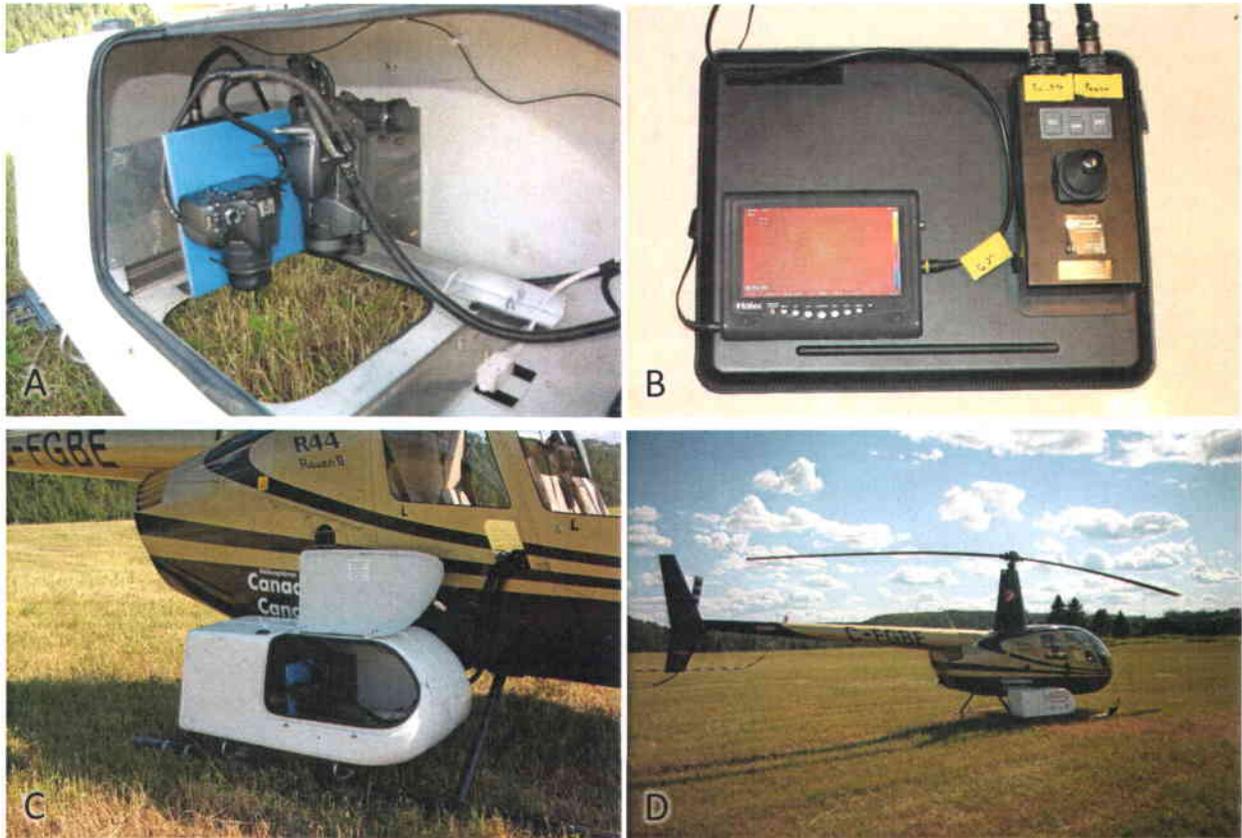


Figure 3.2 A. Système pan-tilt avec les caméras installées. B. Joystick et écran permettant de contrôler la direction des caméras. C. Pod de bagages contenant les caméras. D. Pod et hélicoptère prêt pour le survol.

Une antenne GPS à gain élevé (Garmin GPS76 CSx) a été fixée sur le dessus du pod, directement au-dessus des caméras. Les données GPS sont enregistrées sur un ordinateur portable exécutant une fonction Matlab qui déclenche également la prise d'images des deux caméras (thermique et optique). Le signal GPS est envoyé par connexion RS-232 à un mini-ordinateur à écran tactile (4D Systems  $\mu$ OLED-3202X-P1; figure 3.3) qui déclenche alors les deux caméras en calculant le décalage du retard de déclenchement, assurant ainsi la capture simultanée des images thermiques et optiques. Les images des caméras optiques et thermiques sont ensuite transférées à l'ordinateur par les logiciels FLIR ThermaCAM Researcher Professional (FLIR, 2007) et Canon EOS Utility (Canon, 2010).

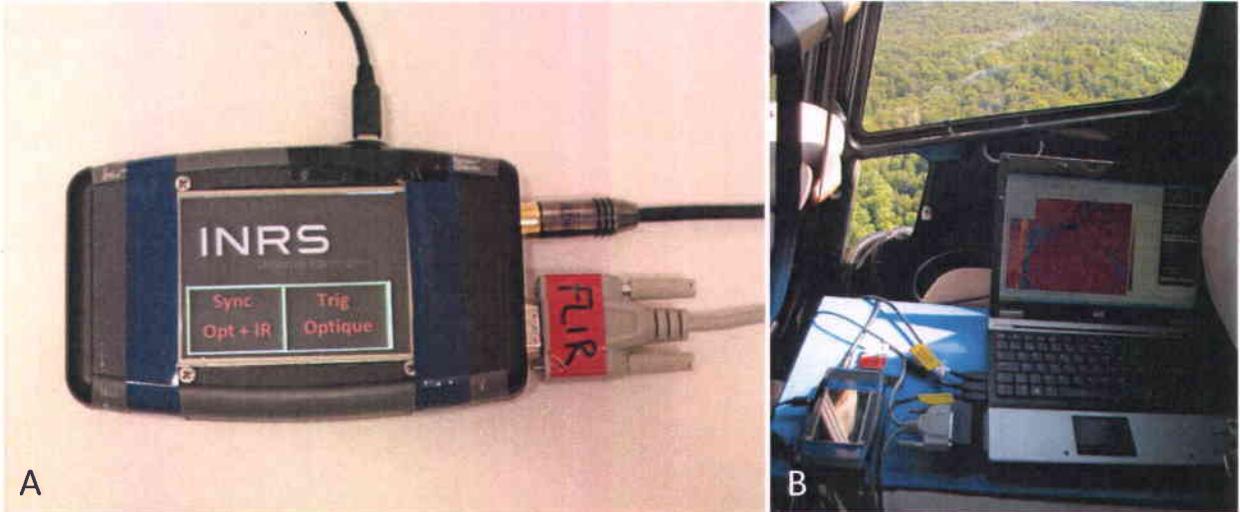


Figure 3.3 A. Mini-ordinateur à écran tactile utilisé pour le déclenchement synchronisé des caméras. B. Système de déclenchement branché à l'ordinateur portable durant le vol.

En plus de l'enregistrement des données GPS, la fonction Matlab fournit un affichage de la vitesse et de l'altitude au sol de l'hélicoptère (au moyen d'un modèle d'élévation numérique préchargé), ce qui permet à l'opérateur du système de s'assurer que les images sont acquises correctement. La fonction affiche également la position de l'hélicoptère par rapport à un «shapefile» ArcGIS à des fins de localisation (figure 3.4). Afin de faciliter davantage le positionnement de l'hélicoptère et le géoréférencement subséquent des images aériennes, une unité de mesure inertielle peu coûteuse (MotionNode 3-DOF IMU) a été intégrée avec le système. Cependant, la dérive des données inertielles s'est avérée trop élevée pour calculer l'angle des images, et ce système n'a donc pas été utilisé pour le géoréférencement.

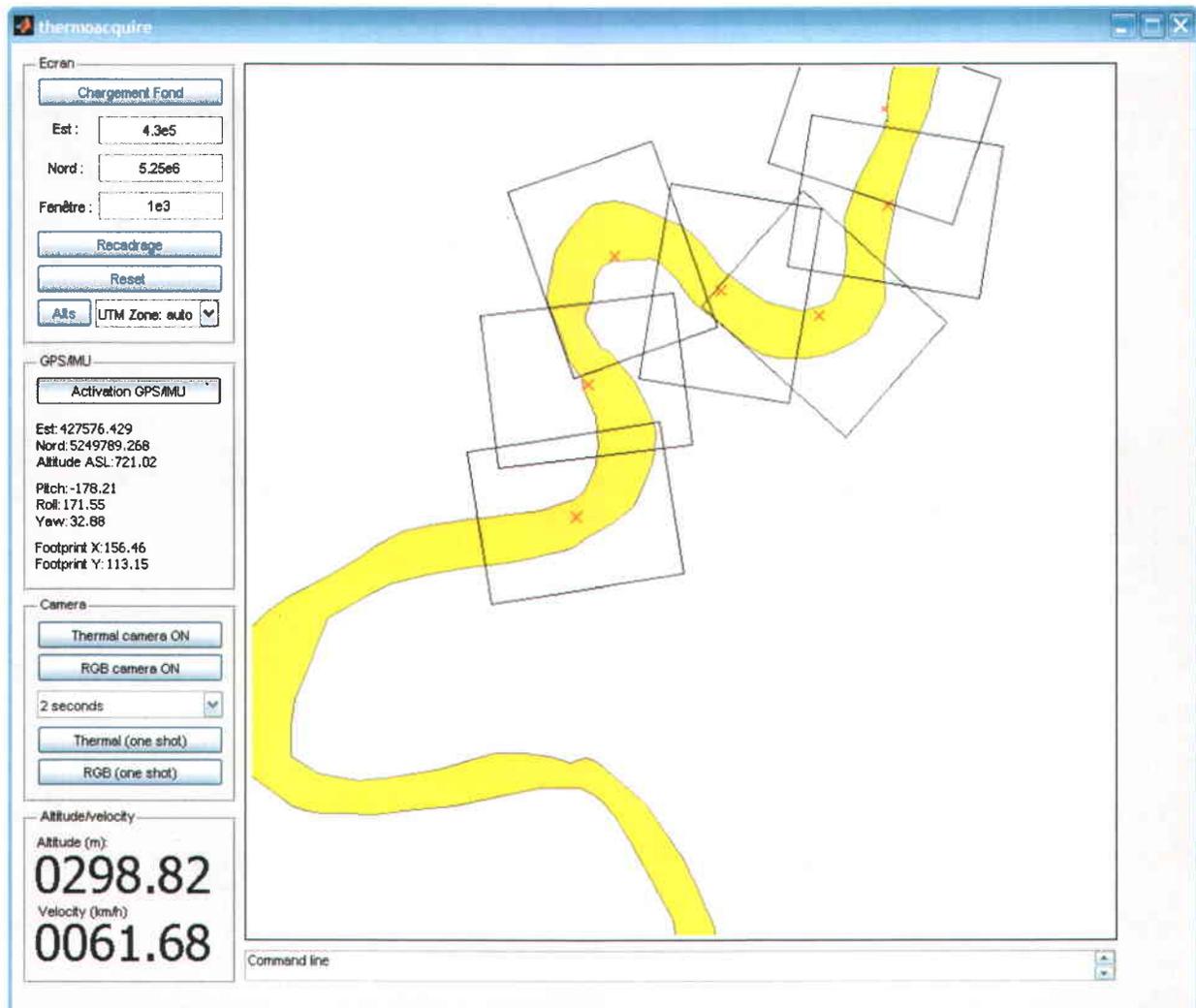


Figure 3.4 Interface de la fonction Matlab développée pour enregistrer les données GPS et contrôler les caméras.

### 3.4 Méthodologie de l'extraction des données de température

#### 3.4.1 Le positionnement géographique des images

Les images aériennes sont normalement géoréférencées soit au moyen de recalage en utilisant des points de contrôle, soit avec des données d'altitude issues d'une unité de mesure inertielle (Breuer et Albertz, 2000; Habib et al., 2006) et permettant d'estimer avec précision l'orientation de la caméra et donc prévoir la position réelle d'une image. L'utilisation des données d'attitude n'a pas été possible en raison de l'erreur présente dans les données de l'unité de mesure

inertielle. Toutefois, le géoréférencement classique en utilisant des points de contrôle n'était pas faisable non plus à cause du grand nombre d'images acquises au cours de chaque survol (>1000). Il a donc été décidé qu'au lieu de géoréférencer les images, leurs centroïdes seraient utilisés pour définir un système de points kilométriques. Dans un premier temps la position GPS de chaque image a été utilisée pour trouver son point le plus proche sur un «shapefile» de l'axe de la rivière. Cependant, puisqu'il a parfois été obligatoire d'effectuer des boucles pendant l'acquisition des images, les images aériennes n'ont pas nécessairement été dans le bon ordre de l'aval à l'amont. Il a donc été nécessaire de réordonner les points GPS en fonction de leur distance en amont de la confluence de la rivière. Cela a dû être effectué de façon automatique en raison du grand nombre d'images constituant un survol. Ainsi, un arbre couvrant de poids minimal (Kruskal, 1956) a été appliqué à une triangulation de Delaunay (Delaunay, 1934) des coordonnées GPS des images afin de calculer toutes les routes possibles entre la première et la dernière image du survol et les distances entre tous les points voisins. Enfin, un algorithme de recherche de plus court chemin (Dijkstra, 1959) a été appliqué à cet arbre pour réordonner les points en fonction de leur distance en amont de la confluence de la rivière. Une valeur d'index correspondant à cette distance a donc été attribuée à chaque image, permettant par la suite l'organisation spatiale de ses données sur la rivière (tels que la température de l'eau ou la présence des refuges thermiques) et facilitant la création des profils en longs de température.

### **3.4.2 L'extraction des données**

Avant l'extraction des données de température, les valeurs de radiance des images thermiques ont été converties en température en utilisant le logiciel FLIR Thermacam Researcher 2.9 (FLIR, 2007) qui contient une implémentation de l'équation de Planck. Ce logiciel effectue également des corrections en tenant compte des conditions atmosphériques au moment du survol et de l'altitude du capteur infrarouge au-dessus du sol. Les données atmosphériques, comprenant l'humidité et la température de l'air, sont obtenues de la station météorologique la plus proche au site d'étude.

Les images thermiques ont été converties en format Matlab et une interface utilisateur graphique a été développée pour faciliter l'extraction des données de température et l'emplacement des refuges thermiques (figure 3.5). Les images ont été ouvertes séquentiellement en fonction de leur indice de position et des profils en long de température ont été établis en prenant la température médiane de cinq fenêtres d'échantillonnage (9 x 9 pixels)

localisées manuellement le long du chenal dans chaque image. La valeur de température de chaque image est alors assignée comme la température de la rivière à son point kilométrique correspondant, permettant la création des profils en long.

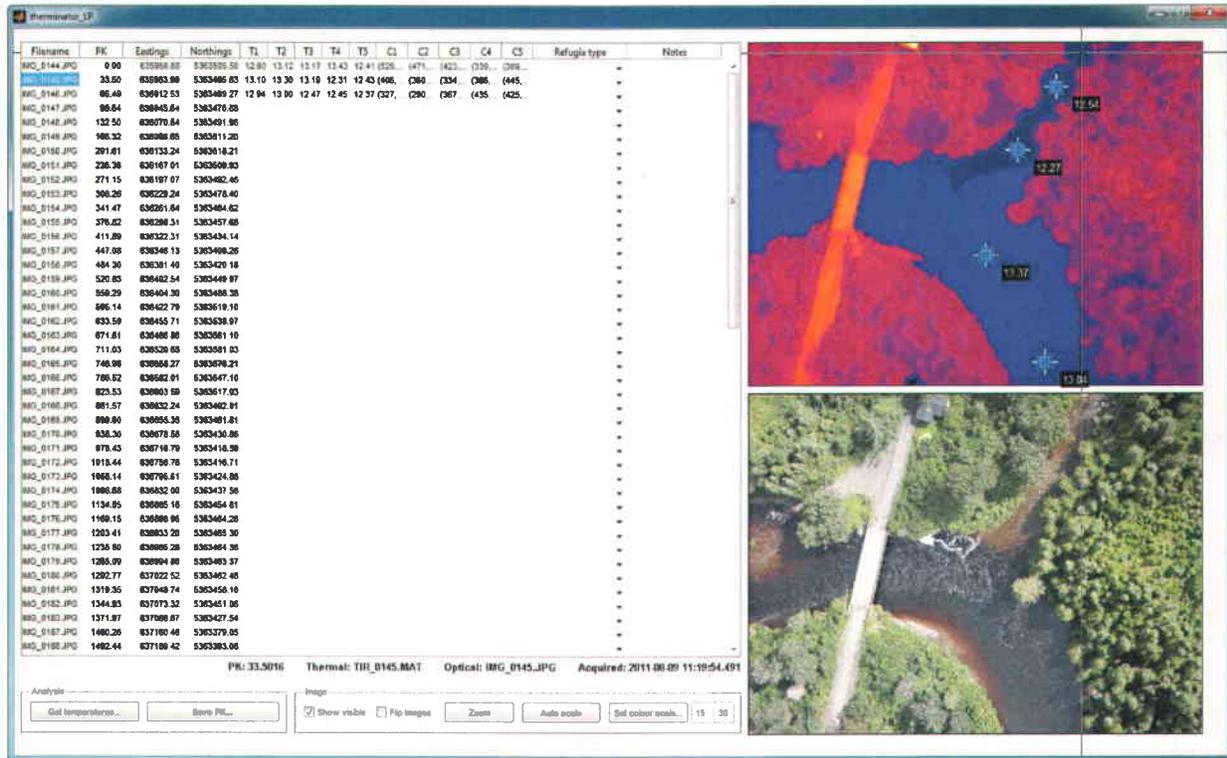


Figure 3.5 Interface de la fonction Matlab utilisé pour extraire les données de température et pour identifier et classier les refuges thermiques.

Les images ont été examinées pour détecter la présence des refuges thermiques. Bien que des agrégations de saumons ont déjà été observées dans des zones d'eau fraiche ayant une température  $\sim 1^\circ$  C plus froide que le chenal principal (Torgersen et al., 1999), la caméra thermique est capable de détecter des différences de température de 30 mK. Il a donc été décidé de suivre la procédure de Monk et al. (2013) selon laquelle une zone d'eau fraiche  $0.5^\circ$  C plus froide que le chenal principal est considérée comme un refuge thermique. De plus, étant donné que la résolution de la caméra thermique permet la détection d'objets de  $\sim 50$  cm (généralement, les plus petits objets qui peuvent être résolus par télédétection sont deux fois la résolution de l'image), la taille minimum des refuges thermiques a été fixée à  $1 \text{ m}^2$ . Un fois détecté, chaque refuge thermique a été classifié dans une des catégories définies à la section

2.3.2 et dans le tableau 2.2, selon son contexte hydrogéomorphologique à l'aide des images optiques.

### **3.4.3 L'élimination des «sauts» de température causés par la correction de non-uniformité de la caméra thermique**

Les profils en longs de température des premiers survols ont montré la présence des sauts de température sporadiques qui ne correspondaient pas à la température réelle de la rivière (figure 3.6). Après enquête, il s'est avéré que ces sauts de température résultaient du système de correction de non-uniformité de la caméra FLIR SC660. Ce système corrige les artéfacts de bruit au niveau du capteur thermique qui résultent du faible rapport signal/bruit dans les ondes moyennes et longues infrarouges et qui peuvent créer un patron de bruit fixe masquant les objets à faible contraste dans les images (Rode, 1980 123). Après entretien avec le fabricant de la caméra thermique, il a été conseillé d'acclimater la caméra à la température ambiante avant de faire un survol, ce qui a permis de régler ce problème. Cependant, il a toutefois été nécessaire de corriger les sauts de température enregistrés lors des survols précédents. Pour éliminer ces changements dans les profils en long de température, une implémentation de l'algorithme «SIFT Keys» (Lowe, 1999) a été utilisée pour recalibrer (de façon automatique) chaque image thermique avec son image voisine afin de trouver la superposition commune des deux images. Si la différence de température moyenne entre les deux images dans la section de recouvrement était supérieure à  $0,25^{\circ}$  C, une correction de non-uniformité était jugée nécessaire. L'amplitude du changement de température a donc été soustraite des images successives pour produire un profil en long de température corrigé.

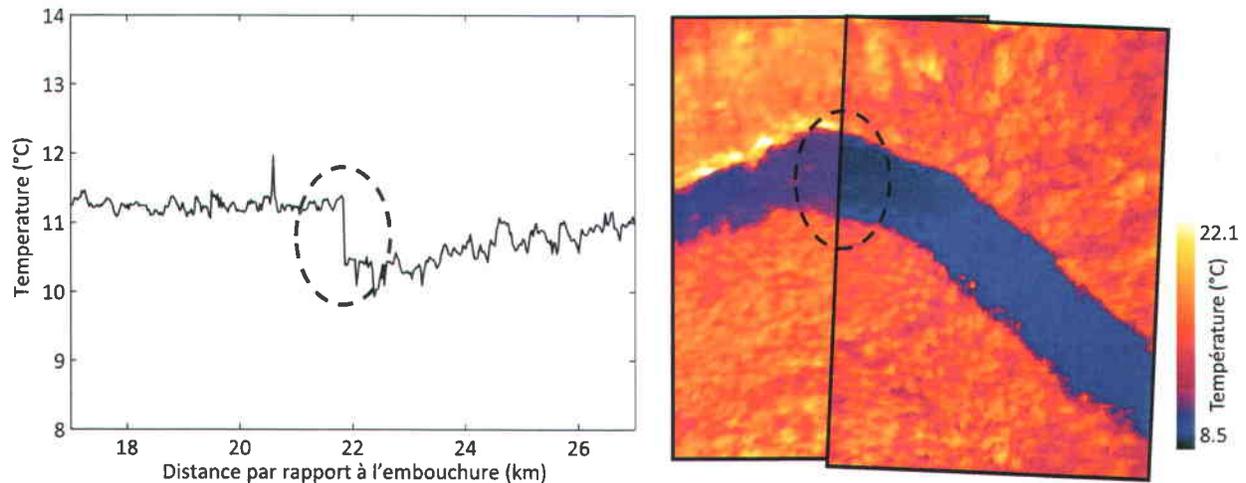


Figure 3.6 «Saut de température» de  $\sim 1^\circ\text{C}$  causé par le système de correction de non-uniformité de la caméra thermique.

### 3.5 Validation des données

#### 3.5.1 Validation des données de température

Les températures radiantes extraites des images thermiques ont été validées à l'aide des données de température statiques enregistrées grâce à des thermographes installés directement sur le lit de la rivière et relevant la température de l'eau à toutes les 15 minutes. Les enregistreurs, de marque/modèle Onset HOBO UA-002-64, ont été insérés dans des tubes PVC afin de les protéger contre les effets de la lumière directe du soleil et des collisions avec des éléments charriés par la rivière (roches, bois, etc), puis ancrés au lit en utilisant des sacs de jute remplis de grosses pierres. Le nombre et la distribution spatiale des enregistreurs dépendaient de la longueur du survol ainsi que des points d'accès à la rivière, d'une densité maximale de 0.45 thermographes par km à un minimum de  $0.05\text{ km}^{-1}$  dans les régions très éloignées. Un soin particulier a été apporté afin de garantir que les enregistreurs soient placés dans des zones où l'écoulement était bien mélangé afin qu'ils ne soient pas affectés par la stratification thermique. Après chaque survol d'acquisition, les données des enregistreurs ont été téléchargées, permettant la comparaison des températures cinétiques (in-situ) et radiantes et donc la validation des températures dérivées des images thermiques.

En combinant les données de validation de tous les survols menés aux fins de cette thèse, il a été observé que la température radiante des images thermiques est un très bon analogue de la

température cinétique de l'eau de la rivière. Une très forte corrélation ( $R^2 = 0.98$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 98$ ; figure 3.7) entre les données des images thermiques et des thermographes démontre que la méthodologie de télédétection infrarouge thermique peut être utilisée pour caractériser la température de l'eau avec un excellent niveau de précision. Par ailleurs, le biais de  $0.14^\circ\text{C}$  suggère que l'erreur systématique de températures dérivées des images thermiques est petite, malgré la racine carrée de l'erreur quadratique moyenne de  $0.56^\circ\text{C}$ .

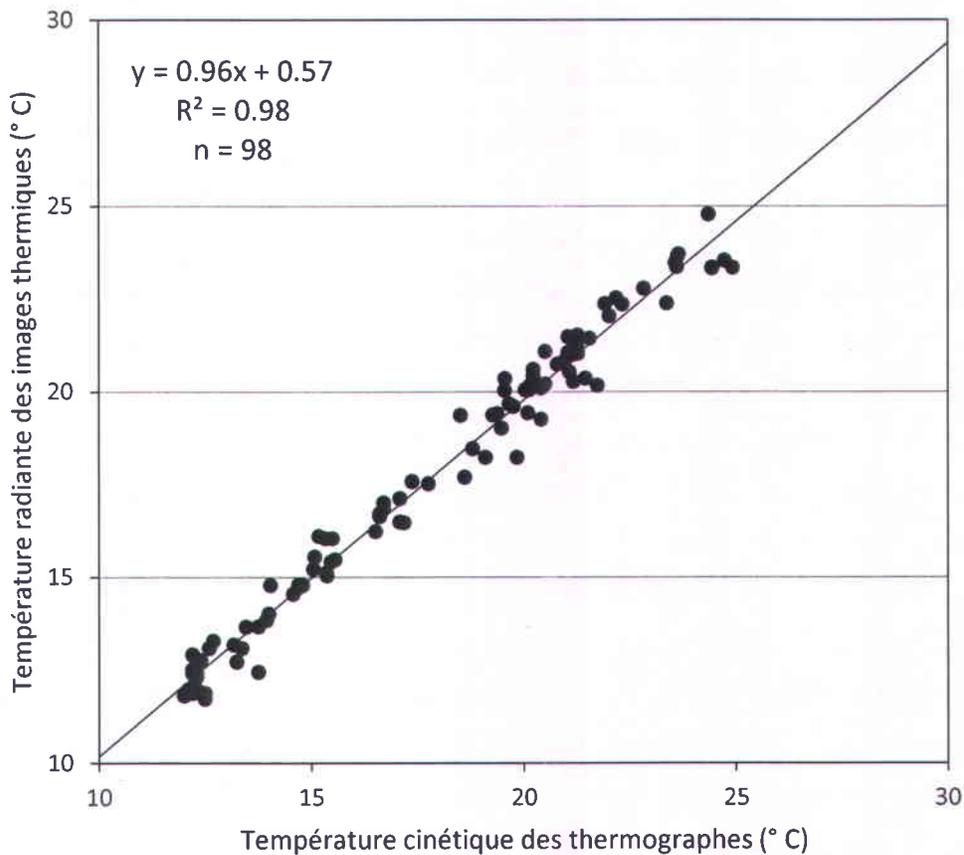


Figure 3.7 Validation de températures radiantes dérivées des images thermiques avec les données thermographes.

### 3.5.2 Validation des refuges thermiques

Les refuges thermiques identifiés à partir des images infrarouges ont été validés sur le terrain à deux occasions. À la première occasion, 11 refuges thermiques identifiés à partir d'images

aériennes thermiques de la rivière Ouelle, Québec, Canada, ont été validés sur le terrain une semaine après un survol aérien effectué en Juillet 2010. La deuxième fois, 22 refuges thermiques identifiés à partir d'images aériennes thermiques du bassin versant de la rivière Restigouche, Québec et Nouveau Brunswick, Canada (acquis en Août 2011), ont été validés environ un an après la campagne de survol (Août 2012), en vue de la compréhension de leur stabilité long terme. Les refuges thermiques comprenaient les différents types de refuge décrits dans la section 2.3.2. Afin de les valider sur le terrain, la position GPS de chaque refuge ainsi que leurs images thermiques et optiques ont été transférées à une tablette électronique, facilitant la recherche des refuges thermiques sur le terrain en permettant à l'utilisateur de trouver leur emplacement exact par rapport à des objets visibles dans les photos aériennes.

En tout, 30 des 33 refuges thermiques identifiés sur les images aériennes ont été retrouvés sur le terrain (figure 3.8), un résultat suggérant qu'au moins 91% des zones d'eau fraîche détectées avec la télédétection infrarouge thermique étaient des refuges thermiques réels. Dans la rivière Ouelle, 10 des 11 refuges (90,9%) ont été correctement validés; le seul refuge thermique qui a été mal identifié a été observé d'être un zone de mousse. Cela nous a amené à comprendre que la mousse de surface peut apparaître comme de l'eau froide dans les images thermiques, et donc par la suite permis d'affiner notre technique d'identification de refuges. Dans le bassin versant de la Restigouche, 20 des 22 refuges (90,9%) ont été correctement validés. Cependant, il a été noté que les refuges thermiques étaient généralement plus petits que ceux observés dans les images aériennes de l'année précédente. Bien que la difficulté d'identifier l'emplacement exact des refuges thermiques sur le terrain puisse expliquer pourquoi deux des refuges thermiques n'ont pas été retrouvés, il est également possible que la différence temporelle du niveau de la nappe phréatique entre 2011 et 2012 ait causé un tarissement de ces deux refuges, étant donné qu'ils étaient des suintements latéraux de l'eau souterraine. Cela pourrait aussi expliquer pourquoi la taille des refuges semble avoir diminué entre 2011 et 2012.

Sauf pour les trois refuges thermiques qui n'ont pas été retrouvés sur le terrain, le type de refuge thermique (ex. tributaire froid, zone de résurgence, etc) a été correctement classifié dans 100% des cas (pour la rivière Ouelle et la Restigouche), confirmant l'efficacité du couplage des images optiques et thermiques pour catégoriser les refuges thermiques. Ces résultats confirment que la méthodologie de télédétection infrarouge thermique est bien adaptée pour la caractérisation des refuges thermiques provenant de différentes sources.

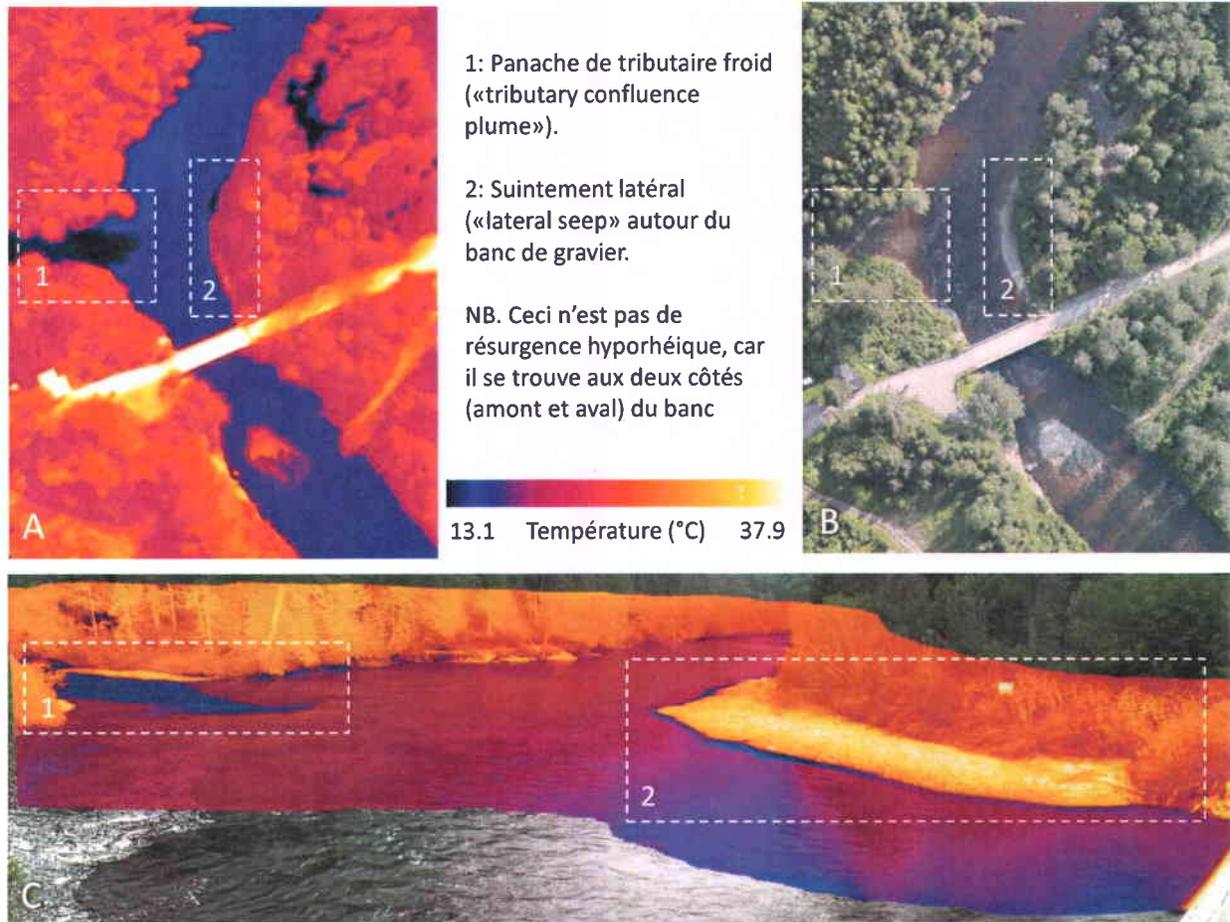


Figure 3.8 A. Tributaire froid (1) et suintement latéral (2) visible à partir de l'image thermique. B. Mêmes endroits dans l'image optique. C. Tributaire et suintement visible au fond (image panoramique thermique pris à partir du pont).

### 3.6 Conclusion

La méthodologie d'imagerie infrarouge thermique développée ici a montré un fort potentiel pour la détection des refuges thermiques et de la température de l'eau de manière économique et efficace. Ainsi, une fois les coûts du système d'imagerie absorbés, les seuls coûts associés à la réalisation des survols d'imagerie thermique infrarouge sont les heures d'hélicoptère et les coûts de transport et de séjour pour une équipe de deux personnes qui s'occupent de l'installation des enregistreurs de température et l'opération du système de télédétection.

La méthodologie détaillée ici a été utilisée non seulement pour survoler les rivières discutées dans les chapitres suivants de cette thèse, mais aussi pour obtenir des images à haute

résolution de plusieurs autres cours d'eau au Canada. Depuis le début du développement du système en 2009, un total de ~1305 km de rivière ont été documentés. Ces données ont été utilisées pour une variété d'objectifs et il est clair que le système permet de couvrir des grandes étendues spatiales à des résolutions permettant une meilleure compréhension des interactions entre les processus physiques des rivières et leur faune fluviale. Il apparaît donc que l'acquisition des données nécessaires à la caractérisation des refuges thermiques et des patrons de température fluviaux à l'échelle du paysage lotique est désormais devenue une réalité.





## **CHAPITRE 4 : RÉSUMÉ DES TRAVAUX DE RECHERCHE**

Les travaux réalisés dans le but de satisfaire aux objectifs 2 à 4 ont été rédigés sous la forme d'articles scientifiques en anglais. L'intention de ce chapitre est de fournir au lecteur un bref aperçu en français de la teneur de ces articles. L'ordre des auteurs des chapitres 5 à 7 est fonction de leur degré de participation à chacun des articles individuels. Le candidat de cette thèse a réalisé la planification, le travail de terrain et la collecte de données, l'analyse et l'interprétation des résultats et la rédaction des textes. Les co-auteurs des articles ont été impliqués soit dans la planification et le travail de terrain, soit dans la supervision de l'analyse des données et de la rédaction.

### **4.1 Variabilité temporelle des refuges thermiques et des patrons de la température de l'eau dans une rivière à saumon atlantique**

Le deuxième objectif de la thèse consiste à déterminer les facteurs responsables de la variabilité temporelle de la distribution spatiale des refuges thermiques. La variabilité temporelle des refuges thermiques a été ciblée parce que cet aspect a été largement ignoré dans les études précédentes (Torgersen et al., 2012) et que la variabilité temporelle des refuges thermiques et du profil en long de la température régit en grande partie la capacité des poissons à trouver les habitats d'eau froide nécessaire à leur survie pendant les périodes de stress thermiques.

Dans le but de répondre à cet objectif, des survols d'imagerie thermique ont été effectués à plusieurs reprises sur la même rivière afin de caractériser la variabilité temporelle des refuges thermiques. À partir de ces données, nous avons d'abord cherché à déterminer l'importance de la variabilité temporelle de l'abondance des différents types de refuges thermiques, et ensuite à évaluer si cette variabilité peut être expliquée par des variables hydrométéorologiques. Nous avons testé l'hypothèse que la variabilité temporelle des refuges thermiques dépend de leur type et des processus qui les contrôlent. Il a aussi été posé comme hypothèse que la variabilité temporelle peut être expliquée par les conditions hydrométéorologiques à long terme en raison de leur effet sur les conditions de la nappe souterraine. Le deuxième but de ce travail était d'examiner comment la complexité thermique du profil en long de la température de l'eau varie dans le temps et si cette variabilité peut être expliquée par les conditions hydrométéorologiques.

Nous avons testé l'hypothèse que les changements temporels dans la complexité du profil en long de la température sont corrélés avec les conditions hydrométéorologiques à court terme.

#### **4.1.1 Matériel et méthodes**

Les travaux ont été effectués sur la rivière Ouelle, une rivière à saumon située ~115 km au nord-est de la ville de Québec, QC, Canada. La rivière Ouelle est reconnue comme étant l'une des rivières à saumon atlantique les plus chaudes au Canada, dépassant parfois 30° C en été. Elle renferme un grand nombre de refuges thermiques qui permettent vraisemblablement au saumon d'éviter le stress thermique provoqué par ces températures élevées.

L'imagerie optique et thermique aérienne d'un tronçon de 35 km de la rivière Ouelle (et son tributaire principal, la Grande Rivière) a été acquise à six reprises entre 2009 et 2011 en utilisant la méthodologie détaillée dans le chapitre 3. Suivant cette même méthodologie, les images thermiques de chaque survol ont été utilisées afin d'identifier tous les refuges thermiques présents et de produire le profil en long de la température de l'eau sur l'ensemble du tronçon. Les refuges thermiques ont subséquemment été classifiés selon la typologie décrite dans la section 2.3.2, et leur variabilité temporelle quantifiée selon le nombre absolu de refuges de chacun des types pour chaque survol. La complexité thermique de la rivière a été évaluée en prenant l'écart-type de la dérivée du profil en long de la température pour un survol donné.

Une gamme de variables hydrométéorologiques ont été obtenue à partir d'une station hydrométrique et une station météorologique proche de la rivière afin d'examiner les liens entre ces variables et la variabilité temporelle du nombre de refuges thermiques et de la complexité du profil en long. Les variables utilisées comprenaient à la fois des variables de longue durée (ex. débit moyen pendant la période entre le début du printemps et le temps du survol) et des variables à plus court terme (ex. précipitation cumulée dans les 1 à 5 journées avant le survol).

#### **4.1.2 Résultats**

##### *4.1.2.1 Variation de l'abondance des refuges thermiques*

Un total de 253 refuges thermiques a été identifié au cours des six survols d'imagerie thermique de la rivière Ouelle. Cela correspond à une moyenne de 42.2 refuges par survol et une densité

moyenne de 1.24 refuges km<sup>-1</sup>. Cependant, une grande variabilité temporelle du nombre de refuges a été observé, allant d'un minimum de 14 jusqu'à un maximum de 96 selon le survol. Par ailleurs, un test du chi-carré a montré que les survols étaient statistiquement différents en termes du nombre de refuges thermiques ( $p < 0.05$ ,  $df = 5$ ). La variabilité du nombre de refuges thermiques était également différente selon le type de refuge. Les refuges thermiques associés aux tributaires froids étaient relativement stables dans le temps ( $\bar{x} = 10.8$ ,  $\sigma = 2.8$ ), tandis que les refuges provenant d'apport d'eau souterraine (ex. les suintements latéraux causé par les résurgences) étaient beaucoup plus variables ( $\bar{x} = 18.2$ ,  $\sigma = 14.6$ ). De plus, près des deux tiers (60.6%) des refuges thermiques ont été observés lors d'un seul survol. Les refuges qui étaient visibles sur plus d'un survol correspondait toujours aux tributaires froids.

L'analyse des liens entre les données hydrométéorologiques et le nombre de suintements latéraux montre un effet des variables de longue durée en lien avec la recharge de la nappe d'eau souterraine. Ainsi, le débit moyen journalier entre le début du printemps et la date du survol était fortement corrélé avec le nombre absolu des suintements latéraux ( $R^2 = 0.94$ ,  $p < 0.05$ ), de même que le débit de base moyen pendant la même période ( $R^2 = 0.91$ ,  $p < 0.05$ ) et la précipitation cumulée depuis le début de l'hiver ( $R^2 = 0.75$ ,  $p < 0.05$ ).

#### *4.1.2.2 Variation de la complexité du profil en long*

Le profil en long de la température de l'eau a également démontré une variabilité temporelle considérable entre les six survols. Alors que certains profils étaient relativement plats, d'autres étaient beaucoup plus complexes. Une mesure objective de la complexité des profils thermiques a été obtenue en prenant l'écart-type de la dérivée du profil en long. Les profils les plus plats montraient un écart-type de l'ordre de 0.20° C, tandis que les profils plus complexes présentaient des valeurs aussi grandes que 1.03° C. Contrairement à la variabilité temporelle des refuges thermiques, celle de la complexité des profils thermiques n'était pas reliée de façon significative aux variables hydrométéorologiques longue durée. Par contre, elle était négativement reliée aux variables hydrométéorologiques de courte durée, particulièrement la précipitation cumulée au cours des cinq derniers jours avant le survol ( $R^2 = 0.90$ ,  $p < 0.05$ ). Ce résultat suggère que la variabilité spatiale du profil thermique diminue après des épisodes de précipitations et que les profils en long les plus complexes sont généralement observés après une longue période sans pluie.

Les profils thermiques ont aussi permis l'identification de plusieurs zones de réchauffement ou de refroidissement à l'échelle du tronçon qui persistaient entre les survols. En général, les sections de réchauffement coïncidaient avec les zones de terrain ouvert, tandis que les sections de refroidissement étaient situées dans des zones de rétrécissement du chenal ou encore là où des zones riveraines humides étaient présentes.

#### **4.1.3 Discussion et conclusion**

La forte corrélation entre l'abondance des suintements latéraux et les variables hydrométéorologiques de longue durée suggère que les refuges thermiques semblent influencés de façon importante par les conditions hydrométéorologiques. La variation du débit induite par les précipitations hivernales et printanières est un indicateur du niveau de la nappe phréatique, considérant les liens entre les précipitations, le débit et le niveau de la nappe (ex. Chen et al., 2002). La variation interannuelle dans le niveau de la nappe phréatique pourrait donc expliquer la variabilité des suintements latéraux observée ici. Ainsi, les résultats suggèrent que les étés qui suivent des hivers où les précipitations sont abondantes auront tendance à être plus « riches » en termes de refuges thermiques tandis que l'inverse sera observé lors des hivers moins neigeux.

Le fait que le volume de précipitation récente explique une grande partie de la variabilité de la complexité du profil en long suggère que les événements de pluie ont un effet marqué sur l'hétérogénéité du profil thermique. Lorsque seul le débit de base alimente la rivière, la forme du profil thermique est liée à l'interaction entre le réchauffement solaire dans les tronçons de terrain ouverts et le refroidissement liés aux apports d'eau souterraine dans les vallées étroites. Cependant, suite à un événement de précipitation, le ruissellement rapide dilue le signal de température créée en condition d'étiage et ne reflète que la température ambiante du ruissellement, engendrant ainsi un profil en long plus homogène.

Ces résultats ont des implications importantes en ce qui concerne la gestion des cours d'eau où les populations de poissons sont touchées par des épisodes de stress thermique. Le grand niveau de variabilité temporelle du nombre de refuges thermiques suggère que la majorité des refuges thermiques ne peut constituer une source fiable d'eau froide pendant les vagues de chaleur, ce qui suppose que les saumons sont probablement contraints d'utiliser les refuges thermiques de manière opportuniste, au lieu de rester proche d'un refuge qui pourrait disparaître

dans le futur. Cependant, la présence de tronçons froids identifiés sur les profils en long pourrait permettre aux saumons de faire usage de plus grands «secteurs» d'eau plus fraîche d'un ou deux degrés Celsius avant que la température de l'eau nécessite qu'ils se réfugient dans les refuges thermiques beaucoup plus froids.

Il est à espérer que les résultats de cette étude aideront les gestionnaires à protéger et à conserver les habitats sensibles comme les refuges thermiques, notamment en ce qui concerne la prévention des activités anthropiques susceptibles de perturber ou faire disparaître les refuges thermiques les plus persistants. Par ailleurs, ces données indiquent qu'en explorant les régimes hydrologiques des différentes régions, il pourrait être possible d'identifier les rivières et donc les populations de saumons les plus menacés par le changement climatique.

## **4.2 Analyse de la variation spatiale des refuges thermiques dans une rivière à saumon atlantique**

Le troisième objectif de la thèse consiste à évaluer la distribution spatiale des refuges thermiques dans un grand bassin versant à saumon afin d'arriver à une meilleure compréhension des processus physiques la contrôlant. Bien que la distribution spatiale des refuges thermiques ait déjà été examinée dans de petits cours d'eau, aucune étude n'existe concernant leur distribution à l'échelle d'un bassin versant, ni à l'égard des processus régissant leur variabilité spatiale le long d'une rivière ou d'un réseau de drainage entier.

Cet objectif global a été abordé avec deux buts spécifiques. Tout d'abord, nous avons utilisé l'imagerie infrarouge thermique pour produire un inventaire exhaustif de tous les refuges thermiques présents dans un bassin versant en vue de déterminer si la distribution de refuges thermiques était relativement constante ou s'il y avait des zones de faibles et de fortes concentrations de refuges. Nous avons testé l'hypothèse que leur distribution spatiale varie en fonction de leur type. Le deuxième but de cet article était d'examiner les facteurs régissant les patrons observés dans la variabilité spatiale des refuges thermiques. Plus précisément, les refuges créés par les apports d'eau souterraine ont été ciblés étant donné qu'ils sont généralement plus abondants mais moins bien compris (McCullough et al., 2009) que les refuges créés par les tributaires froids. Nous avons examiné l'hypothèse que la densité des refuges thermiques (par km) était liée à l'hydromorphologie du bassin versant tandis que la localisation précise de chacun des refuges thermiques était régie par la géomorphologie du chenal à l'échelle du tronçon.

### **4.2.1 Matériel et méthodes**

Ce projet a été réalisé dans le bassin versant de la rivière Restigouche. Ce bassin versant, avec une superficie de 13,000 km<sup>2</sup>, chevauche les provinces de Québec et du Nouveau Brunswick, Canada. La rivière Restigouche est reconnue internationalement pour la qualité de sa pêche sportive au saumon atlantique dont elle soutient une population importante. Contrairement à d'autres cours d'eau de l'est du Canada, la Restigouche est relativement froide durant l'été, possiblement due à des apports importants d'eau souterraine dans certains secteurs du bassin versant. Cela en fait un endroit idéal pour contraster les tronçons ayant plus ou moins de refuges thermiques contrôlés par l'eau souterraine.

L'imagerie optique et thermique aéroportée d'environ 700 km de cours d'eau de la Restigouche a été acquise en 2012 et 2013 en suivant la méthodologie détaillée dans le chapitre 3. La localisation et le type de tous les refuges thermiques présents ont été extraits. La «richesse» de chaque cours d'eau en termes de refuges thermiques a été analysée en calculant leur densité de refuges par kilomètre. Les refuges thermiques associés aux apports d'eau souterraine (les suintements latéraux, les ruisseaux d'eau de source, les alcôves froides et les chenaux latéraux froids) ont été sélectionnés pour une analyse plus approfondie. Leur distribution à l'échelle du tronçon a été évaluée en termes de présence/absence tandis que leur distribution à grande échelle l'a été en fonction de leur densité à l'intérieur d'une fenêtre mobile de 1 km.

Afin de comprendre les facteurs régissant la distribution spatiale des refuges, une série de variables hydrogéomorphologiques a été obtenue à partir d'une analyse SIG du bassin versant. Ces variables comprenaient des descripteurs du réseau de drainage (ex. ordre de Strahler, courbure du chenal), des variables géomorphologiques (ex. altitude, largeur de la vallée), des métriques géologiques (la lithologie de la roche en place) et des indices concernant l'utilisation du sol du bassin versant. L'indice de sélectivité de Jacobs (Jacobs, 1974) a subséquentement été utilisé pour déterminer si certaines de ces variables étaient associées avec la présence ou l'absence de refuges thermiques individuels à l'échelle du tronçon. En même temps, une gamme de modèles de régression a été utilisée afin de déterminer si les variables du paysage obtenues à l'aide du SIG expliquait la densité des refuges thermiques à grande échelle.

## **4.2.2 Résultats**

### *4.2.2.1 Variabilité spatiale des refuges thermiques*

Au total, 1531 refuges thermiques ont été observés dans le bassin versant de la rivière Restigouche, une densité globale de 2.20 refuges par km de rivière. Cependant, la densité de refuges variait considérablement entre les rivières. Les densités les plus élevées (jusqu'à 6.90 km<sup>-1</sup>) ont été observées dans le centre et l'ouest du bassin versant, tandis que des rivières des autres secteurs affichaient des densités inférieures à 1.00 km<sup>-1</sup>. En termes de composition des types de refuges, les suintements latéraux étaient le type de refuge dominant, comprenant 54% de tous les refuges thermiques observés. Bien que les tributaires froids étaient aussi relativement abondants (25.5%), la grande majorité (68.8%) des refuges était associée aux apports d'eau souterraine (ex. les suintements latéraux, les ruisseaux d'eau de source).

#### 4.2.2.2 *Présence/absence des refuges thermiques*

L'indice de sélectivité de Jacobs a montré que la présence/absence des refuges d'eau souterraine était reliée de façon significative avec la courbure du chenal et aussi avec la proximité des vallées tributaires (i.e. vallées sans cours d'eau;  $X^2$   $p < 0.05$ ,  $df = 9$ ). En ce qui concerne la courbure du chenal, la présence des refuges correspondait à des méandres ou tronçons ayant une courbure élevée. En ce qui concerne la proximité des vallées tributaires, la probabilité de présence d'un refuge augmentait avec la proximité d'un tributaire.

#### 4.2.2.3 *Densité des refuges thermiques*

L'analyse de régression a montré que parmi les 17 variables du paysage testées, une seule était corrélée significativement avec la densité de refuges thermiques : le degré de confinement du chenal. La relation entre cette variable (quantifiée comme étant le rapport entre la largeur de la vallée et la largeur du chenal; Rosgen, 1994) et la densité de refuges thermiques a été modélisée avec une courbe de régression quadratique dont le fort pourcentage de variance expliquée ( $R^2 = 0.83$ ,  $p < 0.05$ ) indique que le degré de confinement du chenal explique une grande partie de la variabilité spatiale de la densité des refuges thermiques. Cette relation quadratique indique une densité élevée de refuges à des valeurs de confinement moyennes ( $2.34 \text{ km}^{-1}$ ), souvent associées avec des vallées demi-confinées. Inversement, les valeurs de confinement faibles ou fortes, indicatives de vallées très étroites (les canyons ou les vallées en V) ou très ouvertes (les larges plaines alluviales), étaient associées à des densités de refuges plus faibles ( $1.44 \text{ km}^{-1}$ ).

#### 4.2.3 **Discussion et conclusion**

La tendance vers la présence de refuges thermiques à des valeurs de courbure de chenal élevée est vraisemblablement liée à une propension plus grande à la résurgence d'eau souterraine dans les méandres. Ceci s'explique par le fait que l'érosion qui se produit sur la rive extérieur du méandre cause une intrusion latérale dans la nappe d'eau souterraine qui se traduit par une augmentation du gradient hydraulique qui engendre la résurgence. Par conséquent, la résurgence d'eau souterraine est souvent concentrée dans les apex des méandres. Ce processus explique aussi le lien entre les refuges thermiques et la proximité des vallées

tributaires. Comme les méandres, les vallées font saillie dans le champ d'écoulement souterrain, créant des zones de convergence de l'écoulement sous la vallée tributaire engendrant une résurgence d'eau froide dans le tronçon principal.

Le lien entre la densité de refuges thermiques élevés et les valeurs de confinement du chenal est en accord avec d'autres études qui ont observé la résurgence d'eau souterraine dans les vallées alluviales (ex. Baxter et Hauer, 2000). Il est suggéré que cette relation est liée à la présence de ruptures de pente entre le mur et le fond de la vallée qui se traduisent par un gradient hydraulique élevé. La présence de sédiments perméables dans le fond de la vallée facilite l'établissement d'un réseau d'écoulement de sous-surface qui favorise l'apport localisé d'eau souterraine au chenal d'eau. Ces processus sont causés à l'échelle régionale par le niveau de la nappe phréatique, mais c'est la combinaison de tous ces facteurs qui entraîne des densités de refuges thermiques élevées dans les vallées demi-confinées. Inversement, bien que la nappe phréatique soit élevée dans les vallées étroites comme les canyons, les ruptures de pente et le réseau d'écoulement de sous-surface qui stimulent la résurgence localisée de l'eau souterraine sont souvent absents. De même, tandis que les vallées ouvertes associées avec des valeurs de confinement élevées comprennent des réseaux d'écoulement de sous-surface importants, le gradient hydraulique associé à la hauteur de la nappe phréatique n'est pas suffisamment élevé pour produire une résurgence importante.

Cette étude est la première à explorer la distribution spatiale des refuges thermiques et ses liens avec l'hydromorphologie du paysage à l'échelle du «riverscape». Ces résultats seront utiles afin de déterminer les secteurs de rivières optimaux pour la production des refuges thermiques, permettant ainsi de mieux protéger ces habitats critiques. Par ailleurs, ces données pourraient aussi aider les gestionnaires à identifier les tronçons qui sont «pauvres» en termes de refuges thermiques, et où les impacts liés au réchauffement du climat risquent d'avoir le plus de conséquences négatives sur les populations de saumons.

### **4.3 Mouvement des saumons atlantique juvéniles à l'échelle du tronçon en réponse aux températures d'eau élevées**

Le quatrième objectif de la thèse consiste à acquérir une meilleure compréhension à propos des mouvements des salmonidés juvéniles vers les refuges thermiques à l'échelle du tronçon pendant les vagues de chaleur. Bien qu'il existe un important corpus de recherche qui documente le comportement des juvéniles à l'intérieur et à proximité des refuges thermiques, aucune étude n'a examiné la réponse des saumons à des températures élevées à des échelles plus grandes. Étant donné qu'une grande partie de la thèse consiste à évaluer la variabilité des refuges thermiques à l'échelle du paysage lotique, le mouvement des juvéniles à l'échelle du tronçon a été ciblé puisque il offre un aperçu de la façon par laquelle les salmonidés répondent aux patrons de refuges thermiques observés.

Une étude de marquage-recapture a été effectuée à l'aide de transpondeurs passifs intégrés («PIT») en vue de quantifier les indices temporels et thermiques associés avec le mouvement des juvéniles. Nous avons testé l'hypothèse que les mouvements à l'échelle du tronçon se produisent avant l'utilisation des refuges thermiques locaux. Nous avons aussi cherché à déterminer si des métriques de température de l'eau peuvent prédire l'occurrence des mouvements à l'échelle du tronçon en vue d'informer les stratégies de gestion des rivières impactées par des températures élevées.

#### **4.3.1 Matériel et méthodes**

Cette étude a également été réalisée sur la rivière Ouelle (section 4.1.1). L'imagerie infrarouge thermique a été utilisée afin d'identifier un tronçon de 2.4 km contenant deux refuges thermiques non-éphémères pour lesquels des données préliminaires ont montrées qu'ils sont utilisés par les saumons pour la thermorégulation. Douze antennes PIT ont été installées dans le tronçon. Quatre ont été placées de façon transversale sur le tronçon principal à chacune des limites amont et aval du site d'étude afin de détecter les mouvements sur le tronçon. Deux autres paires d'antennes ont été installées autour de chacun des deux refuges thermiques pour détecter les agrégations dans les panaches froids. Le système était opérationnel entre la mi-juin et la fin d'août 2012. La température de l'eau pendant ces périodes a été caractérisée à l'aide de 14 thermographes distribués à intervalles réguliers sur une distance de ~3 km

englobant le tronçon d'étude. Les valeurs de débit ont été obtenus à partir d'une station hydrométrique située approximativement 4.7 km en amont du site d'étude.

293 tacons de saumon atlantique (longueur moyenne à la fourche =  $104.4 \pm 10.8$  mm, poids moyenne  $15.2 \pm 5.4$  g) ont été capturés et marqués avec des PIT à 9 sites distribués le long d'un tronçon de 3km englobant le site d'étude. Les données de détections aux antennes situées aux limites du tronçon ont été réunies et une analyse en composante principal (ACP) utilisé pour identifier les détections associées aux températures élevées en examinant les détections en termes de leur température de l'eau, leur débit et leur heure d'occurrence. Ces détections sont ci-après nommées «détections du chenal principal». Les données de détections aux antennes situées autour des refuges thermiques ont été lissées à l'aide d'un filtre de six heures afin de dénombrer le nombre de poissons présents simultanément dans les refuges. Une ACP a encore été utilisée afin de séparer les détections de températures élevées. Une agrégation a été définie comme un événement au cours duquel deux individus uniques ou plus ont été détectés dans les refuges thermiques à l'intérieur d'une période de six heures.

Une série de variables temporelles et thermiques associée aux détections ont été obtenues. Ces données ont été subséquemment utilisées pour comparer les détections du chenal principal et les agrégations dans les refuges en fonction de la température et du moment de la journée. Un test de Student ( $t$ ) à deux échantillons a été utilisé pour déterminer si l'heure d'occurrence et les températures de l'eau moyennes et maximums de ces événements étaient significativement différentes. L'effet d'autocorrélation temporelle sur le test de Student a été évalué en comparant ce résultat avec un autre test de Student appliqué aux résiduels de température après avoir soustraire le composant saisonnière des données précédents. Un modèle de régression logistique a été ajusté à ces données afin de prédire l'occurrence des évènements de détection du chenal principal. La qualité d'ajustement a été évaluée dans un cadre de théorie de l'information en utilisant le critère d'information Akaike ( $AIC_C$ ; Burnham et Anderson, 2002) et les coefficients de pondération d'Akaike ( $w_i$ ) pour comparer les forces relatives des modèles (Wagenmakers et Farrell, 2004). Le pseudo- $R^2$  de McFadden ( $R^2_L$ ; Menard, 2000) a été utilisé pour évaluer la capacité des covariables à expliquer la variance du modèle.

## 4.3.2 Résultats

### 4.3.2.1 Mouvement des tacons dans le chenal principal

20 détections du chenal principal associées à des températures d'eau élevées ont été enregistrées au cours de l'expérience. Ces détections ont été observées sur un total de 7 jours différents. L'heure d'occurrence moyenne de ces événements était  $151 \pm 38$  minutes après midi (14h31), et les événements se sont produits au cours d'une période de 2.5 heures. La température moyenne lors des détections était de  $29.0 \pm 0.8^\circ\text{C}$ . Par ailleurs, la température moyenne journalière pour les journées où les détections se sont produites était de  $24.4 \pm 0.8^\circ\text{C}$ .

### 4.3.2.2 Comparaison des détections du chenal principal et des agrégations aux refuges thermiques

Onze agrégations associées à une température d'eau élevée ont été détectées pendant la période d'étude. La durée moyenne de ces événements était de  $519 \pm 195$  minutes. L'heure de début moyenne des agrégations était  $26 \pm 213$  minutes après midi (12h27). Cependant, étant donné que le point médian d'agrégation constitue le point théorique auquel le plus grand nombre d'individus était présent dans le refuge thermique, il est plus pertinent de considérer le temps médian des agrégations de  $286 \pm 198$  minutes après midi (16h46) pour fin de comparaison entre l'occurrence des agrégations et les mouvements dans le chenal principal. À la lumière de cela, l'heure d'occurrence moyenne des détections au chenal principal était significativement plus précoce de 135 minutes que le point médian d'agrégation ( $t = 2.97, p < 0.05, df = 30$ ). Toutes les onze agrégations ont eu lieu au cours de journées où la température du chenal principal a dépassé la plage critique supérieur pour le saumon atlantique, la température moyenne du point médian des agrégations étant  $27.7 \pm 1.9^\circ\text{C}$ . Les détections au chenal principal était donc  $1.3^\circ\text{C}$  plus chaudes que le point médian des agrégations (aussi significative;  $t = 1.95, p < 0.05, df = 30$ ).

### 4.3.2.3 Analyse statistique des mouvements dans le chenal principal

Toutes les détections du chenal principal liée à une température élevée se sont produites au cours d'une période de 28 jours où la température de l'eau est demeurée élevée (moyenne de  $23.2 \pm 3.0^\circ\text{C}$ , maximum de  $30.5^\circ\text{C}$ ) et le débit faible (moyenne de  $1.1 \pm 0.4 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ ). L'analyse statistique des détections a donc été axée sur cette période. Le test de Student a montré que la température de l'eau durant cette période était significativement plus haute durant les jours où

des mouvements ont été détectés sur le chenal principal, en comparaison avec ceux n'en ayant pas ( $t = 2.97$ ,  $p < 0.05$ ,  $df = 29$ ). Un deuxième  $t$ -test appliqué aux résiduels de température a abouti au même résultat donc l'autocorrélation temporelle a été jugé ne pas avoir eu un influence important.

Des modèles de régression logistiques ajustés aux données températures ont prédit l'occurrence journalière des détections du chenal principal avec une grande précision, la meilleure covariable étant les degrés-heures journaliers  $> 28^{\circ} \text{C}$  ( $\Delta\text{AIC}_C = 0.00$ ,  $w_i = 0.59$ ,  $R^2_L = 0.74$ ,  $p < 0.05$ ). Cependant, les intervalles de confiance étaient plus petits en utilisant la covariance avec les degrés-heures journaliers  $> 22^{\circ} \text{C}$  ( $\Delta\text{AIC}_C = 6.51$ ,  $w_i = 0.04$ ,  $R^2_L = 0.57$ ,  $p < 0.05$ ).

### 4.3.3 Discussion et conclusion

Malgré le fait que les poissons détectés aux antennes situées aux limites du tronçon étaient rarement les mêmes que ceux détectés dans les tributaires, il est raisonnable de supposer que ces événements représentent des mouvements de salmonidés déclenchés en réponse aux températures d'eau élevées. L'explication la plus plausible est que les poissons détectés à ces antennes se déplaçaient à la recherche de sources d'eau fraîche, théoriquement les refuges thermiques situés au centre du tronçon. La différence entre l'heure d'occurrence des agrégations dans ces refuges et les détections au chenal principal est vraisemblablement due au temps requis pour les poissons afin de nager depuis les limites du tronçon jusqu'aux refuges thermiques. Étant donné que les tacons peuvent nager contre le courant à une vitesse de  $0.32 \text{ ms}^{-1}$ , ils devraient être largement capable de couvrir le distance de  $0.51 \text{ km}$  entre les limites du tronçon et les refuges thermiques pendant la période entre l'occurrence des détections aux antennes amonts/avals et la point médian des agrégations dans les tributaires.

Le fait que les détections du chenal principal se sont produites à des températures supérieures à la limite létale initiale pour le saumon atlantique est surprenant. Cela pourrait être une indication de l'adaptation locale des poissons à des températures élevées. Cependant, cette constatation peut aussi être due au fait qu'à des températures en bas de la limite létale initiale les poissons sont capables de survivre pendant de longues périodes, mais que dès que la température dépasse ce seuil, leur tolérance thermique diminue rapidement, et qu'ils sont obligés de trouver des sources d'eau fraîche. Il est intéressant de noter que le meilleur

prédicteur des mouvements était les degrés-heures journaliers  $> 28^{\circ} \text{C}$ , étant donné que cela reflète la température létale initiale du saumon atlantique. Cela supporte la notion que les saumons sont forcés de se déplacer vers les refuges thermiques aussitôt que la température atteint ce seuil.

Le fait que les modèles logistiques ont bien prédit l'occurrence des détections du chenal principal suggère qu'ils montrent un fort potentiel pour la prédiction des jours durant lesquels les poissons subissent le stress thermique. Cette étude est la première à documenter le fait que l'effet des températures élevées sur les salmonidés n'est pas seulement isolé au comportement des poissons à proximité des refuges thermiques, mais aussi à leur mouvement aux échelles plus grandes. Il est à espérer que les résultats de cette étude amélioreront la compréhension des liens entre les saumons et les refuges thermiques à l'échelle du paysage lotique en vue de développer de stratégies appropriées pour la protection des populations de salmonidés durant les vagues de chaleur.



100  
101  
102  
103  
104  
105  
106  
107  
108  
109  
110  
111  
112  
113  
114  
115  
116  
117  
118  
119  
120  
121  
122  
123  
124  
125  
126  
127  
128  
129  
130  
131  
132  
133  
134  
135  
136  
137  
138  
139  
140  
141  
142  
143  
144  
145  
146  
147  
148  
149  
150  
151  
152  
153  
154  
155  
156  
157  
158  
159  
160  
161  
162  
163  
164  
165  
166  
167  
168  
169  
170  
171  
172  
173  
174  
175  
176  
177  
178  
179  
180  
181  
182  
183  
184  
185  
186  
187  
188  
189  
190  
191  
192  
193  
194  
195  
196  
197  
198  
199  
200

201  
202  
203  
204  
205  
206  
207  
208  
209  
210  
211  
212  
213  
214  
215  
216  
217  
218  
219  
220  
221  
222  
223  
224  
225  
226  
227  
228  
229  
230  
231  
232  
233  
234  
235  
236  
237  
238  
239  
240  
241  
242  
243  
244  
245  
246  
247  
248  
249  
250  
251  
252  
253  
254  
255  
256  
257  
258  
259  
260  
261  
262  
263  
264  
265  
266  
267  
268  
269  
270  
271  
272  
273  
274  
275  
276  
277  
278  
279  
280  
281  
282  
283  
284  
285  
286  
287  
288  
289  
290  
291  
292  
293  
294  
295  
296  
297  
298  
299  
300

# CHAPITRE 5 : TEMPORAL VARIABILITY OF THERMAL REFUGES AND WATER TEMPERATURE PATTERNS IN AN ATLANTIC SALMON RIVER

**Stephen J. Dugdale<sup>1,2,\*</sup>**

**Normand E. Bergeron<sup>1,2</sup>**

**André St-Hilaire<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Institut National de la Recherche Scientifique, Centre Eau Terre Environnement, 490 rue de la Couronne, Québec, QC, G1K 9A9, Canada

<sup>2</sup>Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL)

\*Corresponding author: [stephen.dugdale@ete.inrs.ca](mailto:stephen.dugdale@ete.inrs.ca)

Publié dans *Remote Sensing of Environment*, 2013-06-15

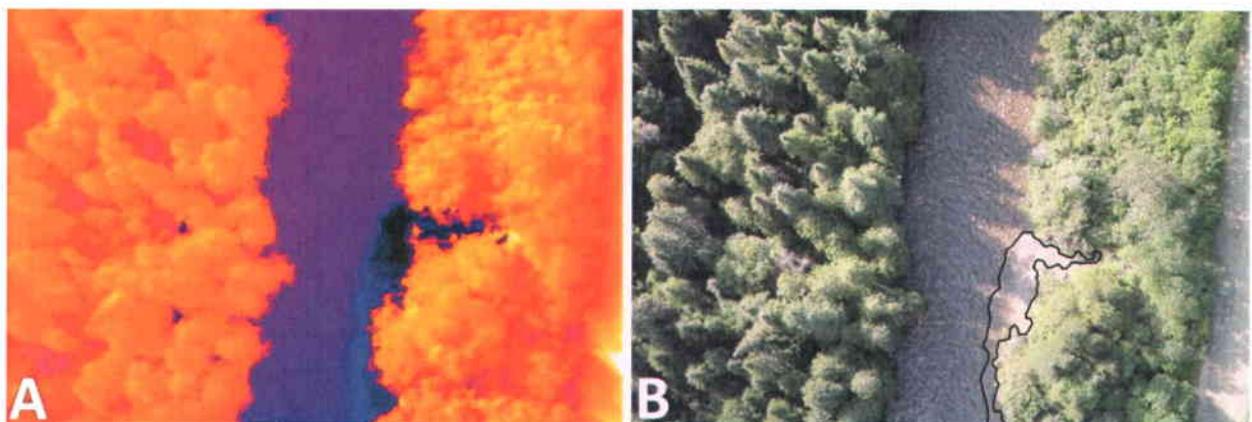
Soumis le 2012-11-09, version révisée soumise le 2013-05-15, accepté le 2013-05-19

## Abstract

In response to high summer river temperatures, salmonids avoid heat stress by making use of discrete units of cold water termed thermal refuges. Although recent research has documented how their spatial arrangement within a river affects salmonid distribution and behaviour, no information is currently available concerning temporal variation in the abundance and types of thermal refuges. In this study, a FLIR SC660 thermal infrared imaging camera (640 x 480 pixels, NETD <30mK, 7.5–13  $\mu\text{m}$ ) mounted on a helicopter platform was used to acquire thermal imagery of an Atlantic salmon river in Québec, Canada on six occasions between 2009 and 2011, with a view to characterising temporal variability in thermal refuges and broader scale water temperature complexity. Thermal refuges detected from TIR imagery were classified into a series of process-based categories, revealing notable inter-survey variability in the absolute counts of each refuge type. Downstream temperature complexity, quantified as the standard deviation of derivatives taken of temperature long profiles of each survey, was highly temporally variable, exposing the presence of several warm and cool reaches which varied in magnitude between surveys. Data from local meteorological and discharge logging stations was used to examine whether hydrometeorological conditions could account for observed temporal variability trends. Temporal variability in the absolute counts of lateral groundwater seeps, the most frequently observed thermal refuge class, was shown to correlate strongly with long duration hydrometeorological metrics such as seasonal mean discharge ( $R^2 = 0.94$ ,  $p < 0.05$ ). Conversely, thermal refuges resulting from cold water tributaries were more temporally stable and exhibited a weaker correlation with hydrometeorological metrics. Downstream temperature complexity was shown to correlate best with short duration metrics such as cumulative precipitation depth within a 5 day period prior to each survey ( $R^2 = 0.90$ ,  $p < 0.05$ ). This study is the first of its kind to link thermal refuge dynamics to hydrometeorological conditions and may offer valuable insights into how changing climatic regimes could influence these important cold water units in the future.

## 5.1 Introduction

There is broad agreement within the river sciences that water temperatures within northern latitude and temperate watersheds will increase under future climate change scenarios (Ferrari et al., 2007; Ficke et al., 2007; Morrison et al., 2002; Reist et al., 2006; van Vliet et al., 2011; Webb, 1996). It is also expected that raised river temperatures will have a negative impact on the salmonid populations of northern Europe and North America (eg. Ficke et al., 2007; Graham and Harrod, 2009; Jonsson and Jonsson, 2009; McCormick et al., 1999; Werritty, 2002). Extremes of temperature cause thermal stress in salmonids (Elliott, 1991) and sustained exposure to water temperatures above the upper critical threshold ( $\sim 23^{\circ}\text{C}$  for the Atlantic salmon, *S. salar*; see Jonsson and Jonsson (2009) for summary of other salmonids) eventually leads to mortality (Breau et al., 2007; Ebersole et al., 2001; Elliott, 1991; Ficke et al., 2007; Graham and Harrod, 2009). In response to elevated water temperatures during heatwave events, salmonids thermoregulate by aggregating in discrete units of water that are cooler than the main river stem (Breau et al., 2007; Cunjak et al., 1993, 2005; Ficke et al., 2007; Graham and Harrod, 2009; Jonsson and Jonsson, 2009; Torgersen et al., 1999). These units of cold water are generally referred to as thermal refugia (eg. Breau et al., 2007) or cold water refuges (eg. Torgersen et al., 2012) and are of great significance with regards to the ability of salmonids to survive elevated water temperatures (Cunjak et al., 1993; Ficke et al., 2007). In this paper, they will be referred to as thermal refuges (figure 5.1).



**Figure 5.1 A. Thermal infrared image showing thermal refuge resulting from tributary discharging into main river stem. B. Corresponding location in optical image. Modified from Bergeron and Carbonneau (2012).**

Previous analysis of thermal refuges in salmonid rivers has been conducted predominantly at the scale of single isolated cold water units (Elliott, 2000; Stevens and DuPont, 2011; Sutton and Soto, 2012; Sutton et al., 2007). However, given that the ability of a fish to access cold water is dependent on the abundance and distribution of thermal refuges throughout the river channel (Ebersole et al., 2003b), data concerning the type and spatial distribution of all refuges present within an entire river system is of vital importance for identifying thermally stressed rivers. This has already been covered to some extent by the investigations of Torgerson et al. (1999), who used aerial thermal imagery to identify relationships between salmonid distribution and cool reaches on the John Day River, Oregon, and Ebersole et al. (2003a, 2003b), who conducted an extensive field investigation in the Grande Ronde River, Oregon, to quantify the distribution and physical characteristics of a series of small thermal refuges. However, neither of these studies considered the role of temporal variability in governing either the spatial distribution of thermal refuges within a river or the magnitude of downstream temperature complexity generated by alternating warm and cool reaches within a river's long profile. Given that Torgersen et al. (2012) noted that the temporal variability of thermal refuges is often neglected in preference of spatial variability and that the spatial distribution of thermal refuges and cold reaches within a river system is likely to change through time (Torgersen et al., 2012), it is clear that an examination of how thermal refuges and river temperature patterns vary through time would be of great benefit to a more complete understanding of the links between fish behaviour and cold water refuges during heatwave conditions. Furthermore, the riverscape concept advocates a continuous downstream description of habitat variables in order to ensure that crucial features that explain the population dynamics of a particular reach are not missed (Fausch et al., 2002; Ward, 1998; Wiens, 2002). It therefore follows that it is equally important to document temporal variability in river processes to ensure that transient features such as thermal refuges are not overlooked when examining the linkages between fluvial processes and river channel biota. Though previous studies have examined short term (hourly to daily) patterns in the variability of temperature long profiles (particularly on diurnal timescales; Cardenas et al., 2008; Loheide and Gorelick, 2006; Tonolla et al., 2010), no prior research has explicitly investigated longer time period temporal change in discrete cold water refuges or downstream temperature complexity at high resolution or over entire river scales.

Lack of data availability has presumably been one of the main barriers preventing such an investigation in the past. Large-scale field investigations to ascertain the spatial distribution of thermal refuges or cool reaches such as those of Ebersole et al. (2003a, 2003b) are time consuming and expensive, and are unsuited to the collection of the repeat data necessary for

detailed temporal investigations. Remote sensing offers a potential solution to this problem. The last decade has seen significant progress in the use of remote sensing to extract and map river habitat variables (eg. Carbonneau et al., 2012; Dugdale et al., 2010; Feurer et al., 2008; Fonstad and Marcus, 2005; Gilvear et al., 2007; Lane et al., 2010; Legleiter et al., 2009; Marcus and Fonstad, 2008; McKean et al., 2009; Smikrud and Prakash, 2006). Airborne thermal infrared (TIR) imagery has been employed as a means to detect river water temperature at a variety of spatial scales (eg. Channel unit scale: Cardenas et al., 2008; Loheide and Gorelick, 2006; reach-scale: Cherkauer et al., 2005; Cristea and Burges, 2009; Handcock et al., 2006; Kay et al., 2005; Floodplain/estuary scale: Danielescu et al., 2009; Tonolla et al., 2010, 2012; entire river scale: Torgersen et al., 1999, 2001, 2008; Wawrzyniak et al., 2011). However, there are currently no studies that document the use of repeated airborne TIR imagery or even conventional high resolution visible imagery at catchment scales (Carbonneau et al., 2012b). This article documents the use of a cost-effective multi-temporal TIR remote sensing methodology with a view to fulfilling two key research objectives. First, we aim to determine the importance of the temporal variability on the abundance of different types of thermal refuges and evaluate whether different hydrometeorological conditions can account for this variability. It is hypothesised that certain refuge types (eg. those fed by groundwater as opposed to by cool tributaries) may be significantly more temporally variable than others, and hydrometeorological data may provide an explanation for this. Second, we intend to examine how the structure of a river's longitudinal temperature profile varies through time and examine the role that hydrometeorological and hydromorphological conditions play in explaining this variability. Preliminary research has indicated that the temperature long profile of a river is more complex during warm, low-flow periods or after a sustained period without precipitation, and it is hypothesised that long profile temperature variability will correlate well with certain meteorological phenomena. It is hoped that through these objectives, we will achieve a better understanding of how temperature patterns within rivers will evolve in response to changing climatic regimes and whether these critical cold water units will continue to provide thermal relief to salmonids in the future.

## 5.2 Method

### 5.2.1 Study area

The rivière Ouelle catchment is situated approximately 115 km to the north-east of Québec City, and drains an area of approximately 890 km<sup>2</sup> (Jeong et al., 2012) between the Appalachian ridge and the St. Lawrence lowlands into the St. Lawrence estuary at (47.423° N, 70.049° W). The Grande Rivière, a major tributary, discharges into the Ouelle approximately 30km upstream from the St. Lawrence (figure 5.2). While the course of the rivière Ouelle is characterised by bedrock canyons and steep relief, the Grande Rivière's channel gradient is markedly gentler with lower flow velocities (figure 5.3). The Grande is also bordered by several areas of riparian wetland. The rivière Ouelle is cited as one of the hottest salmon rivers in Canada (Jeong et al., 2012), and summer water temperature regularly exceeds the critical range for the Atlantic salmon (>23° C). Indeed, daily maximum temperature consistently approached or exceeded 28° C during the summers of 2009 to 2012 (St-Hilaire, unpublished results). In spite of this, the Ouelle remains capable of sustaining an Atlantic salmon population, presumably due to the presence of thermal refuges (Jeong et al., 2012). The studied section of the rivière Ouelle is bounded by a large waterfall at approximately 36km upstream from the confluence with the St. Lawrence River, and is impassable to anadromous salmonids above this point. Within these two studied sections, flow velocities are relatively high and well within the range of turbulent flow conditions, indicating that the river is well mixed and surface temperatures will be a good estimate of water column temperature.

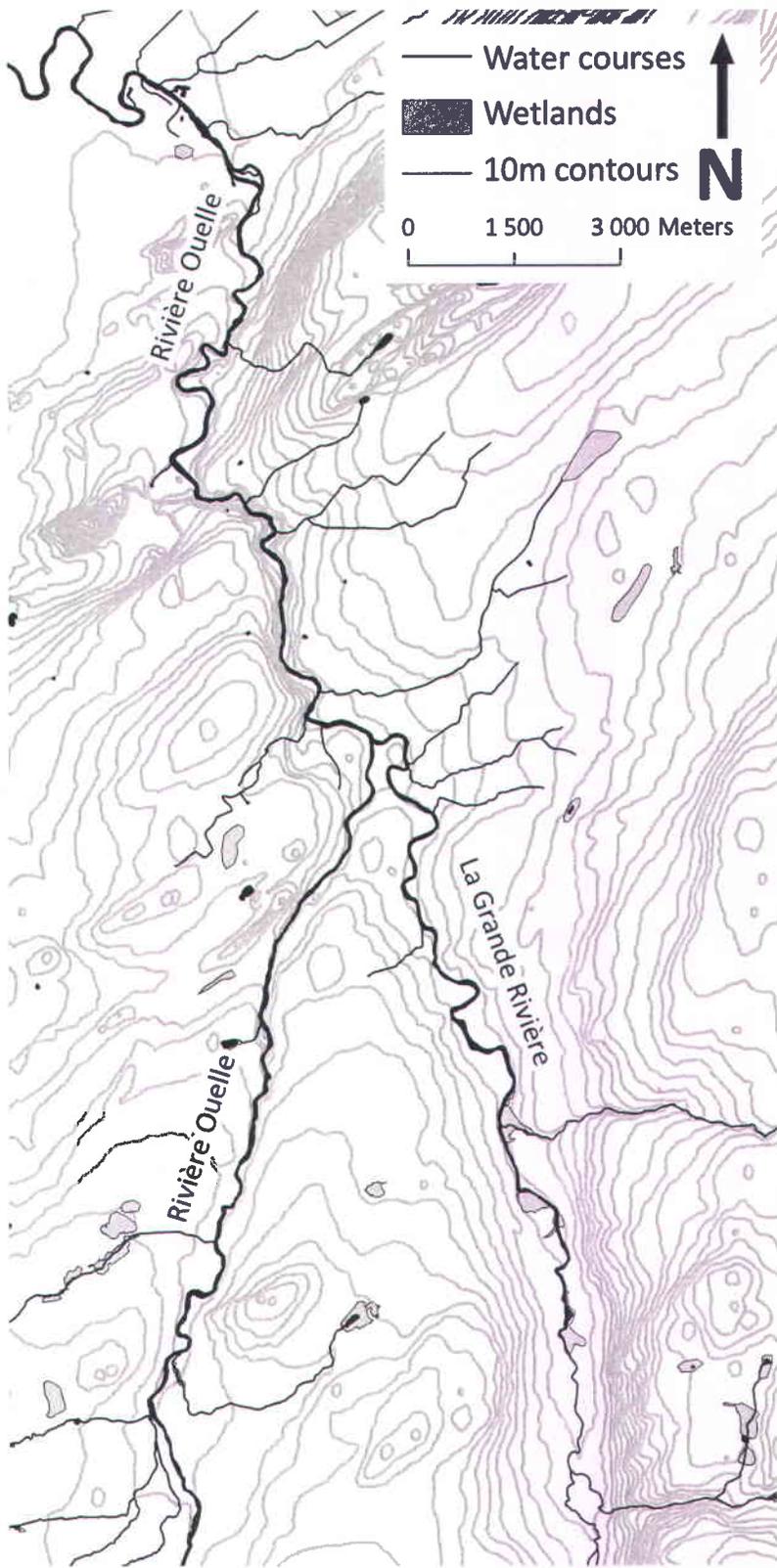


Figure 5.2 Map showing location of study area. From CanVec topographic dataset (Government of Canada, 2007).

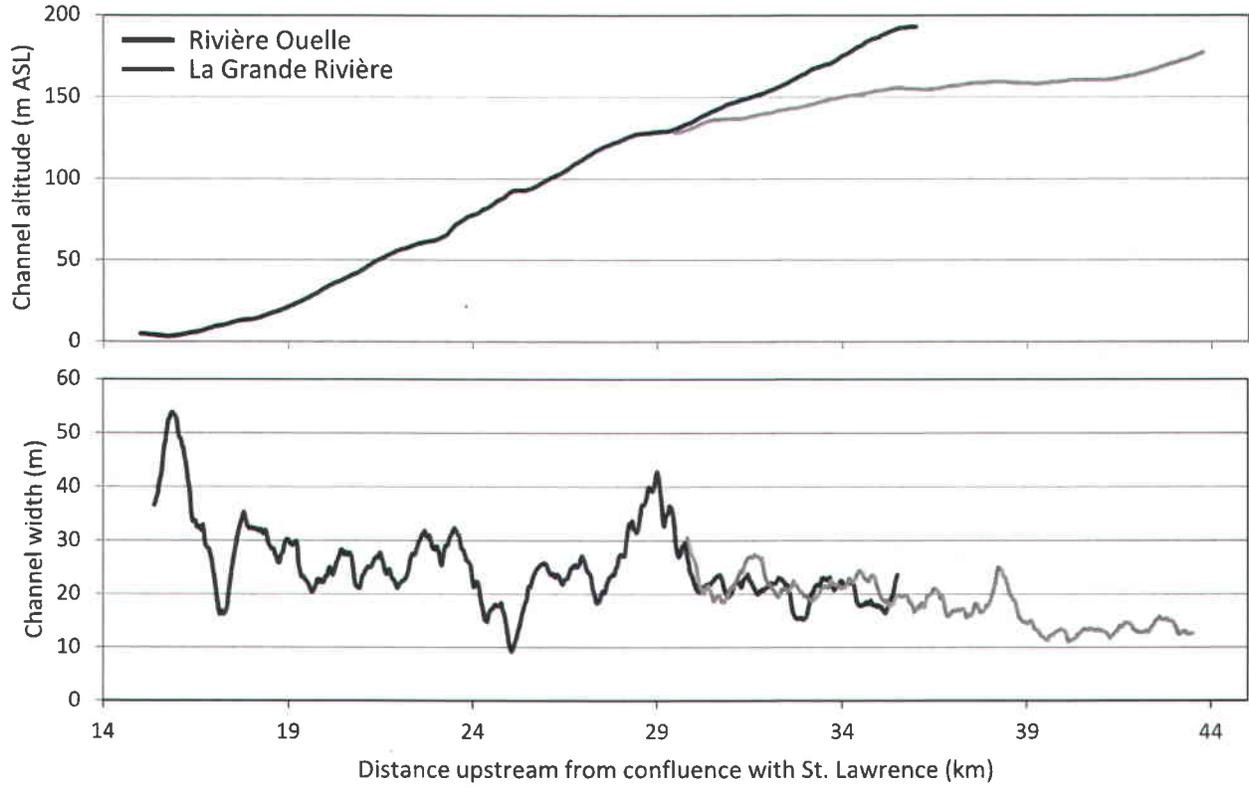


Figure 5.3 Channel altitude and width of the rivière Ouelle and tributary La Grande Rivière.

### 5.2.2 Image acquisition

Imagery used in this investigation was acquired from a helicopter-based platform. A FLIR SC660 uncooled microbolometer TIR camera (640 x 480 pixels, NETD <30mK) operating in the 7.5–13  $\mu\text{m}$  range was used to acquire TIR data. The chosen bandwidth minimises the effects of solar temperature reflections (Torgersen et al., 2001). Optical imagery was provided by a Canon EOS 550D digital SLR camera (5184 x 3456 pixels) operating in the standard RGB bands. Lenses for the two instruments were selected to ensure that their focal lengths (38 mm and 50 mm respectively) gave similar nadir ground footprint dimensions. Both cameras were mounted on a gimbaled pan-tilt unit (Directed Perception PTU-D48). Range of movement for the pan-tilt unit was restricted to  $\pm 5^\circ$  in order to ensure that images are acquired close to nadir. The camera assembly was installed in a Simplex Helipod II luggage pod with a small (35cm x 35cm) cut-out in the base through which imagery was acquired. The luggage pod is compatible with any suitably equipped Robinson R44 helicopter. GPS positioning was provided by a Garmin

GPS76 CSx unit with a quoted 3D accuracy of 3-5 m (WAAS-enabled) connected to a high-gain antenna mounted on the luggage pod.

The camera assembly is controlled by a laptop computer running a custom-made Matlab (MathWorks, 2009) program that logs GPS data and triggers the cameras simultaneously at a user-defined frequency by means of an RS-232 connection between the laptop computer and the remote trigger ports of the cameras. Imagery from the TIR and optical cameras is transferred to the computer using the FLIR ThermaCAM Researcher Professional and Canon EOS Utility software packages respectively (Canon, 2010; FLIR, 2007). The control software also provides a continuous readout of groundspeed and altitude above ground calculated from a pre-loaded digital elevation model (DEM) of the survey area to ensure that the helicopter maintains a constant speed and altitude above the river channel.

Optical and thermal infrared imagery of a 35km-long section of the rivière Ouelle and its tributary La Grande Rivière was acquired on six occasions between August 2009 and 2011. Flights were conducted at an altitude of approximately 300m above ground level, giving ground pixel resolutions of approximately 2.6 cm and 18.7 cm respectively for the optical and thermal imagery (footprints of approximately 120m x 90m). The optical and thermal imaging cameras were triggered at a frequency of 0.5 Hz, which given the relatively low groundspeed of c. 70 km h<sup>-1</sup>, yielded an image overlap in excess of 60%. Image acquisition was timed to coincide with daily maximum water temperature and elevated solar angles (optimal between 13:00 and 16:00).

### **5.2.3 Data validation and extraction**

Following the acquisition flight, each image was assigned an index value corresponding to their streamwise distance from the river confluence (henceforth referred to as 'river kilometre'), allowing for the streamwise calculation of metrics such as thermal refuge density (ie. number of refuges per river kilometre). TIR image radiance values were converted to temperatures using an implementation of Planck's radiation law within FLIR ThermaCAM Researcher Pro. Atmospheric correction was provided by a version of the MODTRAN radiative transfer model also contained within the software package (eg. Woll et al., 2011) using the emissivity of water, the atmospheric conditions at time of survey and the altitude of the thermal imaging sensor above the ground as inputs. Onset HOBO UA-002-64 temperature loggers were used to record *in-situ* temperature to validate the TIR image-derived water temperatures. The loggers were

inserted into white PVC tubing for protection from direct sunlight and collisions with bedload, and anchored to the river bed using large rocks placed in burlap sacks. The number of loggers installed during each survey ranged from 9 to 16. After each acquisition flight, the temperature data were downloaded and compared to the river channel temperature extracted from the corresponding image, allowing the remotely sensed river surface temperatures to be validated with a record of true kinetic water temperature (figure 5.4). A good correlation ( $R^2 = 0.98$ , bias =  $0.21\text{ }^\circ\text{C}$ , RMSE =  $0.61\text{ }^\circ\text{C}$ ,  $n = 66$ ) was observed between *in-situ* kinetic water temperature records and radiant water temperatures extracted from TIR imagery acquired during the six imaging flights.

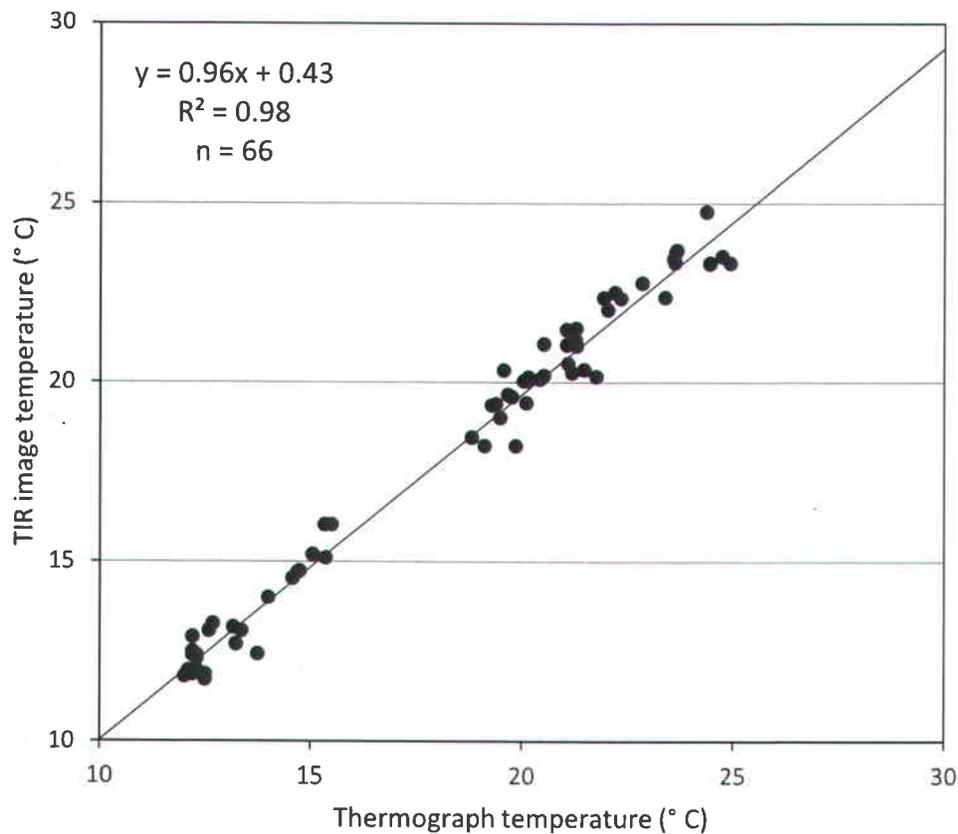
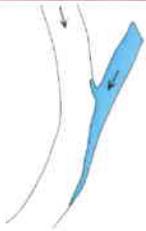
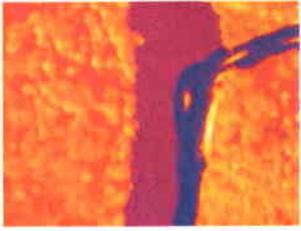
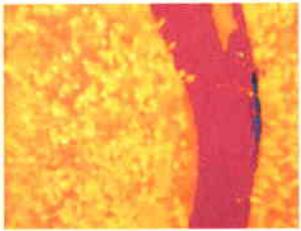
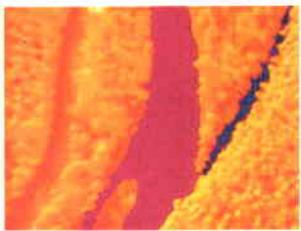
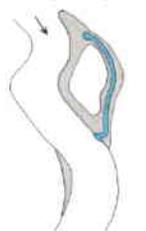
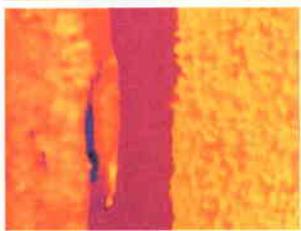
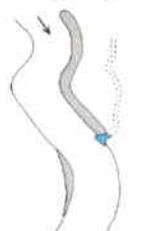
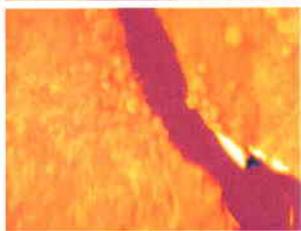
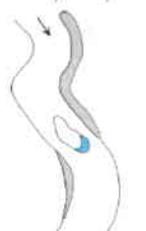
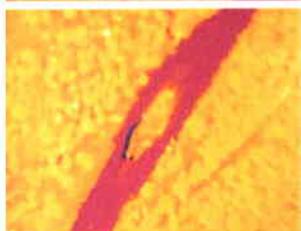
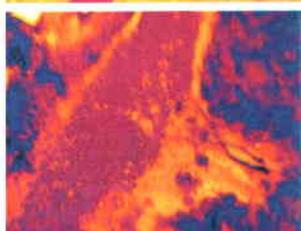


Figure 5.4 Validation of TIR-derived water temperatures using in-situ thermograph measurements.

A Matlab (MathWorks, 2009) graphical user interface was developed to aid extraction of metrics from the thermal imagery. Thermal and optical images were loaded and displayed sequentially based on their upstream river kilometre position, and manually scrutinised for the presence of thermal refuges. For the purposes of this study, thermal refuges were defined as any area of the

river channel with a temperature at least 0.5° C colder than the ambient river channel. Although definitions of the temperature differential constituting a thermal refuge are often greater than this value (eg. 2° C; Torgersen et al., 2012; 3° C; Ozaki, 1998; Ebersole et al., 2001), salmon have previously been observed aggregating in cold water patches with a temperature difference of as little as ~1° C cooler than the main stem (Torgersen et al., 1995). Given the extremely high TIR camera sensitivity, which allowed inter-pixel temperature differences as little as 30 mK to be discriminated, a differential of 0.5° C was chosen with a view to capturing an exhaustive inventory of all refuges present. Each thermal refuge identified was tagged with the UTM coordinates of its associated TIR image, and manually classified into one of seven categories based on classes defined by Ebersole et al. (2003a) and Torgersen et al. (2012). These comprised: *Tributary confluence plumes*, thermal plumes created prior to mixing where a cold tributary discharges into the (warmer) main river channel, *lateral seeps*, elongated bank side filaments of cold water inflow observed when the active river channel intersects zones of groundwater flow (often in steep terraces or valleys), *springbrooks*, cold water channels flowing from springs, marshland or depressions adjacent to the channel, often associated with abandoned channels, *cold side channels*, cold secondary channels flowing in ephemeral flood pathways normally only completely wetted during periods of high flow, *cold alcoves*, zones of cold water found at the downstream edge of a bar often associated with emergence of an abandoned channel or formed when groundwater pathways converge and accumulate in a backwater, *hyporheic upwelling*, resurgence of hyporheic flow from the streambed found at the downstream ends of gravel bars, mid channel islands or in sequence with pool-riffle bedforms and *wall-base channels*, runoff-fed channels emerging from terraces and then flowing over the immediate floodplain into the river channel, often through relict meander scars. Examples and references for each of these categories are given in table 5.1. The temporal persistence of thermal refuges in the rivière Ouelle was examined by scrutinising the location of each observed refuge to verify whether or not it was present as an active cold water patch during other surveys, and the number of surveys during which each unique thermal refuge was observed was recorded.

**Table 5.1 Thermal refuge classification scheme.**

Thermal refuge	Reference	Schematic	Optical image example	TIR image example
Tributary confluence plume	Torgersen et al., 2012			
Lateral seep	Bilby, 1984 Ebersole et al., 2003a			
Springbrook	Stanford and Ward, 1993 Ebersole et al., 2003a			
Cold side channel	Ebersole et al., 2003a Stevens and DuPont, 2011			
Cold alcove	Ozaki, 1988 Ebersole et al., 2003a			
Hyporheic upwelling	Brunke and Gonser, 1997 Poole and Berman, 2001 Burkholder et al., 2008			
Wall-base channel	Peterson and Reid, 1984 Torgersen et al., 2012			

Longitudinal temperature profiles were generated from each of the six thermal imaging surveys with the aim of examining temporal variability in downstream temperature complexity. Long profiles of river temperature were obtained by extracting the median temperature of five 9x9 pixel kernels manually located along the thalweg in each thermal image. This temperature was then assigned as the river surface temperature at the given river kilometre position index, thus achieving a longitudinal profile of river temperature. Downstream variability within the temperature trace of each survey was examined by taking derivatives of the long profile, tabulating change in temperature in a 1km downstream moving window. The overall downstream temperature complexity of each survey was subsequently quantified as the standard deviation of these derivatives. The temperature long profiles were also scrutinised for the presence of reach-scale warming or cooling zones that demonstrated commonality between the different survey dates. Using optical imagery acquired simultaneously with the TIR dataset and relief data from the CanVec topographic dataset of Canada (Government of Canada, 2007), the hydromorphological context of the upstream and downstream limits of each of these warming or cooling zones was then manually examined with a view to identifying potential mechanisms driving these warming or cooling zones. This was subsequently used to divide the longitudinal temperature profiles into a series of discrete reach-scale temperature 'links' based on distinct hydromorphological units that coincided with the upstream and downstream limits of each of the previously identified warming and cooling zones, allowing for inter-survey comparisons.

#### **5.2.4 Hydrometeorological data**

The coefficient of determination of regression was used to quantify the strength of correlation between the abundance of thermal refuges or temperature long profile complexity of the rivière Ouelle and a range hydrometeorological data obtained from nearby logging stations. Discharge data for the rivière Ouelle was obtained from a gauging station located approximately 4.7 km downstream from the confluence between the Ouelle and the Grande (Environment Canada ID 02PG022), and thus reflects the combined trend of the rivière Ouelle and its tributary. Discharge and elapsed time period since last peak discharge were recorded for each TIR imaging survey. Mean discharge and mean baseflow for the period between 19<sup>th</sup> March (the first day on which data was available following the loss of gauged data during due to winter ice cover; this approximates the start of the snow melt period) and the date of each survey were also extracted

with a view to identifying possible relationships between seasonal flow variation and temporal variability of thermal refuges. Baseflow separation was performed using the recursive digital filter method described by Eckhardt (2005) using an initial maximum baseflow index value ( $BFI_{max}$ ) appropriate to a porous aquifer watershed such as the Ouelle. Hydrographs (including baseflow) for the period between 19<sup>th</sup> March and 19<sup>th</sup> October 2009 to 2011 are given in figure 5.5. Meteorological data was obtained from a weather station located at La Pocatière (Environment Canada ID 7054096), approximately 6.6km east of the discharge gauging station. Parameters examined include: Daily minimum, maximum and diurnal mean air temperature, maximum snowpack depth during previous winter, date of maximum snowpack, mean precipitation since start of winter prior to each survey (start of winter was defined as first day with snowfall in excess of 5cm) and cumulative precipitation in the 1 to 10 day periods prior to survey.

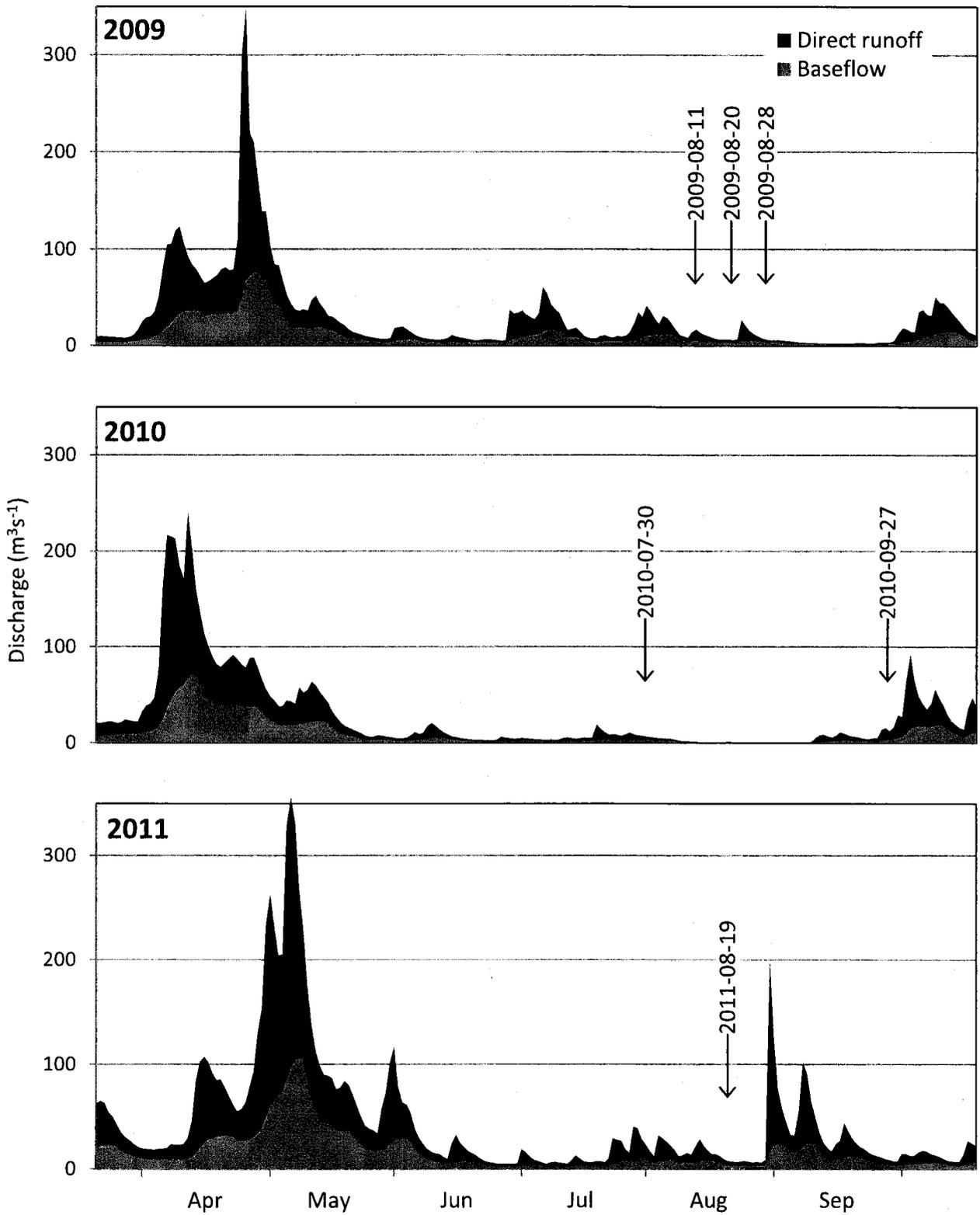


Figure 5.5 Hydrographs for period between March 19<sup>th</sup> and October 19<sup>th</sup>. March 19<sup>th</sup> is the day on which data is available for all three years following the reactivation of the gauging station after winter. Arrows indicate timing of TIR imaging flight.

## 5.3 Results

### 5.3.1 Temporal variability and persistence of thermal refuges

Thermal refuges identified from the six TIR imagery surveys of the rivière Ouelle and La Grande Rivière (tributary) are characterised in table 5.2. A total of 253 thermal refuges were observed during the six surveys, 166 on the Ouelle and 87 on the Grande. This corresponds to an average streamwise thermal refuge density of  $1.41 \text{ km}^{-1}$  and  $1.00 \text{ km}^{-1}$  respectively, indicating that the rivière Ouelle is more refuge-rich than its tributary, La Grande Rivière. Combining all six surveys, both percentages and absolute counts show that thermal refuges fed by cold tributaries (tributary confluence plumes) and lateral seeps are dominant within both the Ouelle and the Grande rivers, although cold tributary plumes are observed less commonly on the Ouelle (22.3% of all refuges present) than on the Grande (32.2%). The remaining refuge categories summarised in table 5.1 contribute little to the overall assemblage of thermal refuges present, each constituting less than 10% of the total number of thermal refuges identified from the TIR imagery, although springbrooks comprise a relatively large percentage of refuges identified on the Grande (14.9%).

**Table 5.2 Absolute counts and percentage composition of thermal refuges observed within the rivière Ouelle and La Grande Rivière (and their combined data).**

Ouelle		Trib. confluence plume		Lateral seep		Springbrook		Cold side channel		Cold alcove		Hyporheic upwelling		Wall-base channel		All types	
Survey date	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Density (km <sup>-1</sup> )	
2009-08-11	7	20.0	11	31.4	1	2.9	0	0.0	2	5.7	6	17.1	8	22.9	35	1.78	
2009-08-20	9	26.5	17	50.0	1	2.9	1	2.9	5	14.7	1	2.9	0	0.0	34	1.73	
2009-08-28	3	20.0	9	60.0	0	0.0	1	6.7	2	13.3	0	0.0	0	0.0	15	0.76	
2010-07-30	7	36.8	8	42.1	1	5.3	1	5.3	0	0.0	0	0.0	2	10.5	19	0.97	
2010-09-27	4	66.7	1	16.7	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	16.7	6	0.30	
2011-08-19	7	12.3	29	50.9	2	3.5	6	10.5	7	12.3	5	8.8	1	1.8	57	2.90	
<b>Six-survey total</b>	<b>37</b>		<b>75</b>		<b>5</b>		<b>9</b>		<b>16</b>		<b>12</b>		<b>12</b>		<b>166</b>		
<b>Six-survey mean</b>		<b>22.3</b>		<b>45.2</b>		<b>3.0</b>		<b>5.4</b>		<b>9.6</b>		<b>7.2</b>		<b>7.2</b>		<b>1.41</b>	

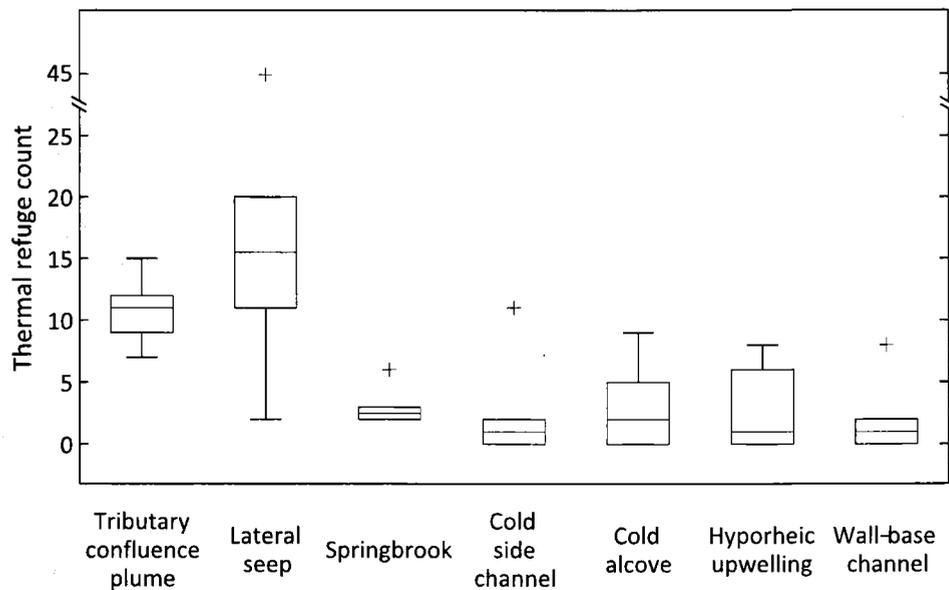
  

Grande		Trib. confluence plume		Lateral seep		Springbrook		Cold side channel		Cold alcove		Hyporheic upwelling		Wall-base channel		All types	
Survey date	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Density (km <sup>-1</sup> )	
2009-08-11	5	35.7	7	50.0	2	14.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.00	14	0.97	
2009-08-20	1	16.7	3	50.0	2	33.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.00	6	0.42	
2009-08-28	4	36.4	4	36.4	2	18.2	0	0.0	0	0.0	1	9.1	0	0.00	11	0.76	
2010-07-30	5	50.0	3	30.0	1	10.0	1	10.0	0	0.0	0	0.0	0	0.00	10	0.69	
2010-09-27	5	62.5	1	12.5	2	25.0	0	0.0	0	0.0	0	0.0	0	0.00	8	0.55	
2011-08-19	8	21.1	16	42.1	4	10.5	5	13.2	2	5.3	3	7.9	0	0.00	38	2.63	
<b>Six-survey total</b>	<b>28</b>		<b>34</b>		<b>13</b>		<b>6</b>		<b>2</b>		<b>4</b>		<b>0</b>		<b>87</b>		
<b>Six-survey mean</b>		<b>32.2</b>		<b>39.1</b>		<b>14.9</b>		<b>6.9</b>		<b>2.3</b>		<b>4.6</b>		<b>0.0</b>		<b>1.00</b>	

Combined		Trib. confluence plume		Lateral seep		Springbrook		Cold side channel		Cold alcove		Hyporheic upwelling		Wall-base channel		All types	
Survey date	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Percentage	Count	Density (km <sup>-1</sup> )	
2009-08-11	12	24.5	18	36.7	3	6.1	0	0.0	2	4.1	6	12.2	8	16.3	49	1.44	
2009-08-20	10	25.0	20	50.0	3	7.5	1	2.5	5	12.5	1	2.5	0	0.0	40	1.17	
2009-08-28	7	26.9	13	50.0	2	7.7	1	3.8	2	7.7	1	3.8	0	0.0	26	0.76	
2010-07-30	12	41.4	11	37.9	2	6.9	2	6.9	0	0.0	0	0.0	2	6.9	29	0.85	
2010-09-27	9	64.3	2	14.3	2	14.3	0	0.0	0	0.0	0	0.0	1	7.1	14	0.41	
2011-08-19	15	15.8	45	47.4	6	6.3	11	11.6	9	9.5	8	8.4	1	1.1	95	2.79	
<b>Six-survey total</b>	<b>65</b>		<b>109</b>		<b>18</b>		<b>15</b>		<b>18</b>		<b>16</b>		<b>12</b>		<b>253</b>		
<b>Six-survey mean</b>		<b>25.7</b>		<b>43.1</b>		<b>7.1</b>		<b>5.9</b>		<b>7.1</b>		<b>6.3</b>		<b>4.7</b>		<b>1.24</b>	

Notable inter-survey variability exists in the absolute counts of thermal refuges between the six datasets. Four of the surveys yielded total refuge counts within one standard deviation of the mean (42.2) of the six TIR image acquisition sorties. A minimum of 14 thermal refuges were identified during the 27<sup>th</sup> September 2009 survey (6 and 8 for the Ouelle and the Grande respectively), whereas a maximum of 95 were observed on the 29<sup>th</sup> August 2011 (57 and 38 respectively). The existence of strong inter-survey variability within the total refuge count data is also supported by chi-square test, which shows that the counts of each survey are statistically dissimilar from each other ( $p < 0.05$ ,  $df = 5$ ). There is also temporal variability in the absolute counts of other refuge classes (figure 5.6), particularly lateral seeps, as exhibited by the high range and standard deviation in comparison to other thermal refuge categories. This indicates that seep-based refuges are more temporally variable than the other refuge types. Conversely, there is less inter-survey variability in the number of confluence plumes observed, as while the mean per-survey count of tributary confluence plumes is higher than those of the other refuge categories (excepting lateral seeps), the standard deviation is relatively low.



**Figure 5.6** Variation in absolute count of thermal refuges observed during six surveys of the rivière Ouelle and Grande. Median counts denoted by grey lines in middle of each box, 25<sup>th</sup> and 75<sup>th</sup> percentiles given by upper and lower edges. Whiskers denote extrema within 90<sup>th</sup> percentiles and outliers are indicated by crosses.

Thermal refuge persistence was documented by tabulating the number of times a thermal refuge at a given location was visible during different TIR imaging flights (table 5.3). The majority of

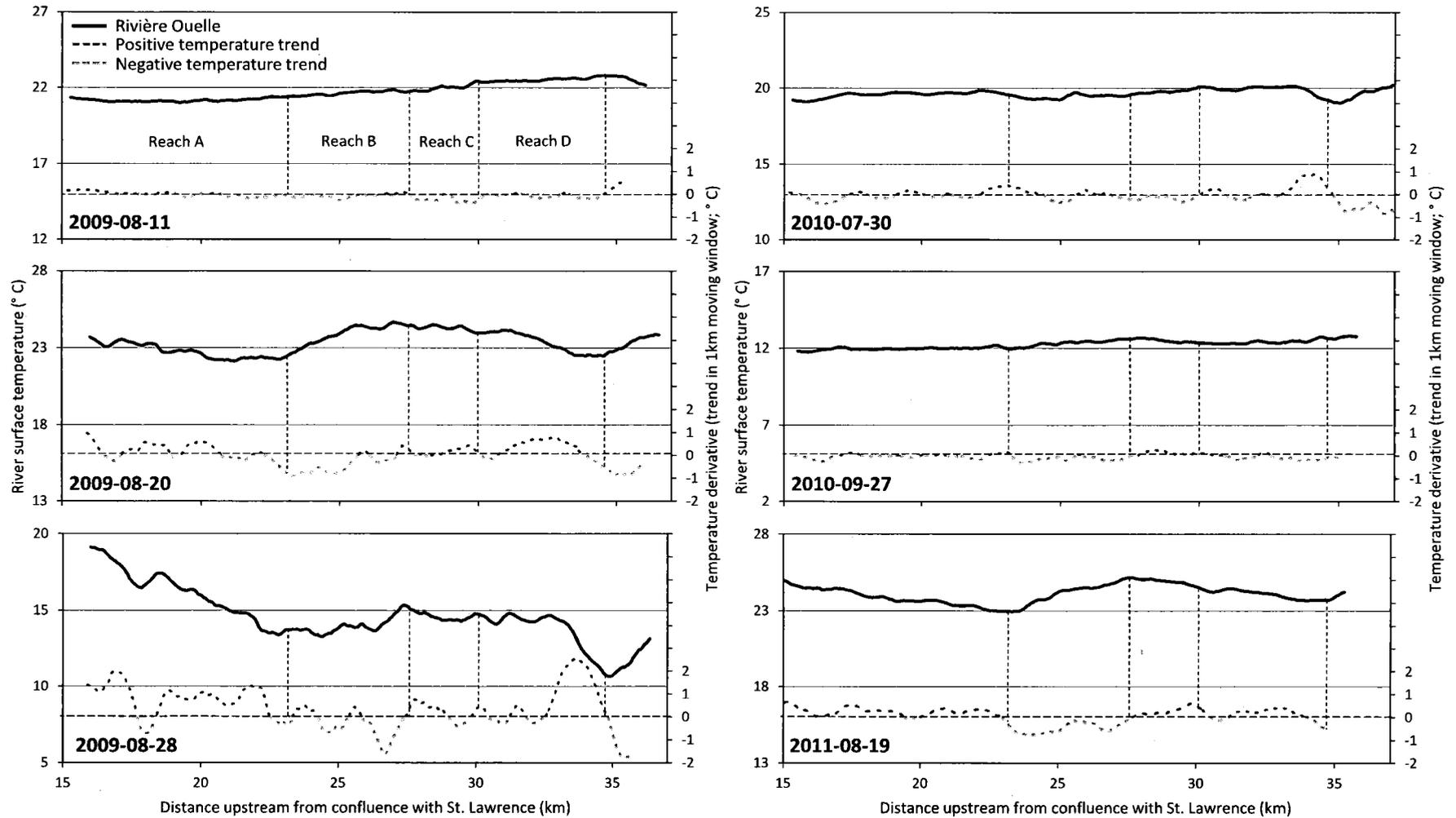
thermal refuges (60.6%) were only identified once during all six TIR surveys, indicating that almost two-thirds of refuges are ephemeral, constituting short-lived cool water patches. A minority of thermal refuges (39.4%) were observed on multiple occasions, and are thus more stable. An inverse exponential relationship was observed between the absolute count of thermal refuges and the number of occasions on which a thermal refuge was observed, indicating that while it was relatively common to observe thermal refuges that persisted over two or three surveys, persistence over four to five surveys was rare, and indeed only one refuge was observed during all six thermal imaging flights. The results also highlight differences in persistence between the various refuge classes. Cold side channels, hyporheic upwelling and wall-base channels are relatively transient, persisting for an average of 1.31 of the six surveys. Lateral seeps, springbrooks and cold side channels are slightly more persistent, enduring an average of 1.66 surveys. Tributary confluence plumes, however, are considerably more temporally persistent. While 30.4% of tributary refuges were only present during one survey, the majority (69.6%) were observed on more than one occasion, persisting for an average of 2.83 surveys. This suggests that tributaries are appreciably more stable as sources of cold water than the other refuge categories defined in table 5.1.

**Table 5.3 Persistence of thermal refuges observed within the rivière Ouelle and La Grande Rivière.**

Thermal refuge class	Number of unique thermal refuges observed during:						Mean persistence
	1 survey	2 surveys	3 surveys	4 surveys	5 surveys	6 surveys	
Trib. confluence plume	7	3	5	4	3	1	2.83
Lateral seep	39	12	8	3	2	0	1.70
Springbrook	7	2	1	1	0	0	1.64
Side channel	8	2	1	0	0	0	1.36
Cold alcove	6	4	0	1	0	0	1.64
Upwelling	11	1	1	0	0	0	1.23
Wall-base channel	8	0	0	1	0	0	1.33
<b>Percentage of total unique refuge count</b>	60.6	16.9	11.3	7.0	3.5	0.7	

### **5.3.2 Temporal variability of long profile temperature complexity**

From longitudinal profiles of the rivière Ouelle and La Grande Rivière, it is clear that there is considerable temporal variability in the observed patterns of downstream thermal complexity (figures 5.7 and 5.8). This complexity is summarised in table 4 as the standard deviation of the long profile temperature derivative (temperature trend in a 1km downstream moving window), where higher standard deviations would indicate the presence of multiple high magnitude warming or cooling reaches. While the temperature profiles of the rivière Ouelle from the surveys of 11<sup>th</sup> August 2009 and 27<sup>th</sup> September 2010 are relatively thermally homogeneous (supported by the comparatively low standard deviation), the remaining long profiles are considerably more complex, especially with regards to that of 28<sup>th</sup> August 2009.



**Figure 5.7 Long profiles of river surface temperature (solid line) for the rivière Ouelle and temperature derivative (dashed line) as measured within a 1km downstream moving window. Shows presence of four discrete thermal links bounded by distinct hydromorphological units.**

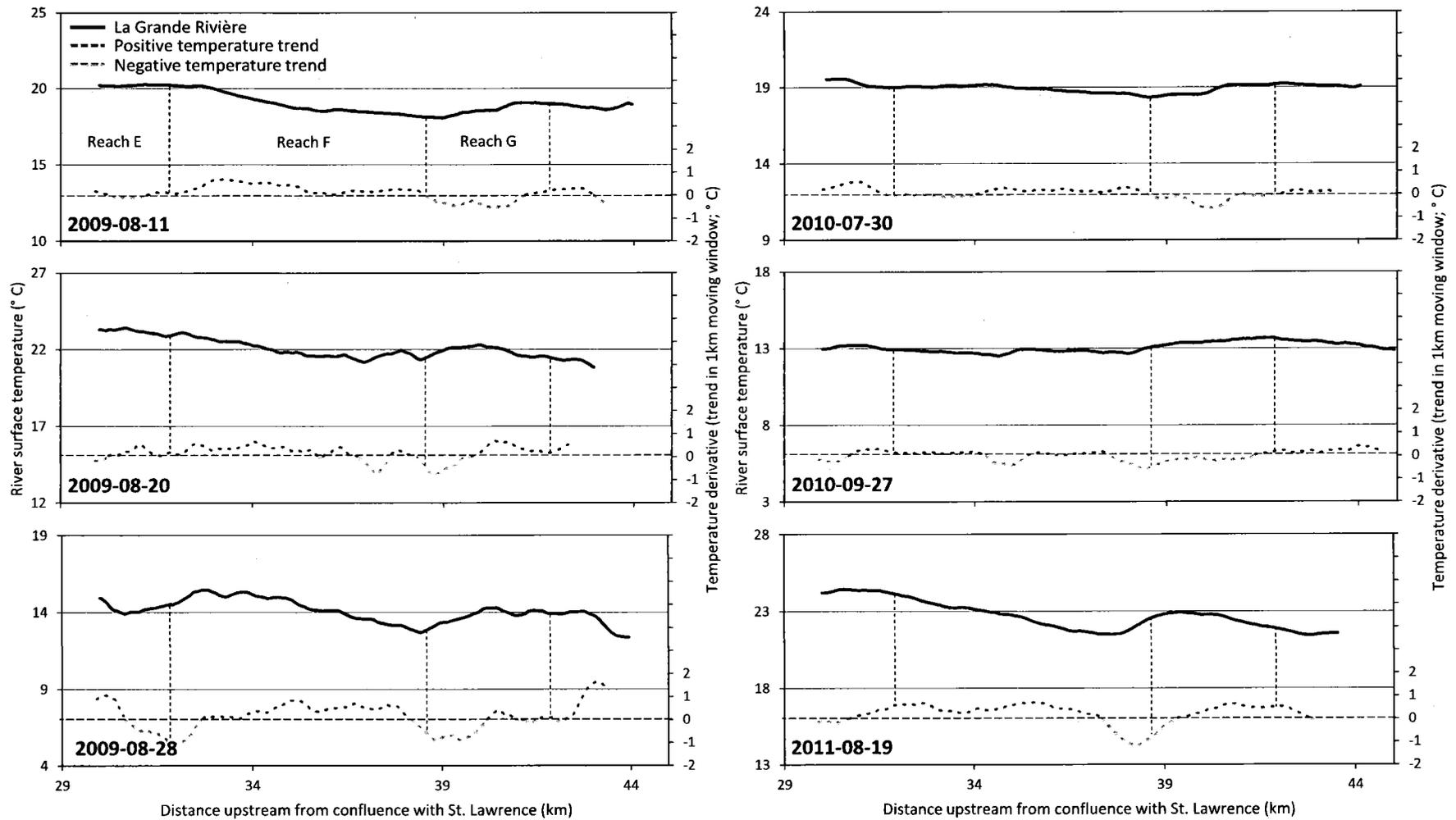


Figure 5.8 Long profiles of river surface temperature (solid line) for La Grande Rivière and temperature derivative (dashed line) as measured within a 1km downstream moving window. Shows presence of three discrete thermal links bounded by distinct hydromorphological units.

Examination of the temperature long profiles yielded by the six surveys of the rivière Ouelle reveals the presence of four discrete reach-scale thermal 'links' bounded by distinct hydromorphological units (designated reaches A-D in figure 7). The upstream-most thermal link, *D*, is present as a 4.7 km downstream warming trend during four of the six surveys. This reach is bounded at its upstream limit by a transition from a deep bedrock valley to open terrain, and marked by an increase in channel width from ~17 m to ~22 m. The magnitude of temperature increase within this section is temporally variable, with the highest ( $0.53^{\circ}\text{C km}^{-1}$ ) reported on the 28<sup>th</sup> August 2009, while the surveys of 20<sup>th</sup> August 2009, 30<sup>th</sup> July 2010 and 19<sup>th</sup> August 2011 recorded smaller warmings. The next thermal link, *C*, appears to be more stable. This reach is marked by a doubling in channel width from ~20 m to a maximum of 42.8 m immediately downstream of the confluence with La Grande Rivière. The magnitude of temperature change within this reach is relatively small ( $< \pm 0.1^{\circ}\text{C km}^{-1}$ ) for all surveys, indicating that temporal variability is minimal. Thermal link *B* shows a prolonged cooling present during all surveys, occurring over approximately 6.4 km. The upstream limit of this reach is bounded by a transition from open terrain to another steep bedrock valley, and a narrowing of channel width. The mean rate of cooling in this section is relatively large ( $-0.41^{\circ}\text{C km}^{-1}$ ), and the low inter-survey standard deviation again indicates that this reach is temporally stable. Downstream from this, the final thermal link (Reach *A*) is characterised by another clear hydromorphological change concurrent with the transition from steep valley to wide alluvial channel and a weakening of the channel gradient. This reach is marked by a sustained high magnitude warming in three of the six surveys (20<sup>th</sup> and 28<sup>th</sup> August 2009, 19<sup>th</sup> August 2011), particularly 28<sup>th</sup> August 2009, which recorded a warming of  $1.15^{\circ}\text{C km}^{-1}$ . However, temperature change within this reach appears temporally unstable, as the remaining three surveys recorded small downstream coolings.

There is less inter-survey difference in the standard deviation of the long profile derivatives from La Grande Rivière (table 5.4), indicating that the longitudinal profile of the Grande is more temporally stable and thermally homogeneous than that of the rivière Ouelle. From the six surveys, the temperature profiles suggest that the Grande is generally colder than the Ouelle; between 29.5km and 35km upstream, the Grande is  $0.48^{\circ}\text{C}$  cooler than the corresponding section of the rivière Ouelle when averaged over the six surveys. Similar to the rivière Ouelle, the presence of three distinct reach-scale warming and cooling links (designated reaches E-G in figure 8) appears to coincide with the location of clear hydromorphological transitions. The upstream-most thermal link, *G*, is characterised by extensive wetlands starting at 41.9 km upstream. Four of the six surveys reported a sustained 3.3 km downstream cooling signal within this reach (mean =  $-0.11^{\circ}\text{C km}^{-1}$ ), although warmings recorded on 20<sup>th</sup> August 2009 and 19<sup>th</sup>

August 2011 indicate that this reach is thermally unstable. The following section, reach *F*, is marked by a reduction in gradient and an increase in mean channel width from ~13 m to ~20. This reach features a sustained high magnitude (mean = 0.17° C km<sup>-1</sup>) warming in all but one of the six surveys, although the warming signal appears to start further downstream on the surveys of 20<sup>th</sup> August 2009 and 19<sup>th</sup> August 2011, possibly due to the fluctuations in cold input from a small tributary (rivière Chaude) at this location. Although the final thermal link, reach *E*, is not characterised by a notable change in channel width or gradient, its upstream limit coincides with a transition in land use from riparian agriculture and agroforestry to natural woodland. All six surveys recorded a weak downstream warming within this reach (mean = 0.06° C km<sup>-1</sup>), continuing to the confluence between the Grande and the Ouelle. Minor temperature fluctuations are present towards the downstream end of this reach in the survey of 28<sup>th</sup> August 2009, although these do not appear to be replicated in the other long profiles present in figure 8. In comparison with the four Ouelle reaches, the magnitude of temperature trends present within the three Grande reaches appear to be less temporally variable than those of the Ouelle, as evidenced by the lower mean standard deviation for the Grande reaches. This tends to agree with the initial observation that patterns of overall temperature complexity are more stable on the Grande than the Ouelle.

**Table 5.4 Long profile temperature complexity of the rivière Ouelle and Grande (defined as the standard deviation of the downstream temperature trend in a 1km moving window applied to long profile).**

Survey date	Temperature complexity ( $\sigma$ of derivative; ° C)	
	Ouelle	Grande
2009-08-11	0.21	0.33
2009-08-20	0.51	0.43
2009-08-28	1.03	0.67
2010-07-30	0.35	0.25
2010-09-27	0.17	0.26
2011-08-19	0.38	0.47

### 5.3.3 Correlations with hydrometeorology

Table 5.5 summarises hydrometeorological conditions during the TIR imaging flights. Mean air temperature during the six surveys was 19.6° C with a standard deviation of 4.1° C. Mean discharge recorded during the six surveys (measured at a gauging station approximately 4.7 km downstream from the Ouelle-Grande confluence) was 5.42 m<sup>3</sup>s<sup>-1</sup>, although four of the six surveys (20<sup>th</sup> and 28<sup>th</sup> August 2009, 30<sup>th</sup> July 2010 and 19<sup>th</sup> August 2011) recorded discharges below this value. This is also manifest in the precipitation data, which shows that relatively little precipitation was recorded in the five days prior to these surveys, whereas the two surveys conducted at higher discharges experienced considerably more rainfall in the preceding five day period. An examination of the relationships between the thermal refuge counts documented in section 3.1 and the hydrometeorological measurements detailed in table 5.5 reveals that the temporal variability of several thermal refuge classes correlates well with seasonal hydrometeorological trends. The absolute number of lateral seeps present during each TIR imaging flight exhibits a strong positive correlation ( $R^2 = 0.94$ ) with mean discharge in the period between 19<sup>th</sup> March (start of snowmelt) and the date of each survey (figure 5.9). The correlation is strongest when data from the Ouelle and Grande is combined, presumably because mean discharge reflects flow trends in both of the sub-basins. Lateral seep counts also correlate well with mean baseflow since 19<sup>th</sup> March ( $R^2 = 0.91$ ) and mean daily precipitation since the start of winter ( $R^2 = 0.75$ ). Other groundwater-driven thermal refuges (springbrooks, cold side channels and cold alcoves) are insufficiently numerous to achieve statistically significant correlations alone, but when all groundwater-based refuges are pooled (lateral seeps, springbrooks, cold side channels, cold alcoves), significant correlations were observed with mean discharge, baseflow and precipitation. Aside from groundwater-derived thermal refuges, temporal variability of tributary confluence plumes correlates moderately well with mean baseflow ( $R^2 = 0.66$ ). Tributary confluence plume counts also exhibited strong positive correlations with several air and water temperature metrics ( $R^2 > 0.75$ ), but these correlations were not found to be significant. Similarly, while wall-base channel refuges correlated strongly with 1-day and 2-day cumulative precipitation prior to each survey ( $R^2 > 0.90$ ), this refuge class was insufficiently numerous to achieve a statistically significant correlation.

**Table 5.5 Hydrometeorological conditions at time of survey.**

Survey date	Mean air temperature in previous 12 hours (° C)	Daily minimum air temperature (° C)	Daily maximum air temperature (° C)	Diurnal mean air temperature (° C)	Discharge during survey (m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> )	Elapsed time since peak discharge (hours)
2009-08-11	20.4	11.8	22.5	17.2	11.10	18.25
2009-08-20	20.1	13.1	22.9	18	2.75	33.75
2009-08-28	10.1	3.6	16.9	10.3	3.10	141.25
2010-07-30	15.6	13.3	19.9	16.6	3.32	24.75
2010-09-27	11.4	7.4	16.7	12.1	8.53	40.75
2011-08-19	23.8	15	27.2	21.1	3.71	49.00

Survey date	Cumulative 5-day precipitation (mm)	Maximum winter snow depth (cm)	Date of max. snowpack (days after Jan 1)	Mean daily precipitation since start of winter (mm)	Mean baseflow since 19th March (m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> )	Mean discharge since 19th March (m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> )
2009-08-11	22.2	32	29	2.44	14.26	25.19
2009-08-20	4.3	32	29	2.37	13.65	23.98
2009-08-28	0.0	32	29	2.42	13.19	23.22
2010-07-30	11.4	43	3	1.98	14.40	23.59
2010-09-27	36.4	43	3	1.99	10.40	17.11
2011-08-19	2.2	52	57	2.73	19.64	33.55

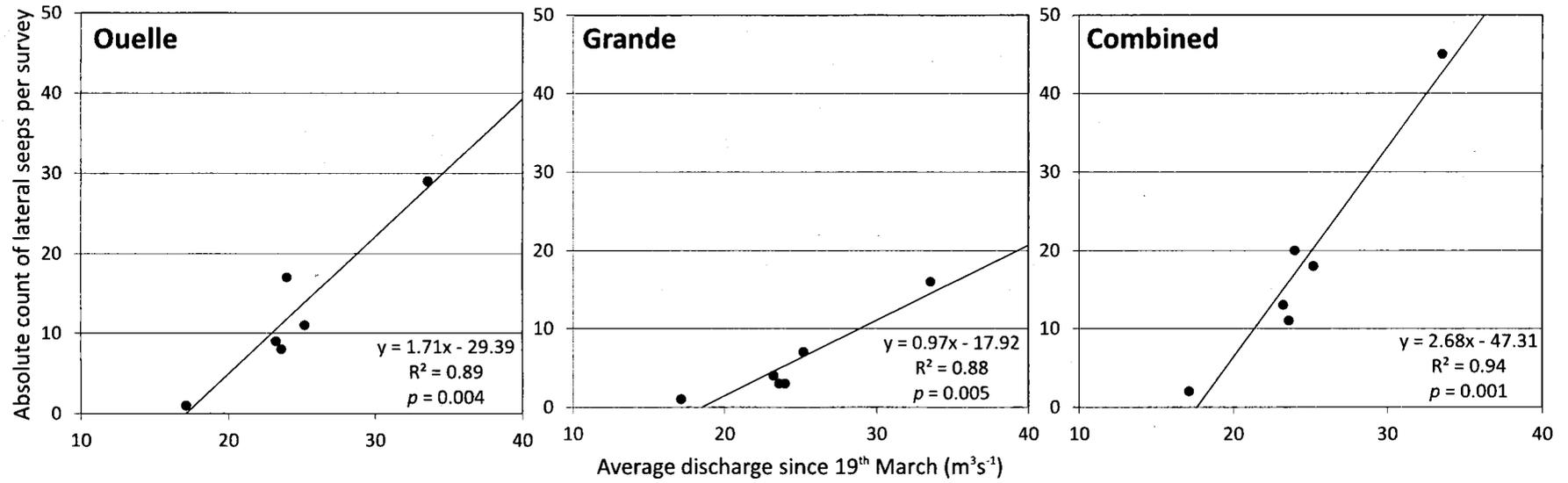


Figure 5.9 Variability in lateral seep count per survey as a function of average discharge since March 19th (first day on which data is available following winter).

In contrast to the temporal variability of thermal refuges, which appears to be driven by longer duration hydrometeorological trends, downstream thermal complexity (measured from the longitudinal profile derivatives) was found to be related to short duration meteorological events, particularly cumulative precipitation prior to each survey. Precipitation depth was square-root transformed to standardise inter-survey variations in precipitation (eg. Feddersen et al., 1999; Stephenson et al., 1999), and a strong significant negative exponential correlation achieved between square root of total precipitation recorded in the five days before each survey and long profile thermal complexity (figure 5.10). This indicates that downstream complexity is highest following an extended period of time without precipitation. From figure 5.10, it is apparent that the relationship is strongest for the rivière Ouelle ( $R^2 = 0.90$ ), although the correlation was also significant for La Grande Rivière, indicating that precipitation explains most of the temporal variability in long profile complexity within the two sub-basins. That no significant correlation was achieved between longitudinal temperature complexity and discharge further emphasises the fact that it is precipitation as opposed to discharge or stage that explains most of the variability of downstream temperature complexity. The disparity in correlation strength between the Ouelle and Grande is presumably a function of local differences in the underlying hydromorphology of the two rivers, and will be discussed in section 4.2. Cumulative precipitation within a five day period prior to each survey also appears to explain some of the variability in the magnitude of temperature increase or decrease within the reaches identified in figures 5.9 and 5.10. Exponential regression between square root of precipitation depth and temperature increase within a given reach shows that reaches A and D from the rivière Ouelle (the two highest-magnitude warming reaches) correlate strongly with precipitation depth (table 5.6). However, attempts to link the temperature increase or decrease within the remaining reaches to metrics based on air or water temperature proved unsuccessful, and the variability within the other reaches remains unexplained.

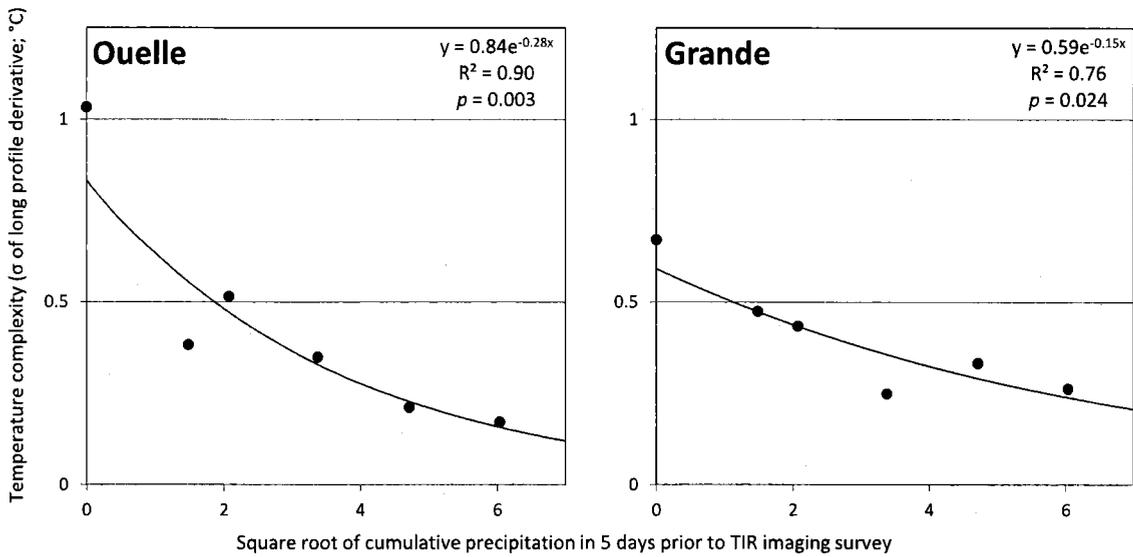


Figure 5.10 Variation in downstream temperature complexity (quantified as standard deviation of temperature long profile derivative) as a function of cumulative precipitation prior to survey.

Table 5.6 Magnitude of temperature increase or decrease in each thermal link and its correlation with precipitation in five days prior to survey. Grey shaded cells indicate significant correlation.

Survey date	Temperature change ( $^{\circ}\text{C km}^{-1}$ )						
	Ouelle reaches				Grande reaches		
	A	B	C	D	E	F	G
2009-08-11	-0.05	-0.14	-0.09	-0.05	0.01	0.31	-0.43
2009-08-20	0.22	-0.64	0.04	0.15	0.06	0.20	0.26
2009-08-28	1.15	-0.46	0.04	0.53	0.04	0.24	-0.36
2010-07-30	-0.08	-0.07	-0.06	0.14	0.15	0.09	-0.41
2010-09-27	-0.05	-0.28	0.05	-0.05	0.02	-0.03	-0.19
2011-08-19	0.32	-0.88	0.11	0.06	0.06	0.19	0.45
<b><math>R^2</math> with 5 day cumulative precip. (exponential regression)</b>	<b>0.98</b>	0.33	0.16	<b>0.87</b>	0.03	0.22	0.11

## 5.4 Discussion

### 5.4.1 Response of thermal refuges to long duration hydrometeorological trends

The majority of thermal refuges detected in the rivière Ouelle were transient, with less than 40% existing as repeat observations, highlighting their sporadic nature. The low degree of persistence associated with refuge classes other than tributary confluence plumes indicates that the majority cannot be relied on as lasting uninterrupted cool water sources. Temporal variability of thermal refuges appears to be predominantly governed by long duration hydrometeorological trends. Increased mean discharge noted during 2011 is presumably a function of elevated winter and spring precipitation (in comparison to 2009 and 2010), and is indicative of a substantially raised water table, given the linkages between precipitation, discharge and groundwater levels (eg. Chen et al., 2002). Temporal variability in groundwater levels may therefore account for notable inter-survey variability in the density or count of thermal refuges, particularly with regards to the considerable increase in lateral seeps noted during the final image acquisition flight of 19<sup>th</sup> August 2011. This is reflected in the strong positive correlation between mean discharge and lateral seep counts, suggesting that mean discharge over an approximately six month period is a good predictor of lateral seeps. The fact that the correlation between lateral seeps and baseflow is marginally weaker is surprising given that baseflow is linked to groundwater recharge (eg. Larkin & Sharp, 1992; Halford & Mayer, 2000). While this may be due to the choice of baseflow separation algorithm, it is possible that the contribution of other cool water sources that may influence lateral seeps (eg. bank-storage, wetlands, etc) is better captured in the mean discharge record, thus enhancing the correlation. Mean discharge was also noted to correlate with temporal variability in counts of other groundwater-derived thermal refuges (springbrooks, cold side channels and cold alcoves) when combined with lateral seeps, suggesting interannual variability in mean discharge is instrumental in governing temporal variability in the counts of groundwater-driven thermal refuges.

Tributary confluence plumes were notably more persistent than lateral seeps, and their high rate of repeat observation indicates that the majority of refuges driven by cool tributaries are more stable than the other thermal refuge classes. This suggests that tributary confluence plumes are less susceptible to seasonal variations in groundwater than lateral seeps. The coefficient of determination between tributary plume counts and baseflow ( $R^2 = 0.66$ ) supports this, suggesting that while baseflow explains 66% of the temporal variability in tributary plumes, at least one third of this variability cannot be explained by discharge or baseflow trends. This is not

surprising, as tributary plumes comprise flow from multiple sources and are therefore less likely to be affected by groundwater or baseflow levels than lateral seeps. They are therefore less likely to run dry during either sustained periods of reduced baseflow or shorter duration low flow or heatwave events. The strong positive correlations between tributary confluence plume counts and air/water temperature metrics could explain some of the remaining variability. However, these relationships were not statistically significant. Furthermore, the trends demonstrated by these correlations were in fact contrary to expectations, as under ordinary circumstances, the reduced precipitation and groundwater discharge entailed by prolonged periods of raised air temperature would cause ephemeral channels to cease, making tributary plumes rarer as a function of increasing temperature. It is possible that this relationship is a reflection of the fact that as air (and by extension, water) temperature decreases, the main stem temperature approaches that of the tributary plumes themselves, making them harder to detect from TIR imagery. It is therefore difficult to draw conclusions as to other factors influencing the temporal variability of tributary confluence plumes. Count data concerning wall-base channels and hyporheic upwelling was insufficient to draw conclusions as to their driving mechanisms. Although a positive correlation was noted between precipitation and wall-base channels, the lack of count data from several surveys meant that this correlation was not significant. However, given that wall-base channels are ephemeral runoff-fed features, it is plausible that increased wall-base channel counts coincide with periods of increased precipitation (and hence runoff). However, more data are required to draw any significant conclusions regarding this refuge class.

#### **5.4.2 Long profile complexity, hydromorphology and short duration hydrometeorology**

Reach-scale warming and cooling structures similar to those observed in the long profiles of this study are commonly linked to tributary inputs (eg. Torgersen et al., 2001, 2008), topography (Torgersen et al., 1999), groundwater or springs (Vaccaro and Maloy, 2006), discharge (Cardenas et al., 2008), and shading (Torgersen et al., 1999), and it is likely that a combination of these features explain a large extent of the long profile temperature variability seen on the Ouelle and Grande. In light of this, the hydromorphological and landscape context of each of the distinct warming or cooling reaches identified in figures 7 and 8 was scrutinised with a view to understanding possible driving mechanisms.

Within the Ouelle, cool thermal links such as reach *B* and the section of river immediately upstream of reach *D* are likely caused by steep topography and increased groundwater seepage. These reaches are both characterised by deep bedrock canyons and channel narrowing, indicating that solar radiative warming in these reaches would be reduced in comparison to more open terrain. The presence of steep valleys are also indicative of a raised water table, given that groundwater aquifer levels are a reflection of local topography (eg. Cherkauer and Ansari, 2005; Haitjema and Mitchell-Bruker, 2005). Locations with steep relief such as these two reaches are therefore likely to entail increased groundwater seepage due to the increased hydraulic head associated with a raised aquifer, again explaining the cooling observed. This is particularly pertinent in reach *B*, where the peak cooling at approximately 24.8km coincides with an extremely narrow and deep bedrock valley where solar radiative warming is likely to be minimal and aquifer levels high. By contrast, high magnitude channel warming such as that observed in reaches *D* and *A* during several surveys is characterised by a transition from a bedrock valley into open terrain and gradual channel widening, and the increase in stream temperature may reflect a reduction in groundwater contribution to the active channel as the river exits the valley section. However, section *A* was also marked by a reduction in channel gradient and an increase in channel width (figure 3), suggesting that solar radiative warming is more prominent within this reach due to increased residence times and a larger surface area for heat exchange processes. These processes also probably account for the more gradual temperature increase noted in reach *C*, which also comprises a relatively wide channel and gentle gradient. The particularly high magnitude warming in reach *A* observed during several surveys may also be associated with increased agricultural and urban land use in the riparian zone, further reducing groundwater availability in this reach through increased abstraction and disruption to subsurface flow paths caused by human activity.

The Grande Rivière was found to be generally cooler than the Ouelle. An examination of topographic map data (Government of Canada, 2007) highlights the presence of large wetlands in close proximity to the Grande (see figure 2), which, coupled with the increased quantity of springbrook refuges (nine unique springbrooks versus only two on the Ouelle) may account for this temperature disparity. At a more detailed scale, these wetlands are a likely cause of the cooling observed in reach *G* during four of the six surveys. Riparian wetlands are indicative of increased groundwater input into the river channel (eg. Modica et al., 1998; Winter, 1999) and it is likely that these groundwater inputs moderate channel warming within this section of the Grande. That two surveys (20<sup>th</sup> August 2009 and 19<sup>th</sup> August 2011) show warming in this section is interesting. While it is unlikely that cool water inputs from the riparian zone ceased, it

is possible that temporal changes in the extent of the riparian inundation may have caused the cold water inputs to shift location, possibly due to the warm dry hydrometeorological conditions during these surveys. This shift may also explain why the extreme upstream limit of reach *F* is marked by a minor cooling trend in these two datasets. These inconsistencies may also be due to changes in the moderating influence of a notable warm tributary (rivière Sainte-Anne) that joins the Grande slightly upstream from this section. TIR imagery of the confluence shows that during the three surveys on which the largest temperature decrease was observed in reach *G*, the Sainte-Anne was  $\sim 1^\circ\text{C}$  warmer than the Grande, whereas on the 20<sup>th</sup> August 2009 and 19<sup>th</sup> August 2011, the difference was smaller ( $0.4^\circ\text{C} - 0.7^\circ\text{C}$ ). When the Sainte-Anne is warmer, the cooling effect of groundwater seepage from the wetlands will be more pronounced, as the temperature difference between the groundwater and the river channel will be higher. Conversely, the reduction in warm water input from the Sainte-Anne on 20<sup>th</sup> August 2009 and 19<sup>th</sup> August 2011 may have caused the cooling effect of this seepage to appear less prominent, possibly accounting for the observed trends. Downstream from here, the warming observed in reach *F* is presumably a function of increased radiative heat transfer concurrent with increased channel width and a decrease in gradient, as well as a reduction in groundwater inputs similar to the warm reaches observed on the rivière Ouelle. However, this reach is also accompanied by a transition to agricultural land use, and loss of riparian vegetation due to agricultural practices and agroforestry may further act to increase water temperatures in this reach (eg. Webb et al., 1998; Scott et al., 2002). Downstream from this area, the loss of this riparian agriculture may explain the reduction in magnitude of warming within reach *E*.

Temporal variability in downstream thermal complexity observed within the rivière Ouelle watershed is likely the result of differing short duration hydrometeorological conditions. While long profile complexity has been noted to vary as a function of discharge at short timescales (eg. Cardenas et al., 2008) or seasonal climatic variability over longer periods (eg. Wawrzyniak et al., 2011, Tonolla et al., 2012), cumulative precipitation within the five days prior to a TIR imaging survey explained most of the variance in long profile complexity between surveys of the rivière Ouelle. This is presumably because surveys conducted following periods of low precipitation capture baseflow-dominated temperature profiles, highlighting and emphasising temperature fluctuations caused by groundwater input associated with local hydromorphology, whereas long profiles generated following periods of extensive precipitation (ie. 11<sup>th</sup> August 2009, 27<sup>th</sup> September 2010) were runoff dominated and thermally homogeneous, reflecting the global temperature of runoff inflow. Similarly, while solar warming processes predominate in certain reaches at low flows, increased water depth and discharge associated with high precipitation will

diminish the effects of radiative heating, reducing the magnitude of temperature increase within these sections. The strength of the temperature complexity – precipitation relationship varied between the Ouelle and Grande sub-basins, with the Grande Rivière yielding a reduced (though still significant) correlation. It is likely that this reflects differences in the underlying hydromorphology of the two sub-basins. Presence of riparian marshland and raised springbrook densities indicate that the Grande is more groundwater-dominated than the Ouelle, meaning that while heavy precipitation on the Ouelle acts to diminish thermal heterogeneity by suppressing the thermal signal from small groundwater fluctuations, the higher contribution of groundwater on the Grande is sufficient that local temperature variations are still recorded in the longitudinal temperature profile, even during periods of high precipitation or discharge. This suggests that the strength of the heterogeneity – precipitation relationship is largely dependent on the extent to which a particular river is groundwater-dominated.

It is likely that similar processes explain the temporal variability in correlations achieved between cumulative precipitation and the magnitude of warming in reaches *A* and *D* on the Ouelle. Following high precipitation, runoff dominates, suppressing groundwater-driven cooling effects. Solar warming is also reduced owing to increased discharge, meaning that the magnitude of either warming or cooling in these reaches is low. Conversely, when discharge is reduced following extended periods without rain, the shallower river channel facilitates increased solar warming. Coupled with the increased groundwater contribution associated with the valleys upstream of reaches *A* and *D*, a transition from valley to open terrain such as those noted here will be marked by a rapid shift from cool to warm water, as demonstrated in the high magnitude warming of these sections. Interestingly, the low degree of correlation between precipitation and the magnitude of cooling in reaches *B* and *G* on the Ouelle and Grande respectively suggests that while surface runoff following periods of precipitation acts to ‘dilute’ the groundwater signal downstream of these units, it is insufficient to mask the groundwater-driven cooling associated with deep valleys or riparian wetlands within these reaches themselves.

### **5.4.3 Implications for salmonids**

Although summer salmonid populations have been shown to be strongly associated with the distribution and density of thermal refuges (Ebersole et al., 2003b), the transient nature of lateral seeps may negate this, despite that lateral seeps were the most commonly observed refuge class in the Ouelle watershed. Salmonids probably use such refuges opportunistically rather

than forming long-term aggregations in small seeps that only provide temporary relief from heat stress, and it is therefore uncertain as to whether high densities of lateral seeps would encourage clustering of salmonid populations. Indeed, the low degree of persistence associated with thermal refuge classes other than tributary confluence plumes indicates that the majority of thermal refuges cannot be relied on as long-term uninterrupted cool water sources, and are less viable for thermoregulation. This may be significant in the context of salmonids seeking thermal refuge, as the act of searching for and occupying thermal refuges may require substantial energy and hence reduce growth in juveniles. Hence, if thermal refuges present on certain days do not correspond to those which a salmonid has previously memorised and occupied during heat stress events, it may be required to expend valuable energy stores seeking a new source of shelter. Given that most of the temporal variability in lateral seep counts was explained by mean discharge during spring and summer, the variability of lateral seeps *within* a summer season is probably less than the variability between seasons. This may have implications for spawning adults, who habitually construct redds in or near areas of groundwater input (Baxter and McPhail, 1999; Curry et al., 1995; Malcolm et al., 2003; Power et al., 1999), as nearby seeps that could potentially help juveniles thermoregulate during the following summer may not be there the following year.

In contrast, tributary confluence plumes were regularly spatially distributed, and despite the lower density associated with this refuge class, their increased persistence and lower temporal variability may mean that salmonids stay preferentially closer to this type of thermal refuge than the more frequent lateral seeps, in order to conserve energy. Because tributary confluence plumes appear to be less influenced by seasonal discharge trends, juvenile salmonids that are reared in and occupy habitat within close proximity to a cold tributary could be more likely to survive heat wave conditions during a low discharge year than those occupying habitat near lateral seeps. Although the calculation of refuge size was not within the remit of this study, qualitative examination of tributary confluence plumes indicates that they are generally larger than other refuges. It is therefore possible that these larger refuges may also promote increased aggregation sizes, and this may be reflected in salmonid population densities. Patterns of downstream thermal complexity such as those noted in section 4.2 may also provide salmonids with thermal relief during heat stress periods. Reaches *B* on the Ouelle and *G* on the Grande were generally cooler than other reaches, and salmonid densities have been previously noted to correlate with the presence of such features (eg. Fausch et al., 2002; Torgersen et al., 1999). It is possible that salmonids may move into cool reaches such as these as water temperature rises, prior to forming aggregations in smaller cold water units. Although evidence of the above

is rare, radio telemetry data from the Pacific Northwest has shown that salmonids did indeed move into cool reaches similar to the above during summer heatwaves (Price, 1998). Because the cool reaches observed on the Ouelle and the Grande were relatively temporally stable, they may offer salmonids an alternative source of cold water should smaller thermal refuges such as lateral seeps cease to flow. Similarly, given that these reaches extend over several kilometres and often comprise a range of heterogeneous habitats, they may afford salmonids a degree of thermal relief that is preferable to forming dense aggregations in smaller cold water units.

## **5.5 Conclusions**

In their concluding remarks, Fausch et al. (2002) state there is a need to provide managers and conservationists with the appropriate tools to take action and protect river biota from the effects of hydrometeorological change. Although the decade since their article has seen a great advance in scientific understanding of how cold water units may protect salmonid species from the negative impacts of climatic warming, tools suitable for examining the temporal distribution of thermal refuges and patterns of river temperature complexity (potentially critical to the survival of salmonids under future climate change) have until now been largely unavailable. As far as the authors are aware, this study is the first of its kind to characterise the temporal variability of thermal refuges and river temperature complexity at entire riverscape scales, and the findings of this investigation may offer valuable insights into how changing hydrometeorological regimes could influence these important cold water units in the future. Although the implications of this kind of data are still uncertain and longer timescale studies are required, it is hoped that these findings may aid the future protection of thermal refuges in critical habitats, particularly with regards to preventing anthropogenic land use practices (eg. deforestation, agriculture) from disturbing persistent cold water refuges, such as tributaries. Furthermore, the information contained within this article could be used in conjunction with regional climate models to understand how the thermal refuges within a given river may respond to future changes in discharge, precipitation and temperature. At the most fundamental level, such information could be used to inform managers and conservationists of the rivers whose salmonid populations are most at risk from climate change driven refuge loss, and this may be instrumental in developing future mitigation strategies. However, questions still remain regarding the processes responsible for the spatial distribution of thermal refuges at the riverscape and the associated response of salmonid populations, and the jigsaw linking climate change, river temperature

patterns and salmonid populations is far from complete. Further research is therefore required to gain a better understanding of the linkages between these three important variables in order to better develop mitigation strategies against the affects of climate change on salmonid populations.

## **Acknowledgements**

This work was supported by an NSERC/CSNRG collaborative research and development grant in partnership with the Ouranos consortium on regional climatology and adaptation to climate change. Additional support was provided by the NSERC/CSNRG HydroNet project and the Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL). The authors would like to thank Clément Clerc and Maxime Rousseau who were instrumental in the development and testing of the image acquisition system used in this study. Their assistance with field and aerial data collection was also invaluable. Thanks also to Marc-André Pouliot and Francis Bérubé who provided advice at the early stages of this work. The authors would also like to acknowledge the pilots of Canadian Helicopters/Hélicoptères Canadiens in Québec City for their help during image acquisition and system testing. This manuscript benefited from the constructive comments of two anonymous reviewers.



# CHAPITRE 6 : ANALYSIS OF THE SPATIAL DISTRIBUTION OF THERMAL REFUGES IN AN ATLANTIC SALMON WATERSHED USING AIRBORNE THERMAL INFRARED IMAGERY

**Stephen J. Dugdale<sup>1,2,\*</sup>**

**Normand E. Bergeron<sup>1,2</sup>**

**André St-Hilaire<sup>1</sup>**

<sup>1</sup>Institut National de la Recherche Scientifique, Centre Eau Terre Environnement, 490 rue de la Couronne, Québec, QC, G1K 9A9, Canada

<sup>2</sup>Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL)

\*Corresponding author: [stephen.dugdale@ete.inrs.ca](mailto:stephen.dugdale@ete.inrs.ca)

Soumis à *Remote Sensing of Environment*, 2014-04-17

Accepté avec des révisions majeures, 2014-06-20. Version révisée en préparation.

## Abstract

Water temperature is a key habitat variable governing the distribution and behaviour of a range of fish species. Salmonids are particularly intolerant of high river temperatures and often only survive heat waves by making use of discrete units of cold water, termed thermal refuges. Currently, little is known about the mechanisms driving spatial distribution of thermal refuges, particularly at large scales. However, given the threat posed by climate change to salmon populations in Europe and North America, these cold water features are increasingly important for salmonids during summer. In this study, we used airborne thermal infrared (TIR) imagery to characterise the spatial distribution of thermal refuges from ~700 km of rivers in an eastern Canada salmon watershed. Thermal refuges were classified into a range of categories, and those identified as being driven by groundwater processes were observed to be both the most abundant and most spatially variable. GIS analysis was used to assemble a range of landscape metrics that were tested for links to the spatial distribution of groundwater-driven refuges. Links between landscape metrics and the individual presence or absence of thermal refuges were assessed using Jacobs' selectivity index. Results showed that the presence of groundwater thermal refuges was significantly associated with high values of channel curvature and close proximity of incoming tributary valleys ( $X^2 p < 0.05$ ,  $df = 9$ ). Regression was used to assess correlations between landscape metrics and the density of thermal refuges per river km. Channel confinement (measured using a modified entrenchment ratio) was found to correlate strongly with the density of groundwater thermal refuges using a quadratic model ( $R^2 = 0.83$ ,  $p < 0.05$ ). This investigation indicates that the spatial distribution of groundwater thermal refuges is strongly related to landscape hydrogeomorphology, and is the first of its kind to make this link at riverscape scales. It is hoped that this data will aid conservation efforts in preserving critical thermal habitats in salmon rivers and streams.

## 6.1 Introduction

Rivers are dynamic landscape features that vary substantially in both their spatial and temporal axes. River habitats are therefore extremely diverse, eliciting a constantly shifting mosaic of ecosystems that exist as a function of the local physical environment (Stanford and Ward, 1993; Ward, 1998; Fausch et al., 2002; Malard et al., 2002; Ward et al., 2002). As with other physical habitat variables, water temperature plays an important role in governing the taxa present within a river ecosystem (Ward, 1985; Fausch et al., 2002; Armstrong et al., 2003; Breau et al., 2007). Fish are ectotherms, and local variations in water temperature can exert a large influence on both the type and distribution of fish species present in a river (Meisner, 1990; Rahel et al., 1996; Ebersole et al., 2001; Crozier et al., 2008). This is particularly relevant with regards to salmonids, which are highly intolerant of temperature extremes (Elliott, 1991; Ficke et al., 2007; Jonsson and Jonsson, 2009), and are known to use variations in thermal habitat opportunistically during summer (Ebersole et al., 2001; Breau et al., 2007; McCullough et al., 2009; Olden and Naiman, 2010). One way in which these thermal habitat variations are present within a river is as a series of discrete units of cold water that are cooler than the main river stem. Termed thermal refuges (Torgersen et al., 1999; Torgersen et al., 2012), recent studies have documented their use by Atlantic salmon for thermoregulation and alleviation of heat stress (Cunjak et al., 2005; Breau et al., 2007; Breau et al., 2011). In recent years, rivers in North America have increasingly experienced summer water temperatures in excess of the upper critical threshold temperature for Atlantic salmon ( $\sim 23^{\circ}\text{C}$ ; Jonsson and Jonsson, 2009; Jeong et al., 2012; Dugdale et al., 2013; Monk et al., 2013) and future climate change scenarios indicate that this trend will continue (Arnell and Reynard, 1996; Ficke et al., 2007; Graham and Harrod, 2009; Elliott and Elliott, 2010). It is therefore likely that thermal refuges will be increasingly important in ensuring the provision of cool water habitat used by salmon and other cold water fish species for the reduction of heat stress.

Previous research has focused on conditions prompting salmonids to aggregate in cold water refuges and on their behaviour during aggregation (Elliott, 2000; Breau et al., 2007; Sutton et al., 2007; Breau et al., 2011; Stevens and DuPont, 2011; Sutton and Soto, 2012). However, the importance of documenting the spatial distribution of thermal refuges within the riverscape (McCullough et al., 2009; Torgersen et al., 2012; Dugdale et al., 2013; Monk et al., 2013) has also been emphasised with a view to managing thermally sensitive rivers. Given that the spatial distribution of thermal refuges directly affects the accessibility of cold water to salmonids, a better understanding of the processes governing their distribution is of paramount importance.

Studies by Torgersen et al. (1999) and Ebersole et al. (2003a, 2003b) were the first to consider the spatial distribution of thermal refuges in salmon rivers. However, these did not examine the processes driving thermal refuges and their spatial distributions at large scales. More recently, Monk et al. (2013) analysed the landscape variables controlling cold water tributary driven refuges in the Cains River basin, New Brunswick. The study demonstrated a clear link between the temperature of this type of refuge and a range of physical environmental variables (eg. refuge position in watershed, catchment gradient/elevation, soil type, forest type, presence of wetlands). However, given that the aim of this investigation was to model tributary temperatures, the authors did not explicitly examine links between the various landscape metrics and the spatial distribution of thermal refuges. Furthermore, the study did not consider groundwater-driven refuges which are generally more abundant than those controlled by tributaries (Ebersole et al., 2003a; Dugdale et al., 2013), and also relatively under-studied (McCullough et al., 2009).

Torgersen et al. (2012) provided a useful hierarchical summary of factors influencing river temperature heterogeneity, starting at the catchment and leading down to the microhabitat scale. They suggested that at the watershed scale, thermal refuges are driven by the interaction between topography and hydrogeology, as well as local variations in channel slope (Torgersen et al., 2012). Thermal heterogeneity is also driven by topographic shading (Torgersen et al., 2001) and stream orientation (Webb et al., 2008). At the segment or reach scale, slope breaks at the downstream end of semi-confined valley segments were seen to force cold subsurface and hyporheic flow upwards into the river channel as the valley constricts (Stanford and Ward, 1993; Baxter and McPhail, 1999; Baxter and Hauer, 2000; Harner and Stanford, 2003; Wright et al., 2005; Boxall et al., 2008). Such zones of upwelling have been noted to correspond well with the distribution of salmonid populations (Baxter and Hauer, 2000; Fausch et al., 2002; Boxall et al., 2008). Similar processes are also known to occur at the channel unit scale, whereby thermal refuges result from discrete groundwater upwellings governed by local variations in geology and geomorphology (Baxter and Hauer, 2000). Other drivers of cold water include depressions adjacent to the river channel or relict subsurface flow paths (Ozaki, 1988; Stanford and Ward, 1993; Ebersole et al., 2003b; Stevens and DuPont, 2011; Torgersen et al., 2012).

While these processes are reasonably well understood on an individual basis, they are highly complex and interact at a range of nested scales. Recent advances in remote sensing and GIS technology coupled with increases in computing power and data storage capacity have started to allow for studies linking landscapes to river ecosystems in the spirit of the riverscape concept

(eg. Vannote et al., 1980; Ward, 1998; Fausch et al., 2002; Wiens, 2002; Johnson and Host, 2010; Carbonneau et al., 2012; Monk et al., 2013). It is therefore now possible to conduct detailed spatial examinations of thermal refuges with a view to understanding the processes driving their distribution and density. This article addresses this key research question using data from airborne thermal infrared imagery of a major Atlantic salmon watershed in eastern Canada. The aim was to produce an exhaustive inventory of thermal refuges present within the watershed and conduct a GIS-based examination of local landscape metrics, with a view to better understanding the mechanisms driving both the presence/absence and density of groundwater-driven thermal refuges.

## **6.2 Method**

### **6.2.1 Study area**

The Restigouche River watershed (figure 6.1) is located between southern Québec and northern New Brunswick in eastern Canada, draining an area of approximately 13,000 km<sup>2</sup> into the Baie des Chaleurs. It is bounded by the Chic-Choc Mountains to the north and the Chaleur Uplands to the south (Curry, 2002). The Restigouche River delineates part of the boundary between the two provinces, with the village of Matapédia, Québec situated at the site of its confluence with its principal tributary, the Matapédia River at (47.971° N, -66.941° W). The New Brunswick portion of the Restigouche watershed is dominated by till-covered and exposed bedrock comprised of calcareous shale, limestone and slate (Curry, 2002; Wilson, 2006), while the Québec section, particularly the Matapédia River, comprises sandstone towards the north of the sub-basin and shale, limestone and slate towards the south (Crickmay, 1932; Lachambre and Brisebois, 1990). The watershed is relatively rugged, with the mountainous central and southern section of the Matapédia sub-basin comprising peaks of up to 800 m and the Restigouche sub-basin commonly exceeding 500 m. Steep valleys in excess of 150 m deep dominate in a number of the constituent rivers (Michaud, 1922; Curry, 2002). Forests cover 93% of the basin, with approximately 4% of landscape urbanised. Agriculture is relatively sparse, only 1% and 2% of the catchment land use on the New Brunswick and Québec sides respectively (Curry, 2002). The Restigouche watershed supports a large population of Atlantic salmon and is world renowned for recreational fishing (Curry, 2002). Preliminary observations indicate the presence of notable spatial variability in the density of thermal refuges present. Thermal refuges within the

Restigouche watershed have been observed to be used by salmonids during summer high temperature events (authors' personal observations).

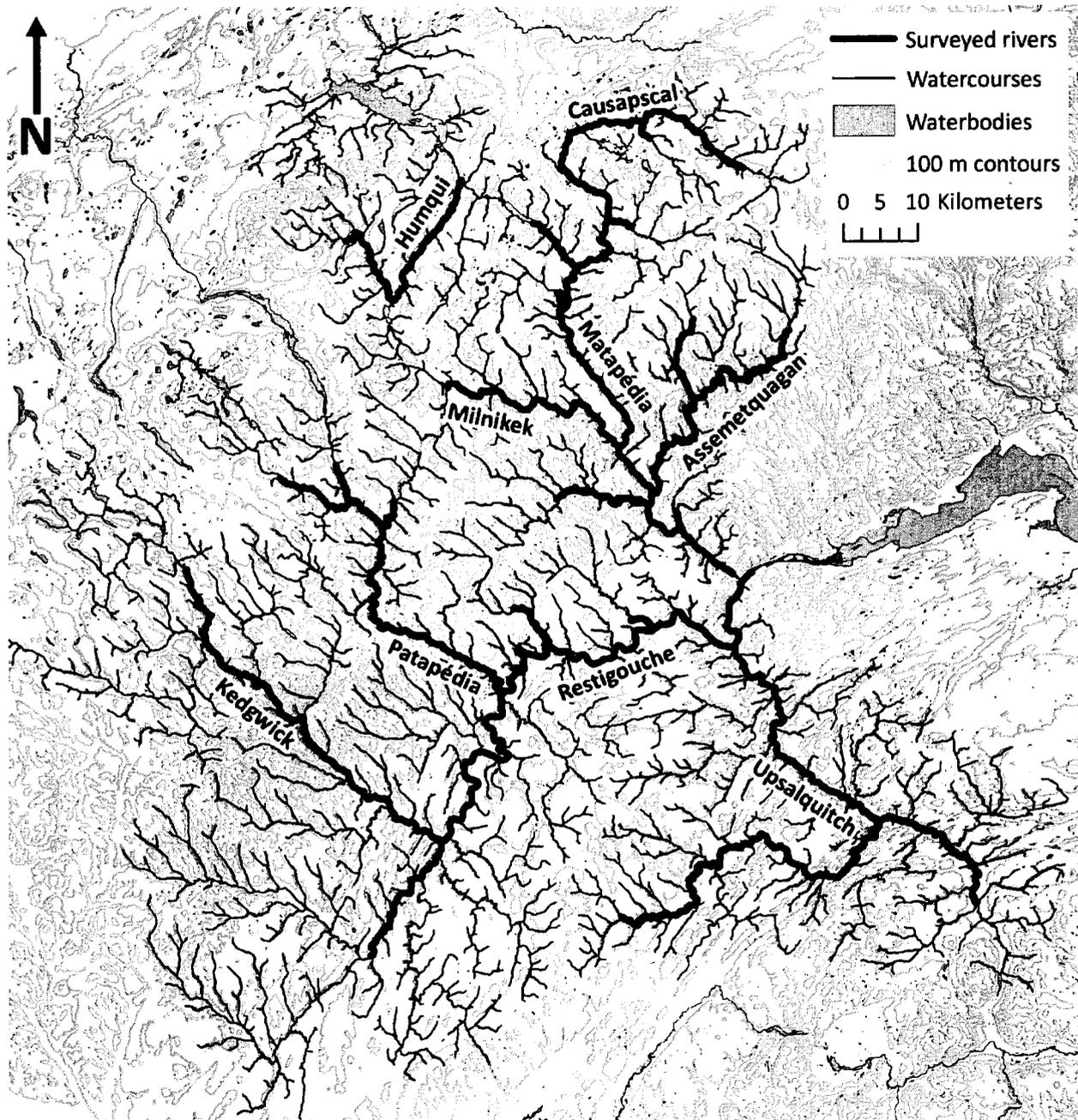


Figure 6.1 Map of study area showing major rivers (bold) and smaller watercourses of Strahler order 3 and above.

## 6.2.2 Thermal refuge inventory

Airborne optical and thermal infrared (TIR) imagery of 25 major tributaries of the Restigouche watershed (approximately 696 km total length) was acquired during the summers of 2011 and 2012 in order to perform an inventory of thermal refuges. Imagery of one of the 2011 water courses found to be among the most refuge-rich (Thomas Ferguson stream) was re-acquired in 2012 to examine whether temporal changes in refuge distribution or density necessitated that data from 2011 and 2012 be examined separately. Imagery was obtained using a helicopter and custom designed acquisition system consisting of a FLIR SC660 uncooled microbolometer TIR camera (640 x 480 pixels, NETD <30 mK, 7.5 – 13  $\mu\text{m}$ ) and Canon EOS 550D digital SLR camera (5184 x 3456 pixels, standard RGB bands). Cameras were triggered by a MATLAB (MathWorks, 2009) program at a frequency of 0.5 Hz, yielding an image overlap generally in excess of 60% owing to the low groundspeed (c. 70 km h<sup>-1</sup>). GPS data from a Garmin GPS76 CSx unit (3 - 5 m quoted accuracy, WAAS-enabled) was also logged using the MATLAB program, allowing the images to be tagged with their geographical position. The cameras and GPS antenna were installed in a Simplex Helipod II luggage pod with a 35cm x 35 cm cutout for image acquisition, and mounted on a pan-tilt unit (Directed Perception PTU-D48) which was used to orient the cameras as close to nadir as possible. Target altitude for the acquisition flights was 300 m above ground level, yielding ground pixel resolutions of 18.7 cm and 2.6cm respectively for the TIR and optical image datasets (corresponding to a footprint of approximately 120 m x 90 m). However, owing to the large difference in width between the surveyed rivers, it was necessary to conduct some surveys at higher altitude in order to ensure that the entire channel width was present within the image footprint. The survey parameters for each river are given in table 6.1. Imagery was generally acquired between 11:00 and 16:00 to coincide with optimum solar angles and maximum water temperatures. Infrared image radiance values were converted to temperatures using Planck's radiation law and corrected for atmospheric distortions in FLIR ThermaCAM Researcher Pro (FLIR, 2007) using flight altitude and meteorological data obtained from nearby stations as inputs. Image derived temperatures were validated using a series of 32 Onset HOBO UA-002-64 temperature loggers anchored to the river bed. Radiant temperatures extracted from TIR images acquired at these locations were compared to the kinetic water temperatures recorded by the loggers, and a good correlation was observed ( $R^2 = 0.97$ ,  $p < 0.05$ ,  $n = 32$ ).

**Table 6.1 Image acquisition parameters for surveyed rivers of Restigouche watershed.**

River / stream	River length (km)	Mean flight altitude (m AGL)	Optical image resolution (cm)	TIR image resolution (cm)
Assemetquagan	52.90	297.3	2.56	18.58
Causapscal	62.55	403.8	3.47	25.24
Causapscal Sud	3.41	282.6	2.43	17.66
Chaîne de Rochers	4.27	267.8	2.30	16.74
Clark	2.21	269.2	2.32	16.83
Creux	14.45	288.9	2.49	18.06
Thomas Ferguson	9.13	281.7	2.42	17.61
des Huit Milles	3.92	304.6	2.62	19.04
Humqui	22.44	323.9	2.79	20.24
Humqui Nord	14.88	296.8	2.55	18.55
Humqui Nord (NW branch)	1.42	232	2.00	14.50
Kedgwick	63.62	469.7	4.04	29.36
Little Main Restigouche	21.34	438.8	3.78	27.43
Matalik	2.61	221.8	1.91	13.86
Matapédia	68.77	657.6	5.66	41.10
Meadow	5.01	261.9	2.25	16.37
Milnikek	33.13	314.9	2.71	19.68
du Moulin	17.88	272.8	2.35	17.05
Patapédia	60.77	369	3.17	23.06
Patapédia Est	6.37	247.6	2.13	15.48
Restigouche	62.38	775.8	6.67	48.49
Restigouche (New Brunswick)	35.73	547	4.71	34.19
Upsalquitch (Main branch)	40.99	505.2	4.35	31.58
Upsalquitch (NW branch)	61.72	328.8	2.83	20.55
Upsalquitch (SE branch)	24.52	331.2	2.85	20.70

Owing to the large number of optical and thermal images acquired (>17,000 individual images), it was not feasible to georeference the dataset for analysis in a traditional GIS. Instead, images were analysed in a MATLAB graphical user interface (GUI) designed to aid identification and classification of thermal refuges. Images were assigned a 'river kilometre' value corresponding to their streamwise distance upstream from the river confluence, allowing for the calculation of thermal refuge density metrics. Based on this position vector, images were displayed sequentially and inspected for the existence of thermal refuges, which were defined as any discrete area of the river channel at least 0.5° C cooler than the ambient water temperature (eg.

Dugdale et al., 2013; Monk et al., 2013) with dimensions greater than  $\sim 1 \text{ m}^2$ . Each thermal refuge was classified by examining their form and geomorphological context from the associated RGB optical image. The classification schema defined by Dugdale et al. (2013; based on work by Ebersole et al., 2003a and Torgersen et al., 2012) was used to separate the refuges into seven categories, detailed in table 6.2. Further illustrations and references for each category are given in Dugdale et al. (2013).

**Table 6.2 Thermal refuge classes.**

Refuge type	Description
Tributary confluence plume	Cold water plume created by discharge of tributary
Lateral seep	Bank-side cold water patch created through direct intersection of water table by river channel
Springbrook	Cold channel emerging from floodplain depressions, springs or wetlands
Cold side channel	Secondary cold channel alongside main river stem. Often ephemeral
Cold alcove	Cold water patch at downstream end of bar. Often coincides with emergence of abandoned/relict channel
Hyporheic upwelling	Hyporheic resurgence found downstream of bars, riffles and meanders
Wall-base channel	Cold channels formed by runoff at base of terrace or valley wall

### 6.2.3 Landscape metrics

Four major types of landscape feature were examined for links to thermal refuges: the drainage network, basin topography/geomorphology, watershed geology (both surface and subsurface) and basin land cover. For each of these broad landscape features, a range of metrics were assembled using data from various federal and provincial geospatial data repositories (table 6.3). Drainage network data were assembled by applying the ArcGIS Arc Hydro Tools package (ESRI, 2011) to a 0.75 arc-second ( $\sim 20 \text{ m}$ ) digital elevation model of the study area obtained from Natural Resources Canada's Geogratis service (<http://www.geogratis.gc.ca/>). The drainage network, sub-catchments and floodplain depressions were delineated following the standard workflow (eg. Maidment, 2002; ESRI, 2011). A recursive MATLAB algorithm was then used to extract the Strahler order and drainage density of each segment. Local sinuosity, defined as the

ratio of the actual streamwise length of a river segment to the Euclidean distance between the upstream and downstream ends of this segment was computed on the drainage network in a 1 km moving kernel. Local channel curvature was calculated as the inverse curvature radius of the river channel within a moving kernel equal to six times the local river channel width (approximately half a meander wavelength; Knighton, 1998; Robert, 2003). Distance to the nearest tributary valley confluence (both wetted and dry valleys) was calculated as the distance between each vertex in the drainage network and its nearest drainage network confluence node computed by Arc Hydro Tools.

**Table 6.3 List of landscape metrics derived from various geospatial data.**

Landscape metric	Source / notes	Hypothetical link to groundwater-driven thermal refuges
<i>Drainage network</i>		
<i>ArcGIS Arc Hydro Tools applied to 0.75 arc-second DEM</i>		
Distance to floodplain depressions	Depression presence/absence and distance	Groundwater accumulation in depressions creates springbrooks and ephemeral channel flow
Strahler order		Higher order channels comprise lower relief with decreased potential for groundwater exfiltration
Drainage density		High drainage density implies decreased permeability which suggests reduced capacity for groundwater exfiltration
Local sinuosity	Ratio of streamwise displacement to Euclidean distance in 1km window	High sinuosity meandering channel entails presence of alluvial valley with increased potential for subsurface flow
Local curvature	Curvature radius of channel segment within a half meander wavelength	High channel curvature focuses seepage at meander face due to increased hydraulic gradient
Tributary valley distance		Tributary valleys act to 'funnel' subsurface flow downhill into main stem, even if tributary is dry or ephemeral
<i>Watershed geomorphology</i>		
<i>0.75 arc-second DEM, 3cm airborne optical image dataset</i>		
Channel altitude		Increased relief implies elevated water table and greater hydraulic gradient
Channel slope		Changes in channel slope are associated with presence of bounded alluvial valleys (BAVs), linked to groundwater infiltration/exfiltration at knickpoints
Relief ratio	Sub-catchment relief ÷ drainage length	Increased relief ratio implies elevated water table, suggesting a greater hydraulic gradient and potential for groundwater flow
Valley height	Maximum vertical displacement of DEM cross-section	High (deep) valleys entail elevated water tables with increased hydraulic gradient and groundwater exfiltration
Valley width	Internal width of DEM cross-section at 30 m above valley floor	Valley and channel width are related to channel confinement (see entrenchment ratio)
Channel width		
Entrenchment ratio	Valley width ÷ channel width	Descriptor of channel confinement. Increased groundwater exfiltration in semi-confined valleys possible due to elevated water table, presence of slope breaks and extensive subsurface flow network
Valley wall distance	Minimum distance between drainage network and DEM ≥ 10m above vertex	Close proximity of valleys walls to meander bends leads to incision and exposure of seepage face
<i>Watershed geology</i>		
<i>1:50k provincial bedrock geology maps, 1:250k federal surficial geology maps</i>		
Bedrock geology		Ground permeability or hydraulic conductivity is governed by bedrock or surface deposit type, influencing groundwater infiltration/exfiltration
Surface geology		
<i>Basin land cover</i>		
<i>Canada Land Cover, Circa 2000</i>		
Land use		Land use affects groundwater infiltration and storage: eg. presence of trees reduces infiltration, urban areas increase runoff, etc

Topographic and geomorphologic metrics were assembled by intersecting the Arc Hydro Tools-derived drainage network variables with the digital elevation model of the watershed. Values of channel altitude and slope were extracted at each vertex of the drainage network and filtered to remove minor errors caused by DEM artefacts. Sub-catchment relief ratio was computed as the ratio of sub-catchment relief (maximum vertical displacement) to its drainage length (eg. Ritter et al., 1995). Valley height and valley width were achieved by computing normals to the channel centreline and then extracting regularly spaced 1 km-wide cross-section profiles from the DEM, following a technique similar to that of Merwade et al. (2005). Valley height was specified as the maximum vertical displacement of each cross section. Valley width was defined as the internal width of a cross section at a point 30 m above the valley floor (30 m was chosen to avoid DEM artefacts generated by the presence of trees). Channel width for all rivers comprising the surveyed section of the watershed was measured at c. 100m intervals directly from the optical imagery dataset using a MATLAB GUI. Channel confinement was measured using a modified entrenchment ratio. While entrenchment is normally given as the ratio of the flood prone valley width to the bankfull channel width (Rosgen, 1994), in the absence of data concerning the true bankfull width of the river, and given the error associated with measuring the flood prone valley width from a relatively coarse DEM, entrenchment ratio was defined as the ratio of the valley width to the width of the channel (as measured from the optical image dataset). Valley wall distance was also measured in a similar manner, by calculating the minimum distance between the river channel and the valley wall (defined as DEM pixels >10 m above the river channel).

High resolution (1:50 000 scale) vector maps of bedrock geology were obtained from the Québec Ministry of Natural Resources' SIGEOM geological data service (Chauvin, 1991) and the New Brunswick Department of Natural Resources' Geological Surveys Branch (Carroll, 2003; Wilson, 2003, 2007). The two provincial datasets were homologated to address minor differences in lithology and stratigraphy, and intersected with the Arc Hydro Tools-derived drainage network. 1:250 000 scale vector maps of surficial deposits from the New Brunswick (Rampton, 1984) and Québec (Veillette and Cloutier, 1993; Veillette and Cloutier, In preparation) portions of the watershed were processed in a similar fashion. Bedrock or surficial geology data were then attributed to each vertex within the drainage network by assigning it values based on the percentage of each lithological or surficial deposit class present within a 1 km circular buffer.

Land cover data were obtained from the Canada Land Cover, Circa 2000 vector database (GeoBase, 2009). Vector layers describing land use (agriculture, urban areas, etc) vegetation type and forest class derived from this dataset were processed in a manner similar to that of the

geological data detailed above, each vertex being assigned values describing the percentage contribution of each land use class within a 1 km circular buffer.

#### **6.2.4 Data analysis**

Absolute refuge counts for each river were standardised by river length, allowing for intra-basin comparisons of the 'richness' of the various surveyed rivers in terms of refuge density per kilometre. Groundwater-driven thermal refuges (those categorised as lateral seeps, springbrooks, cold side channels and cold alcoves) were selected for further analysis, and used as the basis for two subsequent datasets. The first consisted of a coordinate vector where binary values denoted the presence or absence of a refuge at a given point within the network (hereafter referred to as the refuge binary dataset), and the second comprised a similar coordinate vector where each vertex was assigned a value corresponding to the local density of thermal refuges within a 1 km downstream moving window (referred to as the refuge density dataset). These two datasets are illustrated in figure 6.2.

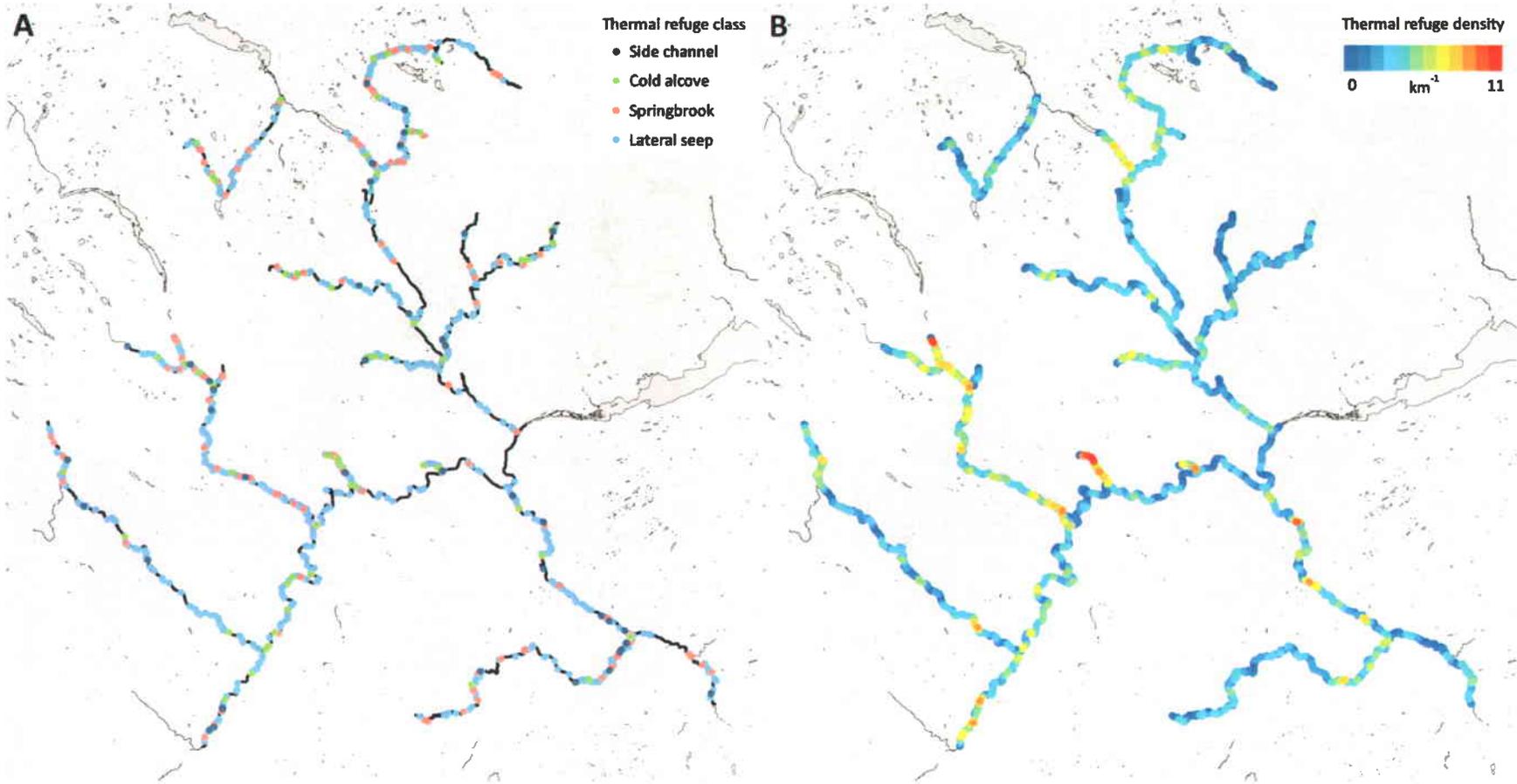


Figure 6.2 A. Binary locations (presence/absence) of groundwater-driven thermal refuge classes. B. Density of groundwater-driven thermal refuges in 1 km moving window.

Jacobs' selectivity index (Jacobs, 1974) was applied to the refuge binary dataset to examine under or over-representation of points of thermal refuge presence at any of the various landscape metrics. While predominantly used in ecology to determine habitat preference or resource overuse in comparison to its availability (eg. Baxter and Hauer, 2000; Penaluna et al., 2009; Conallin et al., 2010), Jacobs' index in this instance provides a useful indication of whether points of thermal refuge presence were under or over-represented at particular values of a given landscape metric compared to the overall proportion. Non-normal data were box-cox transformed and binned into ten equally spaced classes located between two standard deviations above and below the median. Jacobs' index was then calculated as:

$$D = \frac{r-p}{r+p-2rp} \quad (6.1)$$

where  $r$  is a vector representing the proportion of each class of a given landscape metric at points of refuge presence and  $p$  is a vector describing each class as a proportion of the entire landscape variable.  $D$  is therefore a vector of indices between -1 and 1 where negative values denote under-representation and positive values denote over-representation of thermal refuges within a class of a given landscape metric. A one-way chi-square ( $X^2$ ) test was subsequently applied to the  $r$  and  $p$  vectors to determine whether the distribution of values of a given landscape variable was significantly different at locations of refuge presence compared to the watershed as a whole. Jacobs' index values computed for each class were assigned 95% confidence intervals using the method of Strauss (1979); the 'selectivity' of a particular value was considered significant ( $p < 0.05$ ) if the confidence intervals did not include zero (eg. Boulanger et al., 2009; Kauhala and Auttila, 2009; Monterroso et al., 2009; Mládek et al., 2013).

A range of regression models were fitted between the refuge density dataset and the various landscape metrics. Non-normally distributed data were transformed to normality and binned into a predefined number of classes to reduce errors associated with the coarse resolution datasets used to derive the various landscape variables. Regression models (both simple and multiple) for each individual or group of landscape metrics were selected based on a visual inspection of the mapped data sources used to derive the datasets and *a priori* knowledge of how certain landscape features may potentially drive thermal refuge density at large scale. The strength with which given landscape metrics correlated with thermal refuge density was measured using the model  $R^2$ ; significance was measured with Student's  $t$ -test.

## 6.3 Results

### 6.3.1 Thermal refuge inventory

A total of 1531 thermal refuges were identified from the TIR imaging flights conducted in the Restigouche River watershed (table 6.4), comprising 703 observed in 2011 and 828 in 2012. Because per-river refuge count was observed to correlate with river length ( $R^2 = 0.78$ ), rivers were compared using the density of thermal refuges per km. A global inter-annual density of 2.20 refuges per river km was observed and noted to be higher (but not significantly so) in 2012 compared to 2011 ( $2.42 \text{ km}^{-1}$  vs.  $1.98 \text{ km}^{-1}$  respectively). Interannual differences in the abundance of thermal refuges between 2011 and 2012 were assessed using the repeat surveys of the Thomas Ferguson stream. This analysis revealed significantly more refuges in 2011 (53) than 2012 (38), using McNemar's test of symmetry (chi-square  $p < 0.05$ ,  $df = 1$ ). These apparently contradictory results indicate that annual variations in hydrometeorology (eg. Dugdale et al., 2013) may have altered relative refuge abundance between 2011 and 2012, so the two datasets were examined separately when exploring links to landscape processes.

**Table 6.4 Absolute count and density of thermal refuges observed in the surveyed rivers of the Restigouche watershed.**

River / stream	Trib. Confluence plume		Lateral seep		Springbrook		Side channel		Cold alcove		Upwelling		Wall-base channel		Total		Total groundwater	
	Count	Density	Count	Density	Count	Density	Count	Density	Count	Density	Count	Density	Count	Density	Count	Density	Count	Density
2011 survey campaign																		
Assemetquagan	26	0.49	37	0.70	5	0.09	3	0.06	6	0.11	1	0.02	1	0.02	79	1.49	51	0.96
Causapsca	25	0.40	84	1.34	17	0.27	4	0.06	3	0.05	4	0.06	2	0.03	139	2.22	108	1.73
Causapsca Sud	0	0.00	1	0.29	0	0.00	0	0.00	1	0.29	0	0.00	0	0.00	2	0.59	2	0.59
Chaîne de Rochers	1	0.23	15	3.52	0	0.00	1	0.23	3	0.70	5	1.17	0	0.00	25	5.86	19	4.45
Clark	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00
Creux	2	0.14	6	0.42	2	0.14	1	0.07	0	0.00	0	0.00	0	0.00	11	0.76	9	0.62
Thomas Ferguson	5	0.55	31	3.40	12	1.32	1	0.11	8	0.88	5	0.55	1	0.11	63	6.90	52	5.70
des Huit Mille	2	0.51	2	0.51	3	0.77	0	0.00	2	0.51	0	0.00	0	0.00	9	2.30	7	1.79
Humqui	12	0.53	25	1.11	4	0.18	0	0.00	1	0.04	2	0.09	0	0.00	44	1.96	30	1.34
Humqui Nord	3	0.20	14	0.94	6	0.40	0	0.00	2	0.13	0	0.00	0	0.00	25	1.68	22	1.48
Humqui Nord (NW branch)	0	0.00	2	1.41	0	0.00	0	0.00	1	0.70	0	0.00	0	0.00	3	2.11	3	2.11
Matalik	1	0.38	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	1	0.38	0	0.00
Matapédia	66	0.96	58	0.84	6	0.09	2	0.03	3	0.04	7	0.10	1	0.01	143	2.08	69	1.00
Meadow	3	0.60	1	0.20	2	0.40	0	0.00	0	0.00	0	0.00	0	0.00	6	1.20	3	0.60
du Moulin	11	0.62	29	1.62	0	0.00	1	0.06	4	0.22	0	0.00	0	0.00	45	2.52	34	1.90
Patapédia Est	3	0.47	21	3.30	8	1.26	0	0.00	1	0.16	2	0.31	0	0.00	35	5.49	30	4.71
Restigouche	34	0.55	31	0.50	4	0.06	0	0.00	1	0.02	3	0.05	0	0.00	73	1.17	36	0.58
2012 survey campaign																		
Kedgwick	33	0.52	82	1.29	7	0.11	3	0.05	3	0.05	7	0.11	0	0.00	135	2.12	95	1.49
Little Main Restigouche	15	0.70	33	1.55	3	0.14	4	0.19	2	0.09	9	0.42	3	0.14	69	3.23	42	1.97
Milnikek	18	0.54	25	0.75	4	0.12	2	0.06	4	0.12	2	0.06	0	0.00	55	1.66	35	1.06
Patapédia	40	0.66	130	2.14	19	0.31	6	0.10	10	0.16	8	0.13	1	0.02	214	3.52	165	2.72
Restigouche (New Brunswick)	22	0.62	47	1.32	3	0.08	0	0.00	8	0.22	8	0.22	0	0.00	88	2.46	58	1.62
Upsalquitch (Main branch)	31	0.76	58	1.41	6	0.15	6	0.15	4	0.10	6	0.15	3	0.07	114	2.78	74	1.81
Upsalquitch (NW branch)	26	0.42	66	1.07	14	0.23	6	0.10	2	0.03	3	0.05	0	0.00	117	1.90	88	1.43
Upsalquitch (SE branch)	12	0.49	19	0.77	4	0.16	1	0.04	0	0.00	0	0.00	0	0.00	36	1.47	24	0.98
2011 total	194	0.55	357	1.01	69	0.19	13	0.04	36	0.10	29	0.08	5	0.01	703	1.98	475	1.34
2012 total	197	0.58	460	1.35	60	0.18	28	0.08	33	0.10	43	0.13	7	0.02	828	2.42	581	1.70
Watershed total	391	0.56	817	1.17	129	0.19	41	0.06	69	0.10	72	0.10	12	0.02	1531	2.20	1056	1.52

Refuge density varied considerably between rivers, particularly in 2011, where the standard deviation of density values was notably higher than in 2012 ( $1.97 \text{ km}^{-1}$  vs.  $0.74 \text{ km}^{-1}$ ). Geographically, highest refuge densities were observed in the centre-west of the basin, where in excess of  $3.50 \text{ km}^{-1}$  (greater than one standard deviation above the mean) was recorded in both 2011 and 2012, reaching a maximum density of  $6.90 \text{ km}^{-1}$  in the Thomas Ferguson stream. Four rivers entailed densities lower than  $1 \text{ km}^{-1}$  (Clark, Creux, Matalik, and Humqui Nord NW branch). Although these particularly low densities could have been partially attributed to the short length of the surveyed sections of these rivers, no significant relationship was observed between river length and refuge density.

In terms of watershed refuge composition, lateral seeps were clearly the dominant type of cold water refuge in both 2011 and 2012, comprising 53.4% of the observed thermal refuges (50.8% and 55.6% respectively for the two years). Tributary confluence plumes and springbrooks were also relatively common, accounting for 25.5% and 8.4% respectively of the total. The remaining 12.7% was composed of cold side channels, cold alcoves, hyporheic upwelling and wall-base channels. While lateral seeps were the most abundant thermal refuge type with a mean watershed density of  $1.17 \text{ km}^{-1}$ , this value varied considerably between rivers (figure 6.3), as indicated by the large standard deviation ( $\sigma = 0.98 \text{ km}^{-1}$ ). Lateral seeps were particularly frequent towards the centre-west of the basin (Chaîne de Rochers and Thomas Ferguson streams, Patapédia and Patapédia Est rivers), where densities in excess of  $2 \text{ km}^{-1}$  were observed, whereas other rivers bore densities of less than  $0.50 \text{ km}^{-1}$  (table 6.4). Tributary confluence plumes were much more regularly dispersed throughout the watershed, as demonstrated by the relatively low standard deviation ( $\sigma = 0.24 \text{ km}^{-1}$ ), and only the Matapédia river yielded a tributary confluence plume density in excess of one standard deviation above the mean of  $0.56 \text{ km}^{-1}$ . Springbrooks were similarly evenly distributed as evidenced by a low standard deviation ( $\sigma = 0.36 \text{ km}^{-1}$ ), although the Thomas Ferguson and Patapédia Est yielded notably high springbrook densities. Wall-base channels were noted in less than a third of the surveyed rivers, indicating that this refuge category is extremely sparsely distributed. Cold side channels were slightly more common, being observed in 14 of the 25 rivers, and were relatively evenly distributed throughout the watershed ( $\sigma = 0.06 \text{ km}^{-1}$ ). By comparison, the density of refuges classified as cold alcoves or hyporheic upwelling exhibited a relatively high standard deviation ( $\sigma \approx 0.25 \text{ km}^{-1}$ ), indicating a degree of inter-river variability. Taken as a whole, these data indicate that thermal refuges driven by groundwater processes (lateral seeps, springbrooks, cold side channels and cold alcoves) dominate within the Restigouche watershed, constituting 68.8% of all thermal refuges, and contributing  $1.52 \text{ km}^{-1}$  to the overall basin refuge density.

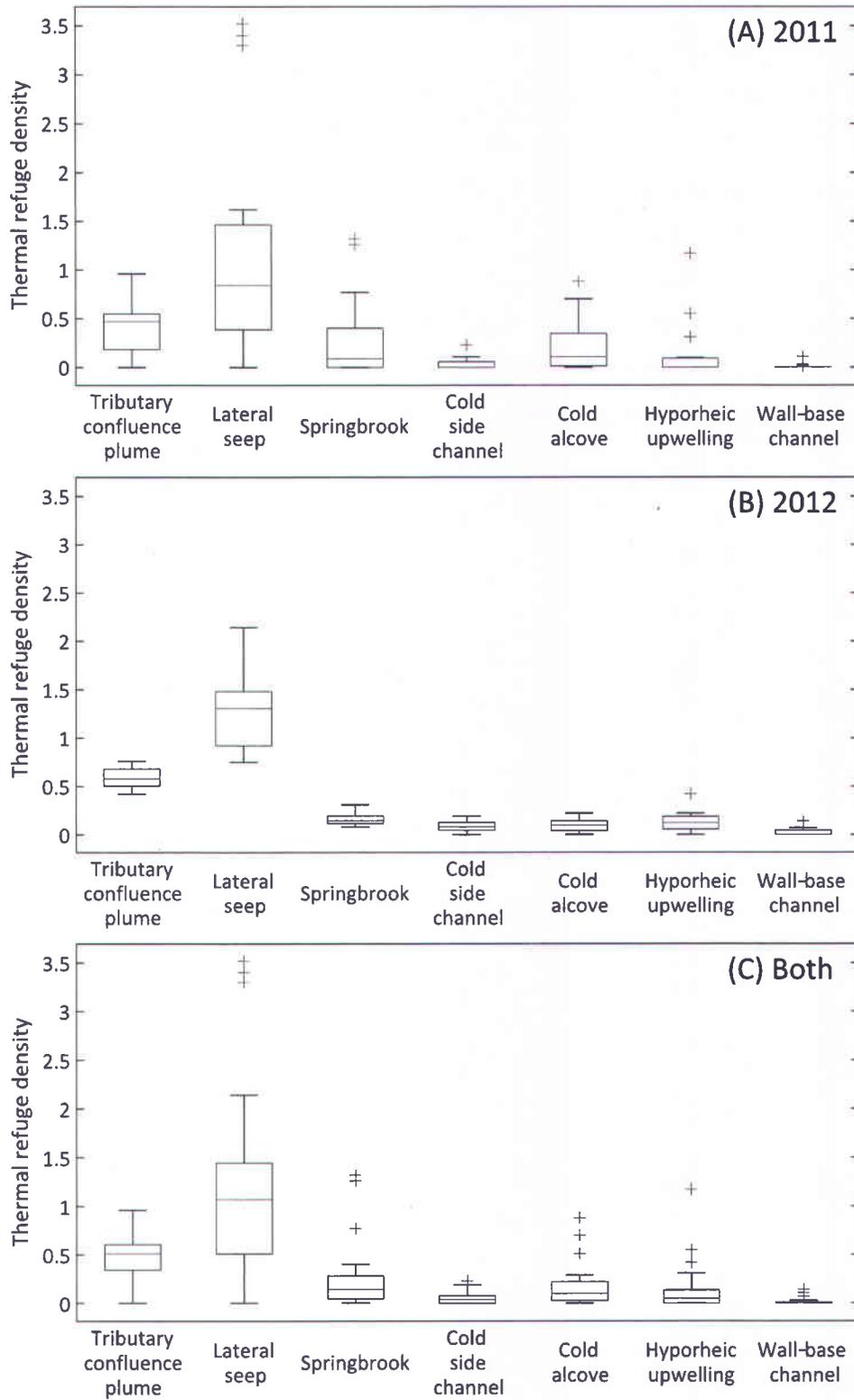


Figure 6.3 Variation in density of thermal refuges within the Restigouche watershed. Median counts denoted by grey lines in middle of each box, 25<sup>th</sup> and 75<sup>th</sup> percentiles given by upper and lower edges. Whiskers denote extrema within 10<sup>th</sup> and 90<sup>th</sup> percentiles and outliers are indicated by crosses.

### 6.3.2 Landscape links to presence/absence of individual thermal refuges

Analysis of Jacobs' selectivity index ( $D$ ) revealed that two metrics, channel curvature and tributary valley distance, exhibited a clear relationship with the presence/absence of groundwater-driven thermal refuges. When comparing the frequency distribution of these metrics at points of thermal refuge presence to their distribution at all locations throughout the watershed, a significant difference was observed (chi-square  $p < 0.05$ ,  $df = 9$  for 2011 and 2012). Jacobs' index indicates that thermal refuges were over-represented at points of channel curvature above a threshold value (boxcox-transformed curvature  $\approx -3.57$  in 2011 and  $\approx -3.17$  in 2012), while they were under-represented below that value, for both 2011 (figure 6.4a) and 2012 (figure 6.4b). Confidence intervals demonstrate that all Jacobs'  $D$  classes are significant ( $p < 0.05$ ) save for extremely high and low values of curvature in the 2011 dataset (figure 6.4a) and for extremely low values of curvature in the 2012 dataset (figure 6.4b), due to the small number of measurements within these classes.

A similarly clear trend was observed towards the over-representation of thermal refuges at shorter tributary valley distances ( $< \sim 5.65$  (2011) and  $< \sim 9.19$  (2012) boxcox-transformed distance) and their under-representation above that same threshold value (figure 6.5). Confidence intervals indicate that only  $D$  values associated with very large tributary valley distances were non-significant, due to insufficient data within these classes.

Owing to the relationships identified from the Jacobs' indices, logistic regression was performed using the transformed channel curvature and tributary valley metrics as covariates and refuge presence as their binary response. However, the resulting model was not significantly different from the intercept-only model, and thus unable to adequately predict the presence/absence of thermal refuges.

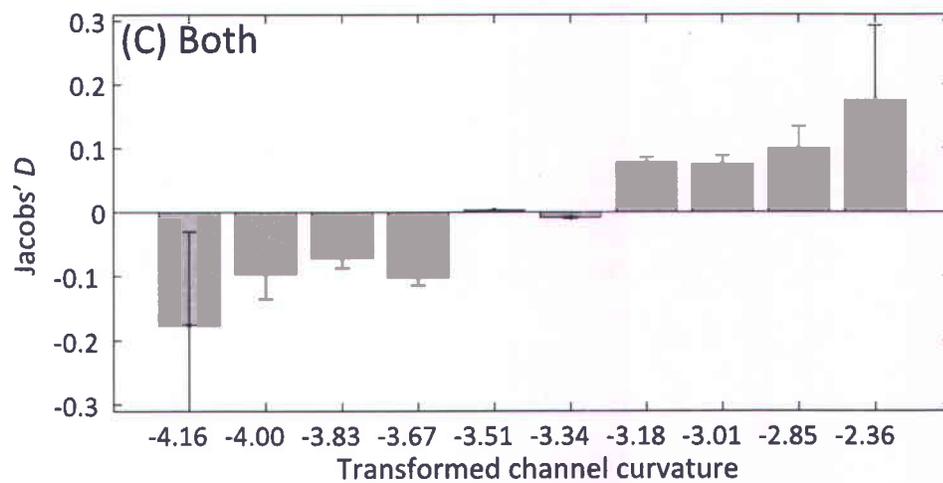
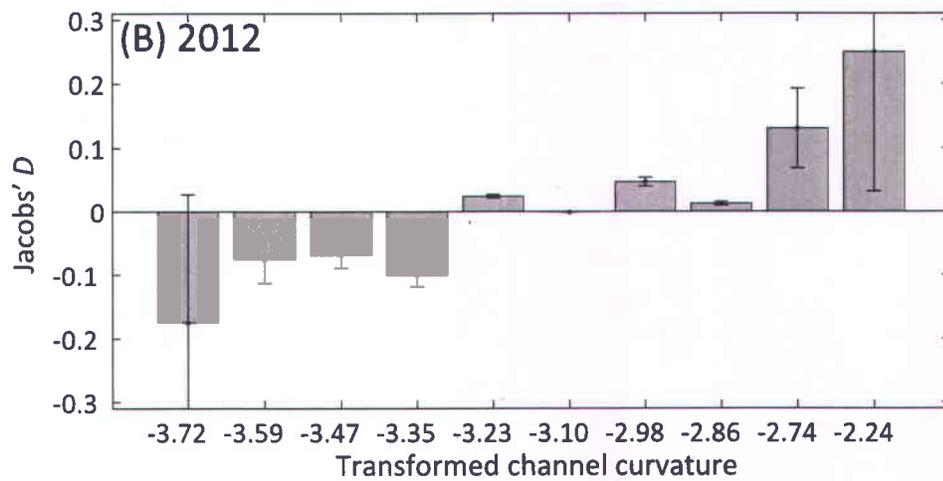
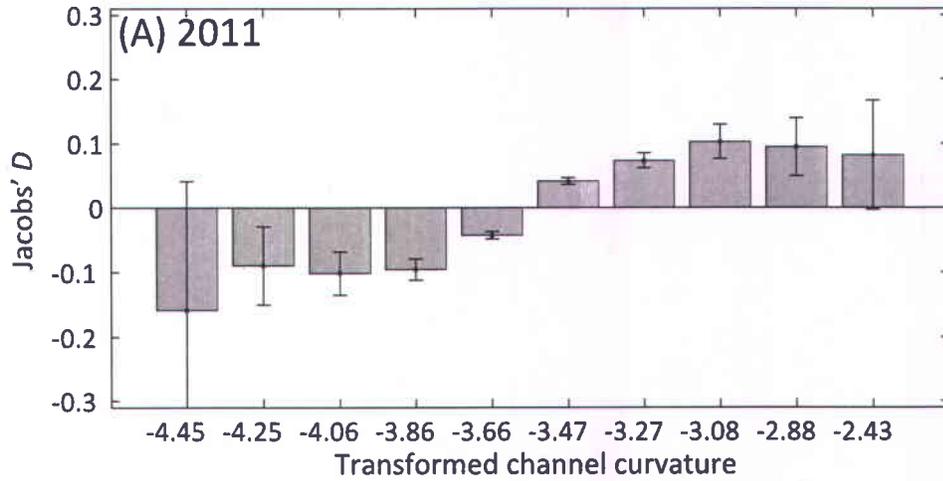


Figure 6.4 Jacobs' selectivity index computed on Box-Cox transformed values of channel curvature. Negative values indicate under representation; positive values indicate over representation of thermal refuges at a particular binned value of channel curvature. Error bars denote 95% confidence intervals.

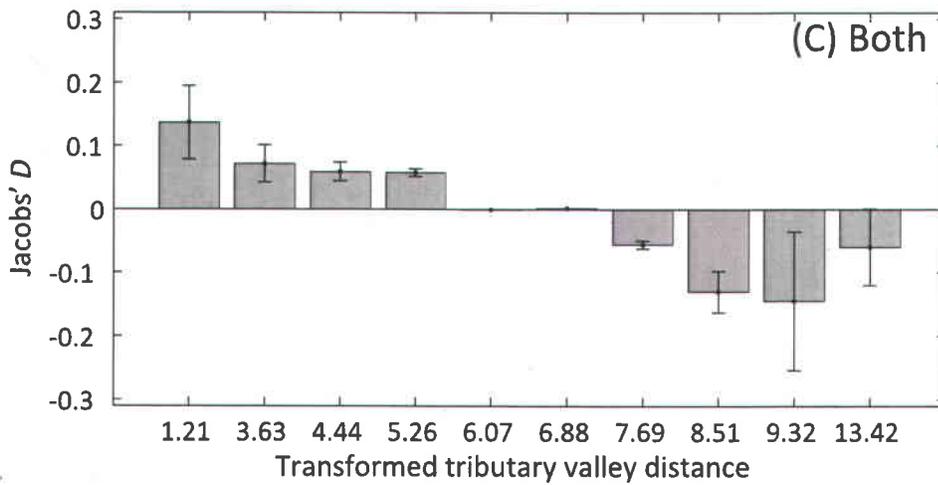
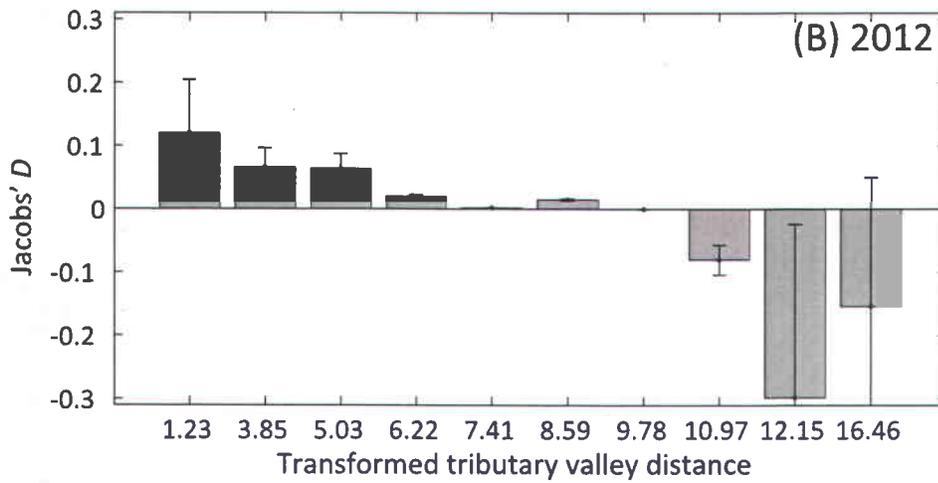
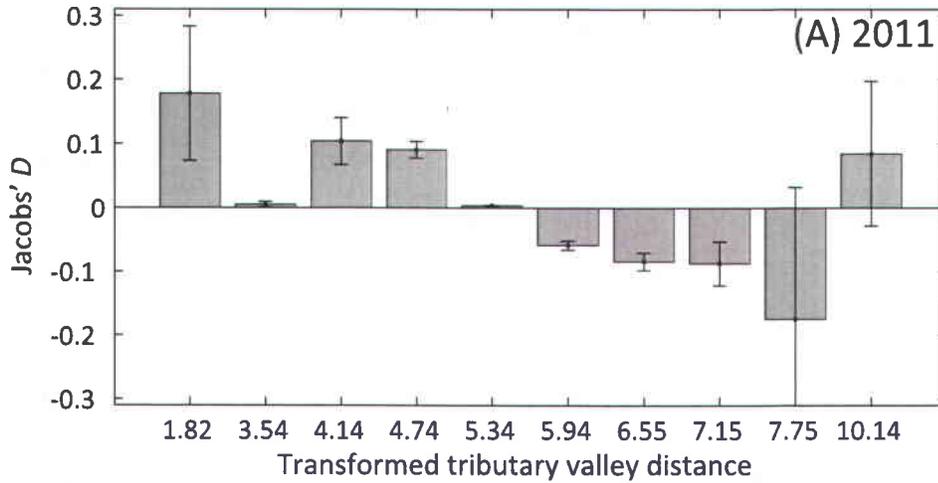


Figure 6.5 Jacobs' selectivity index computed on Box-Cox transformed values of tributary valley distance. Negative values indicate under representation; positive values indicate over representation of thermal refuges at a particular binned value of tributary valley distance. Error bars denote 95% confidence intervals.

### 6.3.3 Landscape links to thermal refuge density

Results of the non-linear regression analysis showed that entrenchment ratio was the only landscape metric to yield a significant correlation with refuge density, both for the 2011 and 2012 datasets. This relationship was best explained using a quadratic polynomial model fitted to box-cox transformed entrenchment values binned into a series of 100 equally spaced classes. The mean thermal refuge density within each entrenchment bin was calculated, and a quadratic model subsequently fitted between these two variables (figure 6.6). The similarity of the trends from the 2011 and 2012 datasets suggest that the observed pattern is consistent through time. The 2011 model (figure 6.6a) is strong, explaining over three quarters of the variability present within the binned refuge density dataset ( $R^2 = 0.76$ ,  $p < 0.05$ ), whereas the 2012 model (figure 6.6b) is slightly weaker ( $R^2 = 0.62$ ,  $p < 0.05$ ).

The results indicate that higher densities of thermal refuges are more likely to occur within a relatively small range of entrenchment values. Thus, figure 6.6 was used to identify areas of the Restigouche watershed where valley entrenchment was optimal for the occurrence of high thermal refuge density. Given the relative similarity of the quadratic functions fitted to figures 6.6a and 6.6b, the datasets were merged so that the watershed could be examined as a whole (figure 6.6c). The surveyed river sections were divided into zones of optimal and sub-optimal entrenchment, where optimal entrenchment was defined as channel sections with log-transformed entrenchment ratios between 0.25 standard deviations above and below the value corresponding to the quadratic model peak. As expected, mean groundwater refuge density was higher within the optimal ( $2.34 \text{ km}^{-1}$ ) than in the sub-optimal range of entrenchment ratio values ( $1.44 \text{ km}^{-1}$ ). In addition, surface water temperatures measured from TIR imagery were used to compute water temperature trends within the zones of optimal entrenchment. Mean downstream rate of water temperature increase within the optimal entrenchment ratio sections was noted to be more than one order of magnitude lower ( $0.008^\circ \text{ C km}^{-1}$ ) than in sub-optimal zones ( $0.106^\circ \text{ C km}^{-1}$ ).

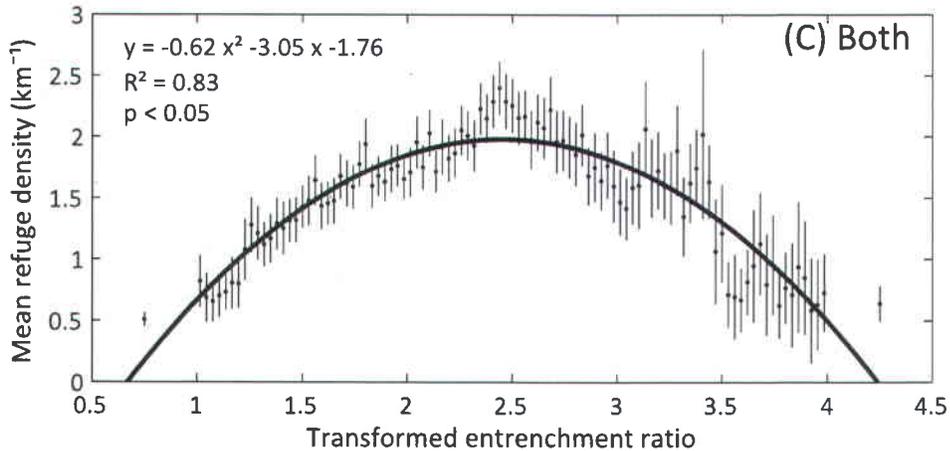
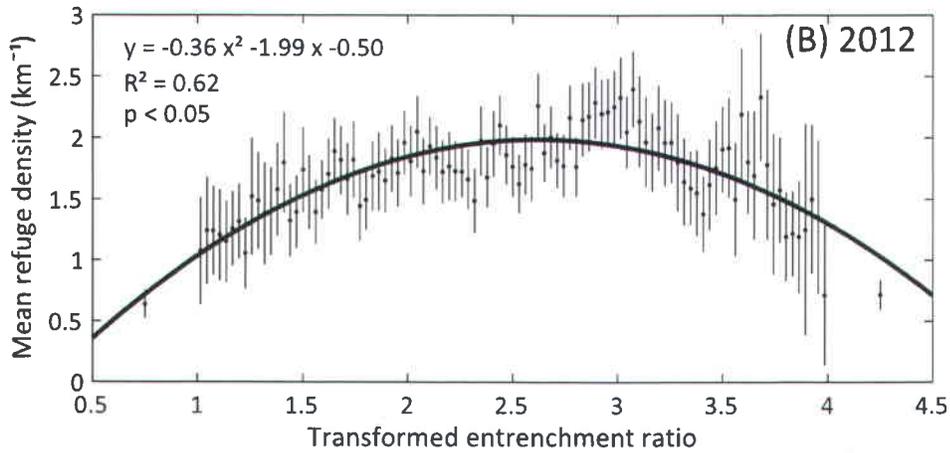
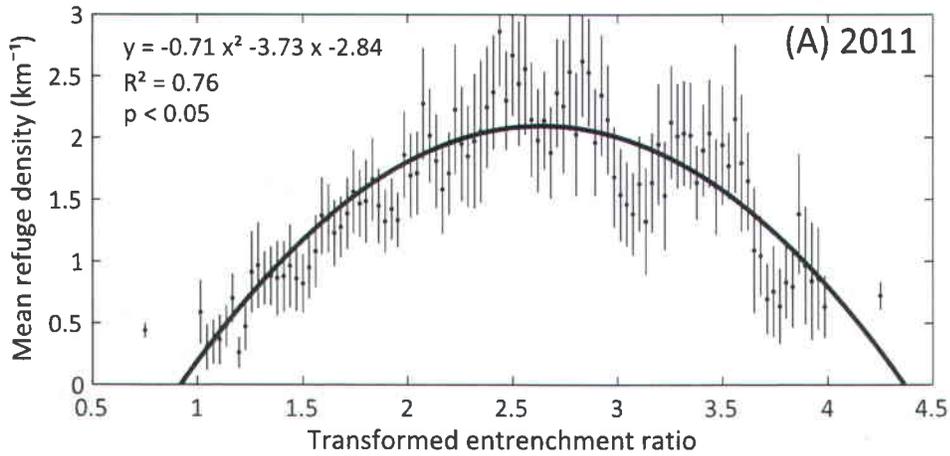


Figure 6.6 Variation in mean groundwater-driven refuge density as a function of Box-cox transformed entrenchment ratio. Error bars indicate 95% confidence intervals computed on means.

## 6.4 Discussion

### 6.4.1 Thermal refuge abundance

The overall thermal refuge abundance of the Restigouche watershed ( $2.20 \text{ km}^{-1}$ ) was higher than other Atlantic salmon rivers in Eastern Canada. Previous inventories have yielded notably lower refuge densities, with  $<1.00 \text{ km}^{-1}$  observed on the rivière Sainte-Marguerite, QC and the Northwest Miramichi River, NB (Bergeron, NE, unpublished results) and  $<1.50 \text{ km}^{-1}$  recorded on the rivière Ouelle, QC (Dugdale et al., 2013) and Cains River, NB (Monk et al., 2013). This result possibly reflects topographical and lithological differences between the Restigouche and other surveyed watersheds. The rivière Ouelle and Northwest Miramichi, for example, are relatively low-lying watersheds with little variation in topography in comparison to the Restigouche. This presumably entails lowered water tables and a reduction in hydraulic gradient within these systems. Furthermore, while geology in the Restigouche is composed of relatively permeable shale and sandstone overlain with till deposits (Veillette and Cloutier, 1993; Veillette and Cloutier, In preparation), facilitating water table recharge, the lower reaches of the Ouelle are underlain by less permeable silts and clays (Dionne, 1988; Dionne and Pfalzgraf, 2001). This implies that the majority of precipitation reaches the channel as quickflow rather than infiltrating into the water table, limiting water table recharge and hence reducing potential groundwater exfiltration. Impermeable silt and clay deposits in the middle and lower reaches of the rivière Ste-Marguerite (Davey and Lapointe, 2007) may similarly explain its diminished refuge density in comparison with the Restigouche.

Although groundwater-driven thermal refuges dominated in both 2011 and 2012, repeat surveys of the Thomas Ferguson stream showed greater densities in 2011, while mean groundwater-driven refuge density measured across *all* surveyed rivers was higher in 2012 than in 2011 ( $1.70 \text{ km}^{-1}$  vs  $1.34 \text{ km}^{-1}$ ; table 6.4). This is likely due to the difference in the geographical location of the rivers surveyed in 2011 and 2012. The rivers surveyed in 2012 were concentrated in upland areas where higher hydraulic gradients due to water table levels mirroring topography (eg. Cherkauer and Ansari, 2005; Haitjema and Mitchell-Bruker, 2005) may have favoured groundwater seepage. This suggestion is supported by the fact that those rivers surveyed in 2011 that were close to the location of the 2012 surveyed rivers recorded very high refuge densities. The increased refuge density observed on the Thomas Ferguson stream in 2011 is probably related to higher water table levels prevailing that year due to increased November 2010 to July 2011 precipitation (and thus groundwater recharge) compared to November 2011

to July 2012 (864.1 mm vs 641.8mm, Environment Canada meteorological station ID: 7051200, Causapscal, Québec). Dugdale et al. (2013) showed that long term hydrometeorological trends such as discharge or precipitation explained temporal variability in the abundance of lateral seeps in the rivière Ouelle, QC, and it is likely that this accounts for the differences observed here.

## 6.4.2 Links between landscape geomorphology and thermal refuges

### 6.4.2.1 Presence/absence of thermal refuges

The distinct trend towards higher values of channel curvature at locations where thermal refuges are present in both 2011 and 2012 highlights a clear association with groundwater exfiltration. Occurrence of groundwater seepage on the bends of river meanders has been previously reported by several authors (eg. Winter et al., 1998; Linderfelt and Turner, 2001; Hinkle et al., 2007; Eekhout et al., 2013; see figure 6.7 for example), and is generally cited as the result of two linked processes. First, erosion at meander cutbanks causes lateral channel migration and steepening of the immediate valley wall. The resulting increase in local vertical hydraulic gradient between the channel and the water table intensifies groundwater exfiltration (Dunne, 1990; van Balen et al., 2008) and raises valley wall moisture content, inducing a positive feedback of further erosion and seepage (Eekhout et al., 2013).

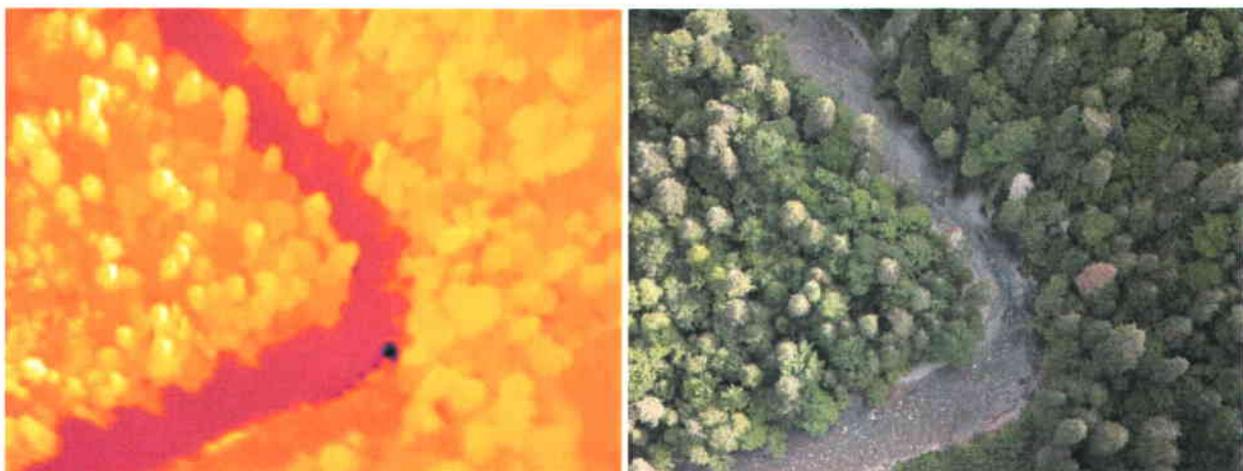
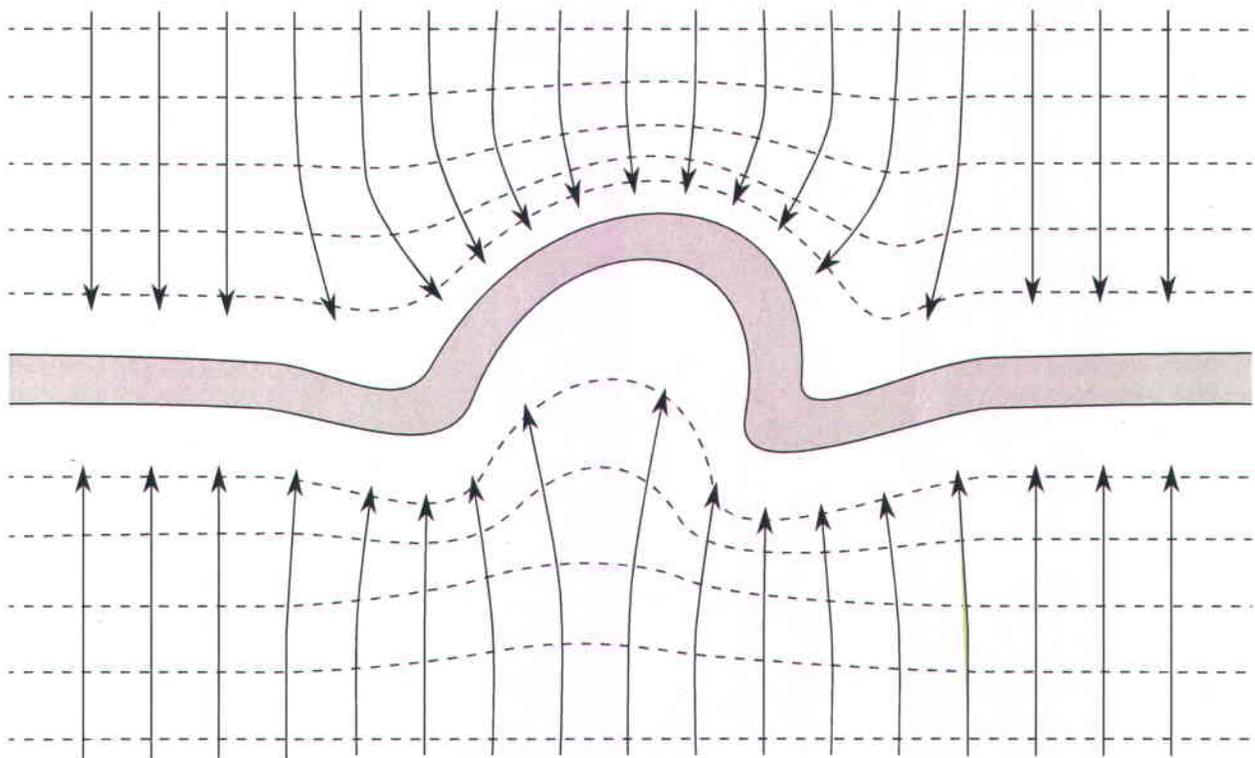


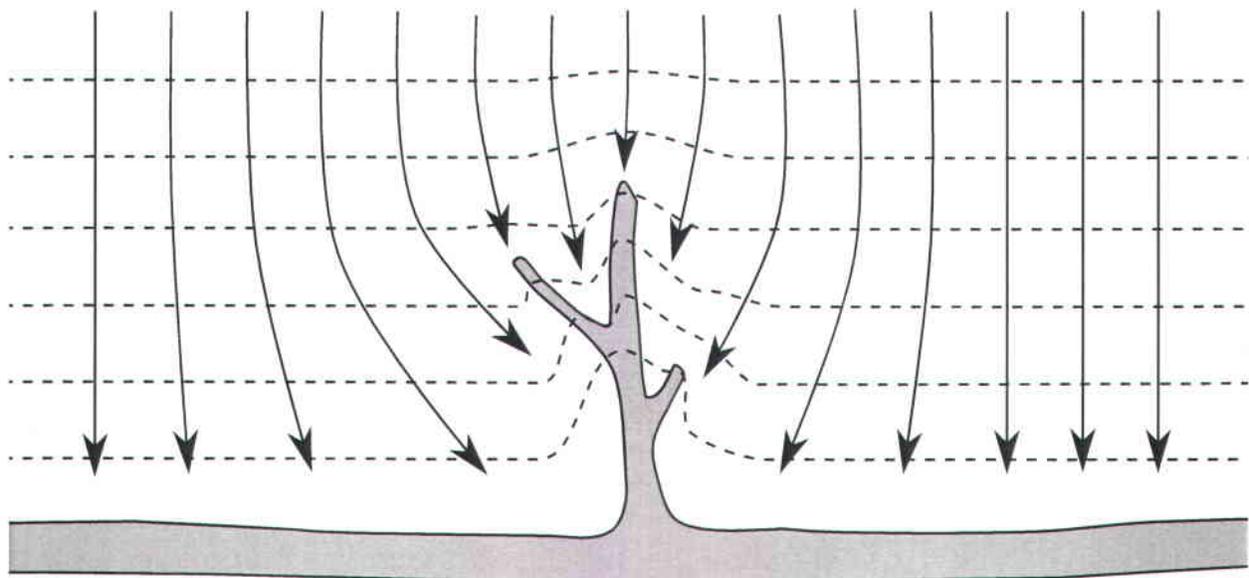
Figure 6.7 Example of lateral seep refuge at apex of meander associated with high value of channel curvature.

Second, zones of high curvature extend further into the groundwater flow field, draining a proportionally larger watershed area than less curved river segments (figure 6.8). As a result, the hydraulic gradient increases towards the meander bend, acting to focus groundwater exfiltration at these locations (Dunne, 1990; Linderfelt and Turner, 2001; van Balen et al., 2008). Although the trend towards high curvature values is clear, Jacobs' selectivity index values for several curvature classes are relatively weak, given that a threshold value of  $D > 0.10$  is often cited as evidence of a clear positive or negative association (eg. Rosin et al., 2011). This suggests that meanders do not always produce groundwater seepage, possibly because seepage within small channel bends can be 'captured' by adjacent higher amplitude meanders (Dunne, 1990; van Balen et al., 2008). This may explain the failure of logistic regression to adequately model the presence or absence of thermal refuges when using channel curvature as the predictor variable.



**Figure 6.8** Plan view of meander protrusion into groundwater flow field causing increased hydraulic gradient and groundwater flow convergence (after Dunne, 1990, 1980). Solid lines show groundwater flow direction, dashed lines indicate groundwater level contours.

Jacobs' selectivity index also revealed a clear link between refuge presence and proximity to incoming tributary valleys. Because only groundwater-driven refuges were included in the analysis, the observed results were not caused by the presence of tributary confluence plume refuges. However, valleys induce groundwater exfiltration even in the absence of surface flow. Tributary valleys create protrusions into the groundwater flow field (figure 6.9), capturing groundwater flow in a manner analogous to that of channel meanders (Dunne, 1980, 1990). This creates a zone of flow convergence, whereby groundwater is concentrated into the tributary valley by the increased hydraulic gradient between the water table and valley floor (Dunne, 1990). This groundwater flow subsequently follows the longitudinal valley slope (eg. Larkin and Sharp, 1992) towards the main river stem, causing exfiltration at the valley confluence (see figure 6.10 for example). Groundwater sapping can further enlarge tributary valleys, increasing the amount of groundwater they 'capture' through increasing protrusion into the groundwater flow field (eg. Dunne, 1980, 1990; Petroff et al., 2011). Individual tributary valleys will therefore differ in magnitude of groundwater discharge, possibly explaining the relative weakness of some of the Jacobs' selectivity index classes.



**Figure 6.9** Plan view of tributary valley protrusion into groundwater flow field causing increased hydraulic gradient and groundwater flow convergence (after Dunne, 1990, 1980). Solid lines show groundwater flow direction, dashed lines indicate groundwater level contours.

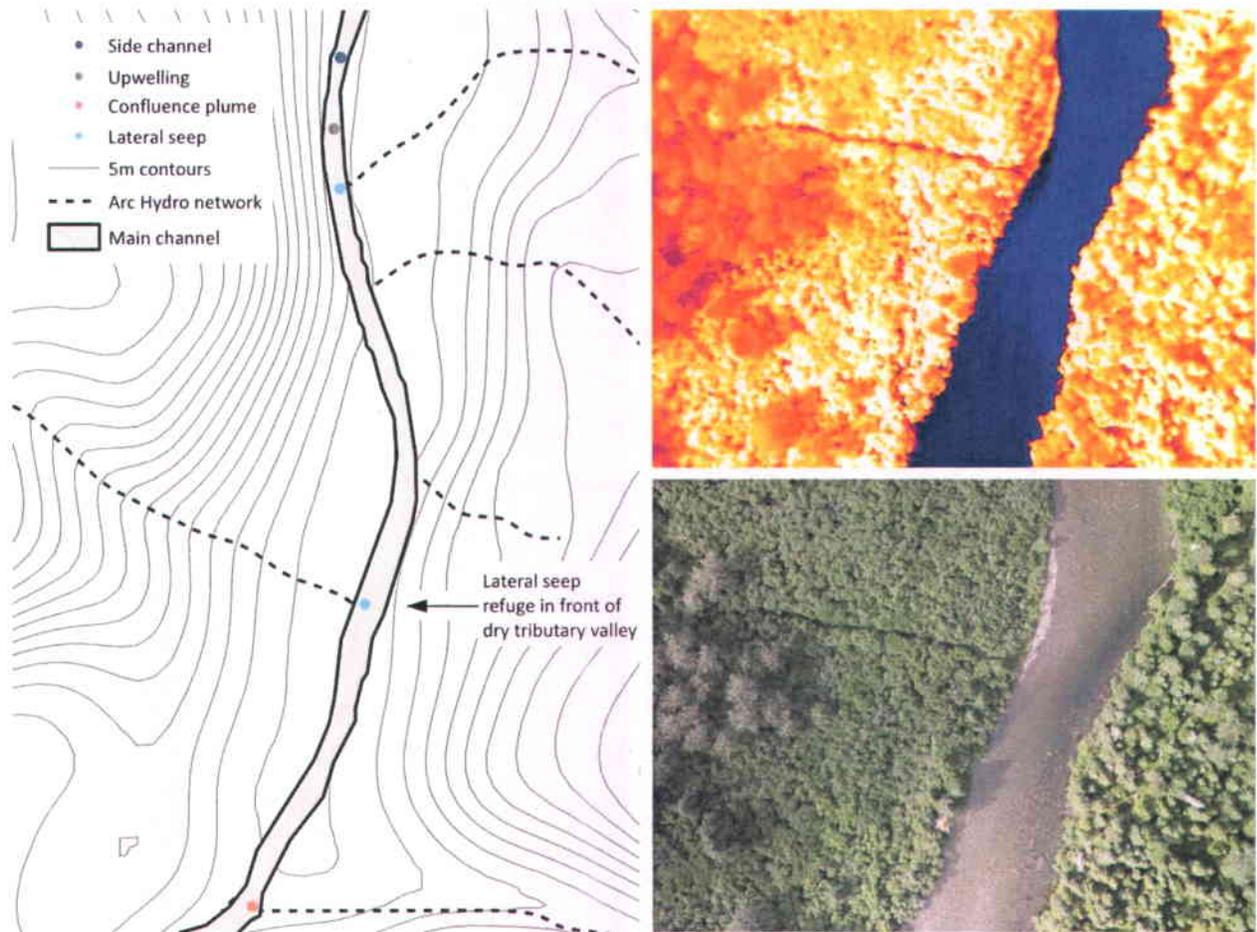


Figure 6.10 Example of lateral seep refuge located in front of dry tributary valley. Visible as darker colour patch in thermal image.

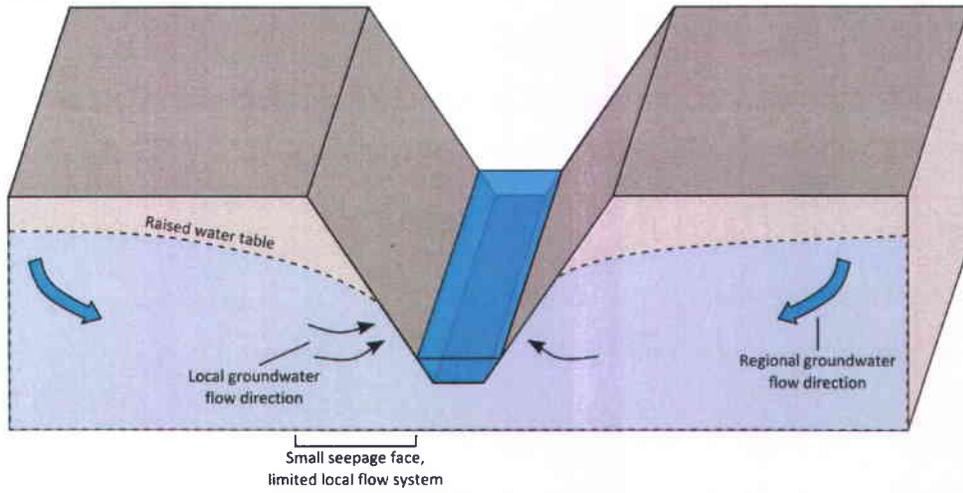
#### 6.4.2.2 Density of thermal refuges

Our analysis shows that the degree of channel confinement, expressed in terms of entrenchment ratio, is influential in driving the density of groundwater-driven thermal refuges. An inspection of figure 6.6 shows that densest concentrations of thermal refuges correspond to moderate entrenchment values characteristic of semi-confined valley segments. Conversely, refuge concentrations appear to be sparsest within either extremely confined, deeply incised valleys or within completely unconfined sections of river that flow through flat terrain, devoid of valley walls. These results agree with a range of other studies noting the presence of cold water upwelling within semi-confined river valleys, generally referred to in the literature as ‘bounded alluvial valleys’ (‘BAVs’; Stanford and Ward, 1993; Baxter et al., 1999; Baxter and Hauer, 2000; Fausch et al., 2002; Ward et al., 2002; Wright et al., 2005; Benjamin et al., 2007; Boxall et al., 2008; Roberts et al., 2013). Such valley sections are generally characterised by abrupt changes

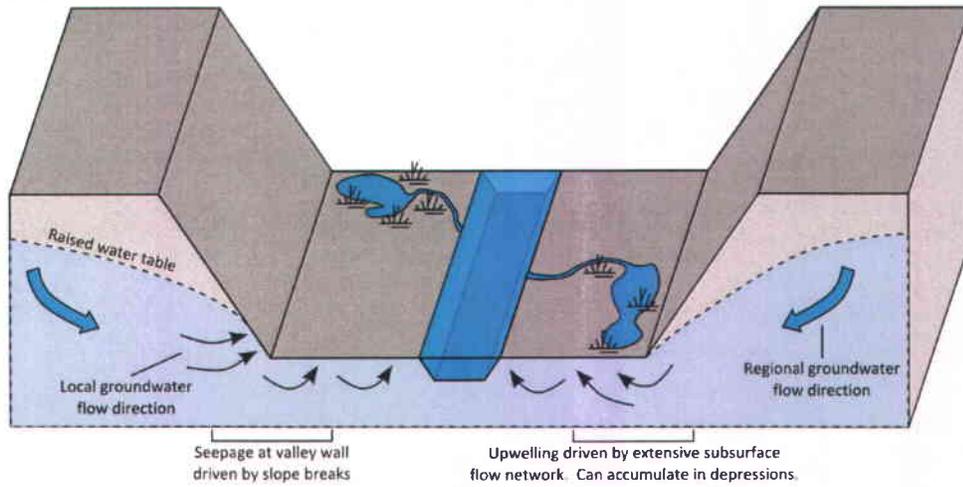
in altitude at their downstream boundaries, referred to as 'knickpoints' (Baxter et al., 1999; Baxter and Hauer, 2000). Cold upwellings at the downstream ends of BAVs are attributed to these impermeable knickpoints forcing subsurface flow to upwell from the water table or hyporheic zone (Stanford and Ward, 1993; Brunke and Gonser, 1997; Baxter and Hauer, 2000; Malard et al., 2002; Poole et al., 2002; Harner and Stanford, 2003). However, a closer inspection of the areas of the Restigouche DEM corresponding to moderate entrenchment values does not reveal the presence knickpoint-bounded BAVs. Furthermore, there does not appear to be any trend within the distribution of thermal refuges within these areas; rather than clustering towards the downstream end of a valley segment as would be expected if driven by knickpoints, refuges appear to be uniformly distributed within each semi-confined valley segment.

Instead, we suggest that the refuge density – entrenchment ratio relationship observed here is driven by different but related processes also common to alluvial valley segments. Lateral slope breaks at the contact between valley wall and valley floor are known to drive groundwater upwelling at the edge of the floodplain in alluvial valleys (Winter et al., 1998; Winter, 1999) through an abrupt change in the water table hydraulic gradient. Slope break-driven upwelling, absent both in very confined or completely unconfined open valleys, may explain the increased density of thermal refuges at moderate values of entrenchment (figure 6.11). Upwelling within semi-confined valley segments may also relate to the size of the subsurface flow network. Alluvial deposits present within broad river valleys allow for the formation of extensive subsurface flow networks through permeable deposits conducive to upwelling (Stanford and Ward, 1993; Sear et al., 1999; Baxter and Hauer, 2000; Ward et al., 2002; Harner and Stanford, 2003). In confined bedrock valleys, these networks are small (Winter et al., 1998), and do not produce substantial upwelling. Conversely, areas of flat terrain often comprise large subsurface flow networks, but lack a raised water table that creates a sufficiently strong hydraulic gradient to drive upwellings. However, in semi-confined valley sections, the combination of a moderately extensive subsurface flow network with an elevated water table hydraulic gradient is likely to increase groundwater upwelling and thus favour the formation of thermal refuges.

(A) Confined



(B) Semi-confined



(C) Unconfined

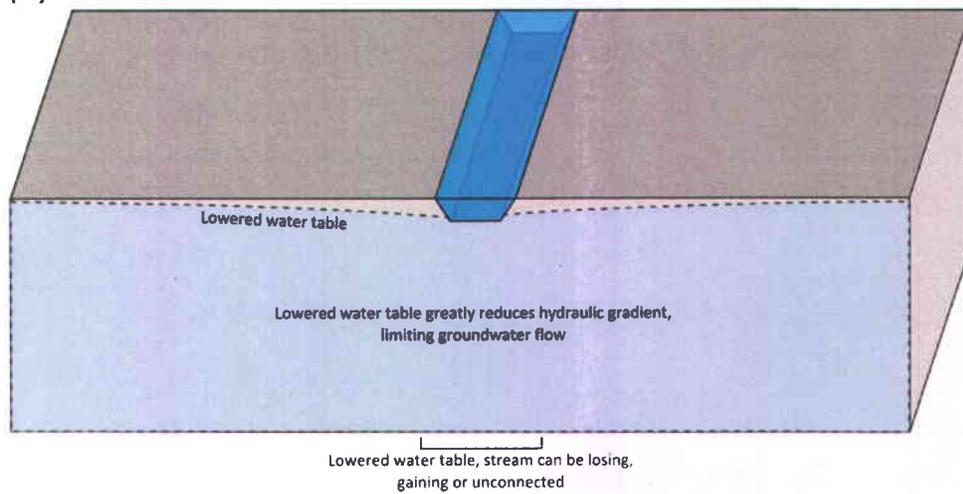


Figure 6.11 Conceptual diagram showing variation in groundwater exfiltration between confined, semi-confined and unconfined channel sections (after Winter et al., 1998).

Related to this is the existence of floodplain depressions and wetlands that normally characterise alluvial valley segments. These features are also driven by the subsurface flow network and the presence of lateral slope breaks (Stanford and Ward, 1993; Winter et al., 1998; Winter, 1999; Harner and Stanford, 2003), and are therefore likely to be more common in semi-confined valley sections. The observed relationship between entrenchment ratio and refuge density may therefore also derive from the presence of depressions in the form of springbrooks, cold side channels and cold alcoves. Also of interest is the fact that channel confinement could also act as a driver for curvature at the channel unit scale, as sinuosity is inversely related to channel entrenchment (Rosgen, 1994). While the reach scale density of thermal refuges is generally elevated in semi-confined valley locations, increased channel curvature driven by entrenchment values common to these locations will actually govern the location of the refuges themselves at the microhabitat scale.

#### **6.4.3 Complexity, uncertainty and lack of links to other landscape metrics**

Despite the observed interannual variability in groundwater-driven thermal refuges, three landscape metrics exhibited clear links with the spatial distribution of thermal refuges and showed similar trends in 2011 and 2012. In the case of channel curvature and tributary valley distance, no significant difference was noted between the Jacobs' index values yielded by the 2011 and 2012 datasets, indicating that the observed trends are temporally stable. The strength of the refuge density – entrenchment ratio relationship did vary between 2011 and 2012, presumably due to the smaller range of density values observed in 2012. Nonetheless, quadratic regression models predicted peak refuge densities at very similar values of channel entrenchment for both years, giving further weight to the role of channel confinement as a driver of thermal refuge distribution. This supports the notion that these three metrics are fundamentally linked to the presence/absence and density of groundwater-driven thermal refuges, and are relatively independent of temporal variations in hydrometeorology.

The lack of associations with the other landscape metrics included in the study is likely due to the highly complex nature of the hydrogeological and geomorphological processes involved in the generation of thermal refuges. While the results expose the role of three key landscape metrics in the distribution of thermal refuges, they are unable to fully explain the spatial variation

of refuges, particularly at fine scales. Although error present in the initial DEM and subsequent Arc Hydro Tools-derived datasets may account for a small proportion of this uncertainty, it is likely that the extreme complexity of subsurface hydrogeology and the multi-scale interactions between hydrological and geomorphological processes places limits on the ability of an empirical approach to identify causal mechanisms of refuge distribution. In a watershed as large and varied as the Restigouche, such a method is unlikely to reveal the more subtle links between landscape variables and thermal refuges. If available, improved data concerning the nature and structure of surficial deposits would likely allow the use of a deterministic approach, but such information is rarely available at high resolutions or large spatial extents. Moreover, the computing power needed to model refuge presence or density in even a small area would be prohibitive, and applying such an approach to a watershed the size of the Restigouche would almost certainly be impossible at present.

The lack of correspondence between some landscape variables and thermal refuge variability is due to more mundane reasons. An insufficiently large range of variability for several variables (eg. distance to floodplain depressions, Strahler order) prohibited correlation. Other metrics, namely channel altitude, slope, valley height and valley wall distance, were restricted by the low resolution of the digital elevation model. We expected a link between valley wall distance and refuge presence because the distance between the channel and valley wall reaches a minimum at meander cutbanks, where seepage is known to occur. However, the low DEM resolution truncated the valley wall distance metric to at minimum of 20 m, eliminating subtle differences below this value. Increased resolution digital elevation models from LiDAR or structure from motion (eg. Fonstad et al., 2013) would resolve these issues, aiding in the extraction of more accurate metrics concerning basin geomorphology. Such data are increasingly available for use by researchers or river managers, and any future study should attempt to make use of these.

We suggest that the lack of a relationship between channel sinuosity and thermal refuge presence is due to scale incompatibility: while thermal refuge presence appears to be linked to high channel curvature values, channel sinuosity was calculated on a 1 km moving window, and therefore cannot adequately describe the presence of localised meanders. Given contemporary knowledge of groundwater seepage, it was assumed that large scale variability in refuge density should correspond to differences in surficial deposits or bedrock through variable hydraulic conductivity. However, the coarse resolution of these data sources precluded their correlation with refuge density. While increases in data resolution improve future investigations, the complexity of the processes involved remains an issue. Further work is therefore still required to

better understand the links between basin hydromorphology and the distribution of thermal refuges.

## **6.5 Future implications**

To the best of our knowledge, this study is the first to explore the spatial distribution of groundwater based thermal refuges and their links to watershed geomorphology, fulfilling the need highlighted by McCullough et al. (2009) for a greater understanding of non-tributary driven cold water refuges. Furthermore, the spatially-continuous very high resolution airborne coverage of an entire watershed is unprecedented in the domain of fluvial remote sensing, allowing for exploration of the connections between thermal habitat and geomorphology at multiple spatial scales. The findings are significant with regards to the management of salmon rivers and the mitigation of climate change-driven habitat loss. At a basic level, they could be used to identify river sections where conditions are optimal in terms of entrenchment ratio, channel curvature and tributary valley distance for the production of thermal refuges. Because such zones may be important for thermoregulation of fish during high temperature events, river managers should focus on the conservation of habitat within these critical locations. Conversely, these results could also be used to identify areas of potential thermal refuge poverty, where climate change-forced increases in water temperature are likely to induce summer heat stress in resident salmon populations. At a more fundamental level, the results could spur further research into the landscape processes responsible for thermal refuges. The future analysis of watersheds comprising a range of diverse environments would help to enhance the picture linking landscape processes to thermal refuge distribution at large scales with a view to protecting these sensitive thermal habitats and the biota that inhabit them.

## **Acknowledgements**

This work was conducted in partnership with the Restigouche River Water Management Council/Conseil de Gestion du Bassin Versant de la rivière Restigouche (RRWMC/CGBVRR) who provided funding and logistical support. The work was also funded by an NSERC/CSNRG collaborative research and development grant in partnership with the Ouranos consortium on

regional climatology and adaptation to climate change. Additional support was provided by the NSERC/CSNRG HydroNet project and the Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL). The authors would like to thank Clément Clerc whose assistance with all aspects of field planning and aerial data collection was invaluable. Thanks also to David LeBlanc from the RRWMC/CGBVRR, Carole-Anne Gillis and Harold Gillis for all of their additional help.



# CHAPITRE 7 : REACH-SCALE MOVEMENT OF JUVENILE ATLANTIC SALMON IN RESPONSE TO HIGH WATER TEMPERATURE

**Stephen J. Dugdale<sup>1,2,\*</sup>**

**Jan Franssen<sup>3</sup>**

**Emily Corey<sup>4</sup>**

**Normand E. Bergeron<sup>1,2</sup>**

**Michel Lapointe<sup>3</sup>**

**Rick Cunjak<sup>4</sup>**

<sup>1</sup>Institut National de la Recherche Scientifique, Centre Eau Terre Environnement, 490 rue de la Couronne, Québec, QC, G1K 9A9, Canada

<sup>2</sup>Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL)

<sup>3</sup>Department of Geography, Burnside Hall, McGill University, 805 Sherbrooke Street West, Montreal, QC, H3A 2K6, Canada

<sup>4</sup>Canadian Rivers Institute and Department of Biology, University of New Brunswick, PO Box 4400, 10 Bailey Avenue, Fredericton, NB, E3B 5A3, Canada

\*Corresponding author: [stephen.dugdale@ete.inrs.ca](mailto:stephen.dugdale@ete.inrs.ca)

Pour soumission à *Ecology of Freshwater Fish*

## Abstract

Although the most thermally tolerant of the salmonids, the Atlantic salmon is nevertheless affected by heat stress when exposed to water temperatures in excess of 23° C. In order to alleviate this stress, salmon thermoregulate by moving to occupy patches of cold water, known as thermal refuges. These units are instrumental in minimising salmon population mortalities during heat waves. Given the widespread consensus that climate change will increase water temperatures in Atlantic salmon catchments, it is likely that thermal refuges will become increasingly important in ensuring sufficient cool water habitat in summer. While the conditions prompting salmonids to form aggregations in these cold water patches are fairly well understood, less is known about reach scale salmonid movement in search of thermal refuges or its thermal and temporal cues. We therefore detail the results of a mark-recapture study using PIT telemetry to investigate the main stem movement behaviour of thermally stressed juvenile Atlantic salmon in a temperature-impacted river in Québec, Canada. PIT antennas placed around two tributary thermal refuges and at the upstream and downstream limits of the reach surrounding them were used to record the movement of salmonids in response to high temperatures during a heat wave. We observed that parr movement at the upstream and downstream antennas occurred 135 minutes prior to the peak size of aggregations in the thermal refuges, indicating that salmonids make reach-scale movements in search of cool water prior to the formation of aggregations. Logistic regression showed that the number of degree hours > 28° C could predict the occurrence of reach-scale movement with a good degree of accuracy ( $\Delta AIC_C = 0.00$ ,  $w_i = 0.59$ ,  $R^2_L = 0.74$ ,  $p < 0.05$ ), indicating that this temperature represents a fundamental threshold causing Atlantic salmon to move towards cool water. Such data could be instrumental in allowing river managers and conservationists to place limits on human activity in terms of angling or boating, allowing salmon populations sufficient time to recover following heat stress events.

## 7.1 Introduction

Although juvenile Atlantic salmon (*Salmon salar*) are often cited as the most temperature tolerant of the salmonid species (Jonsson and Jonsson, 2009), they are nevertheless adversely affected by thermal extremes, experiencing heat stress when exposed to water temperatures in excess of ~23° C (Gibson, 1966; Elliott, 1991; Crisp, 1993; Cunjak et al., 1993; Elliott and Hurley, 1997; Lund et al., 2002; Cunjak et al., 2005; Breau et al., 2007; Elliott and Elliott, 2010; Breau et al., 2011). Because continued exposure to elevated temperatures eventually leads to mortality, salmonids thermoregulate by moving to occupy discrete patches of cold water, sometimes traversing considerable distances. The use of these cold water patches (generally referred to as thermal refuges) by salmonids during summer heat waves is well documented (eg. Berman and Quinn, 1991; Konecki et al., 1995; Baird and Krueger, 2003; Goniea et al., 2006; Breau et al., 2007; Petty et al., 2012).

There is widespread consensus that water temperatures in northern latitude catchments are rising and will continue to do so under future climatic change (eg. Reist et al., 2006; Ferrari et al., 2007; Ficke et al., 2007; Webb and Nobilis, 2007; Kaushal et al., 2010; van Vliet et al., 2011; Isaak et al., 2012; van Vliet et al., 2013). These temperature trends are expected to have a negative impact on salmonid populations (eg. Ficke et al., 2007; Graham and Harrod, 2009; Jonsson and Jonsson, 2009; Horreo et al., 2011; Todd et al., 2011; Roberts et al., 2013), and knowledge of salmonid behaviour in response to thermal extremes is therefore of great importance. While the use of thermal refuges by Pacific salmonid species has been given considerable attention (eg. Berman and Quinn, 1991; Matthews and Berg, 1997; Ebersole et al., 2003b; Goniea et al., 2006; Sutton et al., 2007; Stevens and DuPont, 2011; Sutton and Soto, 2012), research has also documented their importance for the *Salmo* and *Salvelinus* genera (eg. Baird and Krueger, 2003; Breau et al., 2007; Breau et al., 2011; Petty et al., 2012; Wilbur, 2012), as rivers in eastern Canada and the United States regularly attain or exceed temperatures in excess of the upper critical limit for salmon and trout (eg. Lund et al., 2002; Baird and Krueger, 2003; Mather et al., 2008; Jeong et al., 2012). Despite the wealth of information concerning fish behaviour *within* thermal refuges and the formation of aggregations, less is known about the mechanisms triggering reach scale salmonid movement in search of thermal refuges, or about the timescales and temperatures over which these movements occur. Knowledge of how salmonids move within river corridors in search of thermal refuges during summer heat waves is critical in understanding how these cold water patches and their spatial distribution may mitigate the adverse effects of climate change on fish populations.

Passive integrated transponder (PIT) technology has been widely used for the monitoring of fish populations in streams (eg. Roussel et al., 2000; Linnansaari and Cunjak, 2007; Teixeira and Cortes, 2007; Johnston et al., 2009; Roy et al., 2012), and has been shown capable of identifying fish movement at large spatial scales (eg. Bujold, 2010). This paper therefore details the results of a mark-recapture study using passive integrated transponder (PIT) telemetry to investigate the main stem movement behaviour of thermally stressed juvenile Atlantic salmon. PIT antennas installed at the upstream and downstream limits of a study reach and supplemented by antennas placed around two tributary thermal refuges within the study reach were used to record the movement of fish in response to temperature trends. We aimed to quantify the thermal and temporal cues at which salmonids initiated reach-scale movements in the river's main stem in search of cool water, prior to the formation of aggregations. Thermal and temporal trends associated with individuals detected in the main stem were compared to detections recorded in the cool tributaries during the aggregations themselves. We tested the hypothesis that movement of fish at the limits of the study reach would be observed prior to aggregations in the thermal refuges reaching their maximum size, as salmonids moved away from their home ranges into the refuge-containing reach. We also tested whether water temperature metrics could predict days on which main stem movement events occurred, with a view to anticipating days on which heat stress movement occurs. Such information will improve understanding of the movement of salmonids in search of thermal refuges, and will be useful in advising management strategies for temperature impacted river systems.

## **7.2 Methodology**

### **7.2.1 Study area**

The rivière Ouelle is an Atlantic salmon river situated 115 km north-east of Québec City, Québec, Canada. It drains a catchment of approximately 890 km<sup>2</sup> (Jeong et al., 2012) into the St. Lawrence estuary at (47.423° N, 70.049° W). The Ouelle is joined by its main tributary, the Grande Rivière, approximately 30km upstream from the St. Lawrence estuary (figure 7.1). Water temperatures in the Ouelle regularly exceed 23° C (often cited as the upper critical range for the Atlantic salmon; eg. Jonsson and Jonsson, 2009) during summer, and daily maximum water temperatures above 30° C were recorded on several occasions during the summers of 2010 and 2012 (André St-Hilaire, unpublished results). That a resident salmon population

persists within the river is likely due to the large quantity of thermal refuges present (eg. Dugdale et al., 2013). Multiple airborne thermal infrared imaging (TIR) surveys conducted between 2009 and 2011 revealed considerable spatial variability in long profile water temperature within the Ouelle and Grande rivers, and showed that the Grande Rivière is generally cooler in summer than the Ouelle (Dugdale et al., 2013). These data were used in conjunction with long term static thermograph records to identify a reach on the Grande that was suitable for the installation of stationary PIT tag antennas. The chosen site is a 2.4km reach located close to the confluence with the Ouelle, selected due to the presence of two cool non-ephemeral thermal refuges resulting from the input of two first order tributaries. The two thermal refuges, the only ones present in the study reach, had previously been confirmed as known Atlantic salmon aggregation sites from field observations conducted in 2010 (Gendron, 2013), and were therefore targeted for further research. Mean channel width of the study reach was 23 m, with an approximate average depth of 0.5 m. Channel slope is 0.005 over the study reach. Bed material consists of loosely sorted coarse pebbles and cobbles with occasional larger boulders.

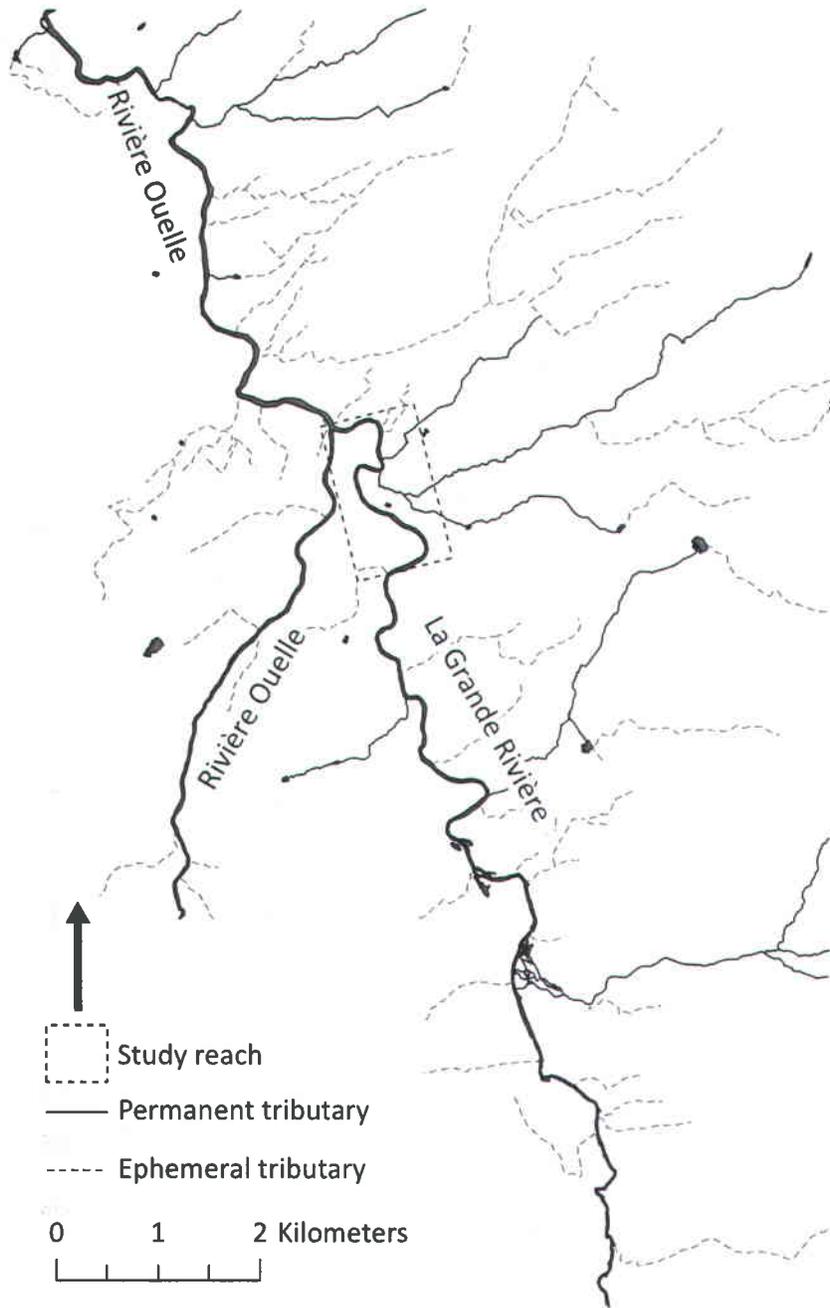
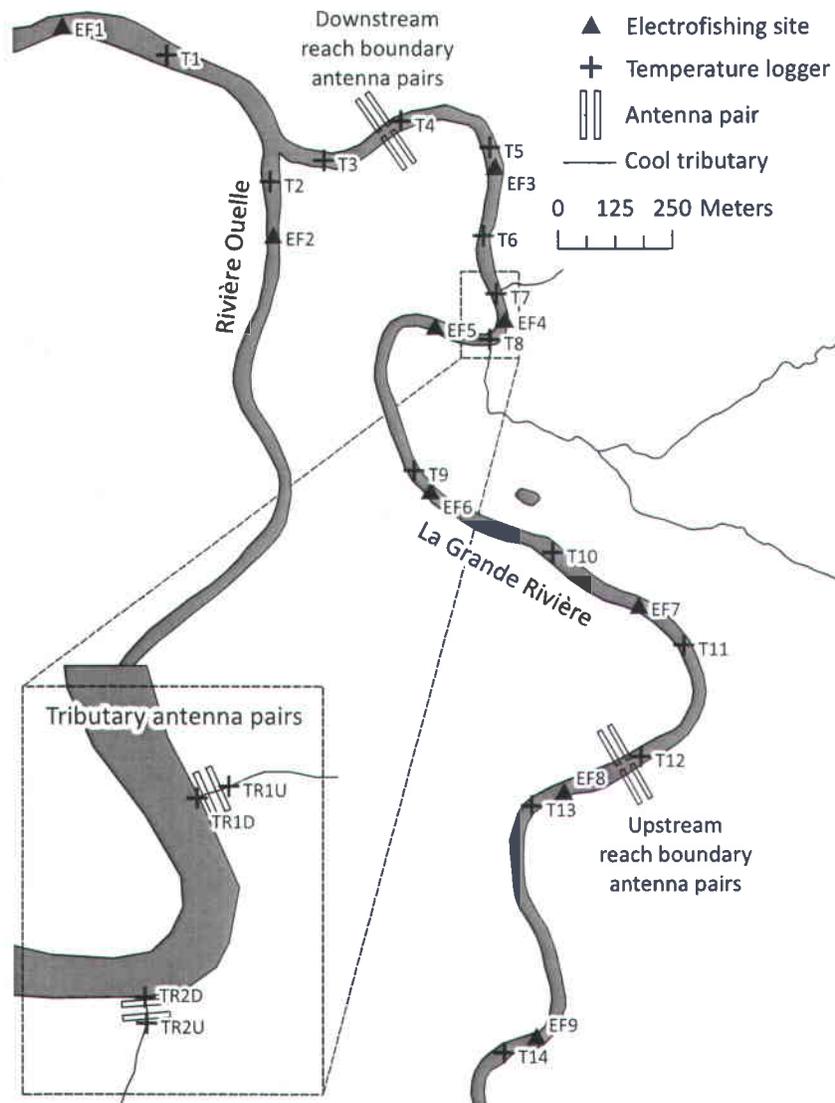


Figure 7.1 Map of rivière Ouelle and La Grande Rivière showing location of study reach.

### 7.2.2 PIT antenna setup

A PIT telemetry experiment (following a protocol similar to that of Johnston et al., (2009), Bujold (2010) and Roy et al., (2012) was carried out during the summer of 2012 to assess salmonid movement within the study reach. Twelve stationary PIT antennas were installed in the 2.4km

study reach, four each at the upstream and downstream reach boundaries (each of dimensions 12 m x 0.5 m) and two within each of the two thermal refuges (three antennas of 3 m x 0.5 m and one of 7 m x 0.5 m). The four upstream and downstream antennas were configured to act as two transverse antenna pairs in order to detect fish entering or exiting the study reach (figure 7.2). Owing to the width of the river (~28 m), the antenna pairs were not sufficiently long to fully traverse the channel, so temporary rock dams were assembled near the river banks to entice salmonids to pass over the antennas. Despite this, it is very unlikely that the antenna installation was capable of ensuring that all fish passing through the cross-sections were detected. PIT antennas within each of the two tributary refuges were installed so as to determine the extent to which fish penetrated upstream, with one antenna immediately at the mouth of each tributary (within the cold water plume) and one ~5 metres upstream (figure 7.2). Each group of four antennas (upstream, downstream and tributaries) was linked to a tuning capacitor and driven by a Technologie Aquartis Quatro controller module which logged detections of ISO 11784/11785 standard half-duplex PIT tags (both 12 mm and 23 mm) to an SD card. The controller modules were powered by two 6 v lead-acid batteries recharged by a 100 w solar panel. Each of the four antennas were polled for fish presence at a frequency of 2.5 Hz, and the date, time, antenna ID and tag ID of each detection recorded. Antenna detection range for the duration of the experiment was assessed as ~1 m. The PIT antenna setup was active from the 12<sup>th</sup> June until the 28<sup>th</sup> August 2012.



**Figure 7.2 Schematic of study reach (2.4km section between upstream and downstream antenna pairs) showing the location of electrofishing sites and temperature loggers.**

Water temperature during this study period was characterised from 14 Onset HOBO UA-002-64 temperature loggers distributed at approximately regular intervals over a 3 km stretch of river completely encompassing the study reach (figure 7.2). Each logger was inserted in white PVC tubing to protect against direct sunlight and collisions with bedload and tied to a rock-filled burlap sack serving as an anchor. The position of two of these thermographs corresponded to the location of the upstream and downstream PIT antennas. Four loggers were deployed in the tributary thermal refuges (figure 7.2, inset), one at the mouth and one at the upstream antenna of each tributary. Temperatures along the reach and within the tributaries were logged at 30 minute intervals. Discharge records were obtained from a gauging station situated

approximately 4.7 km downstream from the confluence between the rivière Ouelle and the Grande Rivière (Environment Canada ID 02PG022). Although this reflects the combined discharge of the Ouelle and the Grande, the data were deemed sufficient for identifying low flow events associated with heat waves and high flow events associated with precipitation.

### **7.2.3 Fish capture and PIT tagging**

Atlantic salmon parr were captured at 9 sites regularly distributed along a ~3 km stretch of river encompassing the study reach (figure 7.2). These sites comprised approximately 15% of the total area of the 3 km stretch of river. A backpack electrofishing device (Smith-Root Model 15c) was used to capture individuals during the first two weeks of June 2012; electrofishing sites were sufficiently distant from one another that recapture of previously tagged individuals did not occur during electrofishing. A total of 302 parr were captured, of which 293 were marked with PIT tags. Individuals were anaesthetised using a clove oil solution ( $0.3 \text{ ml l}^{-1}$ ) and PIT tags implanted in the peritoneal cavity. Both 12 mm and 23 mm PIT tags were used, with 12 mm tags reserved for parr with a fork length  $<100 \text{ mm}$ . Only fish with a fork length  $>80 \text{ mm}$  were tagged, because individuals below this size are affected by the PIT tagging procedure (Sigourney et al., 2005). PIT tagging was therefore not expected to have had a significant effect on parr survival. Following PIT tag insertion, fish were retained overnight in a cage to allow time for recovery and released at their capture site the following morning. Mean fork length and mass were  $104.4 \pm 10.8 \text{ mm}$  and  $15.2 \pm 5.4 \text{ g}$  respectively.

### **7.2.4 PIT data processing**

#### *7.2.4.1 Main stem detections*

Detections at the reach boundary antennas were sporadic, so records from the upstream and downstream antennas were pooled to create a database of fish detections at the upstream and downstream limits of the study reach. The majority of individuals detected at one of the antennas comprising the antenna pairs were not detected at the antenna immediately adjacent to it, and it was therefore not possible to distinguish between movements into and out of the study area. The PIT tag detection dataset from the reach boundary antennas was instead used

to quantify the temporal occurrence of fish detected at the upstream and downstream ends of the study area.

Principal component analysis (PCA) was used to identify main stem detections associated with high temperature events by exploring the temperature, discharge and time associated with the detection events. Agglomerative hierarchical clustering was applied to the first two PCA components to classify groups of detections resulting from similar cues (in terms of temperature, discharge and diel cycling). Clusters were assigned by cutting the cluster dendrogram at a level of dissimilarity equal to the inconsistency coefficient (eg. Jain and Dubes, 1988). Groups of detections classified as fish moving in response to high temperature events were isolated for further analysis. These will subsequently be referred to as 'main stem detection events'.

#### *7.2.4.2 Thermal refuge aggregation events*

Low flows during the study period limited fish access to three of the four antennas installed in the tributary refuges, and detections at these antennas were therefore rare. As a result, the detection logs from all four tributary antennas were combined into one file representing fish detections in the two thermal refuges. A Matlab (MathWorks, 2009) function was subsequently used to process this combined PIT tag detection database. Detections were filtered using a six hour kernel to count the number of fish simultaneously present within the thermal refuges. This kernel length was chosen as preliminary data inspection showed that it approximated the minimum period of time from start to end of an 'aggregation' period. For the purposes of the study, an aggregation was defined as an event whereby two or more unique tagged individuals were detected in the thermal refuges within the 6 hour period corresponding to the filter kernel. This threshold was chosen because large aggregations (> 10 individuals) of fish were observed in the tributaries during several field visits, yet only two tagged fish were recorded in the corresponding PIT tag data. This was due to the low proportion of tagged to untagged individuals in the study reach resulting from the relatively small percentage of the reach that was fished (15%). Aggregation events therefore likely comprise substantially more individuals than those detected at the PIT antennas.

PCA was used to classify aggregations resulting from similar cues, this time using temperature, discharge, aggregation start time and aggregation duration as input variables. Aggregations occurring at high temperature (therefore associated with thermoregulation) were separated for further statistical analysis and shall subsequently be referred to as 'thermal refuge

aggregations'. Because the aim of this article was the characterisation of main stem parr movements, the thermal refuge aggregations will not be examined in detail save for the purposes of their comparison with main stem detection events. However, they are the focus of a forthcoming article detailing differences in aggregation temperature thresholds between temperature-impacted rivers in eastern Canada.

### 7.2.5 Statistical analysis of timing and temperature of main stem detections

Temperature and time metrics (table 7.1) were computed for each day within the study period and for each main stem detection event and thermal refuge aggregation. This allowed for the comparison of main stem detection events and aggregations in terms of their timing and temperatures; a two sample *t*-test (Kanji, 1993) was used to ascertain whether differences in timing and temperature between main stem detection events and thermal refuge aggregations were significantly different.

**Table 7.1 List of metrics extracted describing study period and main stem detection events or thermal refuge aggregations.**

Metric
<i>Timing of main stem detections / thermal refuge aggregations</i>
Time of first daily main stem detection, time of all detections
Time of aggregation start, midpoint and end
Aggregation duration
<i>Temperature during main stem detections / thermal refuge aggregations</i>
Temperature of main stem detections
Temperature at aggregation start, midpoint and end times
Minimum, mean and maximum temperature during aggregation event
<i>Daily temperature metrics</i>
Mean, minimum and maximum daily temperature
Mean, minimum and maximum temperature in previous 96, 72 and 48 hour periods
Daily degree hours (> 0°, >20° - 31° C)
Degree hours (> 0°, >20° - 31° C) in previous 96, 72 and 48 hour periods

The PIT data were used to generate a binary dataset describing the daily occurrence or non-occurrence of main stem detection events. A two-sample *t*-test was used to determine whether temperature metrics differed significantly between days on which main stem detections did or did

not occur. Because time-series temperature data is inherently autocorrelated, the potential effect of autocorrelation  $t$ -test procedure was evaluated by comparing the results of the initial  $t$ -test to a similar  $t$ -test applied to the temperature residuals following the removal of the seasonal trend.

Binomial logistic regression was applied to this dataset to examine whether temperature metrics were able to predict days on which main stem movements occurred. The likelihood ratio test (eg. Hosmer and Lemeshow, 2004) was used to test whether the inclusion of a given temperature metric produced a significant improvement over the intercept-only model. Owing to small sample sizes, conventional goodness-of-fit measures (Pearson's goodness-of-fit test, Hosmer-Lemeshow test) were not applicable to the logistic models used here (Hosmer and Lemeshow, 2004). Instead, goodness-of-fit was assessed under an information theory framework by ranking the logistic model for each temperature metric using Akaike's size-corrected information criterion ( $AIC_C$ ; Burnham and Anderson, 2002; Stevens and DuPont, 2011). Normalised Akaike model weights ( $w_i$ ; Wagenmakers and Farrell, 2004) were subsequently calculated to determine the relative model strength for each temperature covariate. McFadden's generalised likelihood-ratio  $R^2$  analogue ( $R^2_L$ ) was used to approximate the ability of temperature metrics to explain variability within the binary vectors (Menard, 2000).

## 7.3 Results

### 7.3.1 Characterisation of study reach/period

Mean daily water temperature (averaged over temperature loggers T1-T14) was  $21.3 \pm 3.2^\circ \text{C}$  during the study period. A small but significant downstream temperature warming of  $0.4^\circ \text{C}$  was noted between loggers T1 and T14. However, notable temperature variability was observed between the sites (figure 7.3). Mean temperature within the two thermal refuges (loggers TR1U and TR2U) was  $16.4 \pm 2.1^\circ \text{C}$  and  $16.0 \pm 2.4^\circ \text{C}$  respectively. Mean discharge at the nearest hydrometric station was  $6.0 \pm 11.3 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ , the high standard deviation resulting from two notable discharge events ( $81.6 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$  and  $25.1 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$  respectively). Discharge values outside of these events, achieved by examining days on which discharge were within one standard deviation of the annual mean for the rivière Ouëlle, were notably lower ( $3.0 \pm 3.1 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ ).

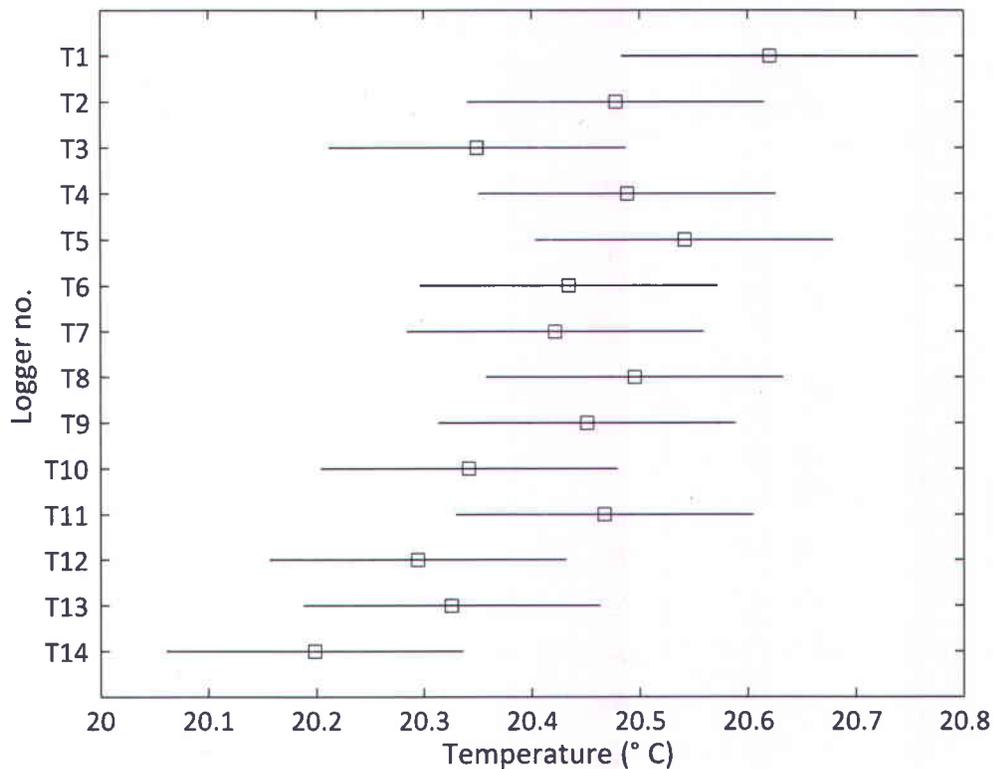


Figure 7.3 Mean temperature recorded by loggers during study period (squares). Error bars from modified Tukey-Kramer multiple comparison test (eg. Hochberg & Tamhane, 2008); loggers with non-overlapping bars recorded statistically different mean temperatures ( $p < 0.05$ ; eg. T1 and T14).

Of the 293 Atlantic salmon parr tagged, 39 were detected at least once during the study period. The mean displacement of  $0.57 \pm 0.68$  km from post-tagging release site to subsequent detection (table 7.2) indicates that fish were able to traverse distances greater than that separating the reach boundary antennas and the thermal refuges (0.51 km and 1.60 km for the downstream and upstream reach boundary antennas respectively). The detection of 5 individuals at antennas more than 1.90 km distant from their initial release site further highlights the high degree of mobility within the tagged juvenile salmon population. Although individuals detected at the upstream reach boundary antenna originated from sites significantly upstream from those detected at the other antennas (ANOVA  $p < 0.05$ ), there was no significant difference in the origin of fish between those detected at the downstream antennas and those within the thermal refuges.

**Table 7.2 Summary of parr displacements from initial release site to first detection.**

	Individuals detected at downstream antennas	Individuals detected at tributary antennas	Individuals detected at upstream antennas	Total
Mean displacement (km)	0.64	0.32	0.78	0.57
Max. displacement (km)	2.41	1.90	1.97	2.41
Standard deviation (km)	0.77	0.48	0.66	0.68

## **7.3.2 Main stem detection events**

### *7.3.2.1 Principal component analysis*

Hierarchical clustering applied to principal component scores of the reach boundary PIT detection data identified six distinct groups of detections (figure 7.4a). The first two groups (clusters 1 and 2) indicate fish movement in response to elevated discharge. Cluster 1 corresponds to an especially high flow event ( $65.6 \pm 5.2 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ ), although discharge during detections in cluster 2 was also relatively high ( $10.2 \pm 9.0 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ ). Clusters 3 and 4 occurred at generally reduced flows and moderate water temperatures. These two groups likely represent diel cycling movements, with cluster 3 occurring at a mean time of 21:01 and cluster 4 at 05:13. The densest groups (clusters 5 and 6) correspond to high water temperature events. Cluster 5 occurred at a marginally higher discharge than cluster 6, but no significant difference in water temperature or time was observed between the two groups, so they were examined together.

### *7.3.2.2 Main stem detection events associated with high water temperature*

Clusters 5 and 6 comprise 20 discrete main stem detection events associated with high water temperatures. These events occurred on seven unique days and comprised a total of ten individuals. The number of tagged individuals detected per day varied from one to six, and was significantly correlated with daily mean main stem temperature ( $R^2 = 0.35$ ,  $p < 0.05$ ). Mean temperature at which main stem detection events were recorded (from loggers T4 or T12 depending upon the detection) was  $29.0 \pm 0.8^\circ \text{ C}$ . Mean daily temperature for days on which detection events were observed was  $24.4 \pm 0.8^\circ \text{ C}$ . Mean occurrence time for the first detection of the day was  $129 \pm 48$  minutes after midday (14:09). Mean occurrence time of all detection events associated with high water temperatures was  $151 \pm 38$  minutes after midday (14:31). By means of comparison, daily maximum water temperature on days when movement events

occurred at a mean of  $217 \pm 39$  minutes after midday (15:37). Events occurred over a range of ~2.5 hours, with the earliest movement event detected at 13:00 and the latest at 15.44.

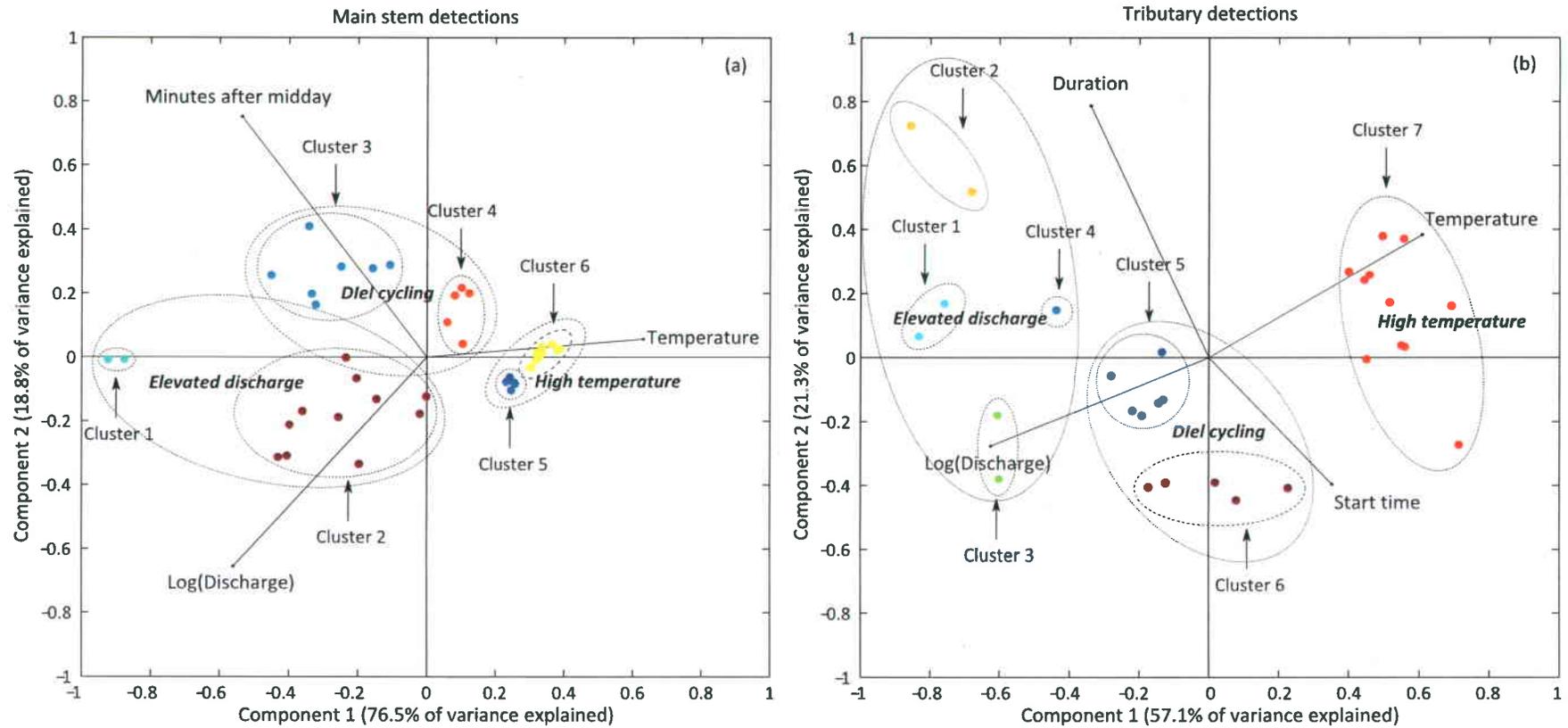


Figure 7.4 Hierarchical cluster analysis applied to PCA of temperature, discharge and time data concurrent with (a) main stem detection events and (b) tributary detection events. Shows distinct clusters related to elevated discharge, diel cycling and high temperatures.

### 7.3.3 Thermal refuge aggregations

#### 7.3.3.1 Principal component analysis

Principal component analysis of PIT-tag detections at the tributary thermal refuge antennas revealed that aggregation events fell into seven distinct groups (figure 7.4b). Clusters 1, 2, 3 and 4 all correspond to high discharge events ( $38.5 \pm 17.5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ). Mean temperature was low during these events ( $16.6 \pm 1.7^\circ \text{ C}$ ), and the distinction between these four clusters presumably results from differences in aggregation start time and duration. Clusters 5 and 6 correspond to moderate discharges and water temperatures. These groups appear to be associated with diel habitat cycling into and out of the tributaries, given that they started relatively late in the afternoon (mean time of 18:32), and continued for an average of  $431 \pm 221$  minutes. These two clusters appear to be differentiated by minor variations in duration and temperature. The remaining group, cluster 7, corresponds to high water temperatures events and was therefore selected for further analysis.

#### 7.3.3.2 Thermal refuge aggregations associated with high water temperature

Cluster 7 comprises a total of eleven thermal refuge aggregation events associated with high water temperature. These aggregations comprised a total of eight tagged individuals, each being detected from 1 to 10 times. Mean temperature at the start of aggregations was  $24.8 \pm 1.8^\circ \text{ C}$  compared to  $27.7 \pm 1.9^\circ \text{ C}$  and  $25.3 \pm 1.7^\circ \text{ C}$  for the aggregation midpoint and end, respectively. By means of comparison, maximum summer water temperature recorded within the two tributaries was  $20.9^\circ \text{ C}$ , and mean tributary temperature during the eleven aggregations was  $18.9 \pm 1.0^\circ \text{ C}$ . Mean aggregation event duration was  $519 \pm 195$  minutes, indicating that most of the eleven events spanned a substantial period of time. Mean aggregation start time was  $26 \pm 213$  minutes after midday (12:27). However, given that the aggregation midpoint (defined as the time midway between the aggregation start and end) is the theoretical time at which the greatest number of individuals is present within the tributary, it is more pertinent to consider the midpoint time of  $286 \pm 198$  minutes after midday (16.46) when comparing timing of aggregation events with movements at the study reach boundaries.

Aggregations events associated with high water temperatures only occurred once per day. Field observations from several of these events indicated that true aggregation size was substantially larger than that recorded in the PIT database, due to the presence of untagged individuals in

addition to the marked fish. Furthermore, at least one aggregation event (3<sup>rd</sup> August at ~16:30) was observed in the field, but remained undetected by the PIT equipment. On this occasion, in excess of 20 individuals were observed thermoregulating in the cold water 'plume' of one of the tributaries but this event went undetected because low flows inhibited fish access to the tributary antennas.

#### **7.3.4 Comparison and statistical analysis of main stem detection events versus aggregations**

All main stem detection events corresponding to elevated temperature occurred during a 28 day period from 11<sup>th</sup> July until 7<sup>th</sup> August 2012 where water temperature was consistently high (mean of  $23.2 \pm 3.0^\circ \text{C}$ , maximum of  $30.5^\circ \text{C}$ ; figure 7.5a) and discharge was low (mean of  $1.1 \pm 0.4 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ; figure 7.5b) owing to elevated water temperatures and weak precipitation. Given that the aim of this investigation is the analysis of movement behaviour in response to high water temperatures (not discharge or diel cycling), subsequent analysis of detection events will therefore focus on this 28 day period.

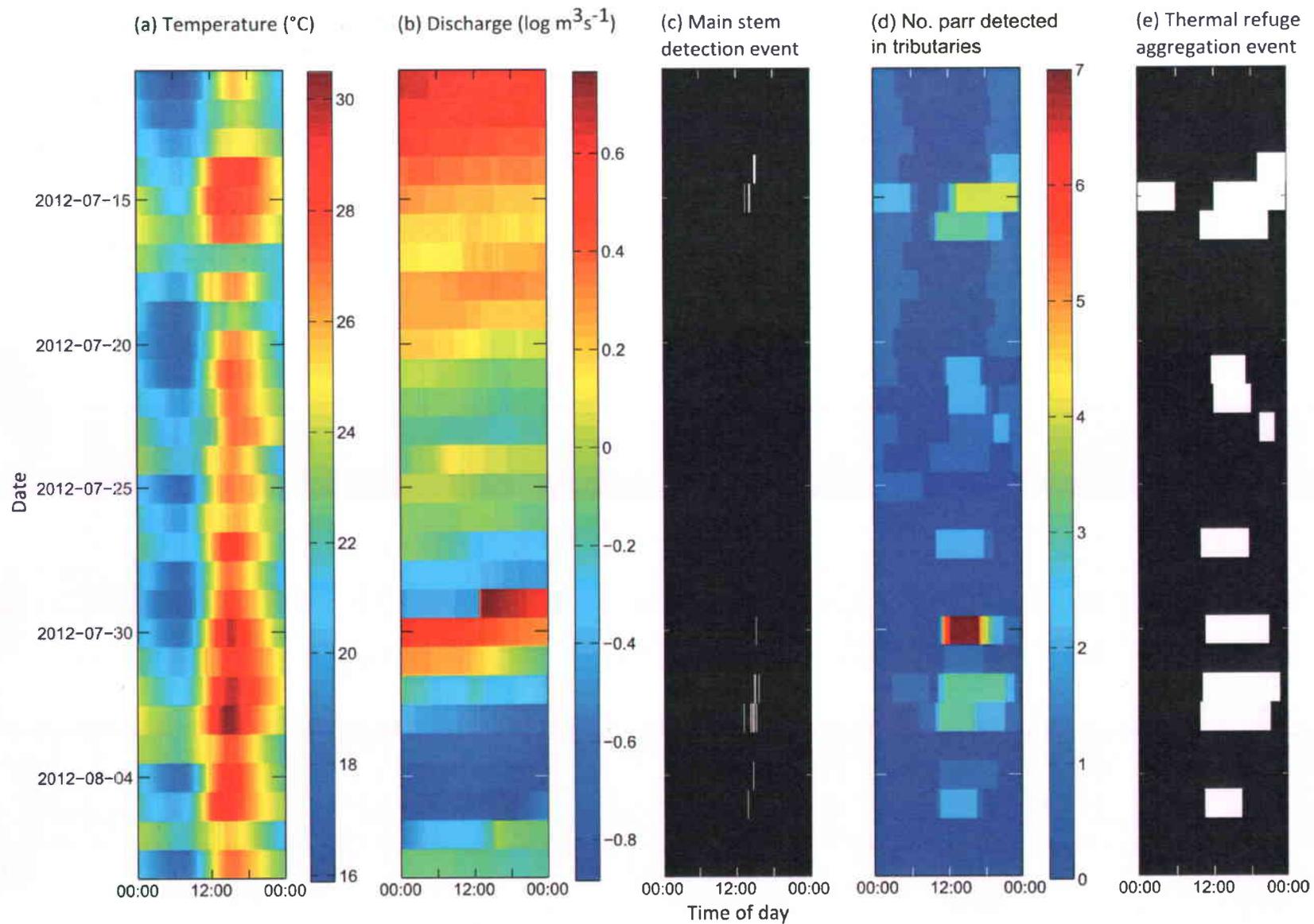
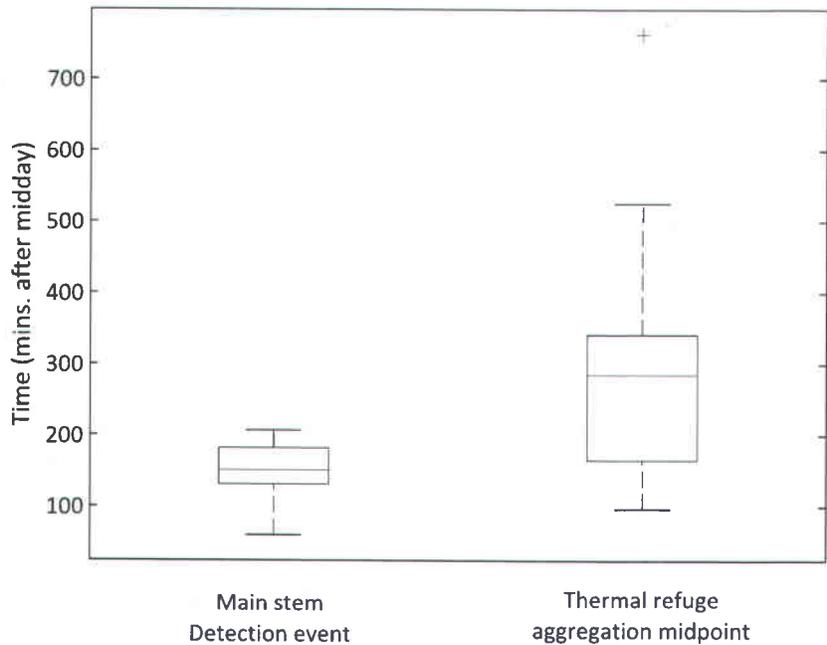


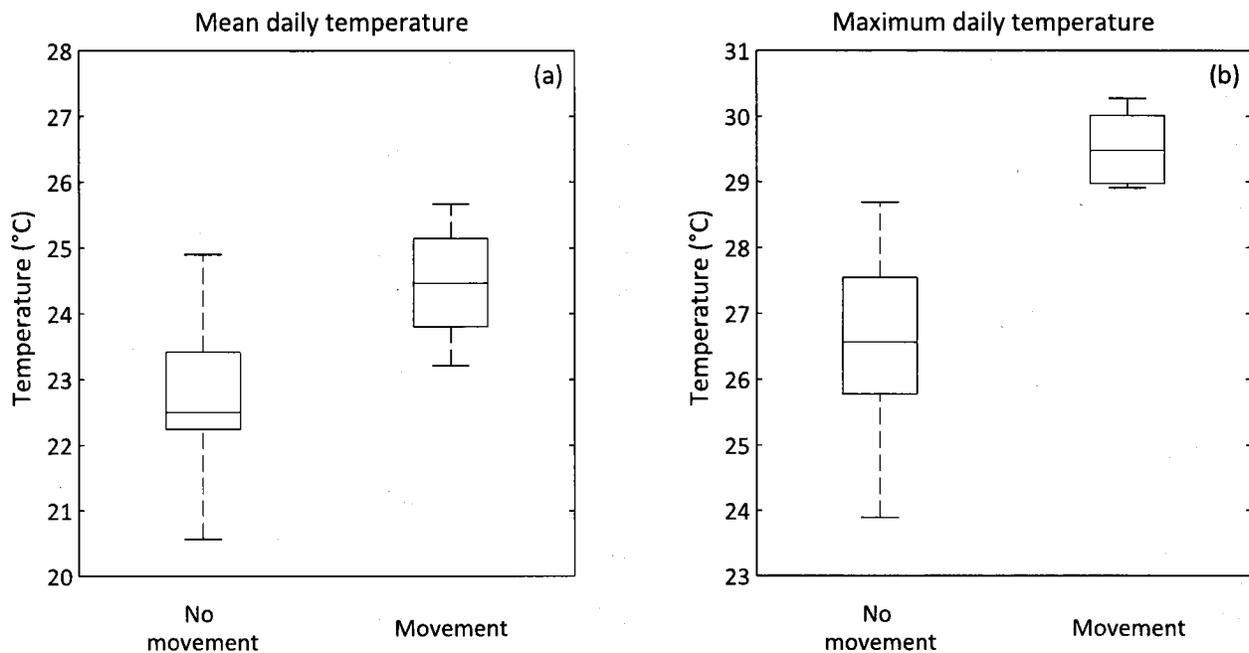
Figure 7.5 Temperature, discharge, main stem detections and thermal refuge aggregations associated with high water temperatures during 28 day sub-study period.

Although the mean occurrence time for the first main stem detection of the day (figure 7.5c) occurred after the start of aggregation events (figure 7.5d, 7.5e), the mean occurrence time for all main stem detection events occurred on average 135 minutes before the aggregation midpoint, the time at which the theoretical maximum number of individuals was present in the tributary refuge. The time difference between these events was found to be significant ( $t = 2.97$ ,  $p < 0.05$ ,  $df = 29$ ), suggesting that main stem parr movement occurred a significant period of time prior to maximum aggregation size (figure 7.6). Water temperature was observed to be 1.3° C warmer at the mean occurrence time of main stem detection events than at the thermal refuge aggregation midpoint. This difference was also found to be significant ( $t = 1.95$ ,  $p < 0.05$ ,  $df = 29$ ).



**Figure 7.6** Timing of main stem detection events compared to thermal refuge aggregation midpoints ( $n = 20$  and  $n = 11$  respectively). Mean times denoted by grey lines in middle of each box, 25th and 75th percentiles given by upper and lower edges. Whiskers denote extrema within 90th percentiles and outliers are indicated by crosses. Difference is significant ( $p < 0.05$ ).

A two sample *t*-test applied to temperature metrics shows that mean and maximum daily water temperatures during the 28 day period were significantly different between non-movement and movement days (defined as days on which main stem detections corresponding to high water temperature occurred; figure 7.7,  $t = 3.7015$  &  $5.1258$  respectively,  $p < 0.05$ ,  $df = 26$ ). A second *t*-test test applied to the temperature residuals yielded the same result, so temporal autocorrelation was judged to have not introduced any significant bias to the initial *t*-test result.



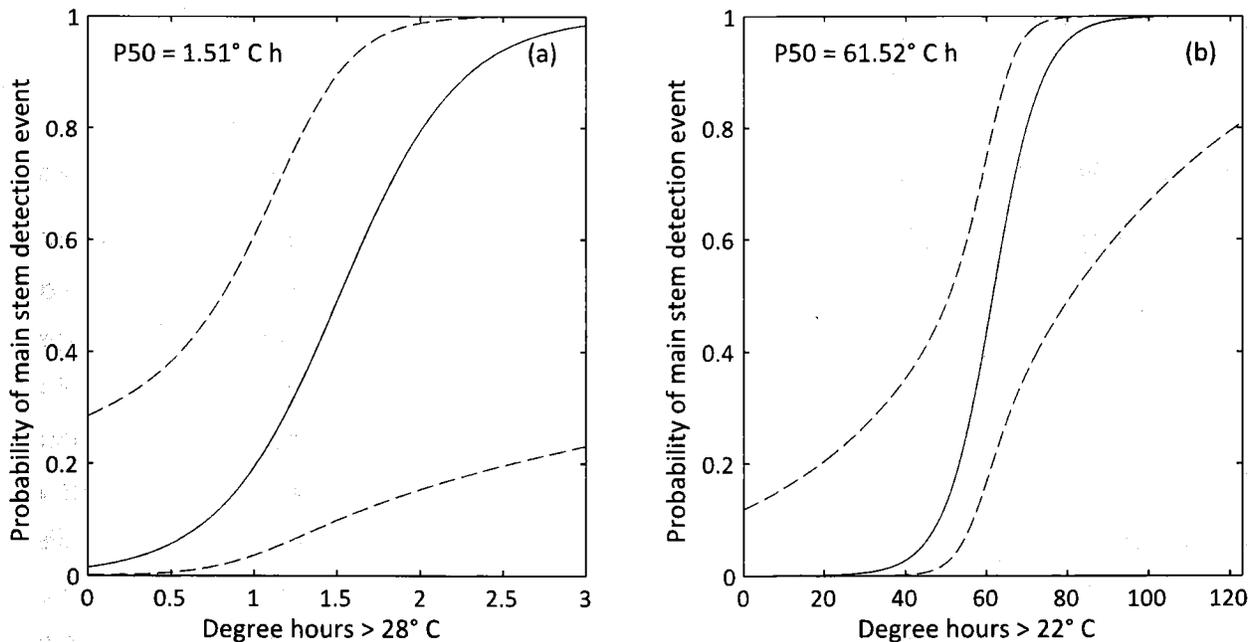
**Figure 7.7 Mean (a) and maximum (b) water temperatures on days on which main stem detections did and did not occur ( $n = 7$  vs  $n = 21$  respectively). Mean temperatures denoted by grey lines in middle of each box, 25th and 75th percentiles given by upper and lower edges. Whiskers denote extrema within 90th percentiles and outliers are indicated by crosses. Difference is significant ( $p < 0.05$ ).**

Logistic regression models fitted to detection events within this period also demonstrated that water temperature measures are capable of predicting the daily occurrence of main stem detection events with a good degree of accuracy (table 7.3). The best-fitting covariates were daily number of degree hours above a given threshold, with daily degree hours  $>28^{\circ}$  C found to best model the occurrence of main stem detection events ( $\Delta AIC_C = 0.00$ ,  $w_i = 0.59$ ,  $R^2_L = 0.74$ ,  $p < 0.05$ ), with an overall prediction accuracy of 89.29% (95.24% for non-movements, 71.43% for movement events; figure 7.8a). Due to its moderately high (but still significant)  $p$ -value, this covariate suffers from relatively large confidence intervals. However, confidence limits on the

covariate of degree hours >22° C ( $\Delta AIC_C = 6.51$ ,  $w_i = 0.04$ ,  $R^2_L = 0.57$ ,  $p < 0.05$ , % correct = 85.71) were smaller (figure 7.8b) despite its slightly weaker goodness-of-fit criteria.

**Table 7.3 Statistics for five best-fitting logistic regression models. Quality of models ranked using Akaike's information criterion.  $AIC_C$  = Akaike's size-corrected information criterion.  $\Delta AIC_C$  = difference in Akaike's size-corrected information criterion in comparison to optimal model.  $w_i$  = Normalised Akaike model weight.  $R^2_L$  = McFadden's generalised likelihood  $R^2$  analogue.**

Covariate	$AIC_C$	$\Delta AIC_C$	$w_i$	$R^2_L$	% correctly predicted	p-value	P50 (°C hours)
Daily degree hours > 28° C	12.57	0.00	0.59	0.74	89.29	0.03	1.51
Daily degree hours > 23° C	14.18	1.61	0.26	0.69	85.71	0.04	45.12
Daily degree hours > 22° C	18.18	5.61	0.04	0.57	85.71	0.02	61.52
Degree hours >27° C in previous 48 hrs	18.83	6.26	0.03	0.54	85.71	0.01	12.24
Degree hours >26° C in previous 48 hrs	19.62	7.05	0.02	0.52	85.71	0.01	24.30



**Figure 7.8 Logistic regression models showing probability of main stem detection events as a function of degree hours above (a) 28° C and (b) 22° C. Dashed lines denote 95% confidence limits.**

## 7.4 Discussion

### 7.4.1 PCA Classification of detection events

Individuals detected in the main stem or tributary thermal refuges fell into three major categories: discharge, diel cycling and high water temperature. Those not corresponding to elevated water temperatures require further interpretation in order to understand their triggers. Detections associated with high discharge events either represent involuntary displacements of fish entrained by flow in the main stem (PCA clusters 1 and 2; figure 7.4a) or individuals seeking shelter from high flow velocity in the tributaries (clusters 1 – 4, figure 7.4b). Juveniles are known to seek hydraulic shelter during discharge extremes (Ebersole et al., 2006), and previous studies have noted the use of tributaries as low velocity shelter zones (eg. (Tschaplinski and Hartman, 1983; McMahon and Hartman, 1989). Detections were also noted to correspond to diel cycling. Movements attributed to diel habitat cycling have been reported by numerous studies that suggest that parr move between nocturnal feeding habitat and diurnal shelter in order to minimise predation risk (eg. Hiscock et al., 2002; Imre and Boisclair, 2004; Johnston et al., 2004; Armstrong and Schindler, 2013; Roy et al., 2013). The timing of main stem detections thought to be associated with these movements (21:01 and 05:13) corresponds well to the dusk-dawn crepuscular cycling reported by Roy et al. (2013), who observed peak diel movement at ~20:00 and ~05:00. Diel habitat cycling towards tributary habitat has also been observed previously (eg. Bujold, 2010), and this presumably explains the patterns of detection recorded at the tributary antennas.

Principal component analysis clearly revealed a series of detections (both main stem detection events and thermal refuge aggregations) that were associated with high water temperature events. While it is reasonable to assume that fish detected in the cool water tributaries on days of elevated water temperature were there for thermoregulation, main stem detections at the reach boundary antennas require more careful interpretation. Given that all but one of these events occurred on days when mean daily river temperature exceeded the upper critical range for Atlantic salmon, and since cluster analysis demonstrated that other detections were associated with diel cycling or flow events, it is reasonable to assume that these events indeed represent salmonid movements triggered by elevated water temperatures. However, because it was not possible to determine directionality of movement, we were unable to determine whether individuals were moving into or away from the study reach. Similarly, while two fish were observed at both the downstream antenna and within the tributary thermal refuges, neither of the

individuals were detected at both the reach boundary antennas and in the thermal refuges on the same day, and it is therefore not possible to determine whether they were travelling towards the tributary refuges.

In spite of this, the most plausible explanation for the observed trend of detections concurrent with elevated water temperatures is that fish triggering the reach boundary antennas on these occasions were moving in search of cool water. This hypothesis is also supported by the fact that the mean and maximum displacements from release site to subsequent detection demonstrate that Atlantic salmon parr are readily able to travel relatively large distances. Interestingly, the majority (79.5%) of post-release recaptures were in an upstream direction, with individuals travelling a mean distance of  $0.46 \pm 0.52$  km upstream between PIT-tagging and detection. The minority of individuals that were detected downstream from their initial release site covered a larger mean distance ( $1.00 \pm 1.06$  km), presumably aided by the flow direction. It is possible that the larger proportion of individuals travelling in an upstream direction may be due to elevated downstream water temperatures prompting salmonids to move upstream towards cooler water.

#### **7.4.2 Timing of main stem movements**

Although uncertainty remains as to whether detections at the reach boundary antennas represent fish movements en route to the tributary refuges, the timing of these detections in comparison to the aggregation midpoint time is telling. First, the earlier mean detection occurrence at the reach boundary antennas compared to the thermal refuge aggregation midpoint suggests that, as hypothesised, juvenile salmonid movement is detected in the main stem several hours before the thermal refuge aggregations reach their peak size. While the PIT telemetry data does not indicate whether a fish originated close to the reach boundary antennas or from further away, this result does imply that main stem movements in search of thermal refuges occur earlier than full aggregation establishment. Although the mean start time of aggregations in the thermal refuges occurred relatively early, it is likely that individuals detected at this early point are those arriving from locations in close proximity to one of the two refuges. Fish travelling from further afield (ie. the reach boundary antennas) will inevitably take longer to arrive within the refuge, hence the use of the aggregation midpoint to define the time of maximum aggregation size.

Second, the lag time between the detections at the reach boundaries and the timing of the aggregation midpoint is sufficiently long to allow for fish movement from considerable distances up or downstream. Laboratory analysis of Atlantic salmon swimming velocities suggests that juveniles (fork length  $\approx 100$  mm) are able to comfortably swim (or hold station) at flow velocities approaching  $0.90 \text{ ms}^{-1}$  (Arnold et al., 1991; Peake et al., 1997; Peake and McKinley, 1998), more than sufficient for traversing the 1.60 km between the upstream PIT antenna and the cool tributaries in the  $\sim 2.25$  hours between detection at the reach boundary antennas and the aggregation midpoint occurrence. Juvenile salmonids obviously move more slowly when moving upstream against the current. However, PIT telemetry experiments in the wild have also shown that parr are able to maintain sustained upstream ground speeds of  $0.32 \text{ ms}^{-1}$  (Bujold, 2010). This speed would be adequate for fish to potentially cover the distance between the downstream reach boundary antenna and the tributaries (0.51 km), even if swimming ability was impacted by heat stress.

Third, airborne thermal infrared (TIR) imaging surveys of the rivière Ouelle (Dugdale et al., 2013) indicated that the two antenna-bounded tributary refuges were the sole stable cool water sources in or near to the study reach. Although two smaller intermittent groundwater seeps a small distance upstream of the study reach were detected during one of six TIR surveys, these features were very small. Given their size and the fact that they were only identified on one of six occasions (suggesting that they are highly unstable as sources of cold water), it is unlikely that these features were used for thermoregulation. It is logical therefore to conclude that salmonids detected at the reach boundary antennas during the study period were either searching for refuges or were en route to the larger and more temporal stable tributary thermal refuges.

### **7.4.3 Temperature of main stem movements**

Aggregations within tributary thermal refuges were noted to start at a mean temperature of  $24.8 \pm 1.8^\circ \text{C}$ , likely due to fish experiencing the first stages of heat stress associated with temperatures exceeding the upper critical range. Individuals near to the refuge will likely move towards cold water, using them frequently and opportunistically in response to slight elevations in water temperature. Nevertheless, provided the river temperature stays within the 'thermal tolerance zone' (eg. Elliott, 1991), use of a refuge is not absolutely necessary, and fish located further away (such as those in the vicinity of the reach boundary antennas) may not expend

energy traversing the relatively large distance to the tributaries until water temperatures necessitate it. However, when water temperature exceeds the upper incipient lethal threshold, salmonids are obliged to thermoregulate. Even those individuals that normally reside considerable distances away will start to search for cool water. This presumably explains the observation of main stem detections occurring at a mean temperature of  $29.0 \pm 0.8^\circ \text{C}$ . However, this temperature actually exceeds the upper incipient lethal temperature for Atlantic salmon parr ( $27^\circ - 28^\circ \text{C}$ ; Elliott, 1991; Crisp, 1993; Elliott and Elliott, 1995, 2010). While it is important to note that this threshold represents the temperature at which 50% of individuals are able to survive for a period of 7 days (Elliott and Elliott, 2010) and not the ultimate lethal limit ( $30^\circ - 33^\circ \text{C}$ ; Elliott, 1991; Elliott and Elliott, 1995, 2010), it is surprising nonetheless to observe individuals moving, as heat stress associated with such temperatures has previously been observed to limit swimming activity (Breau et al., 2011).

It is possible that such movements are indicative of acclimation to high temperatures. Elliott (1991) showed that Atlantic salmon parr acclimated to  $20^\circ \text{C}$  (actually lower than the study period mean of  $23.2 \pm 3.0^\circ \text{C}$ ) were able to survive temperatures as high as  $29.5^\circ \text{C}$  for 1000 minutes at  $31.1^\circ \text{C}$  for 100 minutes, indicating that fish were at least theoretically able to survive all but the highest temperature peaks observed on the Ouelle during the study period. While little-to-no literature exists describing acclimated Atlantic salmon swimming performance at these temperatures, some salmonids (eg. Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*; Quigley and Hinch, 2006; Steinhausen et al., 2008) exhibit a notable downturn in movement ability at  $24^\circ - 25^\circ \text{C}$ . Conversely, brook charr (*Salvelinus fontinalis*) movement behaviour indicates the opposite trend, with dispersal rates increasing linearly with temperature until the upper incipient lethal limit (Petty et al., 2012) as fish moved in search of cool water. It therefore seems plausible that despite the thermal impact on swimming performance, main stem detections recorded at high temperatures represent Atlantic salmon parr moving towards cool water. Furthermore, given that main stem detections were noted to occur on average 66 minutes before the daily temperature maximum, it is possible that salmon parr are anticipating the occurrence of the temperature peak and thus are moving while they are still able to do so.

The fact that movement occurred at temperatures in excess of the laboratory-calculated upper incipient lethal limit may also suggest that the rivière Ouelle salmon population is locally adapted to elevated water temperatures. Inter-population thermal adaptation has been shown for a range of salmonid species (eg. Konecki et al., 1995; Dionne et al., 2008; Jensen et al., 2008; Eliason et al., 2011). Atlantic salmon in the Québec City region (comprising the rivière Ouelle)

form a genetically distinct population, experiencing a significantly higher number of warm days (degree days > 5° C) than other regions of Québec (Dionne et al., 2008). Adaptation to this thermal regime likely aided the ability of the rivière Ouelle's juvenile salmonid population to move at raised water temperatures, possibly through local elevation of the incipient lethal temperature.

#### **7.4.4 Statistical analysis of movement trends**

Given the significant difference between mean and maximum temperatures on days when main stem movements did and did not occur, it is not surprising that logistic regression was able to predict the daily occurrence of main stem detection events from water temperature metrics. The metrics that best predicted daily main stem detection events were degree hours above a given threshold temperature. That the best covariate (based on the AIC metrics) was degree hours > 28° C seems realistic, given that this approaches the mean temperature associated with main stem detection events. Furthermore, this variable very closely approximates the upper incipient lethal temperature for the Atlantic salmon (27° - 28° C; Elliott, 1991; Crisp, 1993; Elliott and Elliott, 1995, 2010), and therefore supports the hypothesis that reach boundary antenna detections at this temperature represent salmon parr being forced to move in search for cold water as they experience temperatures outside of the 'zone of thermal tolerance' (eg. Elliott, 1991). The wide confidence intervals associated with this covariate are likely due to the large number of zeroes yielded by days on which temperatures did not exceed 28° C and the relatively low range of variability in the data. Confidence intervals would presumably be improved if data existed for a longer heat wave period. The fact that the degree hours > 22° C covariate yielded better confidence intervals while still predicting main stem movements with a reasonable degree of accuracy is interesting, given that this variable is actually cooler than the upper critical range of the Atlantic salmon. The good model fit is presumably simply a function of the fact that all main stem detections occurred on hot days with a substantial number of degree hours in excess of 22° C. However, the improved confidence intervals in relation to other covariates is likely because metrics of degree hours from >23° C to >31° C (inclusive) contained zero values that impeded the model fit. Indeed, several degree hour metrics were found to be non-significant, presumably due to the presence of zeroes and the lack of sufficient variability. These metrics would likely be significant (and therefore better predictors than degree hours >22° C) if it had been possible to capture a larger amount of data during a longer duration heat wave period.

Our data suggest that relatively simple temperature metrics show great potential for predicting days on which fish conduct reach scale movement in search of cool water. However, these metrics are unknowable until *after* a main stem detection event has started. Nonetheless, even if not used in a predictive capacity, the logistic model could be applied *post-hoc* to water temperature data to determine the likelihood main stem detection event having taken place. The output of such a model could subsequently be used to determine whether a river should be closed to human activity (eg. sport fishing of adults) in order to reduce stress on juveniles. Contrary to other studies (eg. Breau, 2013), cumulative temperature metrics incorporating data from the days prior to those upon which events occurred (eg. degree hours over multiple days) were not able to predict main stem detections better than simple daily temperature measures (mean/maximum). This suggests that, at least in the rivière Ouelle, thermoregulation results principally from daily temperature extremes rather than cumulative exposure. This may again be an indication of local adaptation to generally raised temperatures in the rivière Ouelle salmon population, as the average daily temperature during the entire study period exceeded 23° C. Future research, therefore, should be targeted at examining whether salmonids in thermally impacted rivers such as the Ouelle exhibit higher temperature thresholds for reach scale movement or aggregation than those in cooler systems.

#### **7.4.5 Recapture rate and uncertainty regarding undetected individuals**

Given the relatively low recapture rates observed in this study, questions remain as to the fate of tagged individuals that went undetected during high temperature events. It is likely that limitations inherent in the PIT antenna setup largely account for the low detection rate, and indeed, low recapture rates are often a hallmark of PIT studies using stationary antennas (eg. (Harvey, 1998; Enders et al., 2007; Achord et al., 2012). As previously noted, numerous individuals were observed thermoregulating within the cool water plume of the thermal refuges, but remained outside of the detection range of the PIT antennas. It is therefore likely that many of the tagged fish were in fact present thermoregulating in or near to the two thermal refuges, but were not detected by the PIT equipment. Similarly, the inability of the main stem antennas to completely bisect the river likely meant that not all movements into and out of the study reach were recorded, and it is possible that fish moved to find other refuges outside of the study reach. Furthermore, given that fish were tagged over a reach that extended a considerable distance beyond the upstream and downstream boundary antennas, it is possible that some individuals

never even came close to the antennas, instead choosing other sources of cool water. The only other refuges detected in proximity to the study area were small and ephemeral and it is unlikely that they were sufficient to support thermoregulation of large groups of individuals. However, it is instead possible that individuals moved towards cool water sources that were not detected from any of the thermal imaging surveys conducted between 2009 and 2011. For example, thermoregulation by salmonids in cool groundwater at the base of pools or within intergranular spaces in the hyporheic zone has been observed by numerous studies (eg. Matthews et al., 1994; Nielsen et al., 1994; Matthews and Berg, 1997; Elliott, 2000; Ebersole et al., 2003b, 2003a; Heggenes et al., 2013). These thermal features are often too diffuse to be positively identified as cool water refuges in thermal imagery, and it is therefore possible that fish not detected in the two antenna-bound thermal refuges used these types of cool water refuge for thermoregulation. This may go some way towards accounting for the whereabouts of undetected individuals during high water temperatures. It is also possible that heat stress driven mortalities account for some of the non-detections. Substantial parr mortalities were observed on the Ouelle in 2010 (J-F Gendron, personal communication), and given that similar temperatures were attained in 2012, it is likely that a proportion of the tagged individuals succumbed to heat stress. However, no mortalities were actually observed during the study period, so this hypothesis cannot be confirmed. Nonetheless, despite the uncertainty regarding the fate of undetected individuals, the results of this study still provide an insight into the main stem movement behaviour of Atlantic salmon parr during high temperature events.

## **7.5 Future research and conclusions**

Despite the clear links demonstrated here between temperature metrics and main stem detections, more research is needed concerning salmonid movement behaviour in response to water temperatures. Any future study should take into consideration a number of issues raised by this investigation. First, the data used here to identify movements were relatively sparse. In spite of the relatively large PIT-tagging campaign, low detection rates meant that definitions of main stem detections and thermal refuge aggregations comprised relatively few individuals; future investigations should attempt to tag an even greater number of individuals in order to avoid this. In a similar vein, the lack of directionality recorded by the upstream and downstream antennas is problematic; more extensive PIT antenna installations (eg. Johnston et al., 2009; Roy et al., 2012) would likely solve this problem. In spite of this, however, the main stem

detections observed here at the reach boundary antennas represent some of the first accounts of main stem movement in response to high water temperatures. Such behaviour in juvenile salmonids has not previously been documented, and warrants further investigation.

The data presented here contribute to a better understanding of the timing and temperatures of main stem salmonid movement in response to high temperatures. Given that these events are predicted to occur more frequently under future climate change, it is hoped that the results of this investigation will aid in the development of appropriate strategies for managing river activities during heat waves, with a view to conserving salmonid populations. The logistic regression models presented here show that both main stem movement events can be accurately predicted from relatively simple temperature covariates. Such metrics could therefore be used by watershed organisations to set temperature limits for pastimes such as angling or boating, in order to allow thermally-stressed fish sufficient recovery time. Although further research is clearly necessary, the authors therefore hope that the results of this investigation will contribute to conservation efforts, with a view to protecting salmonids in temperature-impacted rivers and sustaining sensitive commercial and recreational fish populations.

## **Acknowledgements**

This work was supported by an NSERC/CSNRG collaborative research and development grant in partnership with the Ouranos consortium on regional climatology and adaptation to climate change. Additional support was provided by the Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL). The authors would like to thank Clément Clerc for invaluable support at all stages of fieldwork and data collection. Fieldwork was made possible due the time and effort of Carole-Anne Gillis, Jean-Baptiste Torterotot and the Labo Bergeron summer interns. Thanks also to Marc-André Pouliot, Francis Bérubé and André Boivin who were instrumental in the setup and installation of the PIT system.





## **CHAPITRE 8 : CONCLUSION DE LA THÈSE**

Bien qu'il existe de nombreux travaux concernant la température de l'eau des rivières et les refuges thermiques, peu d'études ont jusqu'ici été réalisées à une échelle suffisamment grande et avec une résolution spatiale assez fine pour permettre une meilleure compréhension des facteurs contrôlant l'hétérogénéité spatiale et temporelle de la température de l'eau à l'échelle du paysage lotique. Les travaux réalisés dans le cadre de cette thèse représentent donc une première contribution à l'étude de ces sujets à l'échelle du paysage lotique. En outre, la taille et la résolution de la base de données d'imagerie utilisée dans cette étude et sa capacité à éclairer les processus fondamentaux contrôlant des patrons de la température de l'eau et des refuges thermiques confèrent à cette recherche un haut degré d'originalité et la rend extrêmement utile pour comprendre les liens entre les salmonidés et la température de l'eau dans le cadre du réchauffement climatique prévu.

Ces travaux peuvent être séparés en deux parties principales : premièrement, des avancées technologiques permettant la récolte de données thermiques à haute résolution et à l'étendue d'un bassin versant entier pour caractériser la température de l'eau à l'échelle du paysage lotique, deuxièmement, des recherches fondamentales utilisant ces données pour répondre à l'objectif global de la thèse qui consistait à obtenir une meilleure compréhension de la variabilité spatio-temporelle des refuges thermiques et de leurs effets sur les poissons d'eau froide, dans ce cas-ci, le saumon Atlantique utilisé comme espèce modèle pour le besoins de l'étude. Les contributions de chacune de ces parties seront donc ici présentées à leur tour, suivie d'une brève discussion de la portée de ces nouvelles découvertes et de quelques remarques finales sur l'ensemble des résultats de la thèse.

### **8.1 Avancées technologiques**

La méthodologie de télédétection optique et infrarouge thermique détaillée dans cette thèse montre un fort potentiel pour l'acquisition des données nécessaires à la caractérisation des milieux fluviaux à l'échelle du paysage lotique ou «riverscape». Bien que des conclusions spécifiques concernant le système aient déjà été présentées au chapitre 3, il est pertinent de noter qu'un tel système pourrait avoir un impact important dans le domaine plus général de la science des rivières. Bien que plusieurs chercheurs aient déjà fabriqué des systèmes similaires,

personne ne les a utilisés afin de caractériser d'aussi grandes superficies de rivières que celles détaillées ici, ni à une telle résolution. Au cours de la réalisation de ces survols, il a été nécessaire de résoudre des nombreux problèmes et d'en arriver à une compréhension approfondie des questions logistiques associées avec l'acquisition d'images à très grande échelle. En faisant cela, nous avons été en mesure d'améliorer considérablement la fiabilité du système. Pour une des première fois dans le monde de la télédétection, il existe maintenant une méthodologie de télédétection capable de récolter des données adaptées spécifiquement aux besoins des communautés étudiant tant la géomorphologie que l'écologie des rivières. Les données d'imagerie optique et infrarouge thermique recueillies au cours de ce doctorat recèlent encore beaucoup d'information n'ayant pas été présenté dans cette thèse. De plus, le système a aussi été utilisé pour l'acquisition de données sur d'autres bassins versants non-discutés ici. Il est donc à espérer que ces données soient utilisées pour approfondir les résultats détaillés dans les chapitres 5 à 7 de cette thèse.

## **8.2 Recherches fondamentales**

Les chapitres 5 à 7 présentent des résultats de recherches fondamentales qui répondent à trois lacunes de connaissance spécifiques concernant les refuges thermiques et leurs effets sur les salmonidés. Ces manques de connaissances concernent la variabilité temporelle des refuges thermiques, leur distribution spatiale, et leur rôle sur les mouvements des tacons en période de canicule.

Le chapitre cinq discute de l'importante question de la variabilité temporelle des refuges thermiques et plus spécifiquement du rôle que jouent les conditions hydrométéorologiques sur l'abondance des refuges et l'hétérogénéité thermique du profil en long d'une rivière. Les résultats indiquent que la variabilité temporelle de la distribution spatiale des refuges thermiques varie notamment en fonction du type de refuge thermique. Ainsi, il a été observé que les refuges créés par des processus d'eau souterraine, bien qu'ils soient les plus abondants, sont aussi beaucoup plus variables dans le temps que les refuges thermiques associés au réseau de drainage d'une rivière. Ce résultat a des implications importantes concernant la permanence de l'accès des salmonidés aux refuges thermiques. En effet, si une majorité des refuges froids d'une rivière sont éphémères, les poissons seront plus à risque durant les canicules, devant se déplacer davantage afin de trouver un refuge thermique assurant leur survie. En sachant cela,

le rapport entre le nombre de refuges thermiques stables et éphémères pourrait être utilisé afin d'identifier les rivières ou les populations des salmonidés qui seront les plus sensibles aux changements climatiques futurs, permettant ainsi de mieux cibler les efforts de conservation et de gestion.

Il a aussi été noté que la variabilité temporelle des refuges thermiques provenant de l'eau souterraine, ainsi que la complexité thermique des profils en long, étaient liées à des variables hydrométéorologiques de longue et courte durées. Bien qu'il soit prévu que les changements climatiques auront un impact sur le régime hydrologique et thermique des rivières, aucune étude n'existe concernant le rôle qu'exerceront les refuges thermiques sur les effets des changements du climat sur la répartition géographique du saumon atlantique. Les résultats de cette étude pourraient donc être combinés avec des modèles régionaux climatique de des modèles hydrologiques afin d'estimer comment des variations de la précipitation et du débit influenceront la disponibilité des refuges thermiques et des tronçons froids. Ces données permettraient de calculer la perte d'habitat thermique potentiel selon différents scénarios climatiques et de mettre en place des stratégies pour les protéger ou les restaurer. Par ailleurs, cette étude a démontré que la variabilité temporelle des refuges thermiques est tout aussi importante que la variabilité spatiale, et qu'elle doit donc être prise en considération dans les futurs plans de gestion des rivières à saumon.

Le deuxième volet de recherche fondamentale contenue dans cette thèse consistait à obtenir une meilleure compréhension des facteurs régissant la distribution spatiale des refuges thermiques à l'échelle du «riverscape». Les résultats indiquent que leur distribution spatiale varie en fonction des processus physiques qui les créent. Tandis que les refuges thermiques provenant du réseau de drainage sont distribués de façon quasi-régulière dans l'ensemble du bassin versant, ceux associés à l'eau souterraine sont non seulement plus abondants, mais aussi regroupés en très haute densité dans les portions du bassin versant présentant le plus de variabilité topographique. Cette importante variabilité spatiale dans l'abondance des différents types de refuges pose une question importante en ce qui concerne l'arrangement spatiale des refuges thermiques : est-il plus avantageux pour un saumon juvénile de sélectionner un habitat dans un secteur de rivière ayant une haute densité de refuges d'eau souterraine, sachant qu'ils sont éphémères, ou est-ce préférable de demeurer à proximité d'un refuge de tributaire froid compte tenu du fait que la densité de juvéniles risque d'y être grande, même en dehors des périodes de canicules, en raison du plus faible nombre de refuges de ce type? Bien que la réponse à cette question ne soit pas encore connue, lorsqu'elle le sera, les données du genre

de celles présentées dans cette thèse pourront être utilisées afin d'identifier les tronçons ou les rivières où des augmentations de la température de l'eau causées par le changement climatique risquent d'avoir le plus grand impact.

En outre, cette recherche doctorale a montré que la distribution spatiale des refuges thermiques (en termes de densité par kilomètre et de leur présence ou absence) est fortement liée à des facteurs hydrogéomorphologiques, à savoir, le confinement de la vallée, la courbure du chenal et la proximité des vallées tributaires. Ces liens fournissent un éclairage sur les processus géomorphologiques et hydrologiques fondamentaux qui régissent les résurgences riveraine d'eau souterraine, et démontrent le rôle important que joue la topographie du bassin versant sur le nombre et la localisation des refuges thermiques. Ces variables hydromorphologiques pourraient être utilisées afin d'identifier le potentiel de productions de refuges thermiques d'un tronçon ou d'une rivière. Ceci permettrait aux gestionnaires de bassins versants de déterminer, sans survol aérien, les rivières ou tronçons qui seront théoriquement «riche» ou «pauvre» en termes de refuges. Ces endroits pourraient alors faire l'objet d'efforts de protections supérieurs pour minimiser les activités anthropiques susceptible de les affecter. Par ailleurs, ces données pourraient aussi être combinées avec des modèles déterministes reliant les régimes de résurgence de l'eau souterraine aux sorties des modèles de circulation régionale, afin d'identifier comment la distribution spatiale des refuges thermiques pourra changer dans le futur. Bien qu'une telle étude ne soit probablement pas possible présentement en raison des limitations informatiques, il est probable que cela deviendra envisageable dans un avenir très proche.

Le chapitre 7 complète le projet de doctorat en retournant à la raison d'être de l'étude des refuges thermiques, à savoir, la menace posée par la température de l'eau élevée sur les salmonidés. Plus spécifiquement, nous avons caractérisé le mouvement des poissons à l'échelle du tronçon en réponse à des périodes d'eau chaude durant des vagues de chaleur. L'expérience de marquage-recapture a permis d'observer que les poissons forment non seulement des agrégations durant les épisodes chauds, mais aussi qu'ils effectuent des mouvements dans le chenal principal quand la température de l'eau dépasse  $\sim 28^{\circ}$  C. Le fait que ces détections soient observées approximativement deux heures avant le pic des agrégations indique que les poissons font des mouvements à l'échelle du tronçon en réponse aux températures élevés, vraisemblablement à la recherche d'habitats froids à des fins de thermorégulation. Ces données représentent la première observation du mouvement des tacons à l'échelle du tronçon et suggèrent que l'impact de la température élevée sur les populations de salmonidés dépend de leur capacité de se déplacer vers les refuges thermiques.

Il a aussi été constaté que des métriques de température simples sont capables de prédire l'occurrence de ces mouvements avec un bon niveau de précision. Le fait que les modèles logistiques associent les mouvements à un seuil de température de 28° C supporte le corpus croissant de recherche qui suggèrent que les tacons du saumon atlantique sont obligés de chercher de l'eau fraîche une fois la limite de température létale initiale supérieure est atteinte. Il est à espérer que ces résultats serviront à mieux informer les stratégies de fermeture des rivières durant les canicules afin de protéger les poissons. Par ailleurs, les seuils de température qui résultent des modèles logistiques pourraient être utilisés par les organismes de bassins versants pour déterminer *a posteriori* les jours au cours desquels les saumons ont été soumis à un stress thermique en vue de leur laisser suffisamment de temps pour récupérer. À la lumière de la menace croissante posée par le changement climatique, des outils tels que ceux-ci pourraient être d'une importance vitale pour la préservation des populations de poissons à venir.

### **8.3 Développements futurs**

Les constats de cette thèse soulèvent des avenues de recherche futures importantes en ce qui concerne la variabilité spatio-temporelle des refuges thermiques et leurs liens avec les salmonidés. Bien que les résultats de recherche présentés dans cette thèse contribuent de façon significative à l'ensemble de connaissances concernant les liens entre la température de l'eau et les salmonidés, ceux-ci ne font qu'effleurer la surface de ce domaine de recherche d'une importance cruciale dans le contexte actuel du réchauffement du climat. Une myriade de questions de recherche devra donc encore être étudiée.

En ce qui concerne la variabilité temporelle des refuges thermiques, toute recherche future devrait être axée sur des périodes d'échantillonnages plus étalées que celles documentées jusqu'à présent afin d'augmenter l'étendue de la variabilité des corrélations entre les paramètres hydrométéorologiques et l'abondance des refuges thermiques ou l'hétérogénéité thermique du profil en long. Bien que les corrélations discutées dans le chapitre 5 étaient fortement significatives, ils bénéficieraient d'une plus grande gamme de valeurs afin d'explorer la variabilité du nombre de refuges ou de la complexité thermique d'une rivière résultant des événements hydrométéorologiques extrêmes tels les tempêtes, les sécheresses, ou, sur une plus longue durée, les hivers très secs ou très pluvieux. Dans le même ordre d'idée, il serait

aussi intéressant d'examiner la variabilité saisonnière des refuges thermiques. Tandis que nous avons ici évalué leur variabilité d'un été à l'autre, il existe très peu de données concernant comment les refuges thermiques varient entre l'été et l'hiver ou à l'intérieur d'une même saison. Malgré que des études nombreuses examinent l'utilisation des zones de résurgence sur la survie des œufs de salmonidés et la protection des nids (ex. Hansen, 1975; Curry et al., 1995; Baxter and McPhail, 1999; Soulsby et al., 2009), aucune étude n'a encore examiné si les refuges thermiques froids persistent durant l'hiver comme des refuges chauds, ni leur variabilité spatio-temporelle hivernale. Une telle étude serait donc très intéressante afin de déterminer l'effet possible des refuges thermiques froids et chauds sur la distribution inter-saisonnière de salmonidés.

Concernant la distribution des refuges thermiques, le chapitre 6 discute des mécanismes régissant leur variabilité spatiale, notamment celle des refuges provenant de l'eau souterraine. Cependant, tel que discuté dans l'article, des données de qualité supérieure telles que celles provenant de modèles numériques à partir des données LiDAR ou des cartes géologiques à haute résolution auraient vraisemblablement permis la réduction de l'erreur associée avec les régressions et les indices de Jacobs. Une étude utilisant ces sources de données améliorées devrait donc être une priorité pour le futur. Ces données permettraient également vraisemblablement une modélisation déterministe de la variabilité spatiale des refuges thermiques. De même, tandis que cette thèse a mis en évidence la variabilité spatiale des refuges thermiques, les causes sous-jacentes à la complexité du profil thermique en long des rivières en termes des tronçons froids et chauds demeurent peu étudiés. Tandis que les mécanismes contrôlant ces tronçons ont été discutés dans le chapitre cinq (ex. terrain agricole, terrasses alluviales), une étude quantitative examinant en détail ces phénomènes serait d'une grande importance. Par ailleurs, toute étude future considérant la distribution spatiale des refuges thermiques devrait viser une meilleure compréhension de leur variabilité et des mécanismes qui les régissent à l'échelle régionale. Une telle connaissance permettrait de déterminer si une densité de refuges thermiques élevée dans certaines régions rend les populations de poissons plus résilientes au changement climatique que dans des régions où les refuges sont peu abondants. Il est probable que la variabilité régionale des refuges thermiques et des patrons de l'hétérogénéité thermique soit une fonction de différences fondamentales dans la géologie des bassins versants en termes de leur perméabilité et de leur topographie. Les recherches futures devraient donc viser à examiner le rôle de la géologie de surface et du substrat rocheux, et de la topographie sur les variations régionales dans l'abondance et la distribution des apports d'eau froide.

Malgré les résultats présentés au chapitre 7, la réponse des salmonidés aux refuges thermiques demeure peu connue, particulièrement à l'échelle du paysage lotique. Un moyen par lequel cette situation pourrait être améliorée serait de répéter des expériences similaires dans d'autres régions afin de comprendre si les indices thermiques et temporels associés avec le mouvement des poissons à l'échelle du tronçon sont similaires entre des bassins versants différents. Il serait aussi intéressant de déterminer si les seuils de température associés aux évènements d'agrégation dans les refuges thermiques sont toujours les mêmes, ou si les populations de saumon atlantique dans les systèmes affectés par des températures élevées, comme la rivière Ouelle, sont adaptés aux températures élevées. Par ailleurs, l'utilisation d'une plus grande quantité d'antennes PIT améliorerait la qualité des études futures en permettant la détection des poissons tout au long du tronçon d'étude. Il serait alors possible de quantifier précisément le mouvement des poissons et de déterminer les trajets d'individuels suivis afin d'accéder aux refuges thermiques.

Des recherches antérieures ont déjà démontré des liens entre la localisation des refuges thermiques et la distribution de différentes espèces de salmonidés du Pacifique (ex. Torgersen et al., 1999; Ebersole et al., 2001; Fausch et al., 2002; Ebersole et al., 2003b). Cependant, des études similaires n'ont jamais été réalisées pour le saumon Atlantique. Ainsi, étant donné que les données détaillées dans le chapitre 6 comprennent la localisation de tous les refuges thermiques présents dans l'ensemble des rivières à saumon du bassin versant de la Restigouche, il serait théoriquement possible d'effectuer une étude de style «riverscape» afin d'éclairer les liens entre la densité de saumons et la distribution des refuges thermiques à l'échelle du bassin versant. Compte tenu du fait qu'il existe déjà des données historiques de densités de saumons juvéniles sur la rivière Restigouche, une telle étude pourrait permettre de déterminer les liens possibles entre la distribution des refuges thermiques et celles des saumons atlantiques à très grande échelle. Cette étude pourrait avoir des conséquences importantes pour la gestion à l'échelle du bassin versant des populations de salmonidés dans les rivières impactées par la température et pourrait donc aider les efforts de conservation contre la menace du changement climatique.

## 8.4 Remarques de clôture

Dans leurs déclarations finales, Fausch et al. (2002) ont noté qu'il était nécessaire de fournir aux chercheurs et aux gestionnaires des bassins versants les outils appropriés pour protéger la faune fluviale des influences anthropiques néfastes. Nous espérons que les avancées techniques et les résultats de recherche fondamentale contenus dans cette thèse contribueront à la survie de saumon atlantique face à la menace du changement climatique. Par ailleurs, nous souhaitons que les résultats de ces études renforcent la compréhension scientifique des liens entre le paysage fluvial, la température de l'eau des rivières et la faune fluviale, en vue de mieux comprendre l'écosystème du milieu fluvial dans son ensemble. Malgré cela, il reste énormément de recherches à faire afin d'obtenir une meilleure compréhension des interactions entre les processus physiques et écologiques des rivières, non seulement en ce qui concerne la température de l'eau mais aussi tous autres facteurs abiotiques et biotiques. Il est donc à espérer que les chercheurs travaillant dans le domaine fluvial continuent à utiliser et à développer de nouveaux outils et techniques afin de repousser les limites de la recherche fondamentale à l'échelle du paysage lotique et ainsi faire progresser la connaissance de ces environnements importants et délicats.





## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Achord, S., Sandford, B.P., Smith, S.G., Wassard, W.R., & Prentice, E.F. (2012). In-stream monitoring of PIT-tagged wild spring/summer Chinook salmon juveniles in Valley Creek, Idaho. In J.R. McKenzie, B. Parsons, A.C. Seitz, R.K. Kopf, M.G. Mesa, & Q. Phelps (Eds.). *Advances in Fish Tagging and Marking Technology* (pp. 163-176). Bethesda, MD: American Fisheries Society
- Alber, A., & Piégay, H. (2011). Spatial disaggregation and aggregation procedures for characterizing fluvial features at the network-scale: Application to the Rhône basin (France). *Geomorphology*, 125, 343-360
- Anderson, J.M., & Wilson, S.B. (1984). The physical basis of current infrared remote-sensing techniques and the interpretation of data from aerial surveys. *International Journal of Remote Sensing*, 5, 1-18
- Anderson, J.M., Duck, R.W., & McManus, J. (1995). Thermal radiometry: a rapid means of determining surface water temperature variations in lakes and reservoirs. *Journal of Hydrology*, 173, 131-144
- Anding, D., & Kauth, R. (1970). Estimation of sea surface temperature from space. *Remote Sensing of Environment*, 1, 217-220
- Armstrong, J., & Schindler, D. (2013). Going with the Flow: Spatial Distributions of Juvenile Coho Salmon Track an Annually Shifting Mosaic of Water Temperature. *Ecosystems*, 1-13
- Armstrong, J.D., Kemp, P.S., Kennedy, G.J.A., Ladle, M., & Milner, N.J. (2003). Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research*, 62, 143-170
- Arnell, N.W. (1999). The effect of climate change on hydrological regimes in Europe: a continental perspective. *Global Environmental Change*, 9, 5-23
- Arnell, N.W., & Reynard, N.S. (1996). The effects of climate change due to global warming on river flows in Great Britain. *Journal of Hydrology*, 183, 397-424
- Arnold, G.P., Webb, P.W., & Holford, B.H. (1991). The role of the pectoral fins in station-holding of Atlantic salmon parr (*Salmo salar L.*). *Journal of Experimental Biology*, 156, 625-629
- Arrigoni, A.S., Poole, G.C., Mertes, L.A.K., O'Daniel, S.J., Woessner, W.W., & Thomas, S.A. (2008). Buffered, lagged, or cooled? Disentangling hyporheic influences on temperature cycles in stream channels. *Water Resources Research*, 44, W09418
- Atwell, B.H., MacDonald, R.B., & Bartolucci, L.A. (1971). Thermal mapping of streams from airborne radiometric scanning. *Water Resources Bulletin*, 7, 228-243
- Baird, O.E., & Krueger, C.C. (2003). Behavioral Thermoregulation of Brook and Rainbow Trout: Comparison of Summer Habitat Use in an Adirondack River, New York. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132, 1194-1206
- Barton, B. (1997). Stress in finfish: past, present and future-a historical perspective. In G.K. Iwama, A.D. Pickering, J.P. Sumpter, & C.B. Schreck (Eds.), *Fish stress and health in aquaculture* (pp. 1-34). Cambridge University Press: Cambridge, UK

- Bastable, H.G., Shuttleworth, W.J., Dallarosa, R.L.G., Fisch, G., & Nobre, C.A. (1993). Observations of climate, albedo, and surface radiation over cleared and undisturbed amazonian forest. *International Journal of Climatology*, 13, 783-796
- Basu, N., Nakano, T., Grau, E.G., & Iwama, G.K. (2001). The Effects of Cortisol on Heat Shock Protein 70 Levels in Two Fish Species. *General and Comparative Endocrinology*, 124, 97-105
- Basu, N., Todgham, A.E., Ackerman, P.A., Bibeau, M.R., Nakano, K., Schulte, P.M., & Iwama, G.K. (2002). Heat shock protein genes and their functional significance in fish. *Gene*, 295, 173-183
- Battin, J., Wiley, M.W., Ruckelshaus, M.H., Palmer, R.N., Korb, E., Bartz, K.K., & Imaki, H. (2007). Projected impacts of climate change on salmon habitat restoration. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 6720-6725
- Baxter, C.V., & Hauer, F.R. (2000). Geomorphology, hyporheic exchange, and selection of spawning habitat by bull trout (*Salvelinus confluentus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 1470-1481
- Baxter, C.V., Frissell, C.A., & Hauer, F.R. (1999). Geomorphology, Logging Roads, and the Distribution of Bull Trout Spawning in a Forested River Basin: Implications for Management and Conservation. *Transactions of the American Fisheries Society*, 128, 854-867
- Baxter, J.S., & McPhail, J.D. (1999). The influence of redd site selection, groundwater upwelling, and over-winter incubation temperature on survival of bull trout (*Salvelinus confluentus*) from egg to alevin. *Canadian Journal of Zoology*, 77, 1233-1239
- Becker, A., Finger, P., Meyer-Christoffer, A., Rudolf, B., Schamm, K., Schneider, U., & Ziese, M. (2013). A description of the global land-surface precipitation data products of the Global Precipitation Climatology Centre with sample applications including centennial (trend) analysis from 1901–present. *Earth Syst. Sci. Data*, 5, 71-99
- Beitinger, T., & Bennett, W. (2000). Quantification of the Role of Acclimation Temperature in Temperature Tolerance of Fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 58, 277-288
- Beitinger, T., Bennett, W., & McCauley, R. (2000). Temperature Tolerances of North American Freshwater Fishes Exposed to Dynamic Changes in Temperature. *Environmental Biology of Fishes*, 58, 237-275
- Belknap, W., & Naiman, R.J. (1998). A GIS and TIR procedure to detect and map wall-base channels in Western Washington. *Journal of Environmental Management*, 52, 147-160
- Benda, L.E.E., Poff, N.L., Miller, D., Dunne, T., Reeves, G., Pess, G., & Pollock, M. (2004). The Network Dynamics Hypothesis: How Channel Networks Structure Riverine Habitats. *BioScience*, 54, 413-427
- Benjamin, J.R., Dunham, J.B., & Dare, M.R. (2007). Invasion by Nonnative Brook Trout in Panther Creek, Idaho: Roles of Local Habitat Quality, Biotic Resistance, and Connectivity to Source Habitats. *Transactions of the American Fisheries Society*, 136, 875-888
- Benyahya, L., Caissie, D., Satish, M.G., & El-Jabi, N. (2012). Long-wave radiation and heat flux estimates within a small tributary in Catamaran Brook (New Brunswick, Canada). *Hydrological Processes*, 26, 475-484
- Bergeron, N., & Carbonneau, P.E. (2012). Geosalar: Innovative Remote Sensing Methods for Spatially Continuous Mapping of Fluvial Habitat at Riverscape Scale. In P.E. Carbonneau & H. Piégay (Eds.), *Fluvial Remote Sensing for Science and Management* (pp. 193-213). Chichester, UK: Wiley-Blackwell

- Berk, A., Anderson, G.P., Acharya, P.K., Bernstein, L.S., Muratov, L., Lee, J., Fox, M.J., Adler-Golden, S.M., Chetwynd, J.J.H., Hoke, M.L., Lockwood, R.B., Gardner, J.A., Cooley, T.W., & Lewis, P.E. (2004). MODTRAN5: a reformulated atmospheric band model with auxiliary species and practical multiple scattering options. In (pp. 341-347)
- Berman, C.H., & Quinn, T.P. (1991). Behavioural thermoregulation and homing by spring chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum), in the Yakima River. *Journal of Fish Biology*, 39, 301-312
- Bernstein, R.L. (1982). Sea surface temperature estimation using the NOAA 6 satellite advanced very high resolution radiometer. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 87, 9455-9465
- Bertrand, M., Piégay, H., Pont, D., Liébault, F., & Sauquet, E. (2013). Sensitivity analysis of environmental changes associated with riverscape evolutions following sediment reintroduction: geomatic approach on the Drôme River network, France. *International Journal of River Basin Management*, 11, 19-32
- Beschta, R. (1987). Riparian shade and stream temperature: an alternative perspective. *Rangelands*, 19, 25-28
- Bilby, R.E. (1984). Characteristics and Frequency of Cool-water Areas in a Western Washington Stream. *Journal of Freshwater Ecology*, 2, 593-602
- Blann, K., Frost Nerbonne, J., & Vondracek, B. (2002). Relationship of Riparian Buffer Type to Water Temperature in the Driftless Area Ecoregion of Minnesota. *North American Journal of Fisheries Management*, 22, 441-451
- Blouin-Demers, G., & Weatherhead, P.J. (2002). Habitat-specific behavioural thermoregulation by black rat snakes (*Elaphe obsoleta obsoleta*). *Oikos*, 97, 59-68
- Boberg, F., Berg, P., Thejll, P., Gutowski, W., & Christensen, J. (2009). Improved confidence in climate change projections of precipitation evaluated using daily statistics from the PRUDENCE ensemble. *Climate Dynamics*, 32, 1097-1106
- Booth, D.T., Cox, S.E., & Simonds, G. (2007). Riparian monitoring using 2-cm GSD aerial photography. *Ecological Indicators*, 7, 636-648
- Boulanger, V., Baltzinger, C., Saïd, S., Ballon, P., Picard, J.-F., & Dupouey, J.-L. (2009). Ranking temperate woody species along a gradient of browsing by deer. *Forest Ecology and Management*, 258, 1397-1406
- Boxall, G., Giannico, G., & Li, H. (2008). Landscape topography and the distribution of Lahontan cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki henshawi*) in a high desert stream. *Environmental Biology of Fishes*, 82, 71-84
- Bradford, M.J., & Heinonen, J.S. (2008). Low Flows, Instream Flow Needs and Fish Ecology in Small Streams. *Canadian Water Resources Journal / Revue canadienne des ressources hydriques*, 33, 165-180
- Breau, C. (2013). Knowledge of fish physiology used to set water temperature thresholds for in-season closures of Atlantic salmon (*Salmo salar*) recreational fisheries. Department of Fisheries and Oceans, Canadian Science Advisory Secretariat. 2012/163, 24 p
- Breau, C., Cunjak, R.A., & Bremset, G. (2007). Age-specific aggregation of wild juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* at cool water sources during high temperature events. *Journal of Fish Biology*, 71, 1179-1191

- Breau, C., Cunjak, R.A., & Peake, S.J. (2011). Behaviour during elevated water temperatures: can physiology explain movement of juvenile Atlantic salmon to cool water? *Journal of Animal Ecology*, *80*, 844-853
- Brett, J.R. (1956). Some Principles in the Thermal Requirements of Fishes. *The Quarterly Review of Biology*, *31*, 75-87
- Brett, J.R. (1971). Energetic Responses of Salmon to Temperature. A Study of Some Thermal Relations in the Physiology and Freshwater Ecology of Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*). *American Zoologist*, *11*, 99-113
- Breuer, M., & Albertz, J. (2000). Geometric correction of airborne whiskbroom scanner imagery using hybrid auxiliary data. *International Archives of Photogrammetry and Remote Sensing*, *XXXIII*, 93-100
- Brown, G.W. (1969). Predicting Temperatures of Small Streams. *Water Resources Research*, *5*, 68-75
- Brown, L.E., & Hannah, D.M. (2008). Spatial heterogeneity of water temperature across an alpine river basin. *Hydrological Processes*, *22*, 954-967
- Brunke, M., & Gonser, T. (1997). The ecological significance of exchange processes between rivers and groundwater. *Freshwater Biology*, *37*, 1-33
- Brutsaert, W. (1998). Land-surface water vapor and sensible heat flux: Spatial variability, homogeneity, and measurement scales. *Water Resources Research*, *34*, 2433-2442
- Bujold, J.-N. (2010). Utilisation de la technologie des transpondeurs passifs (PIT-tags) pour l'étude du comportement spatial des salmonidés dans un tributaire de la rivière Ste-Marguerite (Saguenay, Québec). Mémoire de maîtrise en sciences de l'eau. Institut national de la Recherche Scientifique, Québec
- Burke, E.J., & Brown, S.J. (2008). Evaluating Uncertainties in the Projection of Future Drought. *Journal of Hydrometeorology*, *9*, 292-299
- Burkholder, B.K., Grant, G.E., Haggerty, R., Khangaonkar, T., & Wampler, P.J. (2008). Influence of hyporheic flow and geomorphology on temperature of a large, gravel-bed river, Clackamas River, Oregon, USA. *Hydrological Processes*, *22*, 941-953
- Burnham, K.P., & Anderson, D.R. (2002). *Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. New York: Springer-Verlag, 488 p
- Bush, E.J., Loder, J.W., James, T.S., Mortsch, L.D., & Cohen, S.J. (2014). An Overview of Canada's Changing Climate. In Warren, F.J. & Lemmen, D.S. (Eds.). *Canada in a Changing Climate: Sector Perspectives on Impacts and Adaptation* (pp. 23-64). Ottawa, ON: Government of Canada
- Buttle, J.M., Boon, S., Peters, D.L., Spence, C., van Meerveld, H.J., & Whitfield, P.H. (2012). An Overview of Temporary Stream Hydrology in Canada. *Canadian Water Resources Journal / Revue canadienne des ressources hydriques*, *37*, 279-310
- Caesar, J., & Lowe, J.A. (2012). Comparing the impacts of mitigation versus non-intervention scenarios on future temperature and precipitation extremes in the HadGEM2 climate model. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, *117*, D15109
- Cairns, D. (2001). An Evaluation of Possible Causes of the Decline in Pre-fishery Abundance of North American Atlantic Salmon, Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 2358, Minister of Public Works and Government Services Canada, 62 p

- Caissie, D. (2006). The thermal regime of rivers: a review. *Freshwater Biology*, 51, 1389-1406
- Caissie, D., Breau, C., Hayward, J., & Cameron, P. (2012). Water temperature characteristics of the Miramichi and Restigouche Rivers. Canadian Science Advisory Secretariat, Research Document 2012/165, p
- Caissie, D., Satish, M.G., & El-Jabi, N. (2007). Predicting water temperatures using a deterministic model: Application on Miramichi River catchments (New Brunswick, Canada). *Journal of Hydrology*, 336, 303-315
- Canon (2010). *EOS Utility 2.8*. Canon Inc, Tokyo, Japan
- Carbonneau, P.E., & Piégay, H. (2012). Introduction: The Growing Use of Imagery in Fundamental and Applied River Sciences. *Fluvial Remote Sensing for Science and Management* (pp. 1-18): John Wiley & Sons, Ltd
- Carbonneau, P.E., Fonstad, M.A., Marcus, W.A., & Dugdale, S.J. (2012). Making riverscapes real. *Geomorphology*, 137, 74-86
- Carbonneau, P.E., Lane, S.N., & Bergeron, N.E. (2004). Catchment-scale mapping of surface grain size in gravel bed rivers using airborne digital imagery. *Water Resources Research*, 40, W07202
- Carbonneau, P.E., Lane, S.N., & Bergeron, N.E. (2006). Feature based image processing methods applied to bathymetric measurements from airborne remote sensing in fluvial environments. *Earth Surface Processes and Landforms*, 31, 1413-1423
- Carbonneau, P.E., Piégay, H., Lejot, J., Dunford, R., & Michel, K. (2012). Hyperspatial Imagery in Riverine Environments. In P.E. Carbonneau, & H. Piégay (Eds.), *Fluvial Remote Sensing for Science and Management* (pp. 163-189). Chichester, UK: Wiley-Blackwell
- Cardenas, M.B., Harvey, J.W., Packman, A.I., & Scott, D.T. (2008). Ground-based thermography of fluvial systems at low and high discharge reveals potential complex thermal heterogeneity driven by flow variation and bioroughness. *Hydrological Processes*, 22, 980-986
- Cardenas, M.B., Wilson, J.L., & Zlotnik, V.A. (2004). Impact of heterogeneity, bed forms, and stream curvature on subchannel hyporheic exchange. *Water Resources Research*, 40, W08307
- Carroll, J.L. (2003). *Geology of the Kedgwick, Gounamitz River, States Brook and Menneval map areas (NTS 21 O/11, 21 O/12, 21 O/13 and 21 O/14), Restigouche County, New Brunswick*, New Brunswick Department of Natural Resources: Minerals. Policy and Planning Division.
- Castillo, E., Pereda, R., Luis, J., Medina, R., & Viguri, J. (2011). Sediment grain size estimation using airborne remote sensing, field sampling, and robust statistic. *Environmental Monitoring and Assessment*, 181, 431-444
- Cederholm, C.J., Scarlett, W.J., & Peterson, N.P. (1988). Low-Cost Enhancement Technique for Winter Habitat of Juvenile Coho Salmon. *North American Journal of Fisheries Management*, 8, 438-441
- Chauvin, L. (1991). *Le SIGÉOM : le nouveau système d'information géominière du Québec*. Québec: Gouvernement du Québec, Ministère de l'énergie et des ressources, PRO 91-13
- Chelliah, M., & Arkin, P. (1992). Large-Scale Interannual Variability of Monthly Outgoing Longwave Radiation Anomalies over the Global Tropics. *Journal of Climate*, 5, 371-389
- Chen, W., & Mied, R.P. (2013). River velocities from sequential multispectral remote sensing images. *Water Resources Research*, 49, 3093-3103

- Chen, Z., Grasby, S.E., & Osadetz, K.G. (2002). Predicting average annual groundwater levels from climatic variables: an empirical model. *Journal of Hydrology*, 260, 102-117
- Cherkauer, D.S., & Ansari, S.A. (2005). Estimating Ground Water Recharge from Topography, Hydrogeology, and Land Cover. *Ground Water*, 43, 102-112
- Cherkauer, K.A., Burges, S.J., Handcock, R.N., Kay, J.E., Kampf, S.K., & Gillespie, A.R. (2005). Assessing satellite-based and aircraft-based thermal infrared remote sensing for monitoring pacific northwest river temperature. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 41, 1149-1159
- Chikita, K.A., Kaminaga, R., Kudo, I., Wada, T., & Kim, Y. (2010). Parameters determining water temperature of a proglacial stream: The Phelan Creek and the Gulkana Glacier, Alaska. *River Research and Applications*, 26, 995-1004
- Chou, C., Neelin, J.D., Chen, C.-A., & Tu, J.-Y. (2009). Evaluating the "Rich-Get-Richer" Mechanism in Tropical Precipitation Change under Global Warming. *Journal of Climate*, 22, 1982-2005
- Clark, M.E., Rose, K.A., Levine, D.A., & Hargrove, W.W. (2001). Predicting climate change effects on appalachian trout: combining GIS and individual-based modeling. *Ecological Applications*, 11, 161-178
- Cleator, H., Earle, J., Fitch, L., Humphries, S., Koops, M., Martin, K., Mayhood, D., Petry, S., Pacas, C., Stelfox, J., & Wig, D. (2009). Information relevant to a recovery potential assessment of pure native Westslope Cutthroat Trout, Alberta population, Department of Fisheries and Oceans, Canadian Science Advisory Secretariat, 2009/036, 24 p
- Conallin, J., Boegh, E., & Jensen, J.K. (2010). Instream physical habitat modelling types: an analysis as stream hydromorphological modelling tools for EU water resource managers. *International Journal of River Basin Management*, 8, 93-107
- Conrath, B.J., Hanel, R.A., Kunde, V.G., & Prabhakara, C. (1970). The Infrared Interferometer Experiment on Nimbus 3. *Journal of Geophysical Research*, 75, 5831-5857
- Coumou, D., & Rahmstorf, S. (2012). A decade of weather extremes. *Nature Clim. Change*, 2, 491-496
- Coutant, C.C. (1973). Effect of Thermal Shock on Vulnerability of Juvenile Salmonids to Predation. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 30, 965-973
- Cozzetto, K., McKnight, D., Nylén, T., & Fountain, A. (2006). Experimental investigations into processes controlling stream and hyporheic temperatures, Fryxell Basin, Antarctica. *Advances in Water Resources*, 29, 130-153
- Crawford, T.M., & Duchon, C.E. (1999). An Improved Parameterization for Estimating Effective Atmospheric Emissivity for Use in Calculating Daytime Downwelling Longwave Radiation. *Journal of Applied Meteorology*, 38, 474-480
- Crickmay, G.W. (1932). Evidence of Taconic orogeny in Matapedia Valley, Quebec. *American Journal of Science*, 5-24, 368-386
- Crisp, D.T. (1993). The environmental requirements of salmon and trout in fresh water. In, *Freshwater Forum* (pp. 176-202)
- Cristea, N.C., & Burges, S.J. (2009). Use of Thermal Infrared Imagery to Complement Monitoring and Modeling of Spatial Stream Temperatures. *Journal of Hydrologic Engineering*, 14, 1080-1090

- Crozier, L.G., Hendry, A.P., Lawson, P.W., Quinn, T.P., Mantua, N.J., Battin, J., Shaw, R.G., & Huey, R.B. (2008). Potential responses to climate change in organisms with complex life histories: evolution and plasticity in Pacific salmon. *Evolutionary Applications*, 1, 252-270
- Cunjak, R., Roussel, J.M., Gray, M., Dietrich, J., Cartwright, D., Munkittrick, K., & Jardine, T. (2005). Using stable isotope analysis with telemetry or mark-recapture data to identify fish movement and foraging. *Oecologia*, 144, 636-646
- 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, 267-282
- Cunjak, R.A., Caissie, D., El-Jabi, N., Hardie, P., Conlon, J., Pollock, T., Giberson, D., & Komadina-Douthwright, S. (1993). *The Catamaran Brook (New Brunswick) Habitat Research Project: Biological, Physical and Chemical Conditions (1990-1992)*. Moncton, New Brunswick: Canadian Technical Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1914, Department of Fisheries and Oceans, 81 p
- Cunjak, R.A., Prowse, T.D., & Parrish, D.L. (1998). Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: "the season of parr discontent"? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 161-180
- Curry, R. A. (2002). *Restigouche River water quality report, 1997-2000*. New Brunswick Cooperative Fish and Wildlife Research Unit, Fisheries Report Series #02-05
- Curry, R.A., Noakes, D.L.G., & Morgan, G.E. (1995). Groundwater and the incubation and emergence of brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52, 1741-1749
- Curtarelli, M.P., Alcântara, E.H., Rennó, C.D., & Stech, J.L. (2013). Modeling the effects of cold front passages on the heat fluxes and thermal structure of a tropical hydroelectric reservoir. *Hydrol. Earth Syst. Sci. Discuss.*, 10, 8467-8502
- Dai, A. (2011). Drought under global warming: a review. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*, 2, 45-65
- Dai, A. (2013). Increasing drought under global warming in observations and models. *Nature Climate Change*, 3, 52-58
- Danielescu, S., MacQuarrie, K.T.B., & Faux, R.N. (2009). The integration of thermal infrared imaging, discharge measurements and numerical simulation to quantify the relative contributions of freshwater inflows to small estuaries in Atlantic Canada. *Hydrological Processes*, 23, 2847-2859
- Davey, C., & Lapointe, M. (2007). Sedimentary links and the spatial organization of Atlantic salmon (*Salmo salar*) spawning habitat in a Canadian Shield river. *Geomorphology*, 83, 82-96
- Decker, R., & Gribba-Yukawa, K. (2010). Sales Forecasting in High-Technology Markets: A Utility-Based Approach. *Journal of Product Innovation Management*, 27, 115-129
- Deitchman, R.S., & Loheide, S.P., II (2009). Ground-based thermal imaging of groundwater flow processes at the seepage face. *Geophys. Res. Lett.*, 36, L14401
- Delaunay, B. (1934). Sur la sphère vide. *Bulletin of the Academy of Sciences of the USSR*, 793-800
- Della-Marta, P.M., Haylock, M.R., Luterbacher, J., & Wanner, H. (2007). Doubled length of western European summer heat waves since 1880. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 112, D15103

Department of Fisheries and Oceans, & Québec Ministère des Ressources naturelles et de la Faune (2009). Conservation Status Report, Atlantic Salmon in Atlantic Canada and Québec: PART II – Anthropogenic Considerations, Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences No. 2870, 157 p

Deser, C., Phillips, A., Bourdette, V., & Teng, H. (2012). Uncertainty in climate change projections: the role of internal variability. *Climate Dynamics*, 38, 527-546

Despini, F., & Teggi, S. (2013). Analysis of temperature maps of waterbodies obtained from ASTER TIR images. *International Journal of Remote Sensing*, 34, 3636-3653

Dijkstra, E.W. (1959). A note on two problems in connexion with graphs. *Numerische Mathematik*, 1, 269-271

Dionne, J.-C. (1988). Note sur les variations du niveau marin relatif à l'Holocène, à Rivière-Ouelle, côte sud du Saint-Laurent. *Géographie physique et Quaternaire*, 42, 83-88

Dionne, J.-C., & Pfalzgraf, F. (2001). Fluctuations holocènes du niveau marin relatif à Rivière-Ouelle, côte sud du moyen estuaire du Saint-Laurent : données complémentaires. *Géographie physique et Quaternaire*, 55, 289-300

Dionne, M., Caron, F., Dodson, J.J., & Bernatchez, L. (2008). Landscape genetics and hierarchical genetic structure in Atlantic salmon: the interaction of gene flow and local adaptation. *Molecular Ecology*, 17, 2382-2396

Donat, M.G., Alexander, L.V., Yang, H., Durre, I., Vose, R., Dunn, R.J.H., Willett, K.M., Aguilar, E., Brunet, M., Caesar, J., Hewitson, B., Jack, C., Klein Tank, A.M.G., Kruger, A.C., Marengo, J., Peterson, T.C., Renom, M., Oria Rojas, C., Rusticucci, M., Salinger, J., Elayah, A.S., Sekele, S.S., Srivastava, A.K., Trewin, B., Villarreal, C., Vincent, L.A., Zhai, P., Zhang, X., & Kitching, S. (2013). Updated analyses of temperature and precipitation extreme indices since the beginning of the twentieth century: The HadEX2 dataset. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 118, 2098-2118

DuBeau, S.F., Pan, F., Tremblay, G.C., & Bradley, T.M. (1998). Thermal shock of salmon in vivo induces the heat shock protein hsp 70 and confers protection against osmotic shock. *Aquaculture*, 168, 311-323

Dufour, S., Bernez, I., Betbeder, J., Corgne, S., Hubert-Moy, L., Nabucet, J., Rapinel, S., Sawtschuk, J., & Trollé, C. (2013). Monitoring restored riparian vegetation: how can recent developments in remote sensing sciences help? *Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst.*, 10

Dugan, J.P., Anderson, S.P., Piotrowski, C.C., & Zuckerman, S.B. (2014). Airborne Infrared Remote Sensing of Riverine Currents. *IEEE Transactions on Geoscience and Remote Sensing*, 52, 3895-3907

Dugdale, S.J., Bergeron, N.E., & St-Hilaire, A. (2013). Temporal variability of thermal refuges and water temperature patterns in an Atlantic salmon river. *Remote Sensing of Environment*, 136, 358-373

Dugdale, S.J., Carbonneau, P.E., & Campbell, D. (2010). Aerial photosieving of exposed gravel bars for the rapid calibration of airborne grain size maps. *Earth Surface Processes and Landforms*, 35, 627-639

Dunford, R., Michel, K., Gagnage, M., Piégay, H., & Trémelo, M.L. (2009). Potential and constraints of Unmanned Aerial Vehicle technology for the characterization of Mediterranean riparian forest. *International Journal of Remote Sensing*, 30, 4915-4935

- Dunham, J., Rieman, B., & Chandler, G. (2003). Influences of Temperature and Environmental Variables on the Distribution of Bull Trout within Streams at the Southern Margin of Its Range. *North American Journal of Fisheries Management*, 23, 894-904
- Dunne, T. (1980). Formation and controls of channel networks. *Progress in Physical Geography*, 4, 211-239
- Dunne, T. (1990). Chapter 1. Hydrology mechanics, and geomorphic implications of erosion by subsurface flow. *Geological Society of America Special Papers*, 252, 1-28
- Durand, M., Rodriguez, E., Alsdorf, D.E., & Trigg, M. (2010). Estimating River Depth From Remote Sensing Swath Interferometry Measurements of River Height, Slope, and Width. *Selected Topics in Applied Earth Observations and Remote Sensing, IEEE Journal of*, 3, 20-31
- Dutra, E., Schär, C., Viterbo, P., & Miranda, P.M.A. (2011). Land-atmosphere coupling associated with snow cover. *Geophysical Research Letters*, 38, L15707
- Ebersole, J.L., Liss, W.J., & Frissell, C.A. (2001). Relationship between stream temperature, thermal refugia and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* abundance in arid-land streams in the northwestern United States. *Ecology of Freshwater Fish*, 10, 1-10
- Ebersole, J.L., Liss, W.J., & Frissell, C.A. (2003a). Cold water patches in warm streams: Physicochemical characteristics and the influence of shading. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 39, 355-368
- Ebersole, J.L., Liss, W.J., & Frissell, C.A. (2003b). Thermal heterogeneity, stream channel morphology, and salmonid abundance in northeastern Oregon streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60, 1266-1280
- Ebersole, J.L., Wigington, P.J., Baker, J.P., Cairns, M.A., Church, M.R., Hansen, B.P., Miller, B.A., LaVigne, H.R., Compton, J.E., & Leibowitz, S.G. (2006). Juvenile Coho Salmon Growth and Survival across Stream Network Seasonal Habitats. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135, 1681-1697
- Eckhardt, K. (2005). How to construct recursive digital filters for baseflow separation. *Hydrological Processes*, 19, 507-515
- Edinger, J.E., Brady, D.K., & Geyer, J.C. (1974). *Heat Exchange and Transport in the Environment, Report No. 14 of the Cooling Water Discharge Research Project (RP-49)*. Palo Alto, CA: Electric Power Research Institute, EPRI 74-049-00-3, p
- Eekhout, J.P.C., Hoitink, A.J.F., & Makaske, B. (2013). Historical analysis indicates seepage control on initiation of meandering. *Earth Surface Processes and Landforms*, 38, 888-897
- Efthymiadis, D., Goodess, C.M., & Jones, P.D. (2011). Trends in Mediterranean gridded temperature extremes and large-scale circulation influences. *Nat. Hazards Earth Syst. Sci.*, 11, 2199-2214
- Eleftherakis, D., Amiri-Simkooei, A., Snellen, M., & Simons, D.G. (2012). Improving riverbed sediment classification using backscatter and depth residual features of multi-beam echosounder systems. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 131, 3710-3725
- Eliason, E.J., Clark, T.D., Hague, M.J., Hanson, L.M., Gallagher, Z.S., Jeffries, K.M., Gale, M.K., Patterson, D.A., Hinch, S.G., & Farrell, A.P. (2011). Differences in Thermal Tolerance Among Sockeye Salmon Populations. *Science*, 332, 109-112
- Elliott, J.M. (1991). Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Freshwater Biology*, 25, 61-70

- Elliott, J.M. (2000). Pools as refugia for brown trout during two summer droughts: trout responses to thermal and oxygen stress. *Journal of Fish Biology*, 56, 938-948
- Elliott, J.M., & Elliott, J.A. (1995). The effect of the rate of temperature increase on the critical thermal maximum for parr of Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Fish Biology*, 47, 917-919
- Elliott, J.M., & Elliott, J.A. (2010). Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *Journal of Fish Biology*, 77, 1793-1817
- Elliott, J.M., & Hurley, M.A. (1997). A functional model for maximum growth of Atlantic Salmon parr, *Salmo salar*, from two populations in northwest England. *Functional Ecology*, 11, 592-603
- Elmen, J. (2003). Swimming Upstream: A Legal Analysis of Listing Atlantic Salmon as an Endangered Species. *Ocean and Coastal Law Journal*, 9, 333-362
- Emery, W.J., & Yu, Y. (1997). Satellite sea surface temperature patterns. *International Journal of Remote Sensing*, 18, 323-334
- Emond, J., Morse, B., Richard, M., Stander, E., & Viau, A.A. (2011). Surface ice observations on the St. Lawrence River using infrared thermography. *River Research and Applications*, 27, 1090-1105
- Enders, E., Clarke, K., Pennell, C., Ollerhead, L.M.N., & Scruton, D. (2007). Comparison between PIT and radio telemetry to evaluate winter habitat use and activity patterns of juvenile Atlantic salmon and brown trout. In P. Almeida, B. Quintella, M. Costa, & A. Moore (Eds.), *Developments in Fish Telemetry* (pp. 231-242): Springer Netherlands
- ESRI (2011). *Arc Hydro Tools Tutorial*. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute
- Evans, E.C., & Petts, G.E. (1997). Hyporheic temperature patterns within riffles. *Hydrological Sciences Journal*, 42, 199-213
- Evans, E.C., McGregor, G.R., & Petts, G.E. (1998). River energy budgets with special reference to river bed processes. *Hydrological Processes*, 12, 575-595
- Farrell, A.P., Eliason, E.J., Sandblom, E., & Clark, T.D. (2009). Fish cardiorespiratory physiology in an era of climate change. *Canadian Journal of Zoology*, 87, 835-851
- Fast, M.D., Hosoya, S., Johnson, S.C., & Afonso, L.O.B. (2008). Cortisol response and immune-related effects of Atlantic salmon (*Salmo salar* Linnaeus) subjected to short- and long-term stress. *Fish & Shellfish Immunology*, 24, 194-204
- Fausch, K.D., Torgersen, C.E., Baxter, C.V., & Li, H.W. (2002). Landscapes to Riverscapes: Bridging the Gap between Research and Conservation of Stream Fishes. *BioScience*, 52, 483-498
- Fedderson, H., Navarra, A., & Ward, M.N. (1999). Reduction of Model Systematic Error by Statistical Correction for Dynamical Seasonal Predictions. *Journal of Climate*, 12, 1974-1989
- Fernald, A.G., Landers, D.H., & Wigington, P.J. (2006). Water quality changes in hyporheic flow paths between a large gravel bed river and off-channel alcoves in Oregon, USA. *River Research and Applications*, 22, 1111-1124
- Ferrari, M.R., Miller, J.R., & Russell, G.L. (2007). Modeling changes in summer temperature of the Fraser River during the next century. *Journal of Hydrology*, 342, 336-346

- Feurer, D., Bailly, J.-S., Puech, C., Le Coarer, Y., & Viau, A.A. (2008). Very-high-resolution mapping of river-immersed topography by remote sensing. *Progress in Physical Geography*, 32, 403-419
- Fevolden, S.E., Refstie, T., & Røed, K.H. (1991). Selection for high and low cortisol stress response in Atlantic salmon (*Salmo salar*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 95, 53-65
- Ficke, A., Myrick, C., & Hansen, L. (2007). Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 17, 581-613
- Finstad, A.G., Næsje, T.F., & Forseth, T. (2004). Seasonal variation in the thermal performance of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Freshwater Biology*, 49, 1459-1467
- Firth, B.T., Ralph, C.L., & Boardman, T.J. (1980). Independent effects of the pineal and a bacterial pyrogen in behavioural thermoregulation in lizards. *Nature*, 285, 399-400
- Fleming, I. (1996). Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6, 379-416
- Flint, L.E., & Flint, A.L. (2008). A Basin-Scale Approach to Estimating Stream Temperatures of Tributaries to the Lower Klamath River, California. *Journal of Environmental Quality*, 37, 57-68
- FLIR (2007). ThermaCAM Researcher Pro 2.9. Danderyd, Sweden: FLIR Systems AB
- Fonstad, M.A., & Marcus, W.A. (2005). Remote sensing of stream depths with hydraulically assisted bathymetry (HAB) models. *Geomorphology*, 72, 320-339
- Fonstad, M.A., & Marcus, W.A. (2010). High resolution, basin extent observations and implications for understanding river form and process. *Earth Surface Processes and Landforms*, 35, 680-698
- Fonstad, M.A., Dietrich, J.T., Courville, B.C., Jensen, J.L., & Carbonneau, P.E. (2013). Topographic structure from motion: a new development in photogrammetric measurement. *Earth Surface Processes and Landforms*, 38, 421-430
- Fry, F.E.J. (1947). Effects of the Environment on Animal Activity. *University of Toronto Studies on Biology Series 55, Publications of the Ontario Fisheries Research Laboratory*, 68, 5-62
- Garnier, B.J., & Ohmura, A. (1968). A Method of Calculating the Direct Shortwave Radiation Income of Slopes. *Journal of Applied Meteorology*, 7, 796-800
- Garside, E.T. (1973). Ultimate upper lethal temperature of Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Canadian Journal of Zoology*, 51, 898-900
- Gendron, J.-F. (2013). Physical controls on summer thermal refuges for salmonids in two gravel-cobble salmon rivers with contrasting thermal regimes: the Ouelle and Ste-Marguerite Rivers, Mémoire de maîtrise en géographie. McGill University
- GeoBase (2009). *Land Cover, Circa 2000 - Vector*, Government of Canada, Natural Resources Canada, Earth Sciences Sector, Centre for Topographic Information
- Gerking, S.D. (1959). The restricted movement of fish populations. *Biological Reviews*, 34, 221-242
- Gershunov, A., Rajagopalan, B., Overpeck, J., Guirguis, K., Cayan, D., Hughes, M., Dettinger, M., Castro, C., Schwartz, R., Anderson, M., Ray, A., Barsugli, J., Cavazos, T., Alexander, M., & Dominguez, F. (2013). Future Climate: Projected Extremes. In G. Garfin, A. Jardine, R. Merideth, M. Black, & S. LeRoy (Eds.), *Assessment of Climate Change in the Southwest United States* (pp. 126-147): Island Press/Center for Resource Economics

- Gibson, R.J. (1966). Some Factors Influencing the Distributions of Brook Trout and Young Atlantic Salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 23, 1977-1980
- Gilvear, D., Hunter, P., & Higgins, T. (2007). An experimental approach to the measurement of the effects of water depth and substrate on optical and near infra-red reflectance: a field-based assessment of the feasibility of mapping submerged instream habitat. *International Journal of Remote Sensing*, 28, 2241-2256
- Gonia, T.M., Keefer, M.L., Bjornn, T.C., Peery, C.A., Bennett, D.H., & Stuehrenberg, L.C. (2006). Behavioral Thermoregulation and Slowed Migration by Adult Fall Chinook Salmon in Response to High Columbia River Water Temperatures. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135, 408-419
- Gooseff, M.N., Anderson, J.K., Wondzell, S.M., LaNier, J., & Haggerty, R. (2006). A modelling study of hyporheic exchange pattern and the sequence, size, and spacing of stream bedforms in mountain stream networks, Oregon, USA. *Hydrological Processes*, 20, 2443-2457
- Government of Canada (2007). *CanVec, Canada*. Government of Canada, Natural Resources Canada, Earth Sciences Sector, Centre for Topographic Information, Sherbrook, Québec, Canada
- Gowan, C., Young, M.K., Fausch, K.D., & Riley, S.C. (1994). Restricted Movement in Resident Stream Salmonids: A Paradigm Lost? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51, 2626-2637
- Graham, C.T., & Harrod, C. (2009). Implications of climate change for the fishes of the British Isles. *Journal of Fish Biology*, 74, 1143-1205
- Green, T.R., Taniguchi, M., Kooi, H., Gurdak, J.J., Allen, D.M., Hiscock, K.M., Treidel, H., & Aureli, A. (2011). Beneath the surface of global change: Impacts of climate change on groundwater. *Journal of Hydrology*, 405, 532-560
- Groisman, P.Y., Knight, R.W., & Karl, T.R. (2011). Changes in Intense Precipitation over the Central United States. *Journal of Hydrometeorology*, 13, 47-66
- Güntner, A., Seibert, J., & Uhlenbrook, S. (2004). Modeling spatial patterns of saturated areas: An evaluation of different terrain indices. *Water Resources Research*, 40, W05114
- Gutowski, W.J., Takle, E.S., Kozak, K.A., Patton, J.C., Arritt, R.W., & Christensen, J.H. (2007). A Possible Constraint on Regional Precipitation Intensity Changes under Global Warming. *Journal of Hydrometeorology*, 8, 1382-1396
- Gvoždik, L. (2012). Plasticity of preferred body temperatures as means of coping with climate change? *Biology Letters*, 8, 262-265
- Habib, A., Pullivelli, A., Mitishita, E., Ghanma, M., & Kim, E.-M. (2006). Stability analysis of low-cost digital cameras for aerial mapping using different georeferencing techniques. *The Photogrammetric Record*, 21, 29-43
- Haitjema, H.M., & Mitchell-Bruker, S. (2005). Are Water Tables a Subdued Replica of the Topography? *Groundwater*, 43, 781-786
- Halford, K.J., & Mayer, G.C. (2000). Problems Associated with Estimating Ground Water Discharge and Recharge from Stream-Discharge Records. *Groundwater*, 38, 331-342
- Handcock, R.N., Gillespie, A.R., Cherkauer, K.A., Kay, J.E., Burges, S.J., & Kampf, S.K. (2006). Accuracy and uncertainty of thermal-infrared remote sensing of stream temperatures at multiple spatial scales. *Remote Sensing of Environment*, 100, 427-440

- Handcock, R.N., Torgersen, C.E., Cherkauer, K.A., Gillespie, A.R., Tockner, K., Faux, R.N., & Tan, J. (2012). Thermal Infrared Remote Sensing of Water Temperature in Riverine Landscapes. *Fluvial Remote Sensing for Science and Management* (pp. 85-113): John Wiley & Sons, Ltd
- Handeland, S.O., Berge, Å., Björnsson, B.T., & Stefansson, S.O. (1998). Effects of temperature and salinity on osmoregulation and growth of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts in seawater. *Aquaculture*, 168, 289-302
- Hansen, E.A. (1975). Some Effects of Groundwater on Brown Trout Redds. *Transactions of the American Fisheries Society*, 104, 100-110
- Hansen, J., Ruedy, R., Sato, M., & Lo, K. (2010). Global surface temperature change. *Reviews of Geophysics*, 48, RG4004
- Hansen, L.P., & Quinn, T.P. (1998). The marine phase of the Atlantic salmon (*Salmo salar*) life cycle, with comparisons to Pacific salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 104-118
- Hansen, L.P., Holm, M., Hoist, J.C., & Jacobsen, J.A. (2007). The Ecology of Post-Smolts of Atlantic Salmon. In D. Mills (Ed.), *Salmon at the Edge* (pp. 25-39): Blackwell Science Ltd.
- Hardgrove, C., Moersch, J., & Whisner, S. (2009). Thermal imaging of alluvial fans: A new technique for remote classification of sedimentary features. *Earth and Planetary Science Letters*, 285, 124-130
- Harner, M.J., & Stanford, J.A. (2003). Differences in Cottonwood Growth between a Losing and a Gaining Reach of an Alluvial Floodplain. *Ecology*, 84, 1453-1458
- Hart, J. (1952). Geographic variations of some physiological and morphological characters in certain freshwater fish. *University of Toronto Studies on Biology Series 60, Publications of the Ontario Fisheries Research Laboratory*, 72, 1-79
- Harvey, B.C. (1998). Influence of large woody debris on retention, immigration, and growth of coastal cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki clarki*) in stream pools. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 1902-1908
- Hauet, A., Muste, M., & Ho, H.-C. (2009). Digital mapping of riverine waterway hydrodynamic and geomorphic features. *Earth Surface Processes and Landforms*, 34, 242-252
- Heggenes, J. (1990). Habitat utilization and preferences in juvenile atlantic salmon (*Salmo salar*) in streams. *Regulated Rivers: Research & Management*, 5, 341-354
- Heggenes, J., Bremset, G., & Brabrand, Å. (2013). Visiting the hyporheic zone: young Atlantic salmon move through the substratum. *Freshwater Biology*, 58, 1720-1728
- Held, I.M., & Soden, B.J. (2006). Robust Responses of the Hydrological Cycle to Global Warming. *Journal of Climate*, 19, 5686-5699
- High, B., Peery, C.A., & Bennett, D.H. (2006). Temporary Staging of Columbia River Summer Steelhead in Coolwater Areas and Its Effect on Migration Rates. *Transactions of the American Fisheries Society*, 135, 519-528
- Hinkle, S.R., Morgan, D.S., Orzol, L.L., & Polette, D.J. (2007). *Ground Water Redox Zonation near La Pine, Oregon: Relation to River Position within the Aquifer-Riparian Zone Continuum*. Reston, Virginia: United States Geological Survey

- Hirabayashi, Y., Mahendran, R., Koirala, S., Konoshima, L., Yamazaki, D., Watanabe, S., Kim, H., & Kanae, S. (2013). Global flood risk under climate change. *Nature Clim. Change*, 3, 816-821
- Hiscock, M.J., Scruton, D.A., Brown, J.A., & Pennell, C.J. (2002). Diel activity pattern of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) in early and late winter. *Hydrobiologia*, 483, 161-165
- Hochberg, Y., & Tamhane, A.C. (2008). Single-Step Procedures for Pairwise and More General Comparisons among All Treatments. *Multiple Comparison Procedures* (pp. 72-109). New York: John Wiley & Sons, Inc.
- Holm, M., Hoist, J.C., Hansen, L.P., Jacobsen, J.A., O'Maoileidigh, N., & Moore, A. (2007). Migration and Distribution of Atlantic Salmon Post-Smolts in the North Sea and North-East Atlantic. In D. Mills (Ed.), *Salmon at the Edge* (pp. 5-23): Blackwell Science Ltd.
- Hook, S.J., Myers, J.J., Thome, K.J., Fitzgerald, M., & Kahle, A.B. (2001). The MODIS/ASTER airborne simulator (MASTER) — a new instrument for earth science studies. *Remote Sensing of Environment*, 76, 93-102
- Horreo, J.L., Machado-Schiaffino, G., Ayllon, F., Griffiths, A.M., Bright, D., Stevens, J.R., & Garcia-Vazquez, E. (2011). Impact of climate change and human-mediated introgression on southern European Atlantic salmon populations. *Global Change Biology*, 17, 1778-1787
- Hosmer, D.W., & Lemeshow, S. (2004). *Applied logistic regression*. Chichester: John Wiley & Sons
- Hrachowitz, M., Soulsby, C., Imholt, C., Malcolm, I.A., & Tetzlaff, D. (2010). Thermal regimes in a large upland salmon river: a simple model to identify the influence of landscape controls and climate change on maximum temperatures. *Hydrological Processes*, 24, 3374-3391
- Huh, O.K., Moeller, C.C., Menzel, W.P., Jr, L.J.R., & Roberts, H.H. (1996). Remote Sensing of Turbid Coastal and Estuarine Waters: A Method of Multispectral Water-Type Analysis. *Journal of Coastal Research*, 12, 984-995
- Humphreys, W.F. (1974). Behavioural thermoregulation in a wolf spider. *Nature*, 251, 502-503
- Huntsman, A.G. (1942). Death of Salmon and Trout with High Temperature. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 5c, 485-501
- Hyatt, K.D., Stockwell, M.M., & Rankin, D.P. (2003). Impact and Adaptation Responses of Okanagan River Sockeye Salmon (*Oncorhynchus nerka*) to Climate Variation and Change Effects During Freshwater Migration: Stock Restoration and Fisheries Management Implications. *Canadian Water Resources Journal / Revue canadienne des ressources hydriques*, 28, 689-713
- ICES (2014). Book 10: North Atlantic Salmon Stocks. In ICES (Ed.), *Report of the ICES Advisory Committee on Fishery Management, Advisory Committee on the Marine Environment and Advisory Committee on Ecosystems, 2014* (pp. 1-60). Copenhagen, Denmark: ICES Advice
- Imre, I., & Boisclair, D. (2004). Age effects on diel activity patterns of juvenile Atlantic salmon: parr are more nocturnal than young-of-the-year. *Journal of Fish Biology*, 64, 1731-1736
- IPCC (2013). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 1535 p
- Isaak, D.J., Wollrab, S., Horan, D., & Chandler, G. (2012). Climate change effects on stream and river temperatures across the northwest U.S. from 1980–2009 and implications for salmonid fishes. *Climatic Change*, 113, 499-524

- Iwama, G.K., Vijayan, M.M., Forsyth, R.B., & Ackerman, P.A. (1999). Heat Shock Proteins and Physiological Stress in Fish. *American Zoologist*, 39, 901-909
- Jacobs, J. (1974). Quantitative measurement of food selection: A Modification of the Forage Ratio and Ivlev's Electivity Index. *Oecologia*, 14, 413-417
- Jain, A.K., & Dubes, R.C. (1988). *Algorithms for clustering data*. Englewood Cliffs, NJ: Prentice-Hall
- Jensen, L.F., Hansen, M.M., Pertoldi, C., Holdensgaard, G., Mensberg, K.-L.D., & Loeschcke, V. (2008). Local adaptation in brown trout early life-history traits: implications for climate change adaptability. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 275, 2859-2868
- Jeong, D., Daigle, A., & St-Hilaire, A. (2012). Development of a stochastic water temperature model and projection of future water temperature and extreme events in the Ouelle River basin in Québec, Canada. *River Research and Applications*, In Press
- Johnson, L.B., & Host, G.E. (2010). Recent developments in landscape approaches for the study of aquatic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 41-66
- Johnson, S.L. (2003). Stream temperature: scaling of observations and issues for modelling. *Hydrological Processes*, 17, 497-499
- Johnson, S.L. (2004). Factors influencing stream temperatures in small streams: substrate effects and a shading experiment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 913-923
- Johnston, P., Bergeron, N.E., & Dodson, J.J. (2004). Diel activity patterns of juvenile Atlantic salmon in rivers with summer water temperature near the temperature-dependent suppression of diurnal activity. *Journal of Fish Biology*, 65, 1305-1318
- Johnston, P., Bérubé, F., & Bergeron, N.E. (2009). Development of a flatbed passive integrated transponder antenna grid for continuous monitoring of fishes in natural streams. *Journal of Fish Biology*, 74, 1651-1661
- Jones, P.D., Lister, D.H., Osborn, T.J., Harpham, C., Salmon, M., & Morice, C.P. (2012). Hemispheric and large-scale land-surface air temperature variations: An extensive revision and an update to 2010. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 117, D05127
- Jonsson, B., & Jonsson, N. (2009). A review of the likely effects of climate change on anadromous Atlantic salmon *Salmo salar* and brown trout *Salmo trutta*, with particular reference to water temperature and flow. *Journal of Fish Biology*, 75, 2381-2447
- Jonsson, B., & Jonsson, N. (2011). *Ecology of Atlantic Salmon and Brown Trout: Habitat as a template for life histories*. Dordrecht: Springer, 708 p
- Jonsson, B., & Ruud-Hansen, J. (1985). Water Temperature as the Primary Influence on Timing of Seaward Migrations of Atlantic Salmon (*Salmo salar*) Smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 42, 593-595
- Jonsson, B., Forseth, T., Jensen, A.J., & NÆSje, T.F. (2001). Thermal performance of juvenile Atlantic Salmon, *Salmo salar* L. *Functional Ecology*, 15, 701-711
- Juanes, F., Gephard, S., & Beland, K.F. (2004). Long-term changes in migration timing of adult Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the southern edge of the species distribution. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 61, 2392-2400

- Jutila, E., Jokikokko, E., & Julkunen, M. (2005). The smolt run and postsmolt survival of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in relation to early summer water temperatures in the northern Baltic Sea. *Ecology of Freshwater Fish*, 14, 69-78
- Jyrkama, M.I., & Sykes, J.F. (2007). The impact of climate change on spatially varying groundwater recharge in the grand river watershed (Ontario). *Journal of Hydrology*, 338, 237-250
- Kanji, G.K. (1993). *100 Statistical Tests*. London: SAGE Publications
- Kauhala, K., & Auttila, M. (2009). Estimating habitat selection of badgers—a test between different methods. *Folia Zoologica*, 59, 16-25
- Kaushal, S.S., Likens, G.E., Jaworski, N.A., Pace, M.L., Sides, A.M., Seekell, D., Belt, K.T., Secor, D.H., & Wingate, R.L. (2010). Rising stream and river temperatures in the United States. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 8, 461-466
- Kay, J., Handcock, R.N., Gillespie, A., Konrad, C., Burges, S., Naveh, N., & Booth, D. (2001). Stream-temperature estimation from thermal infrared images. In, *IEEE 2001 International Geoscience and Remote Sensing Symposium, 2001. IGARSS '01* (pp. 112-114 vol.111)
- Kay, J.E., Kampf, S.K., Handcock, R.N., Cherkauer, K.A., Gillespie, A.R., & Burges, S.J. (2005). Accuracy of lake and stream temperatures estimated from thermal infrared images. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 41, 1161-1175
- Kearney, M., Shine, R., & Porter, W.P. (2009). The potential for behavioral thermoregulation to buffer “cold-blooded” animals against climate warming. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 106, 3835-3840
- Keefer, M.L., Peery, C.A., & High, B. (2009). Behavioral thermoregulation and associated mortality trade-offs in migrating adult steelhead (*Oncorhynchus mykiss*): variability among sympatric populations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 66, 1734-1747
- Kharin, V.V., Zwiers, F.W., Zhang, X., & Wehner, M. (2013). Changes in temperature and precipitation extremes in the CMIP5 ensemble. *Climatic Change*, 119, 345-357
- King, H.R., Pankhurst, N.W., & Watts, M. (2007). Reproductive sensitivity to elevated water temperatures in female Atlantic salmon is heightened at certain stages of vitellogenesis. *Journal of Fish Biology*, 70, 190-205
- King, H.R., Pankhurst, N.W., Watts, M., & Pankhurst, P.M. (2003). Effect of elevated summer temperatures on gonadal steroid production, vitellogenesis and egg quality in female Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 63, 153-167
- Kinzel, P.J., Legleiter, C.J., & Nelson, J.M. (2013). Mapping River Bathymetry With a Small Footprint Green LiDAR: Applications and Challenges1. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 49, 183-204
- Klemetsen, A., Amundsen, P.A., Dempson, J.B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M.F., & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish*, 12, 1-59
- Knighton, D. (1998). *Fluvial Forms and Processes: A New Perspective*. London: Arnold
- Konecki, J., Woody, C., & Quinn, T. (1995). Temperature preference in two populations of juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch*. *Environmental Biology of Fishes*, 44, 417-421

- Kruskal, J.B. (1956). On the Shortest Spanning Subtree of a Graph and the Traveling Salesman Problem. *Proceedings of the American Mathematical Society*, 7, 48-50
- Kunkel, K., Bromirski, P., Brooks, H., Cavazos, T., Douglas, A., Easterling, D., Emanuel, K., Groisman, P.Y., Holland, G., & Knutson, T. (2008). Observed changes in weather and climate extremes. In T.R. Karl, G.A. Meehl, D.M. Christopher, S.J. Hassol, A.M. Waple, & W.L. Murray (Eds.), *Weather and Climate Extremes in a Changing Climate: Regions of Focus: North America, Hawaii, Caribbean, and US Pacific Islands. A report by the U.S. Climate Change Science Program and the Subcommittee on Global Change Research* (pp. 35-80). Washington DC: NOAA National Climatic Data Center
- Lachambre, G.t., & Brisebois, D.D. (1990). *Géologie de la Gaspésie*, Gouvernement du Québec, Ministère de l'énergie et des ressources (Mines), Direction générale de l'exploration géologique et minérale
- Lane, S.N., Tayefi, V., Reid, S.C., Yu, D., & Hardy, R.J. (2007). Interactions between sediment delivery, channel change, climate change and flood risk in a temperate upland environment. *Earth Surface Processes and Landforms*, 32, 429-446
- Lane, S.N., Widdison, P.E., Thomas, R.E., Ashworth, P.J., Best, J.L., Lunt, I.A., Smith, G.H.S., & Simpson, C.J. (2010). Quantification of braided river channel change using archival digital image analysis. *Earth Surface Processes and Landforms*, 35, 971-985
- Larkin, R.G., & Sharp, J.M. (1992). On the relationship between river-basin geomorphology, aquifer hydraulics, and ground-water flow direction in alluvial aquifers. *Geological Society of America Bulletin*, 104, 1608-1620
- Lathrop Jr, R.G., & Lillesand, T.M. (1987). Calibration of thematic mapper thermal data for water surface temperature mapping: Case study on the Great Lakes. *Remote Sensing of Environment*, 22, 297-307
- Lau, N.-C., & Nath, M.J. (2014). Model Simulation and Projection of European Heat Waves in Present-Day and Future Climates. *Journal of Climate*
- Lawrimore, J.H., Menne, M.J., Gleason, B.E., Williams, C.N., Wuertz, D.B., Vose, R.S., & Rennie, J. (2011). An overview of the Global Historical Climatology Network monthly mean temperature data set, version 3. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 116, D19121
- LeDrew, E., & Franklin, S. (1985). The use of thermal infrared imagery in surface current analysis of a small lake. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*, 51, 565-573
- Legleiter, C.J., Roberts, D.A., & Lawrence, R.L. (2009). Spectrally based remote sensing of river bathymetry. *Earth Surface Processes and Landforms*, 34, 1039-1059
- Lejot, J., Delacourt, C., Piégay, H., Fournier, T., Trémélo, M.-L., & Allemand, P. (2007). Very high spatial resolution imagery for channel bathymetry and topography from an unmanned mapping controlled platform. *Earth Surface Processes and Landforms*, 32, 1705-1725
- Lemmen, D.S., Warren, F.J. & Lacroix, J. (2008). Synthesis. In Lemmen, D.S., Warren, F.J., Lacroix, J. & Bush, E (Eds.). *From Impacts to Adaptation: Canada in a Changing Climate 2007* (pp 1-20), Ottawa, ON: Government of Canada
- Lenderink, G., & van Meijgaard, E. (2008). Increase in hourly precipitation extremes beyond expectations from temperature changes. *Nature Geosci*, 1, 511-514
- Leopold, L.B., & O'Brien Marchand, M. (1968). On the Quantitative Inventory of the Riverscape. *Water Resources Research*, 4, 709-717

- Leung, L.R., & Wigmosta, M.S. (1999). Potential climate change impacts on mountain watersheds in the Pacific Northwest. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 35, 1463-1471
- Lillesand, T., Kiefer, R.W., & Chipman, J. (2008). *Remote Sensing and Image Interpretation*. New York, NY: John Wiley & Sons, Inc., 804 p
- Linderfelt, W.R., & Turner, J.V. (2001). Interaction between shallow groundwater, saline surface water and nutrient discharge in a seasonal estuary: the Swan–Canning system. *Hydrological Processes*, 15, 2631-2653
- Linnansaari, T.P., & Cunjak, R.A. (2007). The performance and efficacy of a two-person operated portable PIT-antenna for monitoring spatial distribution of stream fish populations. *River Research and Applications*, 23, 559-564
- Loheide, S.P., & Gorelick, S.M. (2006). Quantifying Stream–Aquifer Interactions through the Analysis of Remotely Sensed Thermographic Profiles and In Situ Temperature Histories. *Environmental Science & Technology*, 40, 3336-3341
- Lowe, D.G. (1999). Object recognition from local scale-invariant features. In, *The Proceedings of the Seventh IEEE International Conference on Computer Vision* (pp. 1150-1157). Kerkyra, Greece
- Lund, S.G., Caissie, D., Cunjak, R.A., Vijayan, M.M., & Tufts, B.L. (2002). The effects of environmental heat stress on heat-shock mRNA and protein expression in Miramichi Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59, 1553-1562
- Madej, M.A., Currens, C., Ozaki, V., Yee, J., & Anderson, D.G. (2006). Assessing possible thermal rearing restrictions for juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) through thermal infrared imaging and in-stream monitoring, Redwood Creek, California. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63, 1384-1396
- Magoulick, D.D., & Kobza, R.M. (2003). The role of refugia for fishes during drought: a review and synthesis. *Freshwater Biology*, 48, 1186-1198
- Maheu, A., Caissie, D., St-Hilaire, A., & El-Jabi, N. (2013). River evaporation and corresponding heat fluxes in forested catchments. *Hydrological Processes*, n/a-n/a
- Mahlstein, I., Portmann, R.W., Daniel, J.S., Solomon, S., & Knutti, R. (2012). Perceptible changes in regional precipitation in a future climate. *Geophysical Research Letters*, 39, L05701
- Maidment, D.R. (2002). *Arc Hydro: GIS for water resources*. Redlands, CA: ESRI Press
- Malard, F., Tockner, K., Dole-Olivier, M.-J., & Ward, J.V. (2002). A landscape perspective of surface–subsurface hydrological exchanges in river corridors. *Freshwater Biology*, 47, 621-640
- Malcolm, I.A., Youngson, A.F., & Soulsby, C. (2003). Survival of salmonid eggs in a degraded gravel-bed stream: effects of groundwater–surface water interactions. *River Research and Applications*, 19, 303-316
- Mantua, N., Tohver, I., & Hamlet, A. (2010). Climate change impacts on streamflow extremes and summertime stream temperature and their possible consequences for freshwater salmon habitat in Washington State. *Climatic Change*, 102, 187-223
- Marcus, W.A., & Fonstad, M.A. (2008). Optical remote mapping of rivers at sub-meter resolutions and watershed extents. *Earth Surface Processes and Landforms*, 33, 4-24
- Marcus, W.A., & Fonstad, M.A. (2010). Remote sensing of rivers: the emergence of a subdiscipline in the river sciences. *Earth Surface Processes and Landforms*, 35, 1867-1872

- Marcus, W.A., Legleiter, C.J., Aspinall, R.J., Boardman, J.W., & Crabtree, R.L. (2003). High spatial resolution hyperspectral mapping of in-stream habitats, depths, and woody debris in mountain streams. *Geomorphology*, 55, 363-380
- Mather, M., Parrish, D., Campbell, C., McMenemy, J., & Smith, J. (2008). Summer temperature variation and implications for juvenile Atlantic salmon. *Hydrobiologia*, 603, 183-196
- MathWorks (2009). *MATLAB R2009b*. Natick, MA, USA: The MathWorks
- Matthews, K.R., & Berg, N.H. (1997). Rainbow trout responses to water temperature and dissolved oxygen stress in two southern California stream pools. *Journal of Fish Biology*, 50, 50-67
- Matthews, K.R., Berg, N.H., Azuma, D.L., & Lambert, T.R. (1994). Cool Water Formation and Trout Habitat Use in a Deep Pool in the Sierra Nevada, California. *Transactions of the American Fisheries Society*, 123, 549-564
- McCormick, J.H., Hokanson, K.E.F., & Jones, B.R. (1972). Effects of Temperature on Growth and Survival of Young Brook Trout, *Salvelinus fontinalis*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 29, 1107-1112
- McCormick, S.D., Cunjak, R.A., Dempson, B., O'Dea, M.F., & Carey, J.B. (1999). Temperature-related loss of smolt characteristics in Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the wild. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56, 1649-1667
- McCormick, S.D., Hansen, L.P., Quinn, T.P., & Saunders, R.L. (1998). Movement, migration, and smolting of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 77-92
- McCullough, D. (1999). *A review and synthesis of effects of alterations to the water temperature regime on freshwater life stages of salmonids, with special reference to chinook salmon*. Seattle, Washington: United States Environmental Protection Agency, 291 p
- McCullough, D.A., Bartholow, J.M., Jager, H.I., Beschta, R.L., Cheslak, E.F., Deas, M.L., Ebersole, J.L., Foott, J.S., Johnson, S.L., Marine, K.R., Mesa, M.G., Petersen, J.H., Souchon, Y., Tiffan, K.F., & Wurtsbaugh, W.A. (2009). Research in Thermal Biology: Burning Questions for Coldwater Stream Fishes. *Reviews in Fisheries Science*, 17, 90-115
- McDonald, D.G., McFarlane, W.J., & Milligan, C.L. (1998). Anaerobic capacity and swim performance of juvenile salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55, 1198-1207
- McKean, J., Nagel, D., Tonina, D., Bailey, P., Wright, C.W., Bohn, C., & Nayegandhi, A. (2009). Remote Sensing of Channels and Riparian Zones with a Narrow-Beam Aquatic-Terrestrial LIDAR. *Remote Sensing*, 1, 1065-1096
- McMahon, T.E., & Hartman, G.F. (1989). Influence of Cover Complexity and Current Velocity on Winter Habitat Use by Juvenile Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 46, 1551-1557
- McMahon, T.E., Zale, A.V., Barrows, F.T., Selong, J.H., & Danehy, R.J. (2007). Temperature and Competition between Bull Trout and Brook Trout: A Test of the Elevation Refuge Hypothesis. *Transactions of the American Fisheries Society*, 136, 1313-1326
- McVicar, T.R., Van Niel, T.G., Li, L., Hutchinson, M.F., Mu, X., & Liu, Z. (2007). Spatially distributing monthly reference evapotranspiration and pan evaporation considering topographic influences. *Journal of Hydrology*, 338, 196-220

- Meehl, G.A., & Tebaldi, C. (2004). More Intense, More Frequent, and Longer Lasting Heat Waves in the 21st Century. *Science*, 305, 994-997
- Meehl, G.A., & Teng, H. (2012). Case studies for initialized decadal hindcasts and predictions for the Pacific region. *Geophysical Research Letters*, 39, L22705
- Meehl, G.A., Arblaster, J.M., & Tebaldi, C. (2005). Understanding future patterns of increased precipitation intensity in climate model simulations. *Geophysical Research Letters*, 32, L18719
- Meisner, J.D. (1990). Effect of Climatic Warming on the Southern Margins of the Native Range of Brook Trout, *Salvelinus fontinalis*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47, 1065-1070
- Menard, S. (2000). Coefficients of Determination for Multiple Logistic Regression Analysis. *The American Statistician*, 54, 17-24
- Merwade, V.M., Maidment, D.R., & Hodges, B.R. (2005). Geospatial Representation of River Channels. *Journal of Hydrologic Engineering*, 10, 243-251
- Mesa, M.G., Weiland, L., & Wagner, P. (2002). Effects of acute thermal stress on the survival, predator avoidance, and physiology of juvenile fall chinook salmon. *Northwest Science*, 76, 118-128
- Michaud, J.D. (1922). *Notes historiques sur la vallée de la Matapédia*. Lac Brilliant, Québec: La Voix du Lac
- Michel, F.A., & Van Everdingen, R.O. (1994). Changes in hydrogeologic regimes in permafrost regions due to climatic change. *Permafrost and Periglacial Processes*, 5, 191-195
- Mills, D. (1991). *Ecology and management of Atlantic salmon*. London: Chapman & Hall, 352 p
- Mills, K.E., Pershing, A.J., Sheehan, T.F., & Mountain, D. (2013). Climate and ecosystem linkages explain widespread declines in North American Atlantic salmon populations. *Global Change Biology*, 19, 3046-3061
- Mládek, J., Mládková, P., Hejčmanová, P., Dvorský, M., Pavlu, V., De Bello, F., Duchoslav, M., Hejčman, M., & Pakeman, R.J. (2013). Plant Trait Assembly Affects Superiority of Grazer's Foraging Strategies in Species-Rich Grasslands. *PLoS ONE*, 8, e69800
- Moberg, A., Jones, P.D., Lister, D., Walther, A., Brunet, M., Jacobeit, J., Alexander, L.V., Della-Marta, P.M., Luterbacher, J., Yiou, P., Chen, D., Klein Tank, A.M.G., Saladié, O., Sigró, J., Aguilar, E., Alexandersson, H., Almarza, C., Auer, I., Barriendos, M., Begert, M., Bergström, H., Böhm, R., Butler, C.J., Caesar, J., Drebs, A., Founda, D., Gerstengarbe, F.-W., Micela, G., Maugeri, M., Österle, H., Pandzic, K., Petrakis, M., Srnec, L., Tolasz, R., Tuomenvirta, H., Werner, P.C., Linderholm, H., Philipp, A., Wanner, H., & Xoplaki, E. (2006). Indices for daily temperature and precipitation extremes in Europe analyzed for the period 1901–2000. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 111, D22106
- Modica, E., Buxton, H.T., & Plummer, L.N. (1998). Evaluating the source and residence times of groundwater seepage to streams, New Jersey Coastal Plain. *Water Resources Research*, 34, 2797-2810
- Mohamed, Y.A., Bastiaanssen, W.G.M., & Savenije, H.H.G. (2004). Spatial variability of evaporation and moisture storage in the swamps of the upper Nile studied by remote sensing techniques. *Journal of Hydrology*, 289, 145-164
- Monk, W.A., Wilbur, N.M., Allen Curry, R., Gagnon, R., & Faux, R.N. (2013). Linking landscape variables to cold water refugia in rivers. *Journal of Environmental Management*, 118, 170-176

- Monterroso, P., Brito, J.C., Ferreras, P., & Alves, P.C. (2009). Spatial ecology of the European wildcat in a Mediterranean ecosystem: dealing with small radio-tracking datasets in species conservation. *Journal of Zoology*, 279, 27-35
- Moore, A., Bendall, B., Barry, J., Waring, C., Crooks, N., & Crooks, L. (2012). River temperature and adult anadromous Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*. *Fisheries Management and Ecology*, 19, 518-526
- Morice, C.P., Kennedy, J.J., Rayner, N.A., & Jones, P.D. (2012). Quantifying uncertainties in global and regional temperature change using an ensemble of observational estimates: The HadCRUT4 data set. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 117, D08101
- Morin, G., & Couillard, D. (1990). Chapter 5: Predicting river temperatures with a hydrological model. In N. Cheremisinoff (Ed.), *Encyclopedia of Fluid Mechanics: Surface and Groundwater Flow Phenomena* (pp. 171-209). Houston, TX: Gulf Publishing
- Morrill, J., Bales, R., & Conklin, M. (2005). Estimating Stream Temperature from Air Temperature: Implications for Future Water Quality. *Journal of Environmental Engineering*, 131, 139-146
- Morrison, J., Quick, M.C., & Foreman, M.G.G. (2002). Climate change in the Fraser River watershed: flow and temperature projections. *Journal of Hydrology*, 263, 230-244
- Moss, R.H., Edmonds, J.A., Hibbard, K.A., Manning, M.R., Rose, S.K., van Vuuren, D.P., Carter, T.R., Emori, S., Kainuma, M., Kram, T., Meehl, G.A., Mitchell, J.F.B., Nakicenovic, N., Riahi, K., Smith, S.J., Stouffer, R.J., Thomson, A.M., Weyant, J.P., & Wilbanks, T.J. (2010). The next generation of scenarios for climate change research and assessment. *Nature*, 463, 747-756
- Muste, M., Fujita, I., & Hauet, A. (2008). Large-scale particle image velocimetry for measurements in riverine environments. *Water Resources Research*, 44, W00D19
- Nash, L.L., & Gleick, P.H. (1991). Sensitivity of streamflow in the Colorado Basin to climatic changes. *Journal of Hydrology*, 125, 221-241
- Newman, S.M., Smith, J.A., Glew, M.D., Rogers, S.M., & Taylor, J.P. (2005). Temperature and salinity dependence of sea surface emissivity in the thermal infrared. *Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society*, 131, 2539-2557
- Nielsen, J.L., Lisle, T.E., & Ozaki, V. (1994). Thermally Stratified Pools and Their Use by Steelhead in Northern California Streams. *Transactions of the American Fisheries Society*, 123, 613-626
- Nijssen, B., O'Donnell, G., Hamlet, A., & Lettenmaier, D. (2001). Hydrologic Sensitivity of Global Rivers to Climate Change. *Climatic Change*, 50, 143-175
- Nikulin, G., Kjellström, E., Hansson, U.L.F., Strandberg, G., & Ullerstig, A. (2011). Evaluation and future projections of temperature, precipitation and wind extremes over Europe in an ensemble of regional climate simulations. *Tellus A*, 63, 41-55
- Null, W., Skinner, G., & Leonard, W. (2000). Wetland functions characterization tool for linear projects, E.A.O. Wetland strategic plan implementation project, W.S.D.o. Transportation, 26 p
- Olden, J.D., & Naiman, R.J. (2010). Incorporating thermal regimes into environmental flows assessments: modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity. *Freshwater Biology*, 55, 86-107
- Olla, B.L., Davis, M.W., & Schreck, C.B. (1995). Stress-induced impairment of predator evasion and non-predator mortality in Pacific salmon. *Aquaculture Research*, 26, 393-398

- Olsvik, P., Vikesa, V., Lie, K., & Hevroy, E. (2013). Transcriptional responses to temperature and low oxygen stress in Atlantic salmon studied with next-generation sequencing technology. *BMC Genomics*, *14*, 817
- Orlowsky, B., & Seneviratne, S. (2012). Global changes in extreme events: regional and seasonal dimension. *Climatic Change*, *110*, 669-696
- Ouellet, V., Secretan, Y., St-Hilaire, A., & Morin, J. (2014). Water temperature modelling in a controlled environment: comparative study of heat budget equations. *Hydrological Processes*, *28*, 279-292
- Ozaki, V. (1988). *Geomorphic and hydrologic conditions for cold pool formation on Redwood Creek, California*. Arcata, California: Redwood National Park, Technical Report 24, 85 p
- Parrish, D.L., Behnke, R.J., Gephard, S.R., McCormick, S.D., & Reeves, G.H. (1998). Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *55*, 281-287
- Pavelsky, T.M., & Smith, L.C. (2009). Remote sensing of suspended sediment concentration, flow velocity, and lake recharge in the Peace-Athabasca Delta, Canada. *Water Resources Research*, *45*, W11417
- Peake, S., & McKinley, R.S. (1998). A re-evaluation of swimming performance in juvenile salmonids relative to downstream migration. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *55*, 682-687
- Peake, S., McKinley, R.S., & Scruton, D.A. (1997). Swimming performance of various freshwater Newfoundland salmonids relative to habitat selection and fishway design. *Journal of Fish Biology*, *51*, 710-723
- Penaluna, B.E., Arismendi, I., & Soto, D. (2009). Evidence of Interactive Segregation between Introduced Trout and Native Fishes in Northern Patagonian Rivers, Chile. *Transactions of the American Fisheries Society*, *138*, 839-845
- Perkins, S.E., Alexander, L.V., & Nairn, J.R. (2012). Increasing frequency, intensity and duration of observed global heatwaves and warm spells. *Geophysical Research Letters*, *39*, L20714
- Peterson, N., & Reid, L. (1984). Wall-base channels: Their evolution, distribution, and use by juvenile coho salmon in the Clearwater River, Washington. In J. Walton & D. Houston (Eds.), *Proceedings of the Olympic Wild Fish Conference. Fisheries Technology Program* (pp. 215-225). Port Angeles, WA: Peninsula College
- Peterson, T.C., Heim, R.R., Hirsch, R., Kaiser, D.P., Brooks, H., Diffenbaugh, N.S., Dole, R.M., Giovannetone, J.P., Guirguis, K., Karl, T.R., Katz, R.W., Kunkel, K., Lettenmaier, D., McCabe, G.J., Paciorek, C.J., Ryberg, K.R., Schubert, S., Silva, V.B.S., Stewart, B.C., Vecchia, A.V., Villarini, G., Vose, R.S., Walsh, J., Wehner, M., Wolock, D., Wolter, K., Woodhouse, C.A., & Wuebbles, D. (2013). Monitoring and Understanding Changes in Heat Waves, Cold Waves, Floods, and Droughts in the United States: State of Knowledge. *Bulletin of the American Meteorological Society*, *94*, 821-834
- Peterson, T.C., Zhang, X., Brunet-India, M., & Vázquez-Aguirre, J.L. (2008). Changes in North American extremes derived from daily weather data. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, *113*, D07113
- Petroff, A.P., Devauchelle, O., Abrams, D.M., Lobkovsky, A.E., Kudrolli, A., & Rothman, D.H. (2011). Geometry of valley growth. *Journal of Fluid Mechanics*, *673*, 245-254

- Petty, J.T., Hansbarger, J.L., Huntsman, B.M., & Mazik, P.M. (2012). Brook Trout Movement in Response to Temperature, Flow, and Thermal Refugia within a Complex Appalachian Riverscape. *Transactions of the American Fisheries Society*, 141, 1060-1073
- Pfister, L., McDonnell, J.J., Hissler, C., & Hoffmann, L. (2010). Ground-based thermal imagery as a simple, practical tool for mapping saturated area connectivity and dynamics. *Hydrological Processes*, 24, 3123-3132
- Pickering, A.D., & Pottinger, T.G. (1985). Cortisol can increase the susceptibility of brown trout, *Salmo trutta* L., to disease without reducing the white blood cell count. *Journal of Fish Biology*, 27, 611-619
- Poole, G.C., & Berman, C.H. (2001). An ecological perspective on in-Stream temperature: natural heat dynamics and mechanisms of human-Caused thermal degradation. *Environmental Management*, 27, 787-802
- Poole, G.C., Stanford, J.A., Frissell, C.A., & Running, S.W. (2002). Three-dimensional mapping of geomorphic controls on flood-plain hydrology and connectivity from aerial photos. *Geomorphology*, 48, 329-347
- Pörtner, H. (2001). Climate change and temperature-dependent biogeography: oxygen limitation of thermal tolerance in animals. *Naturwissenschaften*, 88, 137-146
- Pörtner, H.O., & Farrell, A.P. (2008). Physiology and Climate Change. *Science*, 322, 690-692
- Power, G., Brown, R.S., & Imhof, J.G. (1999). Groundwater and fish—insights from northern North America. *Hydrological Processes*, 13, 401-422
- Price, D.M. (1998). *Multiscale habitat electivity and movement patterns by adult spring chinook salmon in seven river basins of northeast Oregon*. Mémoire de maîtrise en sciences de pêche, Oregon State University, Corvallis, Oregon, 77 p.
- Pringle, C., Naiman, R., Bretschko, G., Karr, J., Oswald, W., Webster, J., Welcomme, R., & Winterbourn, M. (1988). Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of the North American Benthological Society*, 7, 503-524
- Puleo, J.A., McKenna, T.E., Holland, K.T., & Calantoni, J. (2012). Quantifying riverine surface currents from time sequences of thermal infrared imagery. *Water Resources Research*, 48, W01527
- Quigley, J.T., & Hinch, S.G. (2006). Effects of rapid experimental temperature increases on acute physiological stress and behaviour of stream dwelling juvenile chinook salmon. *Journal of Thermal Biology*, 31, 429-441
- Quilbé, R., Rousseau, A.N., Moquet, J.-S., Trinh, N.B., Dibike, Y., Gachon, P., & Chaumont, D. (2008). Assessing the Effect of Climate Change on River Flow Using General Circulation Models and Hydrological Modelling – Application to the Chaudière River, Québec, Canada. *Canadian Water Resources Journal*, 33, 73-94
- Rahel, F.J., Keleher, C.J., & Anderson, J.L. (1996). Potential habitat loss and population fragmentation for cold water fish in the North Platte River drainage of the Rocky Mountains: Response to climate warming. *Limnology and Oceanography*, 14, 1116-1123
- Rainey, M.P., Tyler, A.N., Gilvear, D.J., Bryant, R.G., & McDonald, P. (2003). Mapping intertidal estuarine sediment grain size distributions through airborne remote sensing. *Remote Sensing of Environment*, 86, 480-490
- Rampton, V.N. (1984). *Generalized surficial geology map of New Brunswick (NR-8)*, Department of Natural Resources and Energy, Minerals, Policy and Planning Division

- Rayne, S., & Henderson, G.S. (2004). Airborne thermal infrared remote sensing of stream and riparian temperatures in the Nicola River watershed, British Columbia, Canada. *Journal of Environmental Hydrology*, 12, 1-11
- Reist, J.D., Wrona, F.J., Prowse, T.D., Power, M., Dempson, J.B., Beamish, R.J., King, J.R., Carmichael, T.J., & Sawatzky, C.D. (2006). General Effects of Climate Change on Arctic Fishes and Fish Populations. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 35, 370-380
- Ricolfi, T., & Barber, R. (2008). Radiation Thermometers. *Sensors* (pp. 163-223): Wiley-VCH Verlag GmbH
- Ring, T., & Watson, B. (1999). Effects of geologic and hydrologic factors and watershed change on aquatic habitat in the Yakima River Basin. In R. Sakrison, & P. Sturtevant (Eds.), *Watershed Management to Protect Declining Species* (pp. 191-194). Middleberg, Virginia: American Water Resources Association
- Ritter, D.F., Kochel, R.C., & Miller, J.R. (1995). *Process geomorphology*. Dubuque, Iowa: Wm. C. Brown Company
- Robert, A. (2003). *River Processes: An introduction to fluvial dynamics*. New York: Arnold, 214 p
- Roberts, J.J., Fausch, K.D., Peterson, D.P., & Hooten, M.B. (2013). Fragmentation and thermal risks from climate change interact to affect persistence of native trout in the Colorado River basin. *Global Change Biology*, 19, 1383-1398
- Rode, J. (1980). Non-uniformity correction in a multielement detector array. In USPTO (Ed.). USA
- Rodnick, K.J., Gamperl, A.K., Lizars, K.R., Bennett, M.T., Rausch, R.N., & Keeley, E.R. (2004). Thermal tolerance and metabolic physiology among redband trout populations in south-eastern Oregon. *Journal of Fish Biology*, 64, 310-335
- Rodríguez, M.A. (2002). Restricted movement in stream fish: The paradigm is incomplete, not lost. *Ecology*, 83, 1-13
- Rohde, R., Muller, R.A., Jacobsen, R., Muller, E., Perlmutter, S., Rosenfeld, A., Wurtele, J., Groom, D., & Wickham, C. (2013). A New Estimate of the Average Earth Surface Land Temperature Spanning 1753 to 2012. *Geoinformatics & Geostatistics: An Overview*, 1, 1-7
- Rosgen, D.L. (1994). A classification of natural rivers. *CATENA*, 22, 169-199
- Rosin, Z., Olborska, P., Surmacki, A., & Tryjanowski, P. (2011). Differences in predatory pressure on terrestrial snails by birds and mammals. *Journal of Biosciences*, 36, 691-699
- Rouse, W.R., Blyth, E.M., Crawford, R.W., Gyakum, J.R., Janowicz, J.R., Kochtubajda, B., Leighton, H.G., Marsh, P., Martz, L., Pietroniro, A., Ritchie, H., Schertzer, W.M., Soulis, E.D., Stewart, R.E., Strong, G.S., & Woo, M.K. (2003). Energy and Water Cycles in a High-Latitude, North-Flowing River System. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 84, 73-87
- Roussel, J.M., Haro, A., & Cunjak, R.A. (2000). Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive integrated transponder (PIT) technology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 1326-1329
- Rowell, D. (2012). Sources of uncertainty in future changes in local precipitation. *Climate Dynamics*, 39, 1929-1950
- Roy, L., Leconte, R., Brissette, F.P., & Marche, C. (2001). The impact of climate change on seasonal floods of a southern Quebec River Basin. *Hydrological Processes*, 15, 3167-3179

- Roy, M.L., Roy, A.G., Grant, J.W.A., & Bergeron, N.E. (2012). Individual variability in the movement behaviour of juvenile Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70, 339-347
- Roy, M.L., Roy, A.G., Grant, J.W.A., & Bergeron, N.E. (2013). Individual variability of wild juvenile Atlantic salmon activity patterns: effect of flow stage, temperature, and habitat use. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 70, 1082-1091
- Ruprecht, J.K., & Schofield, N.J. (1989). Analysis of streamflow generation following deforestation in southwest Western Australia. *Journal of Hydrology*, 105, 1-17
- Russell, I.C., Aprahamian, M.W., Barry, J., Davidson, I.C., Fiske, P., Ibbotson, A.T., Kennedy, R.J., Maclean, J.C., Moore, A., Otero, J., Potter, T., & Todd, C.D. (2012). The influence of the freshwater environment and the biological characteristics of Atlantic salmon smolts on their subsequent marine survival. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, 69, 1563-1573
- Scheff, J., & Frierson, D.M.W. (2012). Robust future precipitation declines in CMIP5 largely reflect the poleward expansion of model subtropical dry zones. *Geophysical Research Letters*, 39, L18704
- Schreck, C.B. (2010). Stress and fish reproduction: The roles of allostasis and hormesis. *General and Comparative Endocrinology*, 165, 549-556
- Schreck, C.B., Contreras-Sanchez, W., & Fitzpatrick, M.S. (2001). Effects of stress on fish reproduction, gamete quality, and progeny. *Aquaculture*, 197, 3-24
- Schuetz, T., & Weiler, M. (2011). Quantification of localized groundwater inflow into streams using ground-based infrared thermography. *Geophysical Research Letters*, 38, L03401
- Scott, M.C., Helfman, G.S., McTammany, M.E., Benfield, E.F., & Bolstad, P.V. (2002). Multiscale influences on physical and chemical stream conditions across Blue Ridge Landscapes. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 38, 1379-1392
- Sear, D.A., Armitage, P.D., & Dawson, F.H. (1999). Groundwater dominated rivers. *Hydrological Processes*, 13, 255-276
- Seebacher, F., Grigg, G.C., & Beard, L.A. (1999). Crocodiles as dinosaurs: behavioural thermoregulation in very large ectotherms leads to high and stable body temperatures. *The Journal of Experimental Biology*, 202, 77-86
- Sellers, P.J., Heiser, M.D., Hall, F.G., Goetz, S.J., Strebel, D.E., Verma, S.B., Desjardins, R.L., Schuepp, P.M., & MacPherson, J.I. (1995). Effects of spatial variability in topography, vegetation cover and soil moisture on area-averaged surface fluxes: A case study using the FIFE 1989 data. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 100, 25607-25629
- Shreve, R.L. (1966). Statistical Law of Stream Numbers. *The Journal of Geology*, 74, 17-37
- Sidran, M. (1981). Broadband reflectance and emissivity of specular and rough water surfaces. *Applied Optics*, 20, 3176-3183
- Sigourney, D.B., Horton, G.E., Dubreuil, T.L., Varaday, A.M., & Letcher, B.H. (2005). Electroshocking and PIT Tagging of Juvenile Atlantic Salmon: Are There Interactive Effects on Growth and Survival? *North American Journal of Fisheries Management*, 25, 1016-1021
- Sillmann, J., Kharin, V.V., Zwiers, F.W., Zhang, X., & Bronaugh, D. (2013). Climate extremes indices in the CMIP5 multimodel ensemble: Part 2. Future climate projections. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 118, 2473-2493

- Sinokrot, B.A., & Stefan, H.G. (1993). Stream temperature dynamics: Measurements and modeling. *Water Resources Research*, 29, 2299-2312
- Skansi, M.d.I.M., Brunet, M., Sigró, J., Aguilar, E., Arevalo Groening, J.A., Bentancur, O.J., Castellón Geier, Y.R., Correa Amaya, R.L., Jácome, H., Malheiros Ramos, A., Oria Rojas, C., Pasten, A.M., Sallons Mitro, S., Villaroel Jiménez, C., Martínez, R., Alexander, L.V., & Jones, P.D. (2013). Warming and wetting signals emerging from analysis of changes in climate extreme indices over South America. *Global and Planetary Change*, 100, 295-307
- Smikrud, K., & Prakash, A. (2006). Monitoring Large Woody Debris Dynamics in the Unuk River, Alaska Using Digital Aerial Photography. *GIScience & Remote Sensing*, 43, 142-154
- Smith, T.M., Arkin, P.A., Ren, L., & Shen, S.S.P. (2012). Improved Reconstruction of Global Precipitation since 1900. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 29, 1505-1517
- Smith, W.L., Knuteson, R.O., Revercomb, H.E., Feltz, W., Nalli, N.R., Howell, H.B., Menzel, W.P., Brown, O., Brown, J., Minnett, P., & McKeown, W. (1996). Observations of the Infrared Radiative Properties of the Ocean—Implications for the Measurement of Sea Surface Temperature via Satellite Remote Sensing. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 77, 41-51
- Solomon, D.J., & Sambrook, H.T. (2004). Effects of hot dry summers on the loss of Atlantic salmon, *Salmo salar*, from estuaries in South West England. *Fisheries Management and Ecology*, 11, 353-363
- Somers, K.A., Bernhardt, E.S., Grace, J.B., Hassett, B.A., Sudduth, E.B., Wang, S., & Urban, D.L. (2013). Streams in the urban heat island: spatial and temporal variability in temperature. *Freshwater Science*, 32, 309-326
- Soulsby, C., Malcolm, I.A., Tetzlaff, D., & Youngson, A.F. (2009). Seasonal and inter-annual variability in hyporheic water quality revealed by continuous monitoring in a salmon spawning stream. *River Research and Applications*, 25, 1304-1319
- Sousa, P.M., Trigo, R.M., Aizpurua, P., Nieto, R., Gimeno, L., & Garcia-Herrera, R. (2011). Trends and extremes of drought indices throughout the 20th century in the Mediterranean. *Nat. Hazards Earth Syst. Sci.*, 11, 33-51
- Stanford, J., & Ward, J. (1993). An ecosystem perspective of alluvial rivers: connectivity and the hyporheic corridor. *Journal of the North American Benthological Society*, 12, 48-60
- Steinhausen, M.F., Sandblom, E., Eliason, E.J., Verhille, C., & Farrell, A.P. (2008). The effect of acute temperature increases on the cardiorespiratory performance of resting and swimming sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*). *Journal of Experimental Biology*, 211, 3915-3926
- Steissberg, T.E., Hook, S.J., & Schladow, S.G. (2005). Characterizing partial upwellings and surface circulation at Lake Tahoe, California–Nevada, USA with thermal infrared images. *Remote Sensing of Environment*, 99, 2-15
- Stephenson, D.B., Kumar, K.R., Doblas-Reyes, F.J., Royer, J.F., Chauvin, F., & Pezzulli, S. (1999). Extreme Daily Rainfall Events and Their Impact on Ensemble Forecasts of the Indian Monsoon. *Monthly Weather Review*, 127, 1954-1966
- Stevens, B.S., & DuPont, J.M. (2011). Summer Use of Side-Channel Thermal Refugia by Salmonids in the North Fork Coeur d'Alene River, Idaho. *North American Journal of Fisheries Management*, 31, 683-692

- Story, A., Moore, R.D., & Macdonald, J.S. (2003). Stream temperatures in two shaded reaches below cutblocks and logging roads: downstream cooling linked to subsurface hydrology. *Canadian Journal of Forest Research*, 33, 1383-1396
- Stott, P., Good, P., Jones, G., Gillett, N., & Hawkins, E. (2013). The upper end of climate model temperature projections is inconsistent with past warming. *Environmental Research Letters*, 8, 014024
- Stott, P.A., & Jones, G.S. (2012). Observed 21st century temperatures further constrain likely rates of future warming. *Atmospheric Science Letters*, 13, 151-156
- Strange, J.S. (2010). Upper Thermal Limits to Migration in Adult Chinook Salmon: Evidence from the Klamath River Basin. *Transactions of the American Fisheries Society*, 139, 1091-1108
- Strauss, R.E. (1979). Reliability Estimates for Ivlev's Electivity Index, the Forage Ratio, and a Proposed Linear Index of Food Selection. *Transactions of the American Fisheries Society*, 108, 344-352
- Sun, Y., Solomon, S., Dai, A., & Portmann, R.W. (2007). How Often Will It Rain? *Journal of Climate*, 20, 4801-4818
- Sutton, R., & Soto, T. (2012). Juvenile coho salmon behavioural characteristics in Klamath river summer thermal refugia. *River Research and Applications*, 28, 338-346
- Sutton, R.J., Deas, M.L., Tanaka, S.K., Soto, T., & Corum, R.A. (2007). Salmonid observations at a Klamath River thermal refuge under various hydrological and meteorological conditions. *River Research and Applications*, 23, 775-785
- Swales, S., Lauzier, R.B., & Levings, C.D. (1986). Winter habitat preferences of juvenile salmonids in two interior rivers in British Columbia. *Canadian Journal of Zoology*, 64, 1506-1514
- Tan, J., & Cherkauer, K.A. (2013). Assessing stream temperature variation in the Pacific Northwest using airborne thermal infrared remote sensing. *Journal of Environmental Management*, 115, 206-216
- Taranger, G.L., & Hansen, T. (1993). Ovulation and egg survival following exposure of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., broodstock to different water temperatures. *Aquaculture Research*, 24, 151-156
- Taylor, E.B. (1991). A review of local adaptation in Salmonidac, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture*, 98, 185-207
- Taylor, K.E., Stouffer, R.J., & Meehl, G.A. (2011). An Overview of CMIP5 and the Experiment Design. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 93, 485-498
- Teixeira, A., & Cortes, R.V. (2007). PIT telemetry as a method to study the habitat requirements of fish populations: application to native and stocked trout movements. *Hydrobiologia*, 582, 171-185
- Tetzlaff, D., Soulsby, C., Youngson, A.F., Gibbins, C., Bacon, P.J., Malcolm, I.A., & Langan, S. (2005). Variability in stream discharge and temperature: a preliminary assessment of the implications for juvenile and spawning Atlantic salmon. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 9, 193-208
- Thodsen, H. (2007). The influence of climate change on stream flow in Danish rivers. *Journal of Hydrology*, 333, 226-238
- Thomson, A., Calvin, K., Smith, S., Kyle, G.P., Volke, A., Patel, P., Delgado-Arias, S., Bond-Lamberty, B., Wise, M., Clarke, L., & Edmonds, J. (2011). RCP4.5: a pathway for stabilization of radiative forcing by 2100. *Climatic Change*, 109, 77-94

- Thorstad, E.B., Økland, F., Aarestrup, K., & Heggberget, T. (2008). Factors affecting the within-river spawning migration of Atlantic salmon, with emphasis on human impacts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18, 345-371
- Thorstad, E.B., Whoriskey, F., Rikardsen, A.H., & Aarestrup, K. (2010). Aquatic Nomads: The Life and Migrations of the Atlantic Salmon. In Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen, & J. Skurdal (Eds.), *Atlantic Salmon Ecology* (pp. 1-32). Chichester, UK: Wiley-Blackwell
- Tissot, J.L. (2002). Advanced IR detector technology development at CEA/LETI. *Infrared Physics & Technology*, 43, 223-228
- Todd, C.D., Friedland, K.D., MacLean, J.C., Hazon, N., & Jensen, A.J. (2011). Getting into hot water? Atlantic salmon responses to climate change in freshwater and marine environments. In Ø. Aas, S. Einum, A. Klemetsen, & J. Skurdal (Eds.), *Atlantic Salmon Ecology* (pp. 409-444). Chichester, UK: Wiley-Blackwell
- Tonolla, D., Acuña, V., Uehlinger, U., Frank, T., & Tockner, K. (2010). Thermal Heterogeneity in River Floodplains. *Ecosystems*, 13, 727-740
- Tonolla, D., Wolter, C., Ruhtz, T., & Tockner, K. (2012). Linking fish assemblages and spatiotemporal thermal heterogeneity in a river-floodplain landscape using high-resolution airborne thermal infrared remote sensing and in-situ measurements. *Remote Sensing of Environment*, 125, 134-146
- Torgersen, C.E., Baxter, C.V., Li, H.W., & McIntosh, B.A. (2006). Landscape Influences on Longitudinal Patterns of River Fishes: Spatially Continuous Analysis of Fish-Habitat Relationships. *American Fisheries Society Symposium*, 68, 473-492
- Torgersen, C.E., Ebersole, J.E., & Keenan, D.M. (2012). *Primer for identifying cold-water refuges to protect and restore thermal diversity in riverine landscapes*. Seattle, Washington: United States Environmental Protection Agency (report EPA 910-C-12-001), 91 p
- Torgersen, C.E., Faux, R.N., McIntosh, B.A., Poage, N.J., & Norton, D.J. (2001). Airborne thermal remote sensing for water temperature assessment in rivers and streams. *Remote Sensing of Environment*, 76, 386-398
- Torgersen, C.E., Gresswell, R.E., Bateman, D.S., & Burnett, K.M. (2008). Spatial Identification of Tributary Impacts in River Networks. *River Confluences, Tributaries and the Fluvial Network* (pp. 159-181): John Wiley & Sons, Ltd
- Torgersen, C.E., Price, D.M., Li, H.W., & McIntosh, B.A. (1995). Thermal refugia and chinook salmon habitat in oregon: Applications of airborne thermal videography. In P. Mausel (Ed.), *Proceedings of the 15th Biennial Workshop on Color Photography and Videography* (pp. 161-171). Terre Haute, IN: American Society for Photogrammetry and Remote Sensing
- Torgersen, C.E., Price, D.M., Li, H.W., & McIntosh, B.A. (1999). Multiscale thermal refugia and stream habitat associations of chinook salmon in northeastern oregon. *Ecological Applications*, 9, 301-319
- Townsend, C.R. (1989). The Patch Dynamics Concept of Stream Community Ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 8, 36-50
- Trenberth, K. (2011). Changes in precipitation with climate change. *Climate Research*, 47, 123-138
- Tschaplinski, P.J., & Hartman, G.F. (1983). Winter Distribution of Juvenile Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*) Before and After Logging in Carnation Creek, British Columbia, and

Some Implications for Overwinter Survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 40, 452-461

Vaccaro, J., & Maloy, K. (2006). A Thermal Profile Method to Identify Potential Ground-Water Discharge Areas and Preferred Salmonid Habitats for Long River Reaches. In (p. 15). Reston, Virginia: United States Geological Survey Scientific Investigations Report 2006-5136

van Balen, R.T., Kasse, C., & De Moor, J. (2008). Impact of groundwater flow on meandering; example from the Geul River, The Netherlands. *Earth Surface Processes and Landforms*, 33, 2010-2028

van den Besselaar, E.J.M., Klein Tank, A.M.G., & Buishand, T.A. (2013). Trends in European precipitation extremes over 1951–2010. *International Journal of Climatology*, 33, 2682-2689

van Vliet, M.T.H., Franssen, W.H.P., Yearsley, J.R., Ludwig, F., Haddeland, I., Lettenmaier, D.P., & Kabat, P. (2013). Global river discharge and water temperature under climate change. *Global Environmental Change*, 23, 450-464

van Vliet, M.T.H., Ludwig, F., Zwolsman, J.J.G., Weedon, G.P., & Kabat, P. (2011). Global river temperatures and sensitivity to atmospheric warming and changes in river flow. *Water Resources Research*, 47, W02544

Vannote, R.L., Minshall, G.W., Cummins, K.W., Sedell, J.R., & Cushing, C.E. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37, 130-137

Veillette, J.J., & Cloutier, M. (1993). *Géologie des formations en surface, Gaspésie, Québec (1804A)*, Geological Survey of Canada

Veillette, J.J., & Cloutier, M. (In preparation). *Géologie des formations en surface, Gaspésie, Québec*, Geological Survey of Canada

Visser, F., Wallis, C., & Sinnott, A.M. (2013). Optical remote sensing of submerged aquatic vegetation: Opportunities for shallow clearwater streams. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters*, 43, 388-398

Vose, R.S., Arndt, D., Banzon, V.F., Easterling, D.R., Gleason, B., Huang, B., Kearns, E., Lawrimore, J.H., Menne, M.J., Peterson, T.C., Reynolds, R.W., Smith, T.M., Williams, C.N., & Wuertz, D.B. (2012). NOAA's Merged Land–Ocean Surface Temperature Analysis. *Bulletin of the American Meteorological Society*, 93, 1677-1685

Vose, R.S., Easterling, D.R., & Gleason, B. (2005). Maximum and minimum temperature trends for the globe: An update through 2004. *Geophysical Research Letters*, 32, L23822

Wagenmakers, E.-J., & Farrell, S. (2004). AIC model selection using Akaike weights. *Psychonomic Bulletin & Review*, 11, 192-196

Walsh, C.L., & Kilsby, C.G. (2007). Implications of climate change on flow regime affecting Atlantic salmon. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 11, 1127-1143

Ward, J.V. (1985). Thermal characteristics of running waters. *Hydrobiologia*, 125, 31-46

Ward, J.V. (1998). Riverine landscapes: Biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation*, 83, 269-278

Ward, J.V., Tockner, K., Arscott, D.B., & Claret, C. (2002). Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, 47, 517-539

Wawrzyniak, V., Piégay, H., & Poirel, A. (2011). Longitudinal and temporal thermal patterns of the French Rhône River using Landsat ETM+ thermal infrared images. *Aquatic Sciences*, 74, 405-414

- Wawrzyniak, V., Piégay, H., Allemand, P., Vaudor, L., & Grandjean, P. (2013). Prediction of water temperature heterogeneity of braided rivers using very high resolution thermal infrared (TIR) images. *International Journal of Remote Sensing*, 34, 4812-4831
- Webb, B.W. (1996). Trends in stream and river temperature. *Hydrological Processes*, 10, 205-226
- Webb, B.W., & Nobilis, F. (2007). Long-term changes in river temperature and the influence of climatic and hydrological factors. *Hydrological Sciences Journal*, 52, 74-85
- Webb, B.W., & Walling, D.E. (1986). Spatial variation of water temperature characteristics and behavior in a Devon river system. *Freshwater Biology*, 16, 585-608
- Webb, B.W., & Zhang, Y. (1997). Spatial and seasonal variability in the components of the river heat budget. *Hydrological Processes*, 11, 79-101
- Webb, B.W., & Zhang, Y. (1999). Water temperatures and heat budgets in Dorset chalk water courses. *Hydrological Processes*, 13, 309-321
- Webb, B.W., Hannah, D.M., Moore, R.D., Brown, L.E., & Nobilis, F. (2008). Recent advances in stream and river temperature research. *Hydrological Processes*, 22, 902-918
- Wedemeyer, G. (1973). Some Physiological Aspects of Sublethal Heat Stress in the Juvenile Steelhead Trout (*Salmo gairdneri*) and Coho Salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 30, 831-834
- Wehner, M., Easterling, D.R., Lawrimore, J.H., Heim, R.R., Vose, R.S., & Santer, B.D. (2011). Projections of Future Drought in the Continental United States and Mexico. *Journal of Hydrometeorology*, 12, 1359-1377
- Wen-Yao, L., Field, R.T., Gantt, R.G., & Klemas, V. (1987). Measurement of the surface emissivity of turbid waters. *Remote Sensing of Environment*, 21, 97-109
- Werritty, A. (2002). Living with uncertainty: climate change, river flows and water resource management in Scotland. *Science of The Total Environment*, 294, 29-40
- Westhoff, M.C., Savenije, H.H.G., Luxemburg, W.M.J., Stelling, G.S., van de Giesen, N.C., Selker, J.S., Pfister, L., & Uhlenbrook, S. (2007). A distributed stream temperature model using high resolution temperature observations. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 11, 1469-1480
- Westra, S., Alexander, L.V., & Zwiers, F.W. (2012). Global Increasing Trends in Annual Maximum Daily Precipitation. *Journal of Climate*, 26, 3904-3918
- Wiens, J.A. (2002). Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water. *Freshwater Biology*, 47, 501-515
- Wilbur, N.M. (2012). Characterizing thermal refugia for brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the Cains River, New Brunswick, Canada, Mémoire de maîtrise en sciences de génie civil. University of New Brunswick, Fredericton, New Brunswick
- Wilby, R.L., & Keenan, R. (2012). Adapting to flood risk under climate change. *Progress in Physical Geography*, 36, 348-378
- Wilby, R.L., Orr, H., Watts, G., Battarbee, R.W., Berry, P.M., Chadd, R., Dugdale, S.J., Dunbar, M.J., Elliott, J.A., Extence, C., Hannah, D.M., Holmes, N., Johnson, A.C., Knights, B., Milner, N.J., Ormerod, S.J., Solomon, D., Timlett, R., Whitehead, P.J., & Wood, P.J. (2010). Evidence needed to manage freshwater ecosystems in a changing climate: Turning adaptation principles into practice. *Science of The Total Environment*, 408, 4150-4164

- Willmer, P., Stone, G., & Johnston, I. (2009). *Environmental physiology of animals*. Oxford, UK: Blackwell Publishing, 754 p
- Wilson, R.A. (2003, 2007). *Bedrock geology of the Upsalquitch Forks, Campbellton and McLeods areas (NTS 21 O/10, 21 O/15 and 22 B/02a, b), Restigouche County, New Brunswick*, New Brunswick Department of Natural Resources: Minerals. Policy and Planning Division
- Wilson, R.A. (2006). *Geology of northern New Brunswick (NTS 21 O, parts of 21 P, 22B)*, New Brunswick Department of Natural Resources: Minerals. Policy and Planning Division, Plate NR-3 (Second Edition)
- Windsor, M., Hutchinson, P., Hansen, L., & Reddin, D. (2012). *Atlantic salmon at sea: Findings from recent research and their implications for management*. Edinburgh, UK: NASCO document CNL(12)60, 20 p
- Winter, T.C. (1999). Relation of streams, lakes, and wetlands to groundwater flow systems. *Hydrogeology Journal*, 7, 28-45
- Winter, T.C., Harvey, J.W., Franke, O.L., & Alley, W.M. (1998). *Ground water and surface water : a single resource*. Denver: United States Geological Survey
- Winterbottom, S.J., & Gilvear, D.J. (1997). Quantification of channel bed morphology in gravel-bed rivers using airborne multispectral imagery and aerial photography. *Regulated Rivers: Research & Management*, 13, 489-499
- Wirth, L., Rosenberger, A., Prakash, A., Gens, R., Margraf, F.J., & Hamazaki, T. (2012). A Remote-Sensing, GIS-Based Approach to Identify, Characterize, and Model Spawning Habitat for Fall-Run Chum Salmon in a Sub-Arctic, Glacially Fed River. *Transactions of the American Fisheries Society*, 141, 1349-1363
- Woll, C.L., Prakash, A., & Sutton, T. (2011). A case-study of in-stream juvenile salmon habitat classification using decision-based fusion of multispectral aerial images. *Applied Remote Sensing Journal*, 2, 37-46
- Wright, K.K., Baxter, C.V., & Li, J.L. (2005). Restricted hyporheic exchange in an alluvial river system: implications for theory and management. *Journal of the North American Benthological Society*, 24, 447-460
- Yearsley, J.R. (2009). A semi-Lagrangian water temperature model for advection-dominated river systems. *Water Resources Research*, 45, W12405
- Zydlewski, G.B., Haro, A., & McCormick, S.D. (2005). Evidence for cumulative temperature as an initiating and terminating factor in downstream migratory behavior of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 68-78

