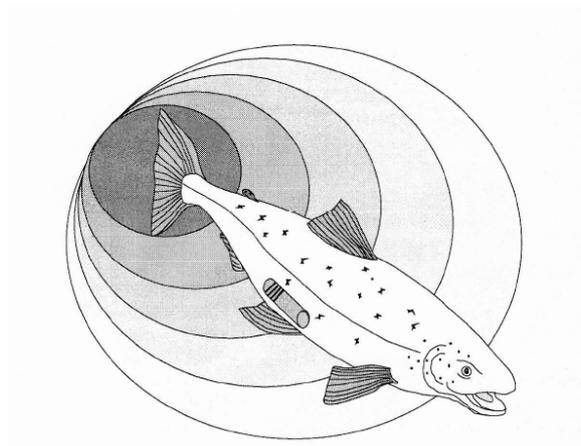




**UNIVERSITE DE LIEGE**  
Faculté des Sciences  
Institut de Zoologie

**Tactiques et stratégies individuelles d'utilisation  
spatio-temporelle de l'habitat et des ressources alimentaires chez la truite  
commune (*Salmo trutta* L.) :  
étude par radio-pistage dans l'Aisne et l'Ourthe**



Promoteur-Directeur: Dr. J.C. Philippart  
Co-Directeur: Dr. E. Baras

Dissertation présentée par  
**Michaël OVIDIO**  
en vue de l'obtention du grade de  
Docteur en Sciences (Biologie animale)

**Juin 1999**

## Remerciements

Arrivé au terme de cette recherche, c'est avec beaucoup de plaisir que j'adresse mes remerciements aux personnes et institutions qui ont contribué à sa réalisation.

Cette thèse a été réalisée sous le statut de boursier F.R.I.A. (Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et l'Agriculture) que je remercie pour m'avoir octroyé une bourse de doctorat de 42 mois. J'ai également pu bénéficier de l'appui logistique du projet « Meuse Saumon 2000 » financé par le Ministère de la Région Wallonne (Ressources Naturelles et Environnement) et de la Commission Provinciale de Liège du Fonds Piscicole.

J'exprime ma profonde gratitude au *Dr. J.C. Philippart*, chercheur qualifié F.N.R.S., directeur du L.D.P.A. (Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture) au sein du service d'Éthologie animale (Prof. J.C. Ruwet). Comme promoteur-directeur de cette thèse, J.C. Philippart m'a accueilli au sein de son laboratoire, m'a toujours témoigné une entière confiance et fourni toutes les facilités logistiques nécessaires à la réalisation de l'étude. Je tiens également à le remercier pour ses nombreux conseils judicieux ainsi que pour m'avoir permis de participer à de nombreux colloques et stages de formation à l'étranger.

Au cours de mes recherches, et plus particulièrement lors de la phase de rédaction, j'ai toujours pu bénéficier de l'expérience et compter sur l'appui de l'incomparable *Dr E. Baras*, mon co-directeur de thèse. Rigoureux, il m'a permis de développer mon esprit scientifique et mes méthodes d'analyses, avec beaucoup de simplicité et de sympathie. Je tiens à lui exprimer ma profonde reconnaissance.

Il m'est particulièrement agréable de remercier, *F. Giroux*, *D. Goffaux* et *C. Brucy*, qui ont réalisé leur mémoire de Licence en Zoologie en relation avec ma thèse. Consciencieusement, avec beaucoup de courage et une bonne dose de bonne humeur, ils ont activement participé à la réalisation de cette étude. Je leur exprime ma plus vive reconnaissance et mon amitié.

Je ne remercierai jamais assez *G. Rimbaud*, maître incontesté de la pêche électrique et de la rame, qui m'a toujours assisté avec efficacité et gentillesse tout au long de ce travail. J'ai également pu bénéficier de l'aide ponctuelle et de l'agréable compagnie de *C. Birtles* et *D. Parkinson*, chercheurs au L.D.P.A.

J'exprime ma reconnaissance aux membres du jury qui ont accepté d'assurer la lecture et l'évaluation de cette thèse, MM *P. Vandewalle* (Président du jury, ULg), *J.L. Baglinière* (INRA France), *P. Gérard* (Centre de Recherche sur la Nature, la Forêt et le Bois, Région Wallonne), *P. Poncin* (ULg), *E. Baras* (ULg) et *J.C. Philippart* (ULg).

Ce travail aurait été plus difficile sans la collaboration des dirigeants de la *Société de Pêche de l'Aisne* qui m'ont accordé une entière liberté d'action sur leur superbe parcours de pêche, de *M. Blaude* pour son hospitalité dans son confortable chalet du bord de l'Aisne à Juzaine, et de *M. Denis*, pour ses nombreux bricolages et son aide lors des contrôles de l'échelle à poissons de Bomal.

Je ne voudrais pas oublier de remercier les collègues de la Station de Tihange, pour leur plaisante compagnie et leur sympathie: *Carole* (pour les pauses café), *Amine* (pour certaines photos du chapitre 5), *Bruno*, *Charles*, *Christian*, *Denys*, *Laurent* et *Yvan*.

Ma plus grande reconnaissance va à mes amis et à ma famille qui m'ont toujours soutenu et encouragé, et plus particulièrement à mes parents, pour m'avoir permis de réaliser de très longues études et qui ont toujours montré beaucoup d'intérêt pour mes recherches.

Enfin, mon admiration va à *Céline* qui a supporté avec beaucoup d'indulgence mon humeur détestable d'homme de terrain enfermé pendant ces quelques mois de rédaction, et qui m'a réconforté dans les moments difficiles.

## Résumé

Les migrations, la sélection de l'habitat et les rythmes d'activité de la truite commune *Salmo trutta* ont été largement étudiés en Europe, en Amérique du Nord et dans d'autres régions où l'espèce a été introduite. La plupart des études repose sur l'utilisation de la pêche électrique et du marquage-recapture, des méthodes qui donnent un aperçu valable de l'écologie des populations, mais peu d'indications en continu sur la biologie des individus. La plupart des techniques d'observation directe comme par exemple la plongée subaquatique, autorisent ce suivi précis et continu, mais sont limitées par les conditions environnementales et ne permettent pas d'étudier des individus qui effectuent de grands déplacements. L'objectif de cette thèse est d'étudier les modes d'utilisation du temps et de l'espace de la truite commune par biotélémetrie, une technique qui permet un suivi continu et individuel des poissons sous (presque) toutes les conditions environnementales.

D'octobre 1995 à décembre 1998, 42 truites (26,0-57,0 cm LF) ont été radio-pistées dans l'Aisne, une petite rivière salmonicole relativement bien préservée du sous-bassin de l'Ourthe (bassin de la Meuse) ainsi que dans l'Ourthe, une rivière typique de la zone à barbeau, modifiée par les activités humaines (barrage, rectification des rives). Après une étude de faisabilité qui a testé l'innocuité de la procédure de marquage sur le comportement et le statut social de truites en rivière artificielle, nous avons marqué les truites du milieu naturel avec un émetteur radio à antenne interne, implanté chirurgicalement dans la cavité intrapéritonéale. Les truites ont été quotidiennement positionnées jusqu'à ce que la batterie de l'émetteur soit épuisée. Une seconde étude méthodologique a montré que le pistage quotidien est nécessaire pour estimer correctement le domaine vital et la mobilité, ainsi que pour comparer les observations entre saisons. Les émetteurs étaient équipés de circuits à activité ou de thermistors, autorisant, respectivement, des mesures détaillées des variations d'activité des truites lors de cycles de 24h ou la détermination précise des sites sélectionnés par les truites dans des habitats à contraste thermique, comme des zones de confluence avec des résurgences ou de petits affluents.

Les truites de l'Aisne et de l'Ourthe ont montré des patrons de mobilité contrastés au cours du cycle annuel. Les migrations de reproduction vers les frayères, souvent localisées dans les petits affluents, s'étendaient sur plusieurs dizaines de km. De 1996 à 1998, ces migrations ont exclusivement débuté lors de variations combinées du niveau d'eau et de la température de l'eau, dans une gamme thermique de 10-12°C, qui correspond à la limite inférieure du taux de croissance optimum de l'espèce. Il s'agit probablement d'une réaction adaptative face à un environnement à caractère imprévisible, qui favorise la reproduction plutôt que la croissance. La vitesse de migration était proportionnelle à la longueur des trajets, et la durée de résidence sur le site de frai était très variable selon les individus. A plusieurs occasions, les migrations de reproduction furent suivies d'un « homing » post-reproducteur très précis (au m<sup>2</sup> près), qui met en évidence l'importance du gîte « estival » chez la truite. Durant l'hiver, le printemps et l'été, les truites ont fait preuve d'une mobilité assez réduite, mais des mouvements de grande amplitude ont été occasionnellement observés, surtout dans l'Ourthe lors d'élévations printanières de la température. Ces observations corroborent le « restricted movement paradigm » proposé par Gowan *et al.* (1994), qui affirment, qu'en dehors de la période de reproduction, les truites sont plus mobiles que ce que l'on croyait auparavant. Toutefois, certains individus sont restés dans la même séquence de faciès durant plusieurs saisons consécutives. Parmi ceux-ci, certaines truites vivant en aval de barrages, ont montré une croissance exceptionnelle pour un milieu dulçaquicole, parfois similaire à la croissance d'une truite anadrome en mer. Ces observations suggèrent que cette tactique comportementale particulière peut être assimilée à une alternative à la diadromie.

Durant le printemps et l'été, les truites de l'Aisne ont occupé des habitats caractérisés par des profondeurs et des vitesses de surface (Vs) de 18 à 111 cm et 7 à 80 cm s<sup>-1</sup>, respectivement. Les différences individuelles entre les patrons de mobilité étaient partiellement expliquées par l'hétérogénéité de l'habitat pour Vs ( $r^2$  de 0,456 à 0,691 pour le domaine vital et les mouvements nets journaliers, respectivement). D'autres caractéristiques de l'habitat, comme les moyennes de la profondeur, de Vs et V à 10 cm du fond n'étaient pas corrélées avec la mobilité des truites, exception faite de l'hétérogénéité pour la profondeur qui était négativement corrélée avec la probabilité de réaliser des mouvements >15 ou >40 m. Ces observations indiquent que le comportement des truites est plus influencé par l'hétérogénéité de l'habitat que par ses caractéristiques moyennes, et que les préférences d'habitat peuvent être difficilement étudiées indépendamment de la mobilité, et vice versa. Quelques observations en environnement thermiquement hétérogène ont indiqué que la température peut être un facteur clé dans la sélection de gîtes de repos et d'activité chez certaines truites communes. Les sites les plus proches de l'optimum thermique étaient préférés.

L'activité nycthémerale de la truite commune a été étudiée lors de 26 cycles de 24h réalisés dans l'Aisne entre octobre 1995 et mai 1997. La durée et l'intensité de l'activité étaient proportionnelles à la température de l'eau et à la photopériode (respectivement 4,0 fois plus longue et plus intense à 12-17°C en été qu'à < 4°C en hiver). En été, l'aire d'activité journalière était 3,2 fois plus étendue qu'en hiver et était exploitée 2,5 fois plus intensément. Toutes saisons confondues, les truites étaient les plus actives au crépuscule. Les variations saisonnières des rythmes nycthémeraux consistaient en des changements progressifs d'une activité plutôt diurne en hiver vers une activité plus nocturne en été. Cette relative cohérence des rythmes d'activité au cours de l'année est interprétée par un faible risque de prédation dans l'Aisne et par une plus forte disponibilité en nourriture (dérive) au crépuscule. Cependant, les rythmes variaient plus substantiellement entre individus vivant dans différents microhabitats, ce qui suggère que les variations saisonnières peuvent être masquées par des facteurs locaux comme la structure de l'habitat et l'abondance de la dérive. Cette hypothèse a été testée lors de 7 cycles de 24h durant lesquels l'activité des truites était comparée aux variations temporelle

et quantitative de la dérive en invertébrés benthiques. Cette étude a montré que la truite commune peut adapter ses patrons d'activité à l'abondance de proies, en tant que « généraliste » à l'encontre de la totalité des organismes ou en tant que « spécialiste » à l'encontre des proies de grande taille.

En conclusion, nos recherches ont révélé l'énorme variabilité des comportements individuels chez la truite commune, ce qui reflète son extraordinaire capacité d'adaptation et explique son succès démographique dans la plupart des environnements où elle a été introduite. Nous avons également montré que l'étude de la biologie de la truite est difficilement envisageable sans tenir compte simultanément de tous les éléments touchant à la mobilité, à l'utilisation de l'habitat et aux rythmes d'activité. Puisque nous avons montré le rôle important de l'environnement dans la plasticité comportementale de *S. trutta*, il serait particulièrement intéressant de quantifier l'importance du facteur « hérédité ». Du point de vue de la gestion des populations, cette étude démontre qu'il est nécessaire de permettre une libre circulation des truites, même en dehors de la période de reproduction.

Gowan, C., Young M.K., Fausch K.D., Siley, S.C, 1994. Restricted movements in stream salmonids: a paradigm lost. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **51**, 2626-2637.

## Summary

### **Individual tactics and strategies of time, space and habitat use in brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Aisne stream and river Ourthe as determined by radio-tracking**

Migration, habitat selection and activity rhythm of brown trout *Salmo trutta* L. have been widely investigated throughout Europe, North America and other parts of the world where the species was introduced. Most studies relied on methodologies such as electric fishing and capture-mark-recapture, which give valuable insights on the ecology of populations but just punctual insights into the actual biology of individuals. Similarly, most direct observation techniques such as snorkeling are most affected by environmental limitations and their scope of application is somehow restricted to so-called "resident" fish. The objective of this study was to investigate the modes of time and space utilisation by brown trout as determined by telemetry techniques, which enable continuous tracking and positioning of fish under (almost) all environmental conditions.

From October 1995 to December 1998, 42 trout (26.0-57.0 cm FL) were tracked day by day in the Aisne stream, a preserved salmonid stream from the River Ourthe sub-basin (River Meuse basin) and in the River Ourthe itself, which is more typical of the barbel zone and of which the profiles have been modified by human activities (weirs, bank rectification).

After proper feasibility studies, which tested for the effect of tagging on trout healing, behaviour and social status, fish were tagged with surgically implanted radio transmitters with coil antennas and positioned every day until the battery of the transmitter went off. Additional methodological studies provided evidence that day-by-day tracking was strictly necessary in order to provide correct estimates of home range and mobility, and to compare these between seasons. Transmitters were equipped with activity circuits or thermistors which enabled to measure more accurately the variations of fish activity during 24-h cycles, or their capacities to choose between habitats with contrasted thermal regimes such as resurgences or confluences with sub-tributaries.

Trout showed contrasted mobility patterns between seasons. Spawning migrations extended over several dozens of kms, as trout entered sub-tributaries to find suitable spawning grounds. From 1996 to 1998, spawning migrations and almost exclusively started on days when water temperature and level were fluctuating considerably, at temperatures in between 10 and 12°C, which corresponded to the lowest limit of thermal growth optimum. This was regarded as an adaptive behaviour to environmental unpredictability with trout trading off growth against reproduction. The rate of trout migration was proportional to the length of the journeys, and trout remained on spawning grounds, or in their vicinity for variable periods of time. On several occasions, spawning migrations were followed by precise (nearest 1 m<sup>2</sup>) post-reproductive homing, which highlighted the importance of the "summer" residence area. During winter, spring and summer, trout showed restricted mobility, but large-scale movements were observed occasionally, especially in the River Ourthe during seasonal temperature increases in late spring. This finding supports the restricted movement paradigm put forward by Gowan *et al.* (1994), i.e. that trout are more mobile outside of the spawning period than it was initially thought. In contrast to these highly mobile individuals, some trout remained consistently in the same morphodynamic unit over seasons. Among these were several individuals living in the downstream reach of weirs and dams, which showed exceptional growth rates on freshwater standards, and sometimes grew as fast as sea trout at sea. This observation suggests that dam-sitting may be a valuable alternative to diadromy, and that the "dam sitting tactic" may compare to the resident, sea and lake trout documented to date.

During the growing season (spring and summer), trout in the Aisne stream occupied habitats with depth and water velocity at the surface of the water ( $V_s$ ) from 18 to 111 cm and from 7 to 80 cm s<sup>-1</sup>, respectively. Differences between individual mobility patterns were partly accounted for by differences in the habitat structure of their home range, and essentially by the heterogeneity of surface water velocities ( $r^2$  of 0.456 and 0.691 for home range and net daily journeys, respectively). Other habitat features, including mean depth, velocity at the surface or above substratum were not correlated with trout's mobility, except for depth heterogeneity, which was negatively correlated to the probability of long range (> 15 or > 40 m) movements. These findings indicate that trout behaviour is more influenced by the heterogeneity of habitat than by its average characteristics, and that habitat preferences of trout could hardly be characterised apart of their mobility, and vice versa. Occasional observations in heterothermal environments indicated further that temperature was a key factor in the selection of home and foraging places by brown trout, with warmer places preferred at stream temperatures below the optimum and vice versa.

The diel activity of brown trout in the Aisne stream was studied in the course of twenty-six 24-h cycles from Oct. 1995 to May 1997. The duration and intensity of activity were proportional to water temperature and day length (respectively 4.0 times longer and 4.6 times more intense at 12-17°C in summer than at < 4°C in winter). The daily activity area in summer was also 3.2 times longer than in winter, and was exploited 2.5 times more intensively. At all seasons, trout were most active at dusk, and seasonal variations in diel patterns consisted mainly in a progressive shift from more diurnal activity in winter to more nocturnal activity in summer. This relative consistency of activity rhythm throughout the year was interpreted within the context of foraging risk and efficiency, in view of the (almost) absence of predators in the Aisne

stream, and of the highest abundance of drifting aquatic macroinvertebrates at dusk. However, rhythms varied more substantially between individuals living in different microhabitats, suggesting that seasonal variations were subordinated to local factors such as habitat structure or abundance of drifting prey. This hypothesis was tested further during seven 24-h cycles when drift rates (collected at hourly intervals) were compared to the activity of radio-tracked trout, and these provided evidence that brown trout most frequently adapts its activity pattern to the abundance of drifting prey, either as a generalist towards any organism, or as a specialist towards the largest ones.

In conclusion, this investigation revealed the huge variability of trout behaviours, most presumably as a reflect of their extremely high adaptive value, and this is consistent with the observation that the species was successful in almost all environments where it was introduced. It also provided evidence that any study on trout biology should consider mobility, habitat utilisation and rhythm as dependent values. Whether differences between the behaviours of trout are essentially driven by environmental factors or also include a genetic component remains to be determined. With respect to population and habitat management, this study provided utmost evidence that trout are far more mobile than we thought initially and that fish pass management should also be thought over during periods outside of spawning.

Gowan, C., Young M.K., Fausch K.D., Siley, S.C, 1994. Restricted movements in stream salmonids: a paradigm lost. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **51**, 2626-2637.

# Table des matières

+

## PARTIE I: INTRODUCTION GÉNÉRALE

<i>Chapitre 1. Contexte général, problématique et objectif de la recherche</i> .....	10
1.1. Tactiques et stratégies individuelles d'utilisation des ressources chez les poissons.....	11
1.2. Le modèle truite : intérêt, complexité et ambiguïté.....	11
1.2.1. Le contrôle de la migration facultative: base génétique ou environnementale?.....	12
1.2.2. Anadromie ou résidence: comment s'effectue le contrôle ?.....	13
1.2.3. De récentes études compliquent le problème.....	14
1.2.4. Une nécessité: l'étude approfondie de l'écologie comportementale de l'espèce à l'échelle de l'individu.....	15
1.3. Objectifs de cette thèse.....	15
1.4. Structure et organisation de l'ouvrage écrit.....	16

## PARTIE II: MATÉRIEL, MÉTHODES, SITE D'ETUDE

<i>Chapitre 2. L'espèce <i>Salmo trutta</i> L.</i> .....	19
2.1. Position systématique.....	19
2.2. Phylogénèse et mécanismes d'apparition des écotypes.....	19
2.3. Répartition géographique.....	20
2.3.1. Naturelle.....	20
2.3.2. Artificielle.....	21
2.3.3. En Wallonie.....	21
2.4. Exigences écologiques.....	23
2.5. Régime alimentaire.....	24
2.6. Comportement alimentaire.....	24
2.6.1. La chasse.....	24
2.6.2. La sélection des proies.....	25
2.7. Cycle biologique.....	25
<i>Chapitre 3. Sites d'étude: l'Aisne et l'Ourthe</i> .....	29
3.1. Présentation du système de référence: l'Aisne.....	29
3.1.1. Environnement abiotique.....	30
3.1.2. Environnement biotique.....	33
3.2. L'Ourthe.....	35
3.2.1. Géographie.....	36
3.2.2. Environnement abiotique.....	36
3.2.3. Environnement biotique.....	36
<i>Chapitre 4. Les frayères à truites dans l'Aisne</i> .....	38
4.1. Introduction.....	38
4.2. Matériel et méthode.....	38
4.3. Résultats.....	39
4.4. Comparaison avec des études étrangères.....	43

<b>Chapitre 5. La biotélémetrie aquatique: principe et fonctionnement</b> .....	45
5.1. Choix de la méthode.....	45
5.2. Définition, principe et champs d'application.....	45
5.3. Choix du type de radiation: ondes ultrasonores ou radio?.....	46
5.4. Principe du radio-pistage en milieu aquatique.....	46
5.5. Protocole d'implantation de l'émetteur radio.....	48
5.6. Matériel de radio-pistage utilisé.....	48
5.6.1. Émetteurs.....	48
5.6.2. Stations et antennes réceptrices.....	49
5.7. Méthodes de localisation des poissons.....	53

### PARTIE III: RÉSULTATS A CARACTÈRE MÉTHODOLOGIQUE

<b>Chapitre 6. Etude de l'influence du radio-marquage sur le comportement et le statut social de la truite commune <i>S. trutta</i></b> .....	57
6.1. Introduction.....	58
6.2. Matériel et méthode.....	59
6.3. Résultats.....	62
6.4. Discussion.....	63

<b>Chapitre 7. Estimation de la mobilité et de la dispersion de la truite commune <i>S. trutta</i> : ambiguïté suite à l'adoption de différentes fréquences de localisation dans les études par radio-pistage</b> .....	69
7.1. Introduction.....	70
7.2. Matériel et méthode.....	71
7.3. Résultats.....	72
7.4. Discussion.....	76

### PARTIE IV: RÉSULTATS BIOLOGIQUES

#### a) Mobilité saisonnière et migrations de reproduction

<b>Chapitre 8. Le caractère imprévisible de l'environnement gouverne les migrations automnales de la truite commune <i>S. trutta</i> dans l'Ardenne belge</b> .....	82
8.1. Introduction.....	83
8.2. Matériel et méthode.....	84
8.3. Résultats.....	84
8.4. Discussion.....	90
8.5. Conclusions.....	92

<b>Chapitre 9. Cycle annuel d'activité de la truite commune (<i>Salmo trutta</i> L.) adulte: étude par radio-pistage dans un cours d'eau de l'Ardenne belge</b> .....	95
9.1. Introduction.....	97
9.2. Matériel et méthode.....	99
9.3. Résultats.....	100
9.4. Discussion et conclusions.....	108

<b>Chapitre 10. Migrations de reproduction de la truite commune (<i>S. trutta</i> L.) dans l'Ardenne belge</b> .....	115
10.1. Introduction.....	115
10.2. Site d'étude.....	115

10.3. Matériel et méthode .....	115
10.4. Résultats .....	116
10.5. Discussion .....	120
<b>Chapitre 11. Mobilité de la truite <i>S. trutta</i> dans une rivière</b>	
de la zone à barbeau, l'Ourthe moyenne .....	123
11.1. Introduction .....	123
11.2. Matériel et méthode .....	124
11.3. Résultats .....	126
11.3.1. Mobilité printanière et estivale .....	126
11.3.2. Migration de reproduction automnale .....	130
11.4. Discussion .....	131
11.4.1. Période printanière et estivale .....	131
11.4.2. Migration de reproduction automnale .....	133
<b>Chapitre 12. Observations préliminaires sur une tactique</b>	
comportementale particulière chez la truite commune	
<i>S. trutta</i> radio-pistée en hydrosystèmes anthropisés .....	135
12.1. Introduction .....	136
12.2. Matériel et méthode .....	137
12.3. Résultats et Discussion .....	137
12. 4. Conclusions .....	140
<b><u>b) Utilisation du microhabitat</u></b>	
<b>Chapitre 13. Relation entre la structure de l'habitat et la mobilité</b>	
de la truite commune <i>S. trutta</i> dans une petite rivière .....	145
13.1. Introduction .....	146
13.2. Site d'étude .....	146
13.3. Matériel et méthode .....	147
13.4. Résultats .....	149
13.5. Discussion .....	154
<b>Chapitre 14. Rôle possible de la thermorégulation comportementale</b>	
dans la sélection de l'habitat chez la truite commune ( <i>S. trutta</i> L.) .....	159
14.1. Introduction .....	159
14.2. Site d'étude .....	159
14.3. Matériel et méthode .....	160
14.4. Résultats .....	161
14.5. Discussion .....	165
<b><u>c) Rythmes et budgets d'activité à l'échelle nyctémérale</u></b>	
<b>Chapitre 15. Variations saisonnières des rythmes d'activité</b>	
chez la truite commune <i>S. trutta</i> :	
étude par radio-pistage dans une petite rivière .....	168
15.1. Introduction .....	169
15.2. Matériel et méthode .....	170
15.3. Résultats .....	172
15.4. Discussion .....	176

<b>Chapitre 16. Relation entre la dérive des invertébrés et l'activité</b>	
de la truite commune <i>S. trutta</i> L. dans une petite rivière.....	181
16.1. Introduction.....	182
16.2. Matériel et méthode.....	183
16.3. Résultats.....	184
16.4. Discussion.....	187

## PARTIE V: DISCUSSION ET CONCLUSIONS GENERALES

V.1. Protocole d'implantation de l'émetteur et effet du marquage.....	192
V.2. Choix de la technique de récolte de données et méthodologie de suivi.....	193
V.3. Influence des variables environnementales sur la mobilité.....	194
V.3.a. Hétérogénéité des réponses comportementales.....	194
V.3.b. Homogénéité des réponses comportementales.....	194
V.4. Migrations de reproduction.....	195
V.5. Rythmes et budgets d'activité.....	197
V.6. Plasticité comportementale.....	197
V.7. Diversité de modes d'exploitation des ressource	
influence génétique ou environnementale ? .....	200
V.8. Applications à la gestion des populations.....	202
V.9. Perspectives de recherches futures.....	204

## PARTIE VI: REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

## PARTIE I

### INTRODUCTION

#### Chapitre 1.

Contexte général, problématique et  
objectif de la recherche

## **Chapitre 1. Contexte général, problématique et objectif de la recherche**

### **1.1. Tactiques et stratégies individuelles d'utilisation des ressources chez les poissons**

Quel que soit l'écosystème considéré, la plupart des espèces animales sont constamment confrontées à des variations des conditions environnementales et à des modifications (naturelles ou non) de leur milieu de vie. Bien que ces changements soient nombreux et extrêmement diversifiés en nature, intensité et durée, les premières réponses adaptatives des individus qui y font face sont essentiellement comportementales, et se traduisent par l'émergence de divers **modes ou tactiques d'exploitation des ressources** (Wootton, 1990). En fonction de leurs particularités et de leurs adéquations aux modifications environnementales, ces réponses se répercutent favorablement ou non sur le taux de croissance et de reproduction des individus, ainsi que sur leur taux de survie. Elles engendrent donc des **adaptations phénotypiques** qui ne provoquent aucun changement direct de **fréquences génotypiques** dans la population puisqu'elles prennent place au sein d'une même génération (Wootton, 1990). Par contre, dans le cas où ces adaptations permettent d'accroître la **valeur sélective** ou « **fitness** » de l'individu (Faush, 1984), et, donc sa représentativité dans la future génération par modification des fréquences alléliques et génotypiques (Slobodkin & Rappoport, 1974), ces tactiques ou modes d'utilisation des ressources sont qualifiés de **stratégiques** (Meien, 1939; Krebs & McCleery, 1984; Hart, 1986; Wootton, 1990; Baras, 1992).

Ainsi, les plasticités comportementale et phénotypique peuvent être considérées comme des réponses tactiques d'individus suite à leurs interactions avec l'environnement. Par contre, la sélection génétique est une réponse observable à l'échelle de la population (« gene pool »), mais guidée par des différences adaptatives stratégiques entre les individus. La compréhension des réponses d'un organisme ou d'une espèce à des variations environnementales recouvre donc les notions d'**adaptation** et d'**évolution** (Breder & Rosen, 1966; MacArthur & Wilson, 1967; Slobodkin & Rappoport, 1974; Schaffer, 1979; Stearns, 1983; Mann *et al.*, 1984; Baras, 1992).

De nombreux modes d'exploitation du temps et de l'espace ont été décrits chez les poissons (synthèse *in* Helfman, 1986; Wootton, 1990), y compris au sein d'une même espèce, voire chez un même individu (Heggenes *et al.*, 1993; Baras, 1992, 1995a), mais leur analyse n'a que très rarement permis de mettre en évidence la connotation tactique ou stratégique qui y est associée.

### **1.2. Le modèle truite : intérêt, complexité et ambiguïté**

Les Salmonidés présentent des modes d'exploitation du temps et de l'espace extrêmement diversifiés et complexes : le « homing » (retour au lieu de naissance) peut s'opposer au « straying » (égarement) (revues *in* Stabell, 1984; Cury, 1994; Baras, 1996) et la diadromie à l'exploitation d'un espace restreint (Gerking, 1959; Wootton, 1990; Groot & Margolis; 1991, Gowan *et al.*, 1994). Cette complexité des comportements atteint probablement son amplitude maximale chez la **truite commune, *Salmo trutta***, espèce dont la très grande plasticité comportementale a longtemps posé des problèmes de systématique: « il n'est pas de poisson qui varie davantage comme apparence suivant les localités, ce qui a pu induire les classificateurs à en créer un certain nombre d'espèces qui ne sont que des variétés » (La Blanchère, 1926; *in* Maisse & Baglinière, 1991). Aujourd'hui, on

parle d'une espèce unique, *Salmo trutta* L., présentant trois **écotypes** (revue in Baglinière & Maisse, 1991) :

- **la truite de rivière**, *S. trutta fario*, qui correspond à la définition de la forme holobiotique dulcicole, à mouvements assez restreints et essentiellement au sein d'un même cours d'eau, et qui présente une pigmentation jaune-orange avec de nombreux points rouges et noirs;
- **la truite de mer**, *S. trutta trutta*, forme diadrome amphibiotique qui présente une livrée argentée avec de gros points noirs, souvent en forme de croix de Saint André, et parfois quelques points rouges. Suite à la phase de vie marine, la croissance de la truite de mer est beaucoup plus rapide que celle des deux autres écotypes;
- **la truite de lac**, *S. trutta lacustris*, forme dulçaquicole, qui effectue des migrations saisonnières entre les lacs et les cours d'eau affluents, où elle se reproduit, et dont la robe ressemble très fort à celle de la truite de mer.

La truite commune est donc une espèce à **caractère migrateur facultatif** ou partiel qui présente une forte plasticité phénotypique (Stearns, 1992). Cette variété des modes d'exploitation du temps et de l'espace chez la truite est renforcée par leur coexistence au sein d'une même échelle spatiale, puisque les trois formes peuvent frayer dans une même portion de rivière (Wootton, 1990; Baglinière, 1991; Baglinière & Maisse, 1991; Jonsson & Jonsson, 1993).

#### 1.2.1. Le contrôle de la migration facultative: base génétique ou environnementale?

Il n'y a pas de réponse simple à cette question essentielle. Certains éléments sont en faveur de l'environnement, d'autres de la génétique.

Des études réalisées en laboratoire (Skrochowska, 1969; Jonsson, 1989) ont montré qu'une augmentation de la disponibilité en aliments des juvéniles a tendance à accroître la proportion d'individus résidents. Par ailleurs, les géniteurs migrants et résidents ont tous deux la capacité de produire une descendance mixte. De plus, lorsqu'ils sont élevés artificiellement dans les mêmes conditions, les descendants des deux écotypes deviennent identiques (Hindar & Jonsson, 1993). Le lien très étroit entre les deux types de stratégies de vie a également été mis en évidence par diverses expériences d'introduction de la truite commune :

- dans les Iles Kerguelen, l'introduction du seul écotpe sédentaire « truite de rivière » a résulté en l'émergence des trois écotypes (Guyomard *et al.*, 1984);
- en Nouvelle-Zélande, l'introduction de l'écotype sédentaire a entraîné l'apparition de l'écotype anadrome (Frost & Brown, 1967);
- le phénomène inverse a été observé en Amérique du Nord (Rounsefell, 1958).

La migration partielle pourrait également être contrôlée génétiquement. Des expériences en milieu artificiel ont montré que la proportion d'individus migrants est légèrement plus faible dans la descendance de parents résidents que dans celle de migrants (Skrochowska,

1969; *in* Jonsson & Jonsson, 1993). De plus, il a été montré que certaines populations ont une tendance plus forte à l'anadromie que d'autres (Northcote, 1969; Jonsson, 1982; Svårdson & Fagerström, 1982). Des études menées en Angleterre (Elliot, 1989) indiquent que la variabilité du contrôle de la migration entre certaines populations aurait probablement une origine génétique.

Toutefois, dans une même population, il apparaît que la variabilité génétique entre les individus résidents et anadromes est faible ou inexistante, au point que les différentes formes sont d'ailleurs interfécondes (Campbell, 1977; Ryman *et al.*, 1979; Crozier, 1983; Krieg, 1984; Jonsson, 1985; synthèse *in* Guyomard, 1991; Cross *et al.*, 1992). De plus, des études norvégiennes et irlandaises basées sur l'analyse comparée de SC-DNA (ADN codant pour des enzymes) d'individus sédentaires et migrants d'une même population signalent une très grande similitude (Hindar *et al.*, 1991; Cross *et al.*, 1992).

### 1.2.2. Anadromie ou résidence: comment s'effectue le contrôle ?

(Source: Gross, 1984, 1985 et synthèse *in* Jonsson & Jonsson, 1993)

De nombreux points doivent encore être éclaircis pour répondre à cette question.

Certains modèles théoriques expliquent l'existence de formes migrantes et sédentaires au sein d'une même population (i.e. Gross, 1984). Il semblerait qu'un polymorphisme stable se rencontre si un équilibre de fréquence maintient égale la « fitness » des différentes formes : les résidents sont favorisés si les migrants sont plus nombreux, et inversement. Toutefois, quelle que soit la proportion de migrants et de résidents, la valeur sélective supposée des deux formes doit être identique. Ce mécanisme serait analogue aux systèmes avec une stratégie reproductive alternative des mâles, composée de « fighters » (mâles dominants) et de « sneakers » (mâles satellites qui tentent de féconder une partie des oeufs d'une femelle lors de l'accouplement) . Les individus anadromes seraient les « fighters » et les résidents les « sneakers » (Gross, 1985). Mais l'estimation de la « fitness » d'un individu est complexe et il n'existe pas d'études expérimentales assez solides qui étayent cette hypothèse.

La fréquence des individus anadromes et résidents est également dépendante de la densité de population. Dans ce cas, la résidence devrait être favorisée quand la densité de population est faible et la nourriture abondante dans le ruisseau « nurserie ». Le phénotype anadrome est avantageux si les conditions s'inversent. Dans ce système, la valeur sélective des différentes formes peut différer, et les individus désavantagés vont s'adapter au mieux dans une situation qui ne leur est pas favorable. Toutefois, au cas où l'anadromie procure un meilleur succès de reproduction, la « fitness » d'un individu résident devrait théoriquement être supérieur à celle qu'il détiendrait en étant migrant. Une telle stratégie peut persister si les différents phénotypes se développent à partir d'un même génotype. Dans le cas contraire, la forme la moins adaptée finirait par disparaître par sélection naturelle (Jonsson & Jonsson, 1993).

Le taux de croissance pourrait-être un des facteurs entraînant un individu à être migrant ou sédentaire. Toutefois, on ne peut associer un phénotype à une vitesse de croissance précise, compte tenu de la forte variabilité de la croissance entre les populations. Il existe donc peut-être un seuil de taux de croissance, propre à chaque population, qui est

génétiqnement déterminé et qui doit être dépassé pour qu'un individu soit amené à devenir anadrome ou non, mais cette possibilité reste hypothétique (Jonsson & Jonsson, 1993).

La migration facultative est un exemple de plasticité phénotypique susceptible de maximiser la valeur sélective sous des conditions environnementales variables (Stearns, 1982). Ce type de polymorphisme comportemental est favorisé aussi longtemps qu'il procure un meilleur succès de reproduction à l'espèce (Gross, 1984). Il semble particulièrement avantageux lorsque l'abondance des populations, la quantité de nourriture et les risques de prédation varient ainsi que lorsque l'utilisation d'une seule niche ne permet pas d'acquérir la meilleure « fitness » (Jonsson & Jonsson, 1993).

### 1.2.3. De récentes études compliquent le problème

La plupart du temps, la distinction entre la « truite de mer » anadrome et la « truite de rivière », résidente se base sur deux critères principaux: d'une part, la coloration et la pigmentation, et, d'autre part, l'analyse scalimétrique (détection du séjour en mer sur la base de l'espacement des stries de croissance). Mais de récentes observations montrent que ces techniques ne sont certainement pas sans défaut.

Ainsi, Arnekleiv & Krabol (1995) et Marmulla & Ingendahl (1995) ont observé, par radiopistage, que plusieurs truites présentant un morphotype « sédentaire » étaient en réalité « de mer » et vice versa.

En Meuse belge, des analyses spectroscopiques de la concentration en Barium et en Strontium (indicateur d'un séjour marin, car la concentration de ces deux éléments est beaucoup plus forte en mer qu'en rivière) dans des écailles et les otolithes de truites présentant un morphotype et un taux de croissance plus proches de ceux de truites de mer que de truites résidentes, indiquent que ces individus seraient toujours restés en eaux douces (Lebbar, 1997). Cette observation suggère qu'il pourrait exister des truites « de grande rivière » ou de « fleuve » dont l'écologie comportementale serait intermédiaire entre celle de la truite de mer et celle de la truite de rivière, voire même de lac (hypothèse déjà émise par Philippart en 1983). Ce genre d'individu à statuts ambigu est d'ailleurs régulièrement capturé en été dans les échelles à poissons de certains barrages de la Meuse belge depuis le début des années 1980 (Philippart *et al.*, 1998). Cette hypothèse est renforcée par le fait que les populations de salmonidés migrateurs ont apparemment disparu du bassin de la Meuse au début des années 1940 et que les programmes de restauration n'ont débuté qu'après la découverte de truites ressemblant à des truites de mer (Philippart, 1987; Philippart *et al.*, 1994).

L'existence même de ces « truites de fleuve », mise en évidence par une procédure d'échantillonnage appropriée à un tel environnement (contrôle de pièges de capture) remet fondamentalement en question la théorie du sédentarisme proposée par Gerking (1959) selon laquelle les salmonidés qui demeurent toute leur vie en rivière sont hyper-résidents en dehors de la période de reproduction. Cette affirmation rejoint en cela le "*restricted movement paradigm*" (RPM) récemment proposé par Gowan *et al.* (1994). En effet, ces derniers auteurs affirment que cette théorie n'est qu'un paradigme car les recherches qui la soutiennent ont utilisé une méthodologie ou une démarche expérimentale absolument non adaptées à l'étude de la mobilité des poissons: capture et marquage puis concentration des efforts de recapture dans les zones où les truites ont été marquées.

#### 1.2.4. Une nécessité: l'étude approfondie de l'écologie comportementale de l'espèce à l'échelle de l'individu

Ainsi, en dépit de la multitude d'études réalisées sur les populations de la truite commune, il apparaît que les connaissances sur de nombreux aspects fondamentaux de leur écologie comportementale sont pauvres ou inexistantes. Par ailleurs, certaines particularités comportementales de la truite que l'on croyait bien cerner (par exemple les phénomènes de mobilité) se révèlent bien plus complexes lorsque des méthodes d'investigations adéquates sont utilisées (Gowan *et al.*, 1994).

Ce paradoxe s'explique simplement par le fait que la plupart des recherches ont été réalisées à l'échelle des **populations**, alors que la base biologique de la problématique se situe à l'échelle de **l'individu**. Cette affirmation est en accord avec le concept de « **population ecology of individuals** » proposée par Lomniciki (1988) et développée par Tyler & Rose (1994) dans le cadre des « **individual based models** » selon lequel la compréhension de l'écologie d'une population ou d'une espèce passe nécessairement par l'étude de ses composantes individuelles et notamment de leur expérience. Cette affirmation est soutenue par les travaux de Cury (1994) et Baras (1996) qui ont analysé les mécanismes fonctionnels autorisant l'expression de ces stratégies individuelles, en faisant appel au phénomène d'imprégnation. Dans ce contexte, une meilleure connaissance de la problématique nécessite de répondre à une question clé:

*« quelles sont les adéquations relatives des différents modes d'utilisation du temps et de l'espace associés aux différents écotypes ou formes de la truite commune ? »*

### 1.3. Objectifs de cette thèse

L'objectif de notre recherche doctorale est d'apporter des éléments de réponse à cette question d'ordre fondamental. Notre travail a consisté à **décrire** les paramètres primordiaux de l'écologie comportementale de la truite en rivière (mobilité, rythmes d'activités, utilisation du microhabitat et des ressources alimentaires) et à **quantifier** leurs variations à différentes échelles spatiales (cycle annuel, saisonnier, journalier). Nous avons également tenté **d'expliquer** la signification de ces comportements afin d'apprécier en quelle mesure ils peuvent être assimilés à l'expression d'une **tactique** ou d'une **stratégie adaptative**. Enfin, nous avons replacé l'ensemble de nos observations dans la problématique générale de la migration facultative chez l'espèce *S. trutta*.

La nécessité de réaliser une recherche **à l'échelle de l'individu, en milieu naturel, sous toutes conditions environnementales, en continu et à long terme**, nous a amené à choisir le **radio-pistage** comme principale méthode d'investigation. L'utilisation de cette technique nous impose toutefois une certaine limitation dans le poids des poissons étudiés (cf chapitre 5), et nous nous sommes donc essentiellement intéressé au stade de vie **adulte**.

Si nous sommes conscient que de nombreux aspects de la biologie de la truite évoqués dans cette thèse ont déjà fait l'objet d'autres recherches, parfois abondantes, à l'échelle de la population (phénomènes de mobilité, cycles d'activité), notre volonté est de les réexaminer et/ou de les compléter en utilisant une méthodologie originale et une approche individuelle, impliquant **l'étude intensive et minutieuse d'un nombre plus restreint de poissons**.

De manière à aborder le problème dans une situation aussi naturelle que possible, nous avons choisi comme système de référence l'**Aisne**, petite rivière salmonicole ardennaise, relativement bien préservée des interventions anthropiques, et où se déroulent depuis 1979 des recherches à long terme sur la dynamique des populations de l'ombre et de la truite (Philippart, 1989, 1998). Des observations complémentaires ont également été réalisées dans l'Ourthe, rivière non typique de la zone à truite et principal affluent de la Meuse à Liège.

#### **1.4. Structure et organisation de la thèse**

Dans son organisation, cette thèse est un peu particulière puisque la majeure partie des résultats (parfois d'ordre méthodologique) sont présentés sous la forme d'articles publiés, ou soumis dans des revues scientifiques internationales avec comité de lecture. Certains résultats complémentaires, utiles et/ou indispensables à la bonne compréhension de l'étude, mais difficilement publiables tels quels en raison de leur nature ponctuelle ou préliminaire, ont été ajoutés sous la forme de chapitres semblablement structurés (introduction, matériel et méthode, résultats, discussion).

Il en résulte une certaine hétérogénéité des styles d'écriture, des mises en page, et des langues (anglais et français). Cette formule comporte toutefois l'avantage de garantir aux lecteurs une originalité et une qualité de recherches de niveau international, préalablement jugées par des spécialistes. Notons que, dans un souci de clarté, la mise en page des articles soumis a été volontairement homogénéisée, et ce, quelle que soit la revue visée.

Un chapitre de discussion générale replace l'ensemble des résultats obtenus dans la problématique globale de notre recherche. Afin d'être aussi complet que possible, nous avons intégré à l'ouvrage une présentation de l'espèce étudiée, des sites d'étude (Aisne et Ourthe) ainsi que des principes et fonctionnement de la biotélémetrie aquatique.

Par ailleurs, nos recherches ont fait l'objet de trois autres publications que nous avons décidé de ne pas incorporer dans la thèse, soit (Ovidio *et al.*, 1996 et Baras *et al.*, in press) parce qu'il s'agit d'études qui ne s'intègrent pas tout à fait dans la problématique générale de la recherche, soit (Ovidio *et al.*, in press) parce que les résultats présentés étaient préliminaires (début de la thèse) et furent complétés par d'autres publications plus exhaustives.

## PARTIE II

### MATERIEL, METHODES ET SITES D'ETUDE

PARTIE II

Chapitre 2.

L'espèce *S. trutta* L.

## **Chapitre 2. L'espèce *Salmo trutta* L.**

Même si, dans la plupart des domaines de recherche, les connaissances sont encore loin d'être exhaustives, la truite commune *Salmo trutta* L. est l'une des espèces de poisson les mieux connues en Europe. Sa biologie a fait l'objet de très nombreuses publications scientifiques, compilées dans trois ouvrages de synthèse qui lui sont entièrement consacrés (Frost & Brown, 1969; Baglinière & Maisse, 1991; Elliot, 1994). Dans ce chapitre, nous nous limiterons donc à présenter l'espèce de façon succincte, en insistant sur les aspects qui sont en étroite relation avec nos recherches, afin d'en faciliter la compréhension pour les lecteurs non familiarisés avec la biologie de la truite.

### **2.1. Position systématique**

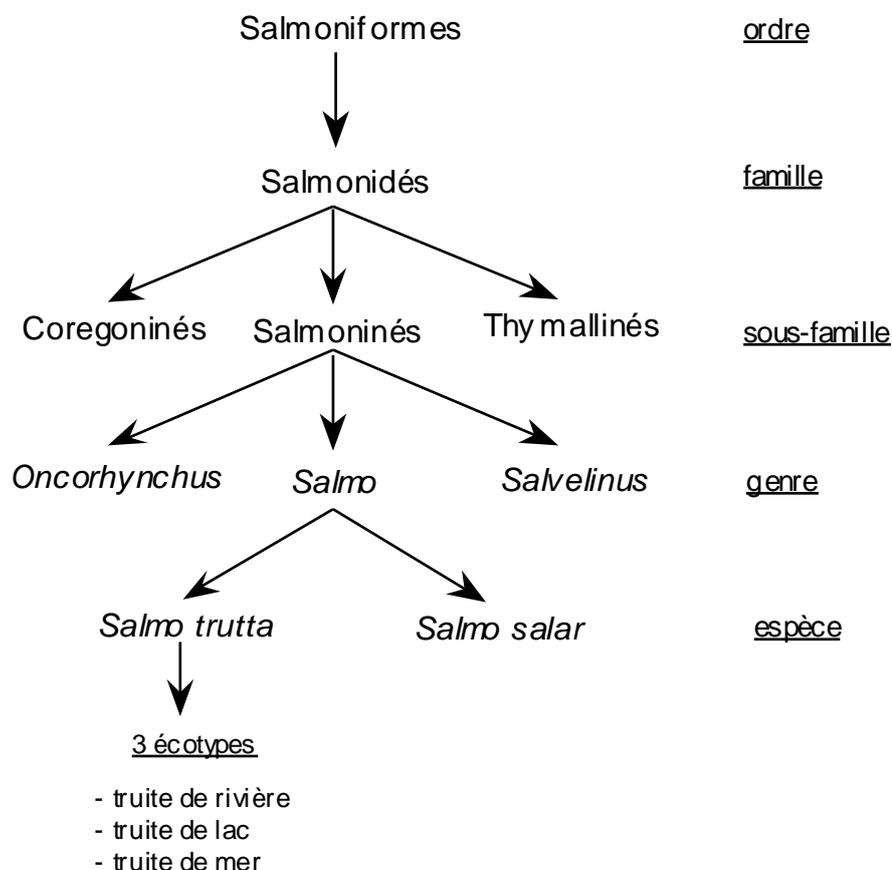
Appartenant à la famille des Salmonidés, la sous-famille des Salmoninés se distingue de celle des Corégoninés et des Thymallinés (fig. 2.1.). Elle est composée des genres *Salmo*, *Salvelinus* et *Oncorhynchus* (Behnke, 1972). Le genre *Salmo* ne comporte plus actuellement que deux espèces: *Salmo trutta*, la truite commune et *Salmo salar*, le saumon atlantique. La truite arc-en-ciel, anciennement *Salmo gairdneri*, et la truite fardée, anciennement *Salmo clarki*, ont été replacées dans le genre *Oncorhynchus* (Smith & Stearley, 1989; *in* Baglinière, 1991). L'espèce *Salmo trutta* se divise en **trois écotypes**, la truite de rivière, la truite de mer, et la truite de lac. L'interprétation du polymorphisme de la truite restant délicate en terme de différence génétique, l'hypothèse de l'existence d'une seule espèce *Salmo trutta*, reste actuellement la plus probable (Krieg, 1984; Baglinière, 1991; cf. chapitre 1). Certaines études reconnaissent deux sous-espèces qui sépareraient les truites qui migrent vers la mer (*Salmo trutta trutta*) et les truites résidentes (*Salmo trutta fario*) (*in* Elliot 1994). Une telle distinction est peut-être valable pour certaines populations mais est douteuse pour d'autres, dans lesquelles les oeufs de femelles de truites de mer peuvent être fécondés par le sperme de mâles résidents qui n'ont jamais quitté leur ruisseau natal.

### **2.2. Phylogénèse et mécanismes d'apparition des écotypes**

Les ancêtres de la famille des Salmonidés proviendraient des eaux douces (Tchernavin, 1939) où ils sont apparus entre 63 et 135 millions d'années, au début du Crétacé. Ce n'est qu'au Miocène (époque tertiaire, entre 13 et 25 millions d'années) que se différencie l'ancêtre de la sous-famille des Salmoninés (Legendre, 1980; *in* Baglinière, 1991). C'est de cet ancêtre commun que seraient issus, au début du Pléistocène, les trois genres actuellement connus de cette sous-famille (Jones, 1959; *in* Baglinière, 1991). La séparation des continents américain et eurasiatique ainsi que la succession des âges glaciaires lors du Pléistocène et de l'époque récente a non seulement provoqué la différenciation de ces trois genres, mais également l'apparition de nombreux taxons de rangs inférieurs (Jones, 1959; *in* Baglinière, 1991).

L'apparition des formes anadromes chez *S.trutta* lors des glaciations (Tchernavin, 1939) est probablement à l'origine d'une grande variété de formes dulçaquicoles européennes actuelles (Lelek, 1980; *in* Baglinière 1991). L'évolution radiale d'une espèce d'une telle plasticité phénotypique, à partir d'un environnement général comme la mer, vers des zones plus spécialisées comme les rivières et les lacs, semble être le modèle le plus crédible (Thorpe, 1988). Après pénétration dans de vastes lacs glaciaires, de nombreuses populations furent isolées au-dessus de chutes devenues infranchissables après la fonte des glaciers

(Jones, 1959). De telles populations peuvent avoir perdu leur tendance migratrice par la sélection génétique (Le Cren, 1984). Ainsi, l'antériorité des truites de mer sur les truites de rivières sédentaires semble être l'hypothèse la plus plausible (*in* Tissier, 1990).



**Figure 2.1.** : Position systématique de la truite commune (*Salmo trutta* L.) d'après Behnke (1972)

## 2.3. Répartition géographique

### 2.3.1. Naturelle

La répartition de la truite commune *S. trutta* est de type Ouest-Paléarctique (fig. 2.2.) : l'espèce est **naturellement** présente de l'Islande à l'Oural et jusqu'au bassin méditerranéen au Sud. Vers l'Est, sa distribution naturelle s'étend jusqu'à l'Anatolie (Turquie), jusqu'aux sources de l'Amu-Darya (massif du Pamir) et le Nord de l'Iran (*in* Vassen, 1998). Les populations les plus méridionales qui occupent le massif montagneux du Haut Atlas au Maroc et les sources de l'Orontes (Liban) sont considérées comme des reliques glaciaires (Schöffman, 1993).

Les populations de truites sont généralement en régression dans l'ensemble de leur aire de répartition. Lelek (1980) les classe d'ailleurs dans la catégorie des poissons européens « vulnérables » (*in* Philippart & Vranken, 1983).



**Figure 2.2. :** Répartition géographique de la truite commune. La ligne en traits interrompus indique la présence de populations anadromes.

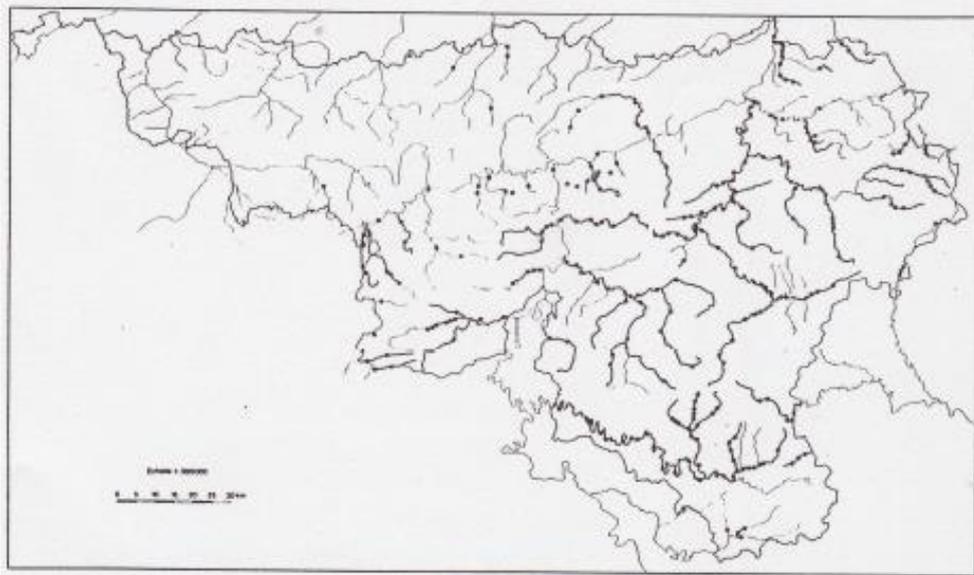
### 2.3.2. Artificielle

C'est essentiellement pour l'intérêt de sa pêche sportive, et grâce à sa formidable capacité d'adaptation que la truite commune a été **introduite** avec succès dans de nombreux pays de tous continents (i.e. Canada, USA, Mexique, Colombie, Equateur, Malawi, Ouganda, Madagascar, Pakistan, Népal, Japon, Australie, Tasmanie, Nouvelle Zélande, Iles Kerguelen...). Elle est certainement l'espèce de poisson la plus répandue en dehors de son aire de répartition originelle (Mac Crimmon & Marshall, 1968).

### 2.3.3. En Wallonie:

La distribution géographique de la truite commune en Wallonie a été établie de manière précise lors de l'enquête « Animaux menacés en Wallonie » réalisée en 1979-1981 (Philippart & Vranken, 1982, 1983) et basée sur des observations scientifiques collectées de 1950 à 1981. Cette étude a fait l'objet d'une mise à jour en 1998, principalement pour la truite de mer (Philippart, 1998)

La figure 2.3. présente l'aire de répartition de **la truite de rivière** en Wallonie au début des années 1980 (étude complète la plus récente). L'espèce est absente de la majorité des stations d'étude situées dans le bassin de l'Escaut, mis à part la Trouille et plusieurs affluents de la Dyle. Elle est largement répandue dans les bassins de la Seine (Eau d'Anor, Oise et Wartoise), du Rhin (Sûre, Attert et Our) et de la Meuse, sauf dans les ruisseaux et rivières où l'eau est naturellement trop acide (ruisseaux descendant du plateau des Hautes Fagnes) et ceux où la pollution est trop forte.

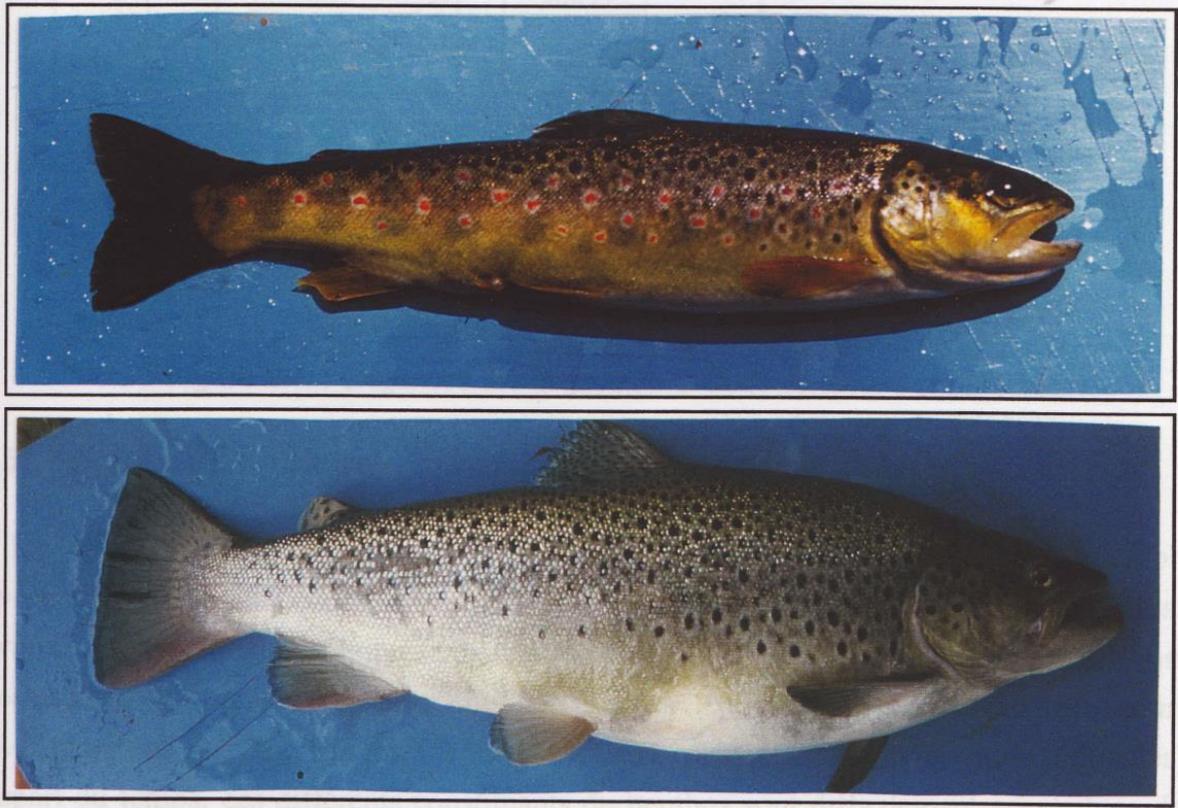


**Figure 2.3.** : Répartition géographique de la truite commune en Wallonie au début des années 1980 (Philippart & Vranken, 1983)

Il est cependant important de signaler que de nombreux reempoissonnements sont pratiqués sur l'ensemble du territoire Wallon, et, de ce fait, l'absence totale de la truite dans un cours d'eau est un phénomène exceptionnel. Par contre, les truites déversées ne survivent parfois que le temps nécessaire à la capture par les pêcheurs. La participation des sujets survivants au recrutement est inconnue.

La littérature du 19<sup>ème</sup> siècle (de Sélys Longchamps, 1842; Gens, 1885; *in* Philippart & Vranken, 1983) indique que **la truite de mer** remontait les rivières avec les saumons pour frayer dans les affluents de la Meuse et de l'Escaut, mais elle paraissait tout de même peu abondante. Il semblerait qu'elle ait malheureusement souvent été confondue avec le saumon atlantique, ce qui nous pousse à considérer ces observations avec prudence. Depuis le début des années quarante, la truite de mer n'avait plus été signalée en Wallonie. En juin 1983, une pêche à l'électricité dans la basse Berwine (affluent de la Meuse) à Lixhe est à l'origine de la capture de quatre truites de grande taille identifiées comme étant des truites de mer (Philippart, 1983). Cette découverte est à l'origine du lancement du programme « Meuse Saumon 2000 » visant à la restauration des populations du saumons atlantique, de la truite de mer et d'autres espèces diadromes dans le bassin de la Meuse (Philippart, 1987; Philippart *et al.*, 1994). Depuis le début des années 1980, des dizaines d'individus de ce type ont été capturés (passes à poissons, pêches à l'électricité et à la ligne) dans les cours d'eaux wallons, mais leur identification formelle comme « truite de mer » (issue de la mer ou d'un estuaire) reste encore douteuse (cf. chapitre 1; photos 2.1. et 2.2.).

La **truite de lac** est naturellement absente du territoire Wallon (Philippart & Vranken, 1983).



**Photo 2.1.** (haut): une truite de rivière typique (29,5 cm LF; 287 g)

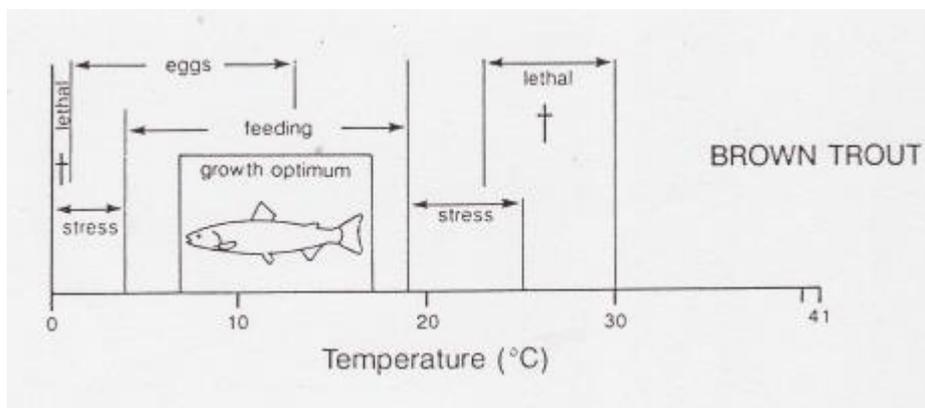
**Photo 2.2.** (bas): une truite de type douteux (52,8 cm LF; 2427 g)

#### 2.4. Exigences écologiques

Dans son aire de répartition, la distribution longitudinale de la truite commune est fonction d'un certain nombre de caractéristiques essentielles (Baglinière, 1991):

- une température estivale du cours d'eau inférieure à 20°C;
- une faible amplitude thermique d'eau;
- des vitesses de courant moyennes à fortes;
- une bonne qualité d'eau, avec des valeurs de pH proches de la neutralité;
- l'accessibilité à des zones favorables à la reproduction (fond propre à granulométrie assez grossière).

Les exigences de la truite pour le facteur « température de l'eau » sont particulièrement bien connues. Elles sont illustrées sur la figure 2.4.



**Figure 2.4.** : Exigences thermiques de la truite commune (Elliott, 1981).

## 2.5. Régime alimentaire (Frost & Brown, 1969; Neveu, 1991)

La truite est essentiellement carnivore. Sa principale source d'aliment est l'ensemble des invertébrés benthiques, dont la densité est très variable selon les conditions locales. Ces invertébrés peuvent être omniprésents lorsque tout leur cycle s'effectue dans l'eau (crustacés, mollusques) ou présents seulement à certaines époques, généralement au cours du développement larvaire (insectes éphéméroptères, plécoptères, névroptères, odonates). La plupart du temps, ces différents constituants du benthos sont difficilement accessibles dans le substrat, mais ils deviennent parfois très vulnérables (métamorphose, dérive ou « drift »).

Les invertébrés terrestres qui tombent à l'eau (faune exogène) et qui constituent une dérive de surface, peuvent également représenter une autre source importante de nourriture pour la truite. Cet apport alimentaire est fonction de la ripisylve et des conditions climatiques instantanées.

Une autre possibilité alimentaire est la capture d'autres espèces pisciaires plus petites (vairons, loches, chabots, ...), de juvéniles de sa propre espèce ainsi que de têtards de grenouilles et de crapauds.

## 2.6. Comportement alimentaire (synthèse *in* Neveu, 1991)

### 2.6.1. La chasse

La stratégie de prise alimentaire se caractérise par une suite d'étapes, qui ne durent souvent que quelques dixièmes de secondes:

- la motivation initiale, qui correspond à la recherche de la nourriture et qui survient principalement en relation avec l'évacuation stomacale;

- la rencontre avec la proie détermine la 2<sup>ème</sup> séquence où va intervenir un certain choix dépendant du prédateur, mais aussi de la proie. Ainsi, la distance de réaction augmente avec la taille de la truite mais aussi avec la taille de la proie. Le temps d'attaque est très variable suivant les individus et peut être perturbé par une diminution de la luminosité (turbidité, pluie);
- la 3<sup>ème</sup> séquence est la capture, qui conduit ou non à l'ingestion. Les stimuli déclenchant l'attaque peuvent être visuels, olfactifs ou gustatifs suivant les espèces, mais l'ingestion reste en relation étroite avec le sens gustatif.

### 2.6.2. La sélection des proies

La sélection d'une proie dépend essentiellement de sa densité relative. L'augmentation, même momentanée d'un élément peut augmenter sa consommation, bien que des différences inter-individuelles apparaissent. Les mouvements de la proie jouent un rôle important, qu'elle soit active ou agitée par le courant. La taille des proies est en relation avec la longueur de la truite et avec les variations de la taille de sa gueule. L'impression que la truite sélectionne effectivement certaines proies peut être liée à une capture sélective d'organismes de certaines tailles. La vulnérabilité des proies dépend aussi de ses moyens de protection (couleur, coquille de mollusques, fourreaux de trichoptères,...).

Le rôle de l'expérience du prédateur est important, mais cette expérience est labile d'autant que la capacité d'apprentissage est variable selon les individus et peut conduire à des erreurs comme la capture de morceaux de bois. Malgré tout, une certaine spécialisation individuelle peut se maintenir.

## 2.7. Cycle biologique

Conformément à la définition de « migrateur facultatif » précisée auparavant, on distingue chez la truite deux grands types de cycles biologiques (Vibert, 1960; Arrignon, 1968; Maise & Baglinière, 1991; Elliott, 1994).

- **le cycle des truites « sédentaires » (de rivière)** : l'individu trouve dans une même rivière ou bassin versant les ressources indispensables à sa reproduction et à sa croissance. L'ensemble du cycle biologique est réalisé dans l'écosystème rivière.
- **le cycle des truites « migrantes » (de mer ou de lac)** : l'individu effectue un déplacement entre un habitat propice à sa croissance (lac, estuaire, mer) et un habitat (rivière) ne paraissant adapté qu'à la reproduction et à la croissance des stades juvéniles.

En général, la période de frai est étalée de novembre à février et a lieu dans les cours d'eau froids, bien oxygénés et pourvus d'un substrat graveleux (Euzenat & Fournel, 1976; Baglinière *et al.*, 1979; Huet & Timmermans, 1979; Baglinière *et al.*, 1989; Elliott, 1994). Il semblerait que, dans un même bassin versant, la période de frai des truites lacustres soit un peu plus tardive que celles des truites purement sédentaires (*in* Vassen, 1998).

Les truites adultes anadromes reviennent du milieu marin, après y avoir séjourné un an ou plus, pour se reproduire en rivière. Certaines études (Pratten & Shearer, 1983; Sambrook

1986) ont montré un homing très précis, non seulement vers le bassin versant d'origine, mais également dans l'affluent natal, voir même dans un « pool » précis. Ce comportement suggère fortement une isolation génétique des stocks (Le Cren, 1985). Toutefois, certains individus ne migrent pas vers leur rivière d'origine: c'est le phénomène d'égaré ou « straying » (Stabell, 1984; Berg & Berg, 1987b).

Les truites lacustres migrent vers les affluents du lac. Le homing reproducteur semble également être fréquent et serait dû à un phénomène de mémorisation à support olfactif (Stuart, 1957; Tilzey, 1977; Scholz *et al.*, 1978; Buttiker & Matthey, 1986; Champigneulle *et al.*, 1991). Parfois, la reproduction peut avoir lieu sur les gravières en bordure de lac (Stuart, 1953; Frost & Brown, 1967).

Les truites sédentaires restent dans la même rivière ou se reproduisent dans un affluent (Frost & Brown, 1967; Huet & Timmermans, 1979; Maise & Baglinière, 1991, Elliott, 1994).

Lors de la reproduction proprement dite, la femelle procède, grâce à des battements répétés de sa nageoire caudale sur le substrat, au creusement d'une dépression dans la gravière (Frost & Brown, 1967). Ce comportement attire rapidement un ou plusieurs mâles matures qui peuvent se combattre violemment pour l'accès à la femelle. Pendant ces combats, la femelle reste habituellement à proximité du nid. La fréquence de ses mouvements de creusement s'accroît progressivement. Finalement, elle s'enfonce dans la dépression fraîchement remuée pour y déposer ses oeufs (Elliott, 1994). Seul le mâle dominant parvient à se maintenir à proximité de la femelle pour féconder les oeufs (Crisp & Carling, 1984). L'activité de frai est plutôt diurne et ne paraît pas dépendre des conditions thermiques (Baglinière *et al.*, 1987). L'itéroparité est commune, les individus se reproduisent en moyenne deux à trois fois avant de mourir (Elliott, 1994).

Au printemps, après approximativement 408 degrés jours (Elliott, 1994), les embryons à vésicule non résorbée éclosent des oeufs déposés dans le gravier en automne. Ils s'enfouissent et se dispersent dans le substrat par phototaxie négative. Au fil des jours, la dispersion et la mobilité intra-gravière des larves s'accroissent, et, ce n'est que vers le 10<sup>ème</sup> jour après l'éclosion que survient l'émergence, typiquement nocturne (Bardonnat, 1993). Les alevins remontent vers la surface de l'eau et ingèrent de l'air pour remplir leur vessie natatoire (Moore & Scott, 1988). Dès le plus jeune âge, les alevins apprennent à nager face au courant, et une transition entre l'alimentation endogène (réserves vitellines) et exogène se produit rapidement (La Voie & Hubert, 1994). Au début de l'été, les juvéniles (appelés **tacons** ou **parrs** chez la truite de mer), ont atteint une longueur corporelle de 60 à 120 mm et acquis la morphologie générale de l'adulte (Hansen *et al.*, 1989). A ce stade, la distinction entre les trois formes reconnues de truites (de rivière, de mer, de lac) est impossible; ce n'est que plus tard que les différences morphologiques se marquent.

Après une ou deux années en rivière, les tacons de truites de mer subissent un processus de smoltification impliquant des changements physiologiques, comportementaux et morphologiques qui les préadaptent à une vie pélagique en mer. Ils sont alors appelés **smolts** (Staurnes *et al.*, 1992). Leur dévalaison en mer, passive, nocturne (Tytler *et al.*, 1978) et en bancs (Thorpe, 1988) peut avoir lieu à partir de la fin février jusqu'à la mi-mai et est stimulée par la photopériode, la température et les fortes précipitations (Thorpe, 1988; Baglinière & Maise, 1991). La vitesse de dévalaison peut atteindre 15 km/jour (Hansen *et al.*, 1985). L'avancée des smolts dans l'estuaire s'effectue la nuit, à marée descendante, au

niveau des couches superficielles. Les vitesses de traversée enregistrées suggèrent qu'une nage active est impliquée (Moore & Potter, 1994; Holm *et al.*, 1995).

Dès leur arrivée en mer, les smolts suivent le courant côtier vers les zones de nutrition (Holm *et al.*, 1982). Les smolts 2<sup>+</sup> migrent généralement moins loin que les 1<sup>+</sup> puisqu'ils arrivent plus rapidement à maturité (Hansen & Jonsson, 1991). L'orientation se fait grâce à des gradients de température et de salinité (Holm *et al.*, 1995). Les vitesses de déplacement sont de l'ordre de grandeur d'une longueur de corps par seconde, ce qui implique une nage active ou un habile usage des courants de marée (Holm *et al.*, 1995). Les déplacements des adultes en mer sont mal connus. Certains individus appelés **finnock** retournent se reproduire en rivière après un an de séjour marin. D'autres peuvent rester 2 à 3 ans en mer avant la reproduction (Elliott, 1994).

Chez la truite de lac, les migrations de dévalaison des juvéniles vers le milieu lacustre ont souvent lieu à l'âge de 1 à 3 ans, plus rarement à l'âge 0<sup>+</sup>. Elles ont principalement lieu à la mi-automne et au début du printemps (Craig, 1982; Champigneulle *et al.*, 1991).

Chez les truites sédentaires de rivière, les tacons nés dans les affluents frayères émigrent vers l'âge de 0<sup>+</sup> ou 1<sup>+</sup> vers le cours principal, souvent plus chaud, qui permet une croissance plus élevée (Elliott, 1994). Ces dévalaisons peuvent avoir lieu toute l'année, avec un pic de mars à juillet (Huet, 1961).

## PARTIE II

### Chapitre 3.

Sites d'étude:  
l'Aisne et l'Ourthe

## Chapitre 3. Sites d'étude: l'Aisne et l'Ourthe

### 3.1. Présentation du système de référence: l'Aisne



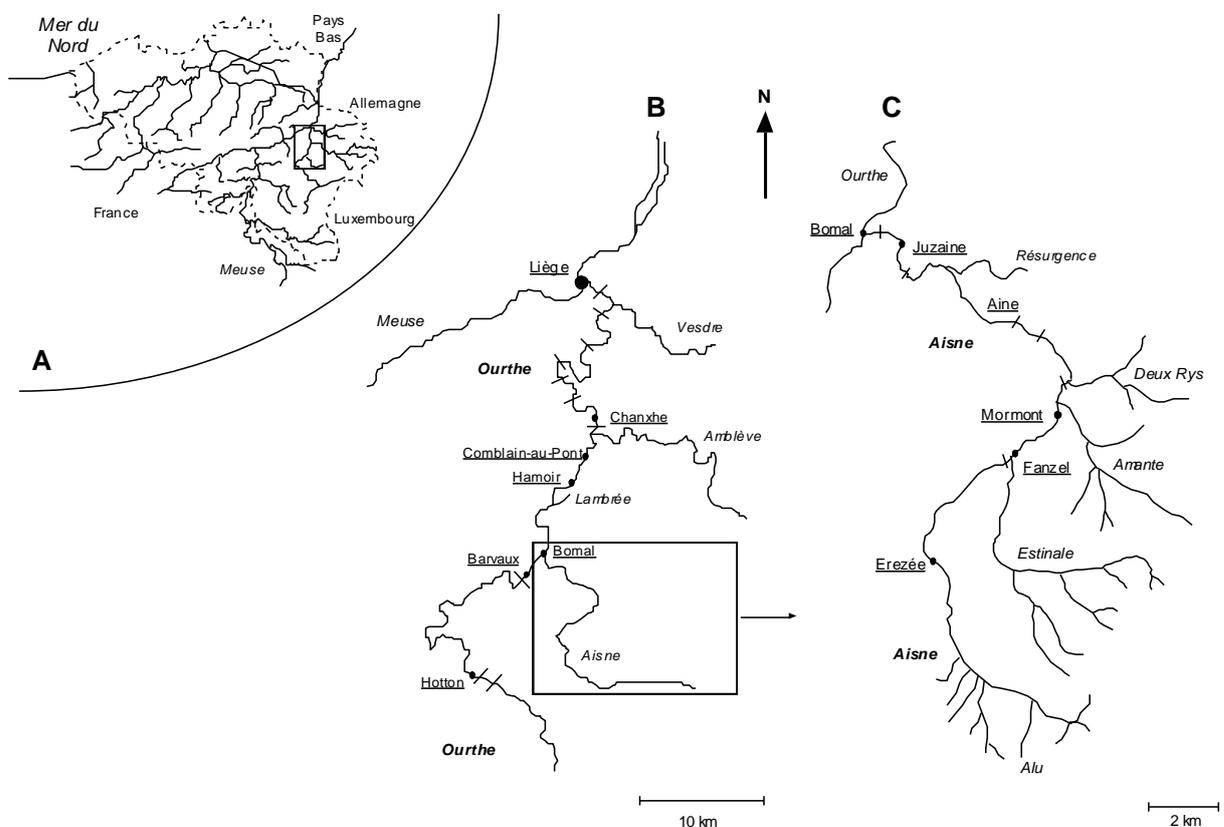
**Photo 3.1.** : Vue de l'Aisne en automne, en condition de débit moyen.

### 3.1.1. Environnement abiotique

#### 3.1.1.a. Particularités géographiques

L'Aisne est une rivière de l'Ardenne belge qui prend sa source à 600m d'altitude sur le Plateau des Tailles (fig. 3.1.). Elle se jette dans l'Ourthe à Bomal, à une altitude de 135m. Sa largeur varie de 1m (cours amont) à un maximum d'environ 15m (cours aval). Sa pente moyenne est de 2,78‰ et la surface de son bassin hydrographique est de 184 km<sup>2</sup>. Sa longueur totale est d'approximativement 40 km.

Les principaux affluents de l'Aisne sont, de l'amont vers l'aval: le ruisseau de l'Alu, l'Estinale (ou Estinée), l'Amante (ou ruisseau du Mayeni ou ruisseau de Grandmenil) et le Deux-rys (ou ruisseau del hé). Plusieurs résurgences souterraines se jettent également dans l'Aisne, dont une, assez importante, située juste en aval du village de Aisne (fig. 3.1.)



**Figure 3.1.:** Présentation du site d'étude  
A: Position géographique en Belgique;  
B: Vue détaillée de la partie du bassin de l'Ourthe dans laquelle se sont déroulés les suivis (Ourthe moyenne et inférieure);  
C: Vue détaillée du bassin de l'Aisne (affluent de l'Ourthe).  
Les barres transversales représentent les barrages susceptibles d'entraver la libre circulation des poissons.

De nombreux déversoirs ou petits barrages, répertoriés sur la figure 3.1., parsèment le cours de l'Aisne et celui de certains de ses affluents. Dans la situation actuelle (1999), seul le barrage de Bomal est équipé d'une passe à poissons fonctionnelle depuis fin 1995. Avant la

présente étude, l'impact de ces barrages sur la libre circulation des truites était absolument inconnu.

#### 3.1.1.b. *Géologie*

La partie méridionale du bassin versant repose sur un sol de nature schisteux, gréseux ou schistogréseux. De par leur altération, les roches schisteuses sont de nature assez imperméables, alors que les grès et quartzites présentent une perméabilité de fissures. L'imperméabilité relative du « bedrock » explique le régime torrentiel de l'Aisne, assez souvent caractérisé par des crues de l'ordre de  $40 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$  (Laffineur, 1982). Le Nord du bassin versant est essentiellement composé de roches calcaires, relativement perméables.

#### 3.1.1.c. *Végétation, ensoleillement et ressources trophiques*

La vallée de l'Aisne est très encaissée. Elle est bordée sur 64% de sa longueur par de la végétation ligneuse caduque (particulièrement le cours aval), le reste étant bordé de résineux. Par conséquent, l'éclairement de la rivière est variable, mais toujours assez réduit. Ainsi, 30 à 57% de la lumière incidente atteint la surface de l'eau en été, contre 70 à 95% en mars (végétation caduque) (Laffineur, 1982).

Comme dans la plupart des cours d'eau à Salmonidés, la production primaire est réduite au périphyton, aux bryophytes et à quelques hydrophytes (Neveu, 1991). Le source principale d'énergie nécessaire à l'économie du cours d'eau vient des apports en détritiques organiques allochtones qui servent de nourriture aux invertébrés (Neveu, 1991).

#### 3.1.1.d. *Débits*

La pluviométrie moyenne du bassin versant de l'Aisne est de 1168 mm/an. Les mesures précises de débit réalisées entre 1976 et 1986 indiquent un débit moyen de  $2,41 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ , ce qui correspond à une hauteur d'eau de 31,3 cm à l'échelle limnimétrique de Juzaine (sur laquelle nous avons relevé les hauteurs d'eau au cours de cette étude). Les variations annuelles peuvent être relativement importantes (i.e.  $6,86 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$  en 1974;  $1,18 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$  en 1976, Laffineur 1982). De la même façon, les débits mensuels moyens sont très irréguliers, avec un maximum mensuel en février et un minimum en août (fig. 3.2.). En crue, le débit peut excéder les  $40 \text{ m}^3\text{s}^{-1}$ .

### 3.1.1.e. Température

Les mesures de températures réalisées par le L.D.P.A.-ULg entre 1992 et 1998 à Juzaine (situation fig. 3.1.) indiquent une température annuelle moyenne de 9,19°C. Les variations thermiques annuelles semblent moins importantes que pour les débits mais des différences substantielles apparaissent tout de même (i.e. 8,64°C en 1992; 9,52°C en 1998). Les températures mensuelles moyennes sont très variables (fig. 3.3.), avec un maximum thermique en juillet et août (différence non significative entre ces 2 mois) et un minimum en janvier. Une température maximale journalière de 21,2°C a été enregistrée le 8 juin 1996, et, le 1 janvier 1997 la température minimale journalière était de 0,1°C.

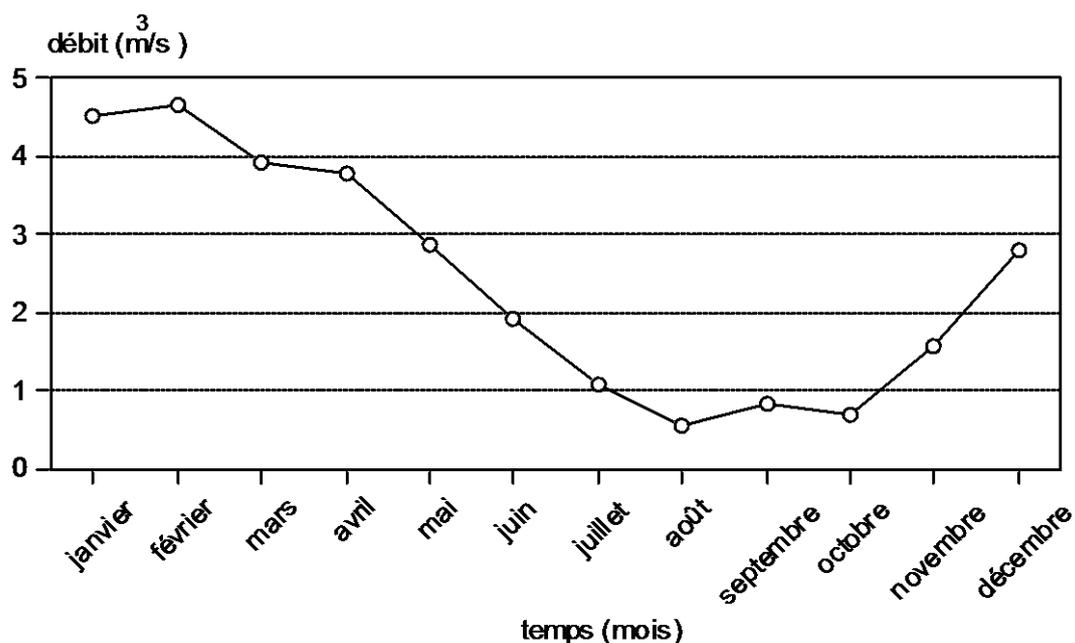


Figure 3.2. : Débits mensuels moyens de l'Aisne (station de Juzaine) entre 1976 et 1986 (données brutes reprises de Laffineur, 1982).

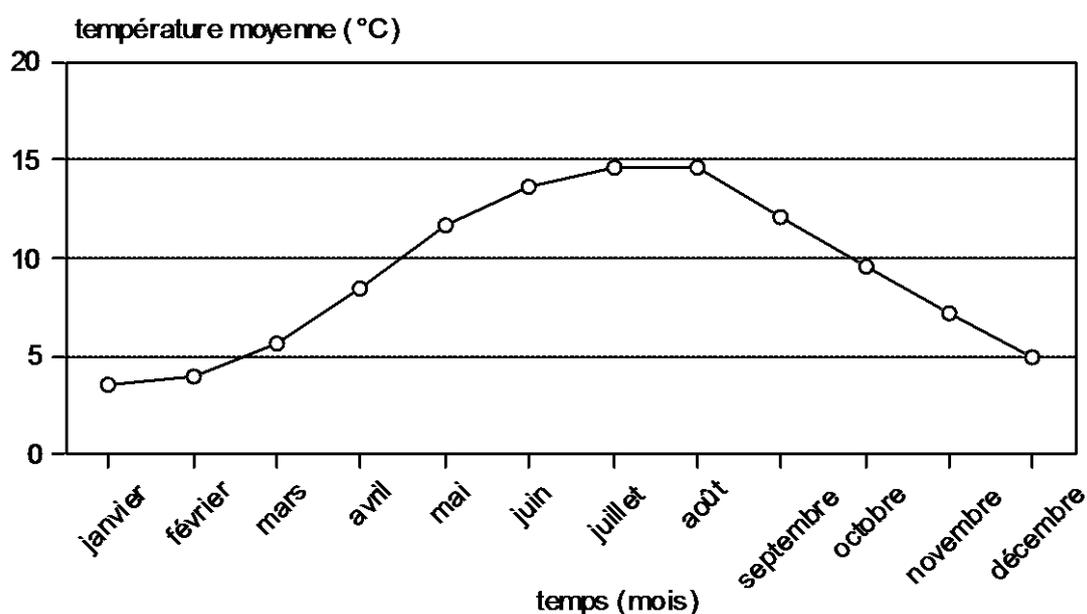


Figure 3.3. : Températures mensuelles moyennes de l'Aisne (station de Juzaine) entre 1992 et 1998 (données du L.D.P.A. ULg).

### 3.1.1.f. Physico-chimie

Variable	Valeurs moyennes
pH	7,34
Oxygène dissous	11,6 mg <sup>l</sup> <sup>-1</sup> ; 103% de saturation
DBO 5	2,7 mg <sup>l</sup> <sup>-1</sup>
DCO	14,2 mg <sup>l</sup> <sup>-1</sup>
Conductivité électrique	100 à 250 µScm <sup>-1</sup>
NH4	71 µg <sup>l</sup> <sup>-1</sup>
NO2	11 µg <sup>l</sup> <sup>-1</sup>
NO3	2,4 mg <sup>l</sup> <sup>-1</sup>

**Tableau 3.1.** : Caractéristiques physico-chimiques de l'Aisne à Bomal en 1984-1986 (8 mesures/an) (Philippart *et al.*, 1988)

### 3.1.2. Environnement biotique

#### 3.1.2.a. Ichtyocénose

Famille	Espèce	Nom commun	abondance-remarque
Anguillidae	<i>Anguilla anguilla</i>	anguille commune	rare
Cobitidae	<i>Barbatulus barbatulus</i>	loche franche	abondant
Cottidae	<i>Cottus cobio</i>	chabot	fréquent
Cyprinidae	<i>Barbus barbus</i>	barbeau fluviatile	rare
"	<i>Gobio gobio</i>	goujon	abondant
"	<i>Leuciscus leuciscus</i>	vandoise	rare
"	<i>Phoxinus phoxinus</i>	vairon	rare
"	<i>Rutilus rutilus</i>	gardon	rare
Petromozinidae	<i>Lampetra planeri</i>	lamproie de Planer	rare
Salmonidae	<i>Salmo trutta</i>	truite commune	60,9 % de la biomasse
"	<i>Salmo salar</i>	saumon atlantique	abondant (réintroduction)
"	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	truite arc-en-ciel	fréquente (introduction)
Thymallidae	<i>Thymallus thymallus</i>	ombre commun	36,5% de la biomasse

**Tableau 3.2.** : Ichtyocénose de l'Aisne inférieure, déterminée d'après les pêches à l'électricité effectuées depuis 1978 (Philippart *et coll.*) et les contrôles de la passe à poissons du barrage de Bomal, près de la confluence avec l'Ourthe.

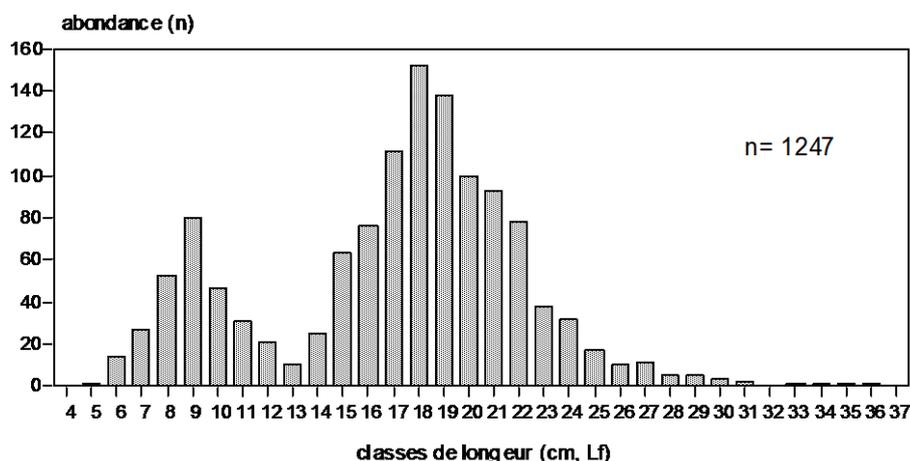
Le tableau 3.2. présente la population piscicole du cours inférieur de l'Aisne (de la confluence jusqu'aux environs du village de Mormont) typique de la zone à ombres définie par Huet (1949). C'est dans cette partie de l'Aisne que la plupart des suivis ont été réalisés au cours de cette étude. Les deux espèces les plus abondantes sont la truite commune *S. trutta* (60,9% de la biomasse totale) et l'ombre commun *Thymallus thymallus* (36,5% de la biomasse) (*in* Blase, 1989). Notons que le saumon atlantique *Salmo salar* a été réintroduit dans le cadre du projet « Meuse Saumon 2000 » et, jusqu'à ce jour, les saumons adultes n'ont pas encore recolonisé le bassin de l'Aisne (Philippart *et al.*, 1994; Philippart *et al.*, 1998). La population du cours supérieur de l'Aisne et de ses affluents est typique de la zone à truites définie par Huet (1949); la truite y représente plus de 95% de la biomasse totale, en compagnie de chabots *Cottus cobio* et de loches *Barbatulus barbatulus*. Des suivis y ont essentiellement été réalisés au cours de la période de reproduction, au cours de laquelle des truites ont effectué des migrations vers l'amont.

### 3.1.2.b. Invertébrés

La diversité en invertébrés benthiques est très importante, avec plus de 24 unités systématiques, et notamment de taxons réputés sensibles (Plécoptères, Epheméroptères) correspondant à des indices biotiques de 9 et 10 (méthode de Tuffery et Verneau, 1967, 1968)

### 3.1.2.c. Structure démographique et abondance des populations de truites dans l'Aisne

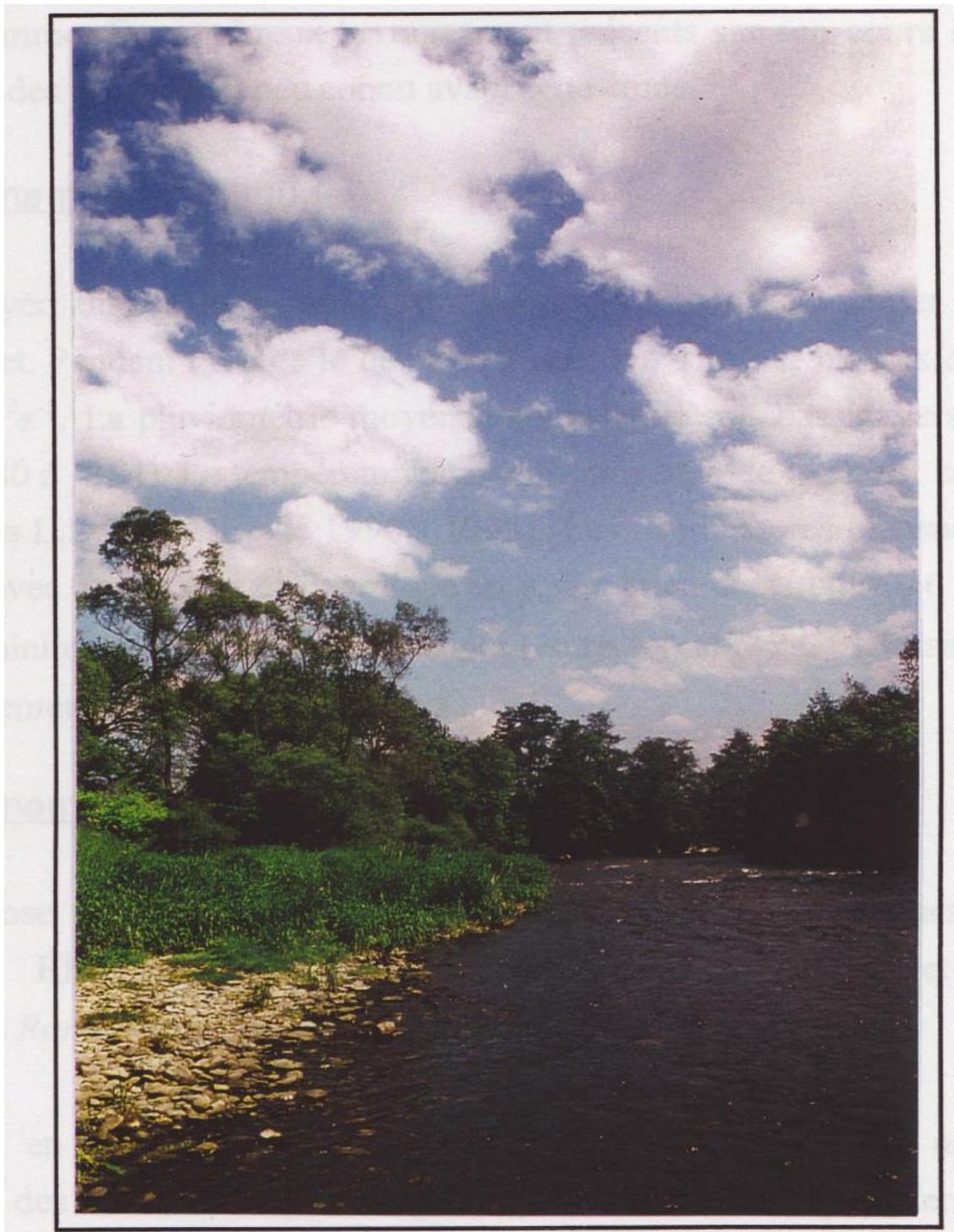
La figure 3.4. représente la structure par tailles de la population des truites dans l'Aisne à Bomal (Station de Juzaine, fig. 3.1.) pendant la période 1989-1997. La lecture des écailles indique que la longueur moyenne des groupes d'âge en fin de saison de croissance estivale est la suivante: 0<sup>+</sup>: 95 mm; 1<sup>+</sup>: 175 mm; 2<sup>+</sup>: 235 mm (Philippart, 1998). La structure par tailles est évidemment variable d'une année à l'autre, en fonction du recrutement, mais dans ce secteur, elle apparaît relativement constante (Philippart, 1998). Entre Bomal et Erezée, l'abondance en biomasse des populations de truites est comprise entre 50 et 100 kg ha<sup>-1</sup> (Philippart & Vranken, 1983; Philippart, 1998).



**Figure 3.4. :** Structure par tailles de la population de truite commune dans l'Aisne (secteur de Bomal-Juzaine). Synthèse des neuf pêches à l'électricité annuelles effectuées de 1989 et 1997 entre le mois d'octobre et le mois de décembre (données reprises de Philippart, 1998).

### 3.2. L'Ourthe

Les suivis par radio-pistage ont été beaucoup moins fréquents dans l'Ourthe que dans l'Aisne. La description de l'Ourthe est donc volontairement plus succincte. Le lecteur intéressé par plus de détails est invité à consulter les ouvrages de Philippart (1976), Baras (1992) et Petit *et al.*, (1999) dont nous avons extrait les informations présentées ci-dessous.



**Photo 3.2.** : Vue de l'Ourthe en amont du village de Hamoir, en condition de débit moyen.

### 3.2.1. Géographie

L'Ourthe supérieure est formée de deux rivières issues du massif ardennais: l'Ourthe orientale (46 km) qui prend sa source à 507m d'altitude au sud de Beho, et, l'Ourthe occidentale (53 km) originaire de l'Est du plateau de Librammont (alt. 510 m). Sa pente moyenne (orientale + occidentale) est de 4,5‰. L'Ourthe moyenne se situe entre le barrage de Nisramont jusqu'au confluent avec l'Amblève à Comblain-au-Pont (longueur: 101 km, pente moyenne: 1,5‰).

L'Ourthe inférieure coule de Comblain-au-Pont jusqu'à la confluence avec la Meuse, à Liège (longueur: 34 km; pente moyenne: 1,2‰). La surface du bassin hydrographique de l'Ourthe est de 3672 km<sup>2</sup>.

Notre zone d'étude est située entre Angleur et Hotton (Ourthe moyenne et inférieure), dans laquelle la largeur du cours d'eau varie entre 12 et 45m (fig. 3.1.). Dans ce secteur d'étude, ses principaux affluents sont, de l'aval vers l'amont: la Vesdre, l'Amblève, le Néblon, la Lambrée, l'Aisne et la Somme. De nombreux barrages sont présents sur son cours dont l'impact sur la libre circulation des truites était peu connu avant cette étude.

### 3.2.2. Environnement abiotique

Le débit moyen fluctue entre un maximum de 103 m<sup>3</sup>s<sup>-1</sup> en février et un minimum de 32 m<sup>3</sup>s<sup>-1</sup> en juillet. Pendant l'étiage le débit peut chuter à 4 m<sup>3</sup>s<sup>-1</sup>, et, lors des périodes de crue atteindre 350 m<sup>3</sup>s<sup>-1</sup>. La pluviométrie moyenne annuelle de son bassin versant est de 988 mm (données de 1980 à 1984). La température annuelle moyenne de l'eau est comprise entre 9,8 et 11,2°C (données L.D.P.A. ULg de 1990 à 1998). Les températures mensuelles moyennes sont très variables, avec un maximum thermique en juillet et en août (entre 16 et 21,5°C selon les années) et un minimum en décembre et janvier (entre 1,1 et 5,5°C) (Baras, 1992; Petit *et al.*, 1999; enregistrements L.D.P.A. 1990-1998).

### 3.2.3. Environnement biotique

La phytocénose est très riche et diversifiée. On y trouve des algues (Bacillariophycées, Chlorophycées, Rhodophycées, Cyanophycées), des bryophytes et des macrophytes (principalement *Ranunculus fluitans*).

La diversité en invertébrés est également importante, avec 24 unités systématiques correspondant à des indices biotiques de 7 à 10 (méthode de Tuffery et Verneau, 1967, 1968).

La population piscicole de la zone d'étude, typique de la zone à Barbeau (Huet, 1949) est très diversifiée (23 espèces indigènes), mais dominée par les cyprinidés. Une de ses particularités est d'être fortement déséquilibrée en faveur du barbeau fluviatile (*Barbus barbus*) qui représente 65,8 à 72,2% de la biomasse totale. La truite commune ne représente que 6,9 à 8,7% de la biomasse totale (Philippart, 1977).

## PARTIE II

### Chapitre 4.

#### Les frayères à truites dans l'Aisne

Bien qu'en dehors du contexte général de la recherche, et ne provenant pas directement du radio-pistage, les résultats présentés dans ce chapitre sont utiles pour le lecteur. Ils démontrent la présence de frayères à truites dans la zone d'étude et donnent un aperçu de leurs structures et de leurs localisations dans la rivière. Ces observations constituent un élément de discussion indispensable à l'analyse des migrations de reproduction

## **Chapitre 4. Les frayères à truites dans l'Aisne**

### **4.1. Introduction**

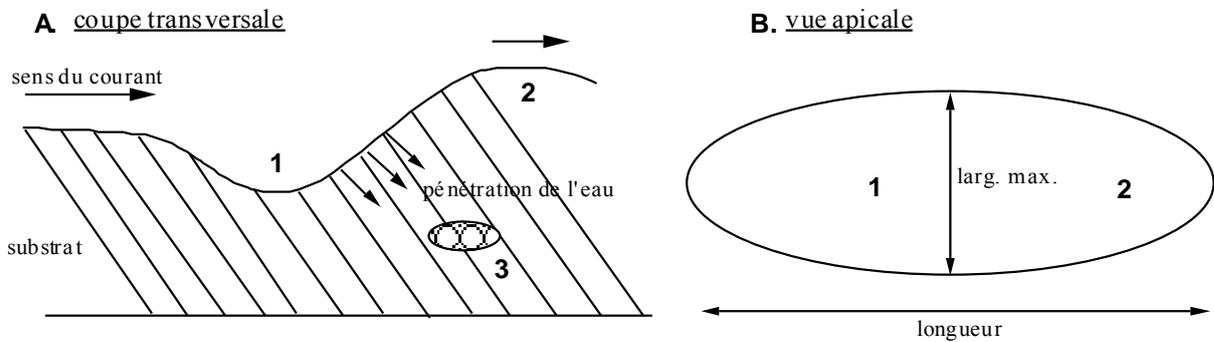
Au cours de nos suivis par radio-pistage dans le bassin de l'Aisne, nous avons tenté de repérer des frayères à truites. Malheureusement, cet exercice s'est souvent révélé compliqué, voire irréalisable, en raison des débits très élevés et de la forte turbidité de l'eau à cette période de l'année. Nous sommes tout de même parvenus à localiser une dizaine de frayères au cours de l'automne 1997-1998 (une année), caractérisée par des débits relativement faibles lors de la période de reproduction. Ce chapitre présente leurs caractéristiques principales en termes de topographie et de localisation. Il ne s'agit donc pas d'une étude exhaustive sur le sujet, mais à notre connaissance, ces résultats sont originaux pour la Belgique (pour la précision des mesures) et il nous semble opportun de les exposer et de les comparer à ceux d'autres études réalisées à l'étranger.

### **4.2. Matériel et méthode**

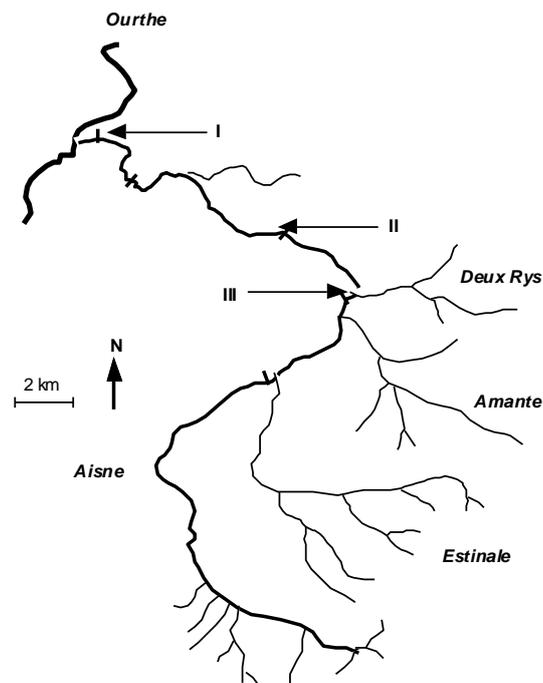
Les sites de frayères repérés en 1997-1998 ont été caractérisés en utilisant la méthode des transects. L'intervalle entre les transects, perpendiculaires aux berges, dépend de l'homogénéité du secteur d'étude, chaque transect devant être représentatif de la zone étudiée. En général, un intervalle de 3 m était suffisant, mais dans les secteurs très hétérogènes, et à l'approche des frayères proprement dites, il était réduit à 2 m, voire à 1 m. Sur chaque transect, des points de mesures sont définis, séparés de 1 m ou 0,5 m, en fonction de la diversité propre au type de faciès échantillonné. La profondeur (P) est mesurée au centimètre près et la vitesse du courant à 10 cm du fond (V10, mesure moyenne sur 10 s) à l'aide d'un courantomètre magnétique (Marsh-MacBirney 2000, précision  $1 \text{ cm s}^{-1}$ ); le substrat (S) est estimé à vue. Des relevés ponctuels complémentaires sont effectués sur deux points précis des frayères (fosse et dôme, fig. 4.1.). Ces différentes mesures permettent de réaliser des cartes habitats pour chaque facteur considéré, et d'y repositionner les frayères.

### 4.3. Résultats

Douze frayères ont été repérées sur trois stations différents de l'Aisne (fig. 4.2.). Leurs caractéristiques sont présentées dans le tableau 4.1. Toutes sont localisées à faible distance de la berge (< 3,4 m) et sont caractérisées par des vitesses de courant et des profondeurs faibles (< 35  $\text{cm s}^{-1}$  et 30 cm, respectivement) et un substrat meuble, moyennement grossier (0-20 cm de diamètre).



**Figure 4.1. :** Représentation schématique de la structure d'une frayère et visualisation des points de mesures (inspiré de Reiser *et al.*, 1985) (1: fosse; 2: dôme; 3: poche à oeufs)



**Figure 4.2. :** Situation géographique des trois stations de l'Aisne dans lesquelles des frayères ont été localisées

Les positions des frayères des sites I et II sur des cartes habitats de vitesses de courant, profondeur et substrat sont représentées sur les figures 4.3. et 4.4. Quel que soit le site considéré, la distance entre les frayères est faible, certaines étant même adjacentes, ce qui met clairement en évidence que certains secteurs de la rivière présentent des caractéristiques d'ensemble nettement plus favorables que d'autre à la reproduction. Deux vues de frayères sont illustrées sur les photos 4.1. et 4.2. qui laissent notamment apparaître leur structure particulière (fosse et dôme), la nature du substrat et leur position dans la rivière. La présence d'oeufs a été vérifiée sur une frayère du site III.

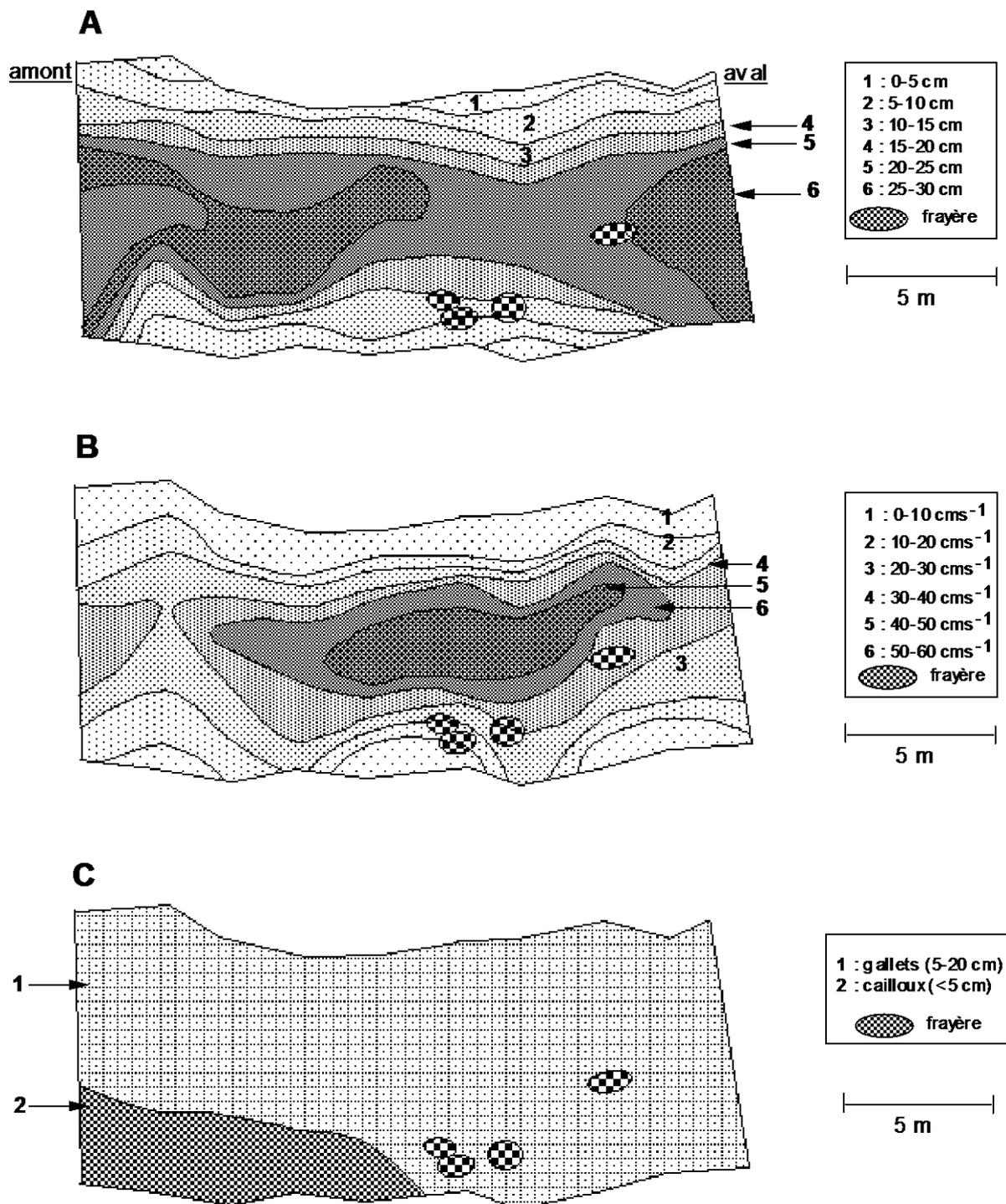


Figure 4.3. : Localisation des frayères du site III sur les cartes d'habitat de l'Aisne  
A: profondeur; B: vitesse de courant; C: substrat

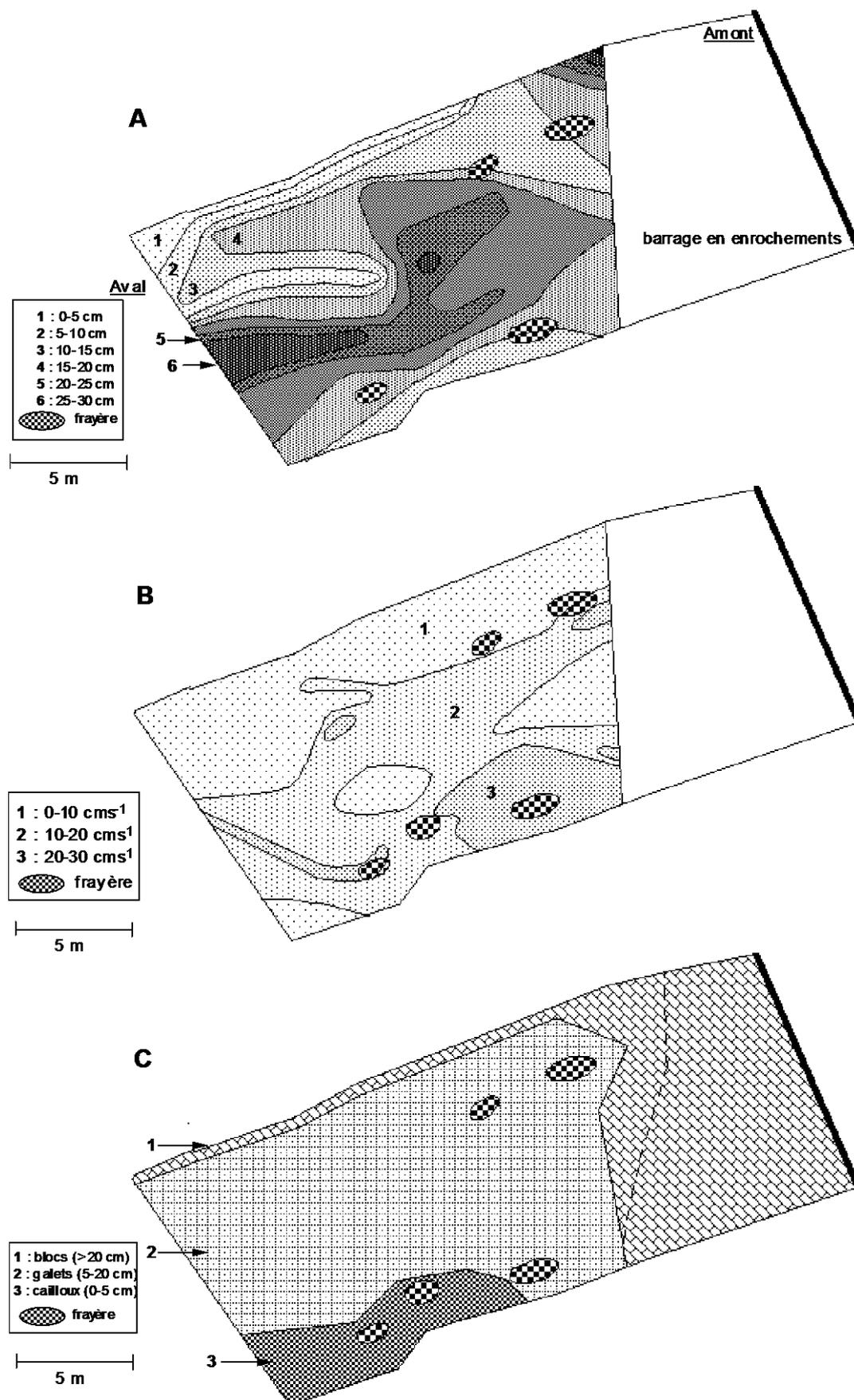


Figure 4.4. : Localisation des frayères du site II sur les cartes habitat de l'Aisne  
 A: profondeur; B: vitesse de courant; C: substrat



**Photo 4.1 :** Vue d'une frayère à truite dans le cours principal de l'Aisne



**Photo 4.2. :** Vue en gros plan d'une frayère à truite dans le cours principal de l'Aisne.

Mesures	moy. ± D.S.	min	max
longueur totale (cm)	140 ± 36,4	105	200
largeur maximale (cm)	74 ± 10,6	54	90
distance à la berge (cm)	1,92 ± 0,9	0,5	3,4
vitesse du courant (V10) dans la fosse (cms <sup>-1</sup> )	22 ± 8,7	14	31
vitesse du courant (V10) sur le dôme (cms <sup>-1</sup> )	32 ± 9,8	22	47
profondeur au niveau de la fosse (cm)	18 ± 5,0	10	28
profondeur au niveau du dôme(cm)	12 ± 6,2	5	27
diamètre du substrat	domin. 0-10	0	20

**Tableau 4.1. :** Résumé des caractéristiques des frayères utilisées par les truites dans le cours principal de l’Aisne au cours de l’automne 1997-1998. Il n’existe pas de différence significative pour ces différentes valeurs entre les trois sites de mesure ( $p > 0,05$ , test de Kruskal Wallis)

#### 4.4. Comparaison avec des études étrangères

Les frayères des truites de l’Aisne sont assez semblables à celles précédemment décrites en France, aux USA et en Nouvelle Zélande par divers auteurs. Le macrohabitat de frai est peu profond (Baglinière *et al.*, 1979), avec une vitesse de courant moyenne (Crisp & Carling, 1989) sur un substrat de granulométrie moyennement grossière (Jones & Ball, 1954 *in* Haury *et al.*, 1992; Crisp & Carling, 1989). Similairement aux observations de Mac Crimmon (1983 *in* Haury *et al.*, 1992), elles étaient essentiellement localisées près des berges, parfois à moins d’un mètre comme l’ont observé Heggberget *et al.*, (1988). Par contre, elles n’étaient pas souvent situées à proximité d’abris comme c’est fréquemment le cas dans le Scorff (Euzenat & Fournel, 1976). Même s’il n’est pas toujours facilement discernable pour les plus petites d’entre elles, leur profil, façonné par le creusement de la femelle, est similaire à celui décrit par Fragnoud (1987): un dôme allongé, sous lequel se trouvent les oeufs, et une fosse circulaire juste en amont.

Les suivis par radio-pistage lors de la période de reproduction (voir chapitres 8 à 10, Ovidio *et al.*, 1998, Ovidio, 1999) indiquent que de tels sites sont probablement distribués dans l’ensemble du bassin de l’Aisne, y compris dans les affluents et dans le cours inférieur de la rivière. Au plan de la gestion, il est absolument primordial de protéger ces sites contre toutes formes de pollutions ou d’altérations physiques. Les caractéristiques topographiques présentées dans ce chapitre fournissent les critères de base d’identification.

#### Remerciements

Je remercie D. Parkinson, C. Brucy et D. Goffaux pour leur aide lors des mesures sur le terrain.

## PARTIE II

### Chapitre 5.

La biotélémétrie aquatique:  
principe et fonctionnement

## **Chapitre 5. La biotéléométrie aquatique: principe et fonctionnement**

Les informations présentées ci-dessous sont principalement extraites des ouvrages et publications suivantes: Stasko & Pincock (1977); Winter *et al.* (1978), Solomon (1982), Baras & Philippart (1989) et Baras (1992).

### **5.1. Choix de la méthode**

Plusieurs techniques de récolte de données sont envisageables pour étudier l'occupation du temps et de l'espace par un poisson (tableau 5.1.). Leur efficacité varie en fonction de l'espèce étudiée et du type d'environnement dans lequel se déroule l'étude. Bien que l'observation directe soit irremplaçable, le recours à des méthodes indirectes est indispensable dans le cas d'espèces benthiques, cryptiques, migratrices ou nocturnes (Baras, 1992).

La nécessité de réaliser notre étude à l'échelle de l'individu, sous toutes les conditions environnementales, et à tout moment du cycle nyctéméral, de même que les caractéristiques de l'Aisne et de l'Ourthe (écoulement turbulent, turbidité variable, présence d'abris et caches) et de l'espèce étudiée (mimétique, migratrice, parfois nocturne) nous ont amené à choisir la **biotéléométrie** comme principale méthode d'investigation.

### **5.2. Définition, principe et champs d'application**

Le terme « biotéléométrie » recouvre toutes les utilisations des marques actives et les prises de mesures réalisées à partir d'un signal produit par un émetteur équipant un animal. Les applications de cette technique englobent donc le pistage (détection de la position), et la mesure de facteurs environnementaux, physiologiques (fréquence cardiaque, contractions musculaires) et comportementaux. Les premiers émetteurs ont été développés aux Etats-Unis à la fin des années 1950 (Trefethen, 1956). Depuis cette date, les progrès accomplis dans la miniaturisation des composants électroniques et des batteries ont permis une réduction considérable de l'encombrement et du poids des émetteurs (jusqu'à un minimum de 0,5 g) et rendu possible le suivi d'espèces et d'individus de plus en plus légers.

### 5.3. Choix du type de radiation: ondes ultrasonores ou radio?

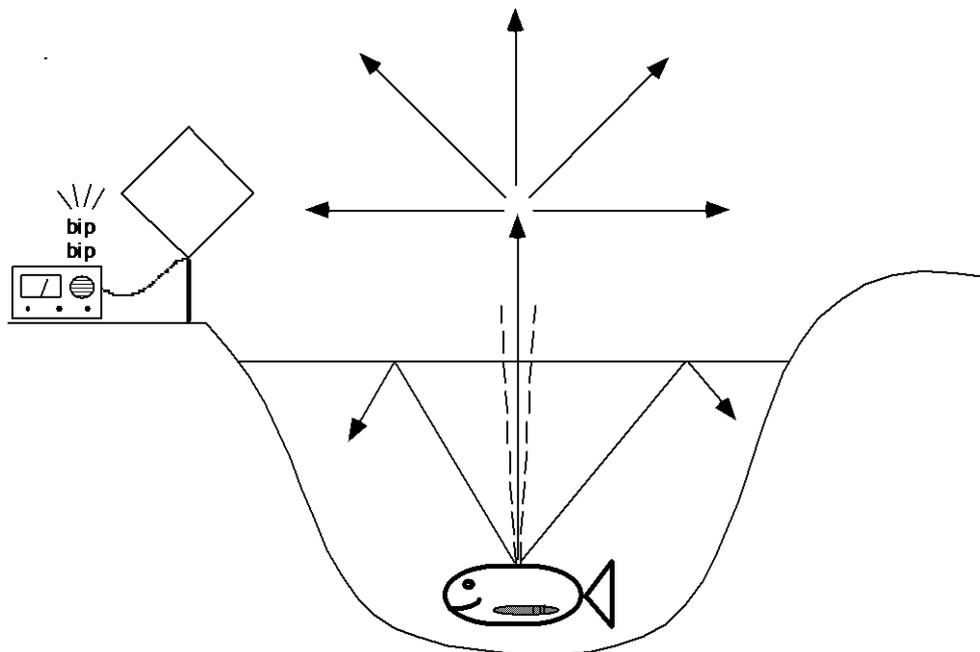
Les ondes ultrasonores sont particulièrement intéressantes pour leur portée à grandes profondeurs et dans des eaux de conductivité élevée ( $\geq 300\text{-}400 \mu\text{s/cm}$ ), mais leur utilisation apparaît limitée dans des milieux à écoulement turbulent. De plus, la détection d'ondes ultrasonores requiert l'utilisation d'hydrophones (immergés) qui s'avèrent d'un maniement peu pratique en rivière, principalement lorsque l'étude nécessite un suivi continu des déplacements. Nos études sur la truite se déroulant exclusivement en écosystème « rivière », nous avons opté pour l'utilisation des ondes radio.

METHODES	AVANTAGES	INCONVENIENTS ET LIMITATIONS
<b>observation directe</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>suivi continu et précis des comportements.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>difficulté d'identifier l'individu suivi en l'absence de marquage.</li> </ul>
I. depuis la berge	<ul style="list-style-type: none"> <li>pas de stress de capture ni d'interaction directe.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>limitation par la profondeur, la turbidité et la luminosité.</li> </ul>
II. en plongée	<ul style="list-style-type: none"> <li>pas de perte de contact à grande profondeur.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>risques d'interaction avec l'animal étudié;</li> <li>problèmes posés par les espèces mimétiques, nocturnes, benthiques et/ou cryptiques;</li> <li>limitation par la turbidité.</li> </ul>
<b>sonar</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>possibilité de suivi continu;</li> <li>pas de stress de capture.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>faible résolution pour la plupart des espèces;</li> <li>pas d'identification individuelle;</li> <li>faible pouvoir de détection pour les espèces strictement benthiques.</li> </ul>
<b>marquage</b>	<ul style="list-style-type: none"> <li>reconnaissance individuelle ou de groupe.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>stress de capture et de marquage.</li> </ul>
I. marques passives individuelles (carlin, spaghetti, barrettes métalliques...)	<ul style="list-style-type: none"> <li>marquage rapide.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>mesures ponctuelles;</li> <li>stress de recaptures multiples;</li> <li>manipulation de l'individu pour son identification.</li> </ul>
II. marques semi-actives (pits-tags)	<ul style="list-style-type: none"> <li>identification immédiate avec peu ou pas de manipulations de l'individu marqué;</li> <li>durée de vie illimitée.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>observations ponctuelles;</li> <li>stress de recaptures multiples en raison de la faible portée des marques (<math>\pm 3\text{m}</math>).</li> </ul>
III. marques actives (émetteurs radio ou ultrasoniques, diodes électroluminescentes)	<ul style="list-style-type: none"> <li>identification immédiate;</li> <li>absence de stress de capture;</li> <li>possibilité de suivi continu.</li> </ul>	<ul style="list-style-type: none"> <li>procédure de marquage plus longue et complexe;</li> <li>marques encombrantes;</li> <li>manque d'information sur l'appartenance de l'individu à un groupe.</li> </ul>

**Tableau 5.1. :** Efficacité comparée des différentes techniques de récolte de données utilisées dans le cadre d'études éco-éthologiques d'espèces aquatiques (d'après Baras & Philippart, 1989).

### 5.4. Principe du radio-pistage en milieu aquatique

L'animal est équipé d'un émetteur radio muni d'une batterie et qui émet sur une fréquence déterminée (pilotée par quartz) un signal pulsé (afin de diminuer le drain de courant de la batterie et donc d'augmenter la durée de vie de l'émetteur) qui se propage omnidirectionnellement dans le milieu. Toutefois, en vertu des lois de la réfraction, seules les ondes dont les vecteurs forment un angle inférieur à  $6^\circ$  avec la perpendiculaire à l'interface air-eau se propagent dans l'air (fig. 5.1). Le signal peut alors être capté par une antenne qui reçoit l'onde électromagnétique dont les impulsions, filtrées et amplifiées par le récepteur, sont rendues perceptibles pour l'opérateur sous la forme de « bip » sonores (Baras, 1992).



**Figure 5.1. :** Illustration du principe de radio-pistage en milieu aquatique (inspiré de Baras & Philippart, 1989)

L'antenne utilisée pour la localisation du poisson est caractérisée par un diagramme de réception asymétrique (non uniforme) qui permet de déterminer la direction de la source d'émission du signal capté par la station réceptrice. Une fois cette direction identifiée, l'opérateur peut décider de s'approcher de la source d'émission afin d'en préciser la localisation ou d'effectuer un second pointage à partir d'un autre point de mesure afin de déterminer, par biangulation, la position de l'émetteur.

La gamme des fréquences utilisée dans notre étude sur *S. trutta* est 40600 - 40700 Hz, meilleur compromis entre la nature du milieu (eau douce) et l'environnement parasite du site d'étude.

## 5.5. Protocole d'implantation de l'émetteur radio

Ce protocole a été déterminé après la réalisation d'une étude de faisabilité soumise pour publication et présentée au chapitre 6. Nous présentons ci-dessous les principales étapes de la manipulation (opération chirurgicale).

- après anesthésie dans une solution de 2-phénoxy éthanol (0,25 ml/l), la truite est placée dans un support opératoire, face ventrale vers le haut, de manière à ce que la tête baigne dans la solution anesthésiante, mais que le reste du corps soit exondé;
- une incision, dont la longueur est adaptée au diamètre de l'émetteur à insérer, est effectuée entre les nageoires pelviennes et l'anus (photo 5.1.);
- l'émetteur, préalablement désinfecté à l'alcool, est inséré dans la cavité intrapéritonéale (photo 5.2.);
- l'incision est refermée par deux ou trois points de suture, réalisés avec du fil chirurgical résorbable de type « catgut » (photo 5.3.);
- la cicatrice est désinfectée (solution de Dettol®) et la truite est placée dans une bassine d'eau de rivière pendant environ 2-3 min, où elle récupère;
- le poisson radio-marqué est relâché à l'endroit précis de sa capture.

## 5.6. Matériel de radio-pistage utilisé

### 5.6.1. Emetteurs

Le choix des émetteurs utilisés était conditionné par la recherche du meilleur compromis entre des critères antagonistes d'ordre biologique, logistique (puissance et portée) et stratégique (durée de vie).

Le critère de non-interférence biologique est prioritaire, ce qui implique que le poids de l'émetteur ne peut dépasser 2 à 2,5 % du poids de l'individu. Nous avons également choisi d'utiliser des émetteurs à antenne de type boucle (enroulée et intégrée dans l'enrobage de l'émetteur; photo 5.4.) plutôt que des antennes de type fouet (libre dans le milieu ambiant) qui sont susceptibles de gêner fortement le poisson (irritation, risques d'accrochages...). Ces antennes boucles garantissent une distance de détection inférieure de 45% à celle des antennes fouet, mais ne présentent pas les mêmes risques d'interférence avec le comportement du poisson (accrochage, traînée, irritation).

Compte tenu de la portée minimale requise pour nos études dans l'Aisne et l'Ourthe et du choix d'une antenne émettrice de type boucle, le poids du plus petit émetteur que nous avons pu utiliser était de 1,6 g. Toutefois, la durée de vie (garantie par le constructeur) de ces petits émetteurs n'est que d' approximativement 20 jours et la distance de réception dans l'Aisne n'est que d'à peu près 10 m (selon l'environnement). Par contre, les émetteurs de plus de 20 g qui ont équipé les plus gros individus (>1000 g) ont une durée de vie de plusieurs mois à un an, et peuvent être parfois détectés à plus de 500 m (photo 5.4.).

Les émetteurs utilisés proviennent de la firme américaine ATS (Advanced Telemetry Systems , Inc.; photo 5.4.). La grande majorité sont du type « **émetteur à activité** », équipés d'un tilt à bille de mercure qui module la fréquence de pulsation du signal (40 ou 80 pulsations/min.) en fonction de l'inclinaison de l'émetteur (et donc de celle du poisson, fig. 5.2.). Dans notre protocole de marquage, nous avons orienté les émetteurs de façon standardisée, de manière à ce que un rythme rapide corresponde à une inclinaison de la truite vers la surface (fig.5.2.).

Nous avons également utilisé quelques « **émetteurs thermiques** » dont la fréquence de pulsation varie en fonction de la température ambiante, les pulsations sont d'autant plus fréquentes que le milieu est chaud. L'utilisation d'un abaque fourni par le constructeur permet de déterminer la température avec une précision de 0,1°C.

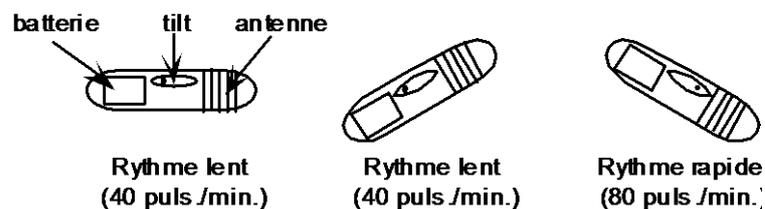


Figure 5.2. : principe de fonctionnement des circuits d'activités des émetteurs de biotélémetrie

#### 5.6.2. Stations et antennes réceptrices

Pour les localisations journalières, nous avons utilisé un récepteur radio à haute capacité de discrimination du signal (-147 dB) de modèle Fieldmaster à 16 canaux (Adanced Telemetry Systems ATS, Inc.; photo 5.5)

Deux types d'antennes réceptrices ont été utilisés:

- une antenne de type « fouet » à diagramme de réception omnidirectionnel, qui est simplement utilisée pour repérer le signal, mais qui ne permet pas une localisation précise du poisson par biangulation. Elle est principalement utilisée pour des recherches en voiture ou en vélo (elle peut être aimantée) lorsqu' un chemin ou une route longe le cours d'eau (Photo 5.6.);
- une antenne de type « diamant », directionnelle à faible gain de réception (-3 dB), peu encombrante, qui est utilisée pour la localisation précise des poissons (photo 5.6.).

Pour l'étude des rythmes et budgets d'activité, nous avons quelquefois utilisé une station automatique d'écoute passive (modèle SRX-400 Telemetry Receiver, Lotek Engineering Inc.,



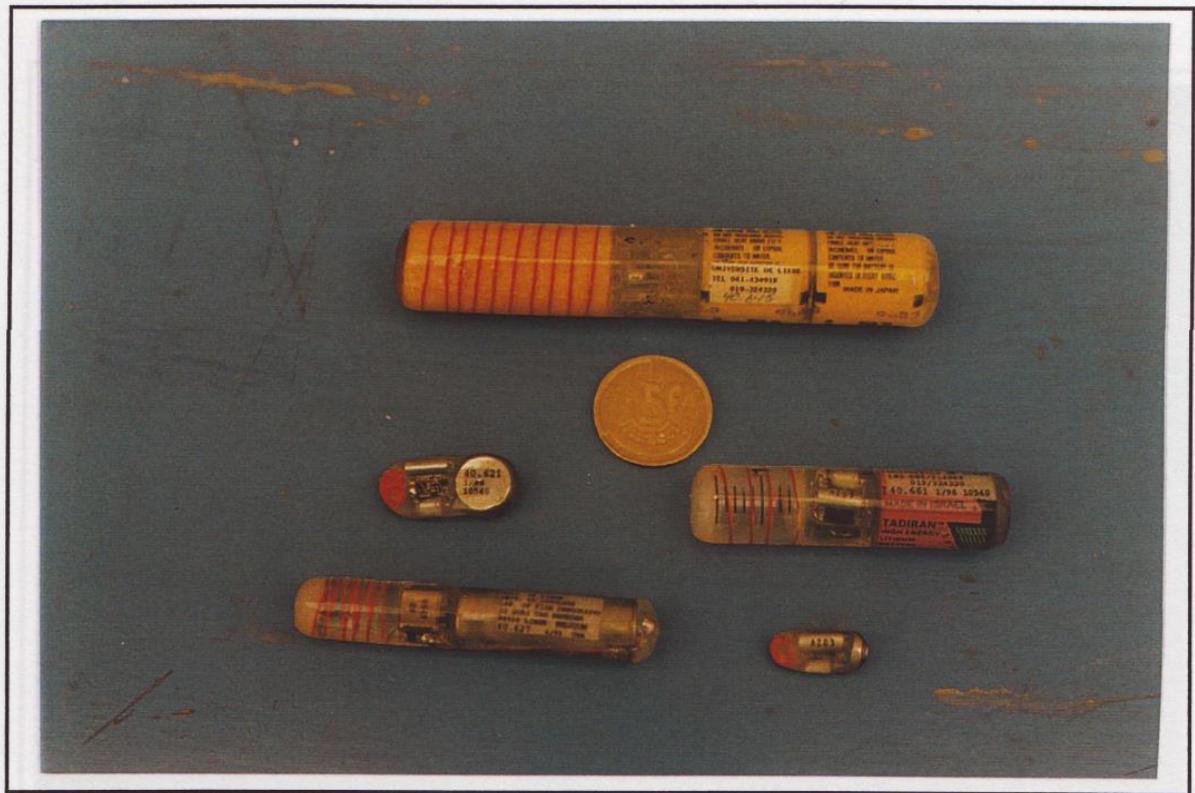
**Photo 5.1.** : Radio marquage: incision entre les nageoires pelviennes et l'anus.



**Photo 5.2.** : Radio marquage: insertion de l'émetteur.



**Photo 5.3.** : Radio marquage: fermeture de l'incision avec du fil chirurgical résorbable.



**Photo 5.4.** : Types d'émetteurs utilisés lors de notre étude.



**Photo 5.5 :** Stations réceptrices utilisées: à gauche, le récepteur fieldmaster (ATS, Inc) et à droite, la station automatique d'écoute passive (Lotek, Inc.)



**Photo 5.6 :** Antennes réceptrices utilisées: l'antenne diamant (à gauche) et l'antenne fouet.

Canada) qui possède une capacité d'enregistrement de 20160 lignes de données. A chaque ligne, le rythme de pulsation et l'intensité du signal radio sont enregistrés, associés aux dates, heures, minutes et secondes d'enregistrement. Les variations de la puissance du signal entre les enregistrements successifs peuvent être utilisés comme indicateur d'activité du poisson (tableau 5.2.). Les données enregistrées sont transférées sur un ordinateur et traitées à l'aide du logiciel HOST software (Lotek Engineering Inc.).

date (jour julien)	fréquence (Hz)	heure	min.	sec.	puissance	intervalle (ms)
113	40751	03	14	41	115	0.75
113	40751	03	14	51	73	0.75
113	40751	03	15	01	85	1.5
113	40751	03	15	11	13	1.5
...	...	...	...	...	...	...

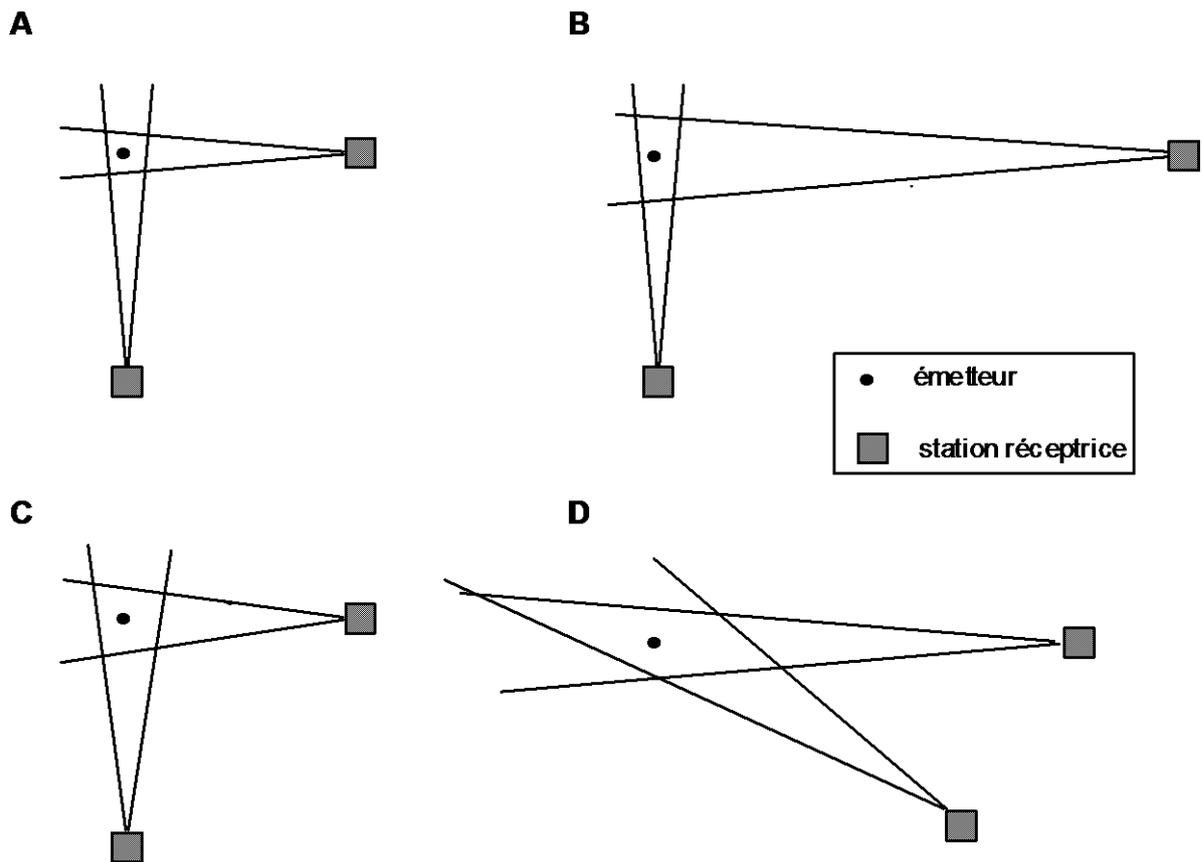
**Tableau 5.2.** : Modèle d'enregistrement (4 lignes) de données de télémétrie avec la station automatique SRX-400 (Lotek Inc.) configurée comme dans notre étude: enregistrement des caractéristiques du signal toutes les 10 secondes. La différence de puissance du signal entre deux lignes est utilisée comme indice d'activité. L'« intervalle » est le temps entre deux pulsations (indice d'inclinaison de l'émetteur dans le cas d'un émetteur à activité et de température du poisson dans le cas d'un émetteur thermique).

Cette technologie implique malheureusement une réduction de la sensibilité de réception, de l'ordre de 12 dB. Les signaux trop faibles sont donc éliminés, ce qui limite les conditions d'application aux situations de bonne réception du signal radio, et, donc, la distance pratique de détection. Cette dernière peut être corrigée par un accroissement du gain de réception de la station automatique, au risque d'intégrer des parasites dans les signaux reçus, de rythmes constants (fils électriques, éclairage public..) ou aléatoire (passage d'une voiture, d'un bateau...). La détection de ces signaux et leur intégration dans les enregistrements biaisent inévitablement les résultats obtenus. Dans ce contexte, il convient d'ajuster le gain de réception de manière à optimiser le rapport signal/bruit, et, en pratique, à préférer quelques pertes de signaux à l'intégration d'informations erronées. Dans les situations où la perte de signal excédait l'information récoltée, la station automatique n'a pas été utilisée.

Toutes les antennes et les stations réceptrices sont interconnectées à l'aide d'un câble coaxial à raccords de type BNC-BNC.

## 5.7. Méthodes de localisation des poissons

Lorsque le contact est établi avec le poisson (perception de « bips sonores »), le pisteur identifie la direction de la source d'émission par recherche du signal maximum (« peak ») ou minimum (« null peak »). Une seconde mesure est ensuite effectuée à partir d'un point voisin, afin de localiser le poisson par biangulation dans un polygone d'incertitude (fig. 5.4.). L'intervalle de temps entre les deux pointages est réduit au minimum afin de ne pas entacher les mesures d'une erreur potentielle imputable à un déplacement du poisson entre les deux pointages. La précision des localisations dépend de l'antenne utilisée, de la largeur de la rivière, et de la stratégie de biangulation (fig. 5.4.); elle peut être de 0,5 à 2 m<sup>2</sup> dans des rivières de petite largeur (0,5 à 15 m) comme l'Aisne et ses affluents.



**Figure 5.4. :** variations de la surface du polygone d'incertitude en fonction de la stratégie de pistage. La position présumée de l'animal est définie par bilocalisation dans un polygone d'incertitude dont la surface dépend de la précision intrinsèque du système de repérage (**A** et **C**). La surface de ce polygone double si la distance entre l'individu pisté et l'opérateur est multipliée par un facteur 2 (**B**). Elle augmente d'autant plus que l'angle formé entre les vecteurs joignant l'animal pisté aux stations réceptrices s'éloigne de la valeur optimale de 90°C (**D**). L'opérateur doit donc trouver le meilleur compromis entre distance et angle optimum, en prenant soin de ne pas perturber l'animal qu'il étudie (extrait de Baras & Philippart, 1989).

## PARTIE III

### RESULTATS A CARACTERE METHODOLOGIQUE

Avant d'entreprendre le radio-pistage de truites en milieu naturel, il était impératif de s'assurer que l'implantation chirurgicale de l'émetteur dans la cavité intrapéritonéale ne perturberait pas le comportement du poisson marqué. C'est dans ce but que nous avons révélé une étude de faisabilité en rivière artificielle, au Laboratoire d'Ethologie des Poissons de l'ULg, qui a attesté l'innocuité de la procédure de marquage. Les résultats sont présentés dans le chapitre 6 sous la forme d'un article rédigé en anglais et soumis pour publication dans « Transactions of the American Fisheries Society »

Le second chapitre de cette partie de résultats méthodologiques a été réalisé ultérieurement aux suivis par radio-pistage, dans le but de déterminer l'influence de la fréquence de localisation des poissons sur l'introduction éventuelle d'artéfacts expérimentaux dans l'étude des phénomènes de mobilité et de dispersion. Cette analyse renforce l'originalité de notre recherche, au cours de laquelle nous avons quasi exclusivement adopté une fréquence de localisation quotidienne des truites. Les résultats sont présentés sous la forme d'un article rédigé en anglais et à soumettre pour publication dans « Aquatic Living Ressources »

## PARTIE III

### Chapitre 6.

# Etude de l'influence du radio-marquage sur le comportement et le statut social de la truite commune *S. trutta*

Baras, E., Birtles, C., Ovidio, M., Philippart, J.C., Poncin, P. Effect of handling and surgery procedure on the behaviour and social interactions of brown trout. Submitted in the *Transactions of the American Fisheries Society*.

## **Chapitre 6. Effect of handling and surgery procedures on the behaviour and social interaction of brown trout**

### **Abstract**

Residence area selection and dominance-subordinate status of 24 pairs of juvenile (80-140 g) brown trout in an artificial stream (2.60 x 0.54 x 0.43 m) were examined over 24 h, before one fish (T) was surgically tagged with a dummy telemetry transmitter (tag ratio < 3 %). Recovery delays of 5 and 30 min were evaluated (T5 and T30), and the untagged fish was either left in the stream during this procedure (UL), or removed from the stream (UR) and replaced there at the same time as the tagged fish. During the two hours after surgery, trout T changed their residence and patrolled more frequently than trout UL, but not more frequently than trout UR. Similarly trout T30 were more active than trout T5, indicating that this hyperactivity originated from capture, handling and confinement after tagging rather than from the tagging procedure. As regards dominance, surgical tagging never caused the reversal of a well established social interaction, but promoted its establishment in initially neutral situations, to the prejudice of the implanted fish. These findings are discussed within the scope of improving tagging strategies in salmonids.

key words: tagging, surgery, social interaction, activity, *Salmo trutta*

### **Résumé**

La sélection des aires de résidence et les statuts sociaux (dominant-dominé) de 24 paires de juvéniles (80-140 g) de truites communes ont été examinés dans une rivière artificielle (2,60 x 0,54 x 0,43 m), avant qu'un des individus (T) ne soit marqué avec un émetteur radio (poids < 3% du poids de la truite). Des taux de récupération de 5 à 30 min ont été testés (T5 et T30), et le poisson non marqué était soit laissé dans la rivière pendant la procédure (UL), soit retiré de la rivière (UR) et y était ensuite replacé en même temps que le poisson marqué. Durant les deux heures qui ont suivi l'opération chirurgicale, les truites T changeaient plus fréquemment de résidence que les truites UL, mais moins fréquemment que les truites UR. Similairement, les truites T30 étaient plus actives que les T5, indiquant que l'hyperactivité provenait plutôt de la capture, de la manipulation et du confinement post-marquage plutôt que du marquage lui-même. L'opération chirurgicale n'a jamais causé d'inversion de relations de dominance bien établies. Par contre, dans une situation initiale de neutralité, les relations de dominance post-marquage s'établissaient au préjudice des truites radio-marquées. Nos résultats sont discutés dans le contexte de l'amélioration des procédures de marquage chez les salmonidés.

Mots-clés: marquage, chirurgie, interaction sociales, activité, *Salmo trutta*

## 6.1. Introduction

Over the past decades, biotelemetry has become an increasingly important tool in studies on the behavioural ecology of salmonids in natural and controlled environments (Priede and Swift 1992; Baras and Lagardère 1995; Winter 1996). However, biotelemetry transmitters are large, bulky tags, and often require invasive attachment procedures. Intra-gastric insertion has been used widely in salmon, which rarely regurgitate tags, whereas frequent regurgitation has been reported for trout (e.g. Solomon and Storeton-West 1983; Marmulla and Ingendahl 1996). Preliminary experiments on oviduct insertion (Peake *et al.* 1997a) open promising perspectives, but this procedure is strictly limited to female individuals. Hence, the most frequent procedures for tagging salmonids other than salmon with telemetry tags are dorsal attachment and surgical implantation (Lucas 1989; Clapp *et al.* 1990; Moore *et al.* 1990; Adams *et al.* 1998; Ovidio *et al.* 1998). The latter technique is nowadays preferred to external attachment or gastric insertion (Beeman *et al.* 1998; Martinelli *et al.* 1998; Sharpe *et al.* 1998; Lucas in press), because it was found less detrimental to fish health (e.g. Adams *et al.* 1998), especially in long term studies and physiological investigations (Kaseloo *et al.* 1992) enabled by recent advances in transmitter and receiver technology.

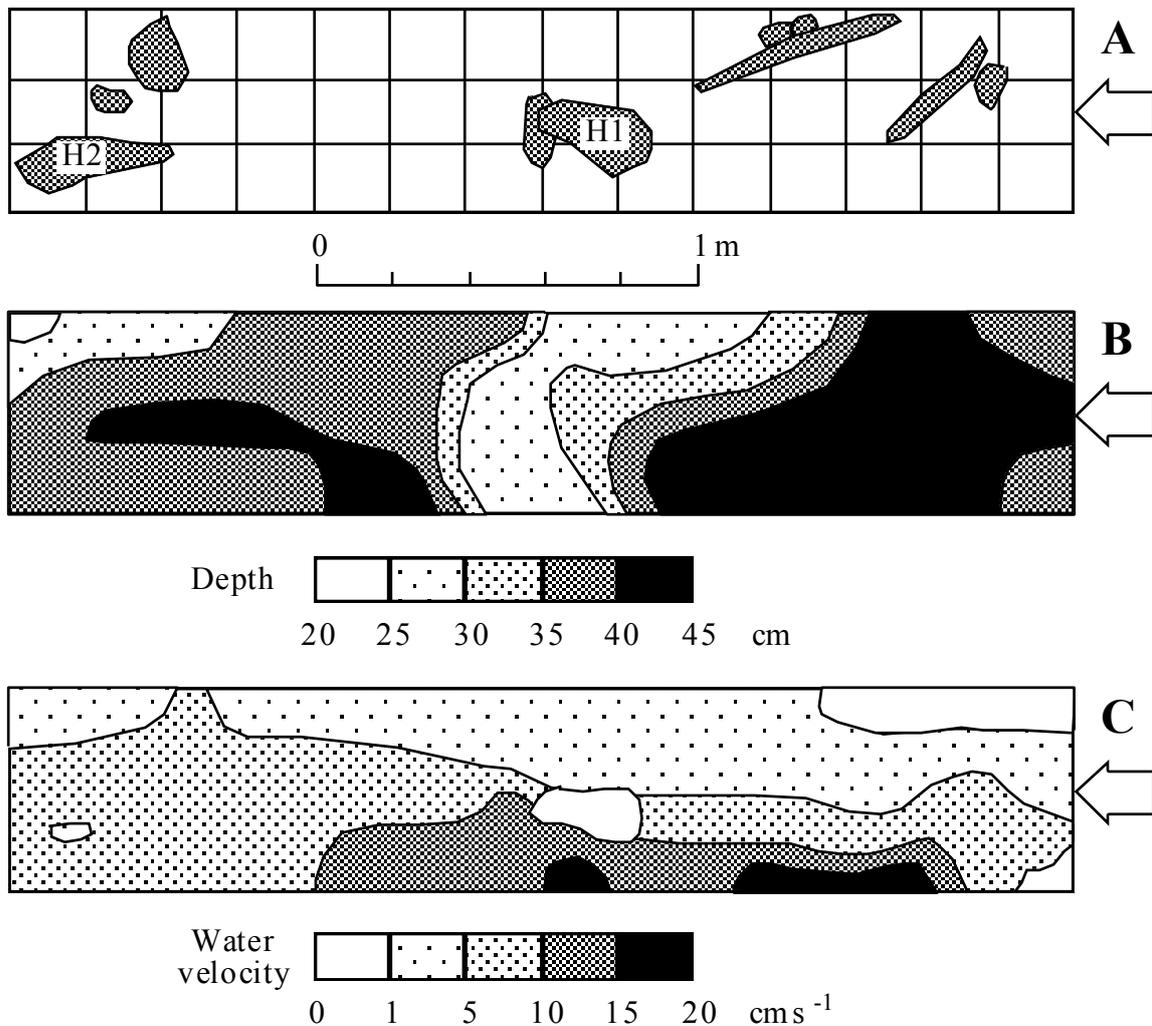
Adverse physiological effects of telemetry tagging have been frequently reported (e.g. Ross and McCormick 1981; Mellas and Haynes 1985; Peake *et al.* 1997b; Martinelli *et al.* 1998; syntheses in Summerfelt and Smith 1990; Baras 1991; Baras *et al.* in press), but few feasibility studies investigated the effect of tagging on fish behaviour. The most frequently reported deviant behaviours consecutively to tagging were variations of activity level after release (Manns and Whiteside 1979; Diana 1980; Zimmermann 1980; Lewis and Muntz 1984; Thoreau and Baras 1997), erratic movements (Mesing and Wicker 1986), reduced swimming capacities due to added weight (Moore *et al.* 1990), downstream movements or displacement (Haynes and Gray 1979), lower feeding rate (Ross and McCormick 1981; Moser *et al.* 1990) or delayed feeding (Kaseloo *et al.* 1992), and reduction of social tendencies (Ichihara *et al.* 1972; Manns 1981; Knights and Lasee 1996). With respect to territorial species like salmonids in general, and brown trout in particular (e.g. Kalleberg 1958; Héland 1991), it is further uncertain whether handling and tagging may affect the dominance - subordinate status of the fish, and the downstream movements of newly tagged fish may also correspond to depressed status and incapacity to regain their original home.

Swanberg and Geist (1997) provided evidence that surgically implanted rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* retained their ranks, and showed amounts of agonism and interaction time with subdominant fish that compared to those of controls. However, it is uncertain whether the same applies to other salmonids, and to different contexts of territoriality or social interaction. This study evaluated the adequacy of surgical procedures to implant telemetry transmitters into the body cavity of brown trout *Salmo trutta* L., and addressed the following questions: a) does tagging affect agonistic activity, habitat selection and dominant-subordinate status of the newly tagged trout ? b) do these changes vary depending on the initial social interaction (dominant-subordinate, no territoriality settled,...) ? c) do capture, handling and captivity cause similar effects as the entire tagging procedure ? and d) are effects from tagging mitigated when other (untagged) fish are removed from the environment and replaced there at the same time as the tagged fish ?

## 6.2. Material and methods

The effect of surgical implantation on the behaviour of brown trout was evaluated in juvenile (1<sup>+</sup>, 80-140g) hatchery-reared brown trout in an artificial stream (4.60 x 0.54 x 0.43 m; usable section of 2.60 m in length) in the Laboratory of Fish Ethology of the University of Liège. The stream was flowed with recirculating water (Jeumont Schneider™ pump, 28 l s<sup>-1</sup>), and tailored to mimic a typical stream environment (e.g. Heggenes 1988): water depth and velocity at mid-depth (measured by current meter Marsh McBirney™ 201) ranged from 22 to 43 cm, and from 0 to 18 cm s<sup>-1</sup>, respectively (fig. 6.1.). Illumination, water temperature and oxygen level were 700 lx, 14.5±0.5°C, and > 6 mg O<sub>2</sub> l<sup>-1</sup>, respectively. Rocky shelters were installed on a cobble (c. 5 cm) substratum in order to provide one optimal and one sub optimal residence areas ('home' H1 and H2, respectively; fig. 6.1.). The actual carrying capacity of the stream for two trout was confirmed after saturation experiments.

Trout used in the experiments were stocked in a 1 m<sup>2</sup> tank at identical temperature as in the artificial stream under 12L:12D. Prior to each experiment, two trout were selected randomly in the tank, then placed together in the stream. Twenty-four hours later, the status of each fish was determined based on territorial behaviour, space utilisation and colour patterns. Subordinate (s) individuals exhibited a light grey colour pattern, with four large oval dark spots on their flanks. They occupied almost always H2, patrolled rarely and never aggressed the other individual in the stream. Dominant (D) individuals had a much darker colour pattern, with small black dots on their flanks and head, they used H1 exclusively, patrolled frequently and aggressed the other trout in the stream. On several occasions, no dominance interaction had settled in the stream after 24 hours. The two trout looked like dominant individuals, but they showed no aggressive behaviour, cohabited in H1, and patrolled rarely. Their status was ranked as 'intermediate' (I). In two other cases, the two trout in the stream looked like, and behaved like subordinate individuals (cases 23, 24; table 6.1.).



**Figure 6.1. :** Top views of the artificial stream where the behaviour of brown trout was investigated. **A.** Locations of stones and homes (H1: optimal; H2: sub-optimal). **B.** Water depth. **C.** Water velocity at mid-depth. The arrow indicates the direction of water flow in the stream.

On the next morning, one fish was selected for surgery. The fish was gently removed from the stream, anaesthetised in a  $0.25 \text{ ml l}^{-1}$  solution of 2-phenoxy-ethanol for c. 5 minutes, weighed to the nearest 0.1 g, then was placed in dorsal recumbancy in a support of wet paper. A midventral incision was made between the pelvic girdle and the papilla, and an epoxy dummy transmitter ( $< 3\%$  of the fish body weight in the air) was inserted cranial into the body cavity. The incision was closed by two separate sutures 8-9 mm apart, using 3-0 sterile braided silk (Ethicon<sup>TM</sup>) on cutting needles. The trout was then placed into a 30 L bucket of fresh water until it recovered its equilibrium and showed spontaneous swimming (2-5 min), then was placed back in the stream, where its behaviour was recorded continuously by a colour video camera (Sony<sup>TM</sup> Handycam 2600i) over the next two hours. At the end of each experiment, trout were returned to their stocking tank, and tagged with jaw tags, in order that the same fish were not selected twice during the study.

Table 6.1: Synopsis of the 24 experiments on the effect of handling and surgical tagging on the behaviour of brown trout *Salmo trutta*. Trout placed in pairs in an artificial stream ( $15\pm 1^\circ\text{C}$ ) over 24 h, with one fish (T) being tagged and the other (U) untagged.

Exp. N°	Status before tagging	U removed (R) or left (L)	Recovery period (min)	Time to recover initial ventilation frequency (min)	Patrol behaviour		Home occupied by T			Aggressions over 2h		Status 2 h after release
					Delay until first patrol (min)	Frequency over 2h	before tagging	after release	2 h after release	T $\rightarrow$ U	U $\rightarrow$ T	
1	<u>D</u> -s	R	30	45	160	4	H1	H2 *	H1	5	0	<u>D</u> -s
2	<u>D</u> -s	R	30	22	14	2	H2	H1 *	H2	0	21	<u>s</u> -D *
3	<u>D</u> -s	R	30	26	46	7	H1	H1	H1	0	0	<u>D</u> -s
4	<u>D</u> -s	R	30	36	46	9	H1	H1	H1	1	0	<u>D</u> -s
5	<u>D</u> -s	R	30	27	> 600	0	H1	H1	H1	1	0	<u>D</u> -s
6	<u>D</u> -s	R	30	70	10	3	H1	H2 *	H1	0	0	<u>D</u> -s
7	<u>D</u> -s	L	30	33	26	5	H1	H2 *	H1	0	0	<u>D</u> -s
8	<u>D</u> -s	L	30	18	117	3	H1	H1	H1	1	0	<u>D</u> -s
9	<u>D</u> -s	L	30	60	23	5	H1	H2 *	H1	0	0	<u>D</u> -s
10	<u>D</u> -s	L	30	30	23	3	H1	H2 *	H1	0	0	<u>D</u> -s
11	<u>D</u> -s	L	5	30	65	2	H1	H1	H1	0	0	<u>D</u> -s
12	<u>D</u> -s	L	5	32	80	2	H1	H2 *	H1	1	0	<u>D</u> -s
13	<u>s</u> -D	L	5	27	> 600	0	H2	H2	H2	0	1	<u>s</u> -D
14	<u>s</u> -D	L	5	13	> 600	0	H2	H2	H2	0	0	<u>s</u> -D
15	I-I	R	30	17	434	2	H1	H1	H1	0	0	I-I
16	I-I	R	30	28	> 600	0	H1	H2 *	H1	0	0	I-I
17	I-I	R	30	30	25	3	H1	H2 *	H1	0	0	I-I
18	I-I	L	30	40	85	1	H1	H1	H1	0	0	I-I
19	I-I	L	30	45	17	2	H1	H2 *	H1	0	0	I-I
20	I-I	L	30	30	18	6	H1	H1	H1	1	1	I-I
21	I-I	L	30	37	10	1	H1	H2 *	H1	0	0	I-I
22	I-I	L	5	31	17	1	H2	H2	H1	0	0	I-I
23	<u>s</u> -s	R	30	12	59	2	H1	H2 *	H2 *	0	12	<u>s</u> -D *
24	<u>s</u> -s	R	30	15	65	1	H1	H1	H2 *	0	2	<u>s</u> -D *

D, s and I refer to trout with dominant, subordinate and intermediate status, respectively, and the underlined abbreviation corresponding to the tagged trout.

H1 and H2 are the optimal and sub-optimal homes, respectively (Figure 5.1.).

\* indicates that the situation was different from that prior to tagging.

The behavioural variables investigated were: the time necessary for the trout to recover the ventilation frequency prior to surgery, the time until the first patrol around the residence area and the frequency of this activity later on, the change of residence areas, the frequency of aggressive interactions, and the change of status. Twenty four experiments were carried out with pairs of trout corresponding to different social interactions (D-s, s-D, I-I, d-d; table 6.1.). Situations where the dominant trout was tagged, were privileged since there was a higher probability that surgery and handling depressed, rather than enhanced, the trout's status. In the course of these experiments, two complementary variables were tested in order to optimise the tagging strategy: a) the recovery delay (5 v. 30 min), and b) the removal of the untagged trout from the stream during the time for anaesthesia, surgery and recovery of the tagged fish. Multiple analyses of variance (MANOVA) were used to test for differences between all variables, except for changes of status or residence areas, that were analysed by contingency table analyses.

### 6.3. Results

Most (19 of 24) tagged trout took less than 2 hours to recover their initial ventilation frequency (table 6.1.). This delay was independent ( $P > 0.10$ ) from tagging, removal of the other trout from the stream, and was not significantly longer than that of removed untagged trout (table 6.2). It was proportionally shorter (-31.9 %) for trout allowed to recover over 5 min than for those recovering over 30 min, but the difference was not significant, due to huge discrepancies between individuals with different status.

Dominant tagged trout maintained higher (+ 113.1 %,  $P = 0.059$ ) ventilation frequencies than subordinate individuals, essentially because they started patrolling sooner after surgery ( $P = 0.128$ ), and patrolled c. five times more frequently ( $P = 0.039$ ) than trout with lower status. Earlier and more frequent patrol behaviours were observed in dominant untagged trout ( $P = 0.174$  and  $0.014$ , respectively, table 6.2.). Further, the comparison between removed and non removed control fish provided evidence that the former patrolled more frequently ( $P = 0.012$ ) than the latter, whereas the comparison between tagged trout and removed untagged trout was not significant. Similarly, tagged trout recovering over 30 min patrolled more frequently ( $P = 0.072$ ) than those recovering over 5 min only. This suggests that changes in patrol behaviour originated essentially from handling, and not from surgical tagging. Agonistic interactions between tagged and untagged fish following surgery were extremely rare, except for three situations which corresponded precisely to a change of social interaction (table 6.1.).

Similar proportions of tagged and removed untagged trout (12 of 24, and 4 of 11, respectively;  $\chi^2$ ,  $P > 0.10$ ; table 6.2.) changed temporarily their residence areas consecutively to surgery, in contrast to the 13 non removed untagged fish that all remained in the same residence during the study. Two hours later, all fish had regained their initial position, except for two situations (cases 23, 24) when the trout's status was altered. These referred to s-s situations when both trout had the colour pattern of subordinate individuals and occupied H1 together prior to tagging. During the first hour following surgery, the untagged trout showed aggressive behaviour (mainly lateral display) towards the tagged trout, acquired progressively the colour pattern of a dominant fish, and expelled eventually the tagged trout out of home H1. The third situation when a change of social interaction was observed, referred to a tagged trout which had the colour pattern of a dominant individual, but did not occupy H1 prior to surgery, suggesting that territoriality had not settled completely at the

time surgery was made. Seven hours after surgery, the situation had turned to a reversal of the initial social interaction, following a longer, but similar sequence as above. No change of status was observed in the 21 other pairs, neither during the 2 h following surgery, nor during the next 24 h.

#### 6.4. Discussion

Compared to untagged trout left in the stream, newly tagged trout were hyperactive in the sense that they patrolled more frequently, maintained higher ventilation frequencies, and 50 % of the fish changed their residence several times during this period. However, their aggressive behaviours were less frequent than prior to tagging, indicating that tagged trout were hypoactive to this respect. This hypo-hyperactive duality compares with the observations that tagging and handling may induce either hyperactivity (Manns and Whiteside 1979; Lewis and Muntz 1984) or hypoactivity post-release (Moser *et al.* 1990; Kaseloo *et al.* 1992; Thoreau and Baras 1997). Jenkins and Smith (1990) had put forward that the reduced feeding behaviour of newly PIT-tagged red drum *Sciaenops ocellata* and striped bass *Morone saxatilis* originated mainly from handling, and Bégout-Anras *et al.* (1998) found that lake whitefish *Coregonus clupeaformis* tagged with externally attached dummy transmitters did not change their activity rhythm more frequently than control, handled only, fish. Similarly, Sharpe *et al.* (1998) provided evidence that procedures integral to the management of hatcheries of Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha*, such as capture, counting and/or handling caused increases in the level of cortisol, that were similar to those observed after fin-clipping or coded-wire-tagging. Because tagged and untagged brown trout showed similar responses consecutively to removal from the stream in the present study, it is also probable that this change of behaviour was a consequence of capture, handling and stocking in a confined space after tagging, rather than a consequence of the tagging procedure.

Salmonids are physostomatous fish, that can compensate for (small) added weight within minutes when given access to air (Fried *et al.* 1976), and there is no need for long post-operative care. This study provided evidence that extending the recovery delay from 5 to 30 min in a confined space was enough to cause deviant behaviours in brown trout. Adverse effects of post-tagging confinement were suspected or demonstrated in other studies (Crumpton 1982; Otis and Weber 1982; Lacroix and McCurdy 1996; Sharpe *et al.* 1998), and this indicates that the duration of post-operative care should be reduced to the recovery of equilibrium and spontaneous swimming. As a corollary, this study suggests further that pre- and post-operative care procedures should be tailored as carefully as the tagging procedure itself (Baras *et al.* in press).

The behaviour of most newly tagged brown trout in the present study was affected over a short period of time (< 2 h) compared to the duration of tagging-induced physiological (Martinelli *et al.* 1998; Sharpe *et al.* 1998), or anatomical effects which can extend until the fish has healed its incision (several weeks in salmonids; Lucas 1989; Moore *et al.* 1990; synthesis in Baras *et al.* in press). Because of this relatively short-term effect, it is suggested to take advantage of the decrease of territoriality and aggressiveness of brown trout under low light levels (Berg and Northcote 1985; Héland 1991), and to tag brown trout at dusk or during the early night. However, because brown trout are prone to change their residence after capture, handling and/or tagging, it is also recommended that trout be released in their exact place of capture.

The comparison between the 24 experiments indicated that surgical tagging was not likely to cause the reversal of a well established territoriality, and this substantiates the observations of Swanberg and Geist (1997) on surgically tagged rainbow trout. However, we observed that surgical tagging could promote the establishment of social interactions in initially neutral situations, to the prejudice of the implanted fish. In the three situations where changes of status were observed, the untagged fish had been removed from the stream, and its more frequent patrol behaviour after release might have contributed to this change. With respect to tagging campaigns in natural environments, it is thus recommended that the effort of capture be strictly limited to the number of specimens to be tagged, since removing other fish from the stream might be more detrimental than beneficial to surgically tagged individuals.

### **Acknowledgements**

This study was part of the Meuse Salmon 2000 Project funded by the Ministry of Environment (D.G.R.N.E.) of the Walloon Region, and coordinated by J.-C. Philippart (research associate of the Belgian FNRS). The construction of the artificial stream was funded by grant 9.4584.91 of the Belgian FNRS. The use of trade names does not imply endorsement of commercial products.

## References

- Adams, N.S., Rondorf, D.W., Evans, S.D., Kelly, J.E., 1998. Effects of surgically and gastrically implanted radio transmitters on growth and feeding behavior of juvenile Chinook salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* **127**,128-136.
- Baras, E., 1991. A bibliography on underwater telemetry. *Canadian Report of Fisheries and Aquatic Sciences* **1819**, 1-55.
- Baras, E., Lagardère, J.-P., 1995. Fish telemetry in aquaculture: review and perspectives. *Aquaculture International* **3**, 77-102.
- Baras, E., Birtles, C., Westerloppe, L., Thoreau X., Ovidio, M., Jeandrain, D., Philippart, J.C. in press a. A critical review of surgery techniques for implanting telemetry devices into the body cavity of fish. In Y. Le Maho (ed.), Proceedings of the 5th European conference on wildlife telemetry. Strasbourg, France, 26-30 August 1996: 10 p.
- Beeman, J.W., Haner, P.V., Maule, A.G., 1998. Evaluation of a new miniature pressure-sensitive radio transmitter. *N. Am. J. Fish. Man.* **18**, 458-464.
- Bégout-Anras, M.L., Bodaly, R.A., McNicol, R., 1998. Use of an acoustic beam actograph to assess the effects of external tagging procedure on lake whitefish swimming activity. *Trans. Am. Fish. Soc.* **127**, 329-335.
- Berg, L., Northcote, T. G. 1985. Changes in territorial, gill-flaring, and feeding behaviour in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) following short-term pulses of suspended sediments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**, 1410-1417.
- Clapp, D.F., Clark, R.D., Diana, J.S., 1990. Range, activity and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan Stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* **119**, 1022-1034.
- Crumpton, J. E., 1982. Effects of dummy radio transmitters on the behavior of largemouth bass. Proceedings of the Annual Conference of South East Association of Game and Fish Wildlife Agencies 36:351-357.
- Diana, J.S., 1980. Diel activity pattern and swimming speeds of Northern pike, *Esox lucius*, in Lake Ste Anne, Alberta, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**, 1454-1458.
- Fried, S. M., McCleave, J. D., Stred. K. A., 1976. Buoyancy compensation by Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts tagged internally with dummy telemetry transmitters. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **33**, 1377-1380.
- Haynes, J.M., Gerber, G.P. 1989. Movements and temperatures of radiotagged salmonines in lake Ontario and comparisons with other large aquatic systems. *Journal of Freshwater Ecology* **5**(2), 197-204.
- Heggenes, J., 1988. Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) in riverine systems. *N. J. Fresh. Res.* **64**, 74-90.
- Héland, M., 1991. Organisation sociale et territorialité chez la truite commune immature au cours de l'ontogénèse. Pages 121-149 in J.-L. Baglinière, and G. Maisse, editors. *La Truite: Biologie et Ecologie*. INRA Editions, Paris.
- Ichihara, T., Soma, M., Yoshida, K., Suzuki, K., 1972. An ultrasonic device in biotelemetry and its application to tracking of a yellowtail. *Far Seas. Fisheries Research Laboratory Bulletin* **7**, 27-48.
- Jenkins, W.E., Smith, T.I.J., 1990. Use of PIT tags to individually identify striped bass and red drum brood stocks. *American Fisheries Society Symposium* **7**, 341-345.
- Kalleberg, H., 1958. Observation in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* and *Salmo trutta* L.). *Report of the Freshwater Research Institute of Drottningholm* **39**, 55-98.
- Kaselloo, P.A., Weatherley, A.H., Lotimer, J., Farina, M.D. 1992. A biotelemetry system recording fish activity. *J. Fish Biol.* **40**, 165-179.
- Knights, B.C., Lasee, B.A., 1996. Effects of implanted transmitters on adult bluegills at two temperatures. *Trans. Am. Fish. Soc.* **125**, 440-449.
- Lacroix, G.L., McCurdy, P., 1996. Migratory behaviour of post-smolt Atlantic salmon during initial stages of seaward migration. *J. Fish. Biol.* **49**, 1086-1101.
- Lewis, A. E., Muntz, W. R. A. 1984. The effects of external ultrasonic tagging on the swimming performance of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.* **25**, 577-585.

- Lucas, M.C., 1989. Effects of implanted dummy transmitters on mortality, growth and tissue reaction in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.*, **35**, 577-587.
- Lucas, M.C. in press. Recent advances in the use of telemetry and tracking applied to freshwater fishes. 12 pages in Y. Le Maho, editor. *Proceedings of the 5th European Conference on Wildlife Telemetry*. CNRS, Strasbourg, France.
- Manns, R.E., 1981. Behavior variations associated with the ultrasonic tagging and underwater observation of Guadalupe bass in Lake Travis, Texas. Master's thesis, University of San Marcos, Texas.
- Manns, R.E., Whiteside B.G., 1979. Behavioral variations associated with ultrasonic tagging of Guadalupe bass in Lake Travis, Texas. *Underwater Telemetry Newsletter* **9** (2), 4-9.
- Marmulla, G., Ingendahl, D., 1996. Preliminary results of a radio telemetry study of returning Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) in River Sieg, tributary of River Rhine in Germany. p. 109-117. In E. Baras & J.C. Philippart (eds.), *Underwater Biotelemetry*, Proceedings of the first conference and workshop on fish telemetry in Europe, University of Liège, Belgium.
- Martinelli, T.L., Hansel, H.S., Shively, R.S. 1998. Growth and physiological responses to surgical and gastric radio transmitter implantation techniques in subyearling Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Hydrobiologia* **371/372**, 79-87.
- Mellas, E. J., Haynes, J.M. 1985. Swimming performance and behavior of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and white perch (*Morone americana*): effects of attaching telemetry transmitters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci* **42**, 488-493.
- Mesing, C.L., Wicker, A.M., 1986. Home range, spawning migration and homing of radio-tagged Florida largemouth bass in two central Florida lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* **115** (2), 286-295.
- Moore, A., Russell, I.C., Potter, E.C.E., 1990. The effects of intraperitoneally implanted dummy acoustic transmitters on the behaviour and physiology of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.* **37**, 713-721.
- Moser, M.L., Olson, A.F., Quinn, T. P. 1990. Effects of dummy ultrasonic transmitters on juvenile coho salmon. *American Fisheries Society Symposium* **7**, 353-356.
- Otis, K.J., Weber, J.J., 1982. Movements of carp in the Lake Winnebago system as determined by radiotelemetry. Wisconsin Department of Natural Resources, *Technical Bulletin* **134**, 16 p.
- Ovidio, M., Baras, E., Goffaux, D., Birtles, C., Philippart, J.C., 1998. Environmental unpredictability rules the autumn migrations of trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia*, **371/372**, 262-273.
- Peake, S., McKinley, R.S., Beddow, T.A., 1997a. New procedure for radio transmitter attachment: oviduct insertion. *N. Am. J. Fish. Man.* **17**, 757-762.
- Peake S., McKinley, R.S., Scruton, D. A. and Moccia, R. 1997b. Influence of transmitter attachment procedures on swimming performance of wild and hatchery-reared Atlantic salmon smolts. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **126**, 707-714.
- Priede, I. G., Swift, S.M., editors. 1992. *Wildlife biotelemetry: remote monitoring and tracking of animals*. Ellis Horwood, Chichester.
- Ross, M.J., McCormick, J.H., 1981. Effects of external radio transmitters on fish. *Progressive Fish-Culturist* **43**, 67-72.
- Sharpe, C.S., Thompson, D.A., Blankenship, H.L., Schreck, C. B, 1998. Effects of routine handling stress and tagging procedures on physiological stress responses in juvenile Chinook salmon. *Progressive Fish-Culturist* **60**, 81-87.
- Solomon, D.J., Storeton-West, T. J., 1983. Radio tracking of migratory salmonids in rivers: development of an effective system. Ministry of Agriculture, Food and Fisheries, *Fisheries Technical Report* **75**, 11 p.
- Summerfelt, R.C., Smith, L.S., 1990. Anesthesia, surgery, and related techniques. P. 213-272 in C.B. Schreck, and P.B. Moyle, editors. *Methods for Fish Biology*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Swanberg, T.R., Geist, D.R., 1997. Effects of intraperitoneal transmitters of the social interaction of rainbow trout. *North American Journal of Fisheries Management* **17**, 178-181.
- Thoreau, X., Baras, E., 1997. Evaluation of surgery procedures for implanting telemetry transmitters into the body cavity of blue tilapia *Oreochromis aureus*. *Aquatic Living Resources* **10**, 207-211.

- Winter, J. D., 1996. Advances in underwater biotelemetry. P. 555-590 in B. R. Murphy, and D. W. Willis, editors. Fisheries techniques, second edition. *American Fisheries Society*, Bethesda, Maryland.
- Zimmermann, F., 1980. Effet de la fixation d'émetteurs chez le poisson. Utilisation de la méthode de tracking en éco-éthologie. *Cybiu* (Ser. 3) **10**, 21-23.

## PARTIE III

### Chapitre 7.

#### Estimation de la mobilité et de la dispersion de la truite commune *S. trutta* : ambiguïté suite à l'adoption de différentes fréquences de localisation dans les études par radio-pistage

Ovidio, M., Goffaux, D., Giroux, F., Philippart, J.C., Baras, E. Estimation of the mobility and dispersion of the brown trout (*Salmo trutta*): ambiguity from different positioning frequencies in tracking studies. Submitted in « Aquatic Living Ressources ».

## **Chapitre 7. Estimation of the mobility and dispersion of the brown trout: ambiguity from different positioning frequencies in tracking studies**

### **Abstract**

Various positioning frequencies have been used to investigate the mobility patterns of brown trout in tracking studies, and these are likely to produce experimental artefacts of unknown amplitude. Starting from a day by day tracking study of brown trout in Belgian waters (Aisne stream, nine fish, min. 39 daily locations per fish), we re-examined their home range and mobility, through a subsampling process, as if the fish had been positioned at longer time intervals (2-14d). The estimates from subsamples were compared to the original data set in order to quantify the corresponding reduction of accuracy from observed, and how far these could be predicted on the basis of positioning frequency. The results clearly indicate that all intervals longer than one day generally generate substantial biases (losses of accuracy from 0.0 to 74.9% for home range and from 5.0 to 92.0% for mobility) but these can be partly corrected through the use of predictive models. This analysis demonstrates that any comparison between studies relying on different positioning frequencies can generate some ambiguity when interpreting biological phenomena or geographical differences.

Keywords: telemetry, positioning frequency, home range, mobility, Salmonid.

### **Résumé**

Le radio-pistage est fréquemment utilisé pour étudier l'écologie comportementale de la truite. Cependant, la fréquence des localisations est variable d'une étude à l'autre, ce qui est susceptible d'introduire des artefacts expérimentaux d'amplitude inconnue. Nous avons étudié le domaine vital et la mobilité de truites localisées quotidiennement, puis réexaminé ces variables par sous-échantillonnage, comme si les truites avaient été positionnées à des intervalles plus longs (2-14j). Les valeurs générées par sous-échantillonnage ont été comparées aux données originales afin de quantifier la perte de précision résultant de la diminution de la fréquence de positionnement, et d'en déterminer la prévisibilité. Le plus souvent, les fréquences < 1 position/jour génèrent des biais substantiels (perte de précision de 0,0 à 79,6% pour le domaine vital et de 5,0 à 92,0 % pour la mobilité) mais qui peuvent être partiellement corrigés par l'utilisation de modèles prédictifs basés sur la fréquence de positionnement. Cette analyse démontre que toute comparaison entre des études qui utilisent différentes fréquences de localisation peuvent générer une ambiguïté quant à l'interprétation de phénomènes biologiques, ou de différences géographiques.

Mots-clés: télémétrie, fréquence de positionnement, domaine vital, mobilité, Salmonidés

## 7.1. Introduction

Except for some situations (e.g. Philippart & Baras, 1996), it is now generally admitted that capture-recapture techniques underestimate considerably the actual mobility of fish, by contrast with telemetry and tracking techniques which produce much more accurate estimates (Gowan *et al.*, 1994; Fausch & Young, 1995). However, tracking studies may overlook certain fish movements, depending on temporal sampling and its adequacy to fish mobility. Baras (1998) modelled the loss of accuracy against positioning frequency when estimating the home range and mobility of the cyprinid *Barbus barbus* by radio tracking. Because the loss of accuracy was intimately dependent on positioning frequency, he concluded that any comparison between the movement patterns of fish tracked at different time intervals should be considered with extreme caution, and proposed corrective models for sets of tracking data collected at intervals longer than one day.

Positioning frequency	Source
Once or twice a month	Meyers <i>et al.</i> (1992); Young (1994); Young <i>et al.</i> (1997)
Once a week	Nettles <i>et al.</i> (1987); Clapp <i>et al.</i> (1990); Lundqvist <i>et al.</i> (1996); Økland <i>et al.</i> (1996); Peter (1997); Young <i>et al.</i> (1997)
Twice a week	Clapp <i>et al.</i> (1990); Meyers <i>et al.</i> (1992); Young (1994); Young <i>et al.</i> (1997)
From three to five times a week	Nettles <i>et al.</i> (1987); Haynes & Gerber (1989); Meyers <i>et al.</i> (1992); Aarestrup & Jepsen (1998)
Every two day	Clapp <i>et al.</i> (1990); Økland <i>et al.</i> (1996)
Every day:	Schulz & Berg (1992); Evans (1994);
- over several weeks	Gerlier & Roche (1998); Ovidio <i>et al.</i> (1998);
- over several months	Ovidio <i>et al.</i> (in press)
- over several years	Ovidio (1999)

**Table 7.1.:** Summary of the positioning frequency utilised for tracking *S. trutta*. In some studies, the positioning frequency varied depending on time of the year

Interestingly, these relationships have never been investigated in salmonids, which are the most frequently tracked species in Europe and North America. While reviewing the literature on brown trout (*Salmo trutta* L.) tracking, we noticed that most authors used different positioning frequencies (table 7.1.). Additionally, different positioning frequencies had been used during the same study (e.g. Clapp *et al.*, 1990; Young *et al.*, 1994; Young *et al.*, 1997). If the conclusions of Baras (1998) apply to trout, such discrepancies are likely to produce substantial artefacts while comparing the behaviour of trout in different rivers and streams. This study relies on day-by-day positioning of brown trout in the Belgian Ardennes during spring and summer, re-examines the results as if trout had been positioned at longer time intervals, and addresses the following questions: 1) How much accuracy do we lose when increasing the time interval between successive locations ? and 2) How far can this loss of accuracy be predicted on the basis of positioning frequency ?

## 7.2. Methods

During 1996 to 1998, nine trout were tagged with surgically implanted radio transmitters (ATS Inc.). From 21 March to 21 September (or until the end of the transmitter battery), the fish were located daily between 9:00 and 12:00 AM, in a 12-km reach in the Aisne stream (tributary of the River Ourthe, River Meuse Basin, Southern Belgium) centred in Bomal-sur-Ourthe (49-50°N, 5-6°E). A minimum of 39 daily positions (excluding the initial release point and final location) were collected for each trout. One fish (trout n°2), which had been tracked over the entire 1996 season, was recaptured in 1997, tagged with an additional transmitter and tracked over a second season.

The procedure for estimating the reduction of accuracy (R.A.) resulting from non daily positioning was similar to that proposed by Baras (1998) for *B. barbus*. The sets of daily positions in 1996, 1997 and 1998 were sampled as if the fish had been located at 2, 4, 7, and 14 days intervals. For each sampling frequency, the number of data subsets generated by subsampling was equal to the duration (days) of the time interval between consecutive location (*e.g.*, 14 subsets for a 14-day interval). Positions on the day of release (day 0) and final tracking day (day n+1) were added to each data set.

For each data set and at each positioning frequency, two estimates of dispersion and mobility were calculated: the home range (longitudinal distance between the most upstream and downstream locations) and the overall distance travelled (sum of distances between consecutive locations). We modelled the relative reduction of accuracy (R.A.; %), against the time interval between consecutive locations.

The consistency between different subsamples at the same positioning frequency was deduced from the coefficient of variation of the mean reduction of accuracy. For both mobility and home range, the relationships between the reduction of accuracy from observed, time interval between consecutive locations, and consistency among samples were examined by simple and stepwise multiple regression analyses.

The resulting models were later applied to an independent data set (four fish tracked between 32 and 108 days in spring and summer 1996 and 1998) as a test for their their reliability.

### **7.3. Results**

During the study period, trout occupied home ranges from 13 to 354 m long. Their mobility (running sum of net daily journeys) ranged from 97 to 1967 m (table 7.2.). Both variables were positively correlated ( $R^2=0.933$ ;  $p<0.0001$ ).

Daily journeys mainly corresponded to shifts between different residence areas, depending on water temperature and level. On some occasions these movements resulted in a permanent change of residence.

		Home range Reduction of accuracy (RA, %) if positioning every						Distance travelled (sum of N.D.J.) R.A.(%) if positioning every				
Trout n°	FL (mm)	track. days	Size (m)	2d	4d	7d	14d	Total (m)	2d	4d	7d	14d
1	399	140	144	<b>22.2</b>	<b>33.3</b>	<b>38.1</b>	<b>43.3</b>	678	<b>22.7</b>	<b>61.3</b>	<b>65.1</b>	<b>77.9</b>
				40.4	33.3	27.1	22.7		20.0	39.6	46.8	64.1
2a	285	112	32	<b>23.4</b>	<b>60.9</b>	<b>47.3</b>	<b>66.6</b>	213	<b>47.9</b>	<b>78.6</b>	<b>78.4</b>	<b>87.4</b>
				2.9	74	38.4	68.5		3.8	65.2	31.4	59.6
2b	325	56	23	<b>19.6</b>	<b>29.3</b>	<b>49.1</b>	<b>59.3</b>	218	<b>42.2</b>	<b>69.5</b>	<b>85.4</b>	<b>91.2</b>
				34.4	27.7	53.7	57.9		7.9	18.3	64.1	65.5
3	279	70	13	<b>3.8</b>	<b>11.5</b>	<b>17.7</b>	<b>18.5</b>	97	<b>44.8</b>	<b>62.9</b>	<b>73.6</b>	<b>81.1</b>
				5.7	11.2	17.6	8.7		19.8	33.5	32.5	22.4
4	428	84	354	<b>21.6</b>	<b>32.6</b>	<b>37.0</b>	<b>53.9</b>	1967	<b>7.2</b>	<b>42.2</b>	<b>67</b>	<b>84.3</b>
				39.0	31.9	26.2	53.4		8.9	14.5	27.0	68.7
5	304	84	327	<b>3.1</b>	<b>4.6</b>	<b>5.2</b>	<b>10.3</b>	1517	<b>5.0</b>	<b>36.7</b>	<b>57</b>	<b>67.1</b>
				4.5	3.2	2.4	5.8		15.5	13.5	32.7	21.1
6	299	70	43	<b>0.0</b>	<b>12.4</b>	<b>28.9</b>	<b>38.8</b>	396	<b>23.7</b>	<b>69.2</b>	<b>80.4</b>	<b>88</b>
				0.0	27.8	35.9	42.1		24.1	32.9	36.1	54.4
7	266	39	214	<b>3.0</b>	<b>28.3</b>	<b>56.1</b>	<b>74.9</b>	656	<b>17.7</b>	<b>57.5</b>	<b>68.5</b>	<b>86.2</b>
				4.4	31.4	88.5	138		12	62.3	91.7	150
8	272	39	90	<b>27.8</b>	<b>38.6</b>	<b>66.6</b>	<b>81.8</b>	405	<b>44.8</b>	<b>66.5</b>	<b>83.0</b>	<b>92.0</b>
				32.6	29.8	90.7	121		38.9	12.7	91.1	121
9	280	39	141	<b>8.9</b>	<b>14.2</b>	<b>20.9</b>	<b>39.4</b>	811	<b>31.1</b>	<b>40</b>	<b>62.7</b>	<b>73.6</b>
				13.8	12.2	16.4	43		3.7	7.5	13.9	40.9
Mean loss of accuracy (%)				<b>13.3</b>	<b>26.6</b>	<b>36.7</b>	<b>48.7</b>		<b>28.7</b>	<b>58.4</b>	<b>72.1</b>	<b>82.9</b>
				17.7	28.2	39.7	56.1		15.5	30.0	46.7	60.4
<b>Models</b>				LA = 1.071 + 41.804 log PF r <sup>2</sup> = 0.370; F=22.28; df=39; P<0.0001				LA =14.572 + 63.5328 log PF r <sup>2</sup> = 0.710; F=92.81; df=39;P<0.0001				

**Table 7.2. :** Home range and mobility of the nine brown trout *S. trutta* radio tracked in the Aisne stream in 1996, 1997 and 1998, and reduction of accuracy (R.A.. %) when increasing the time interval between consecutive locations. For each positioning frequency (PF. every n days) the values given are the mean reduction of accuracy (bold) and coefficient of variation (%) over the n subsets generated by the subsampling process.

### 7.3.1. Reduction of accuracy depending on positioning frequency

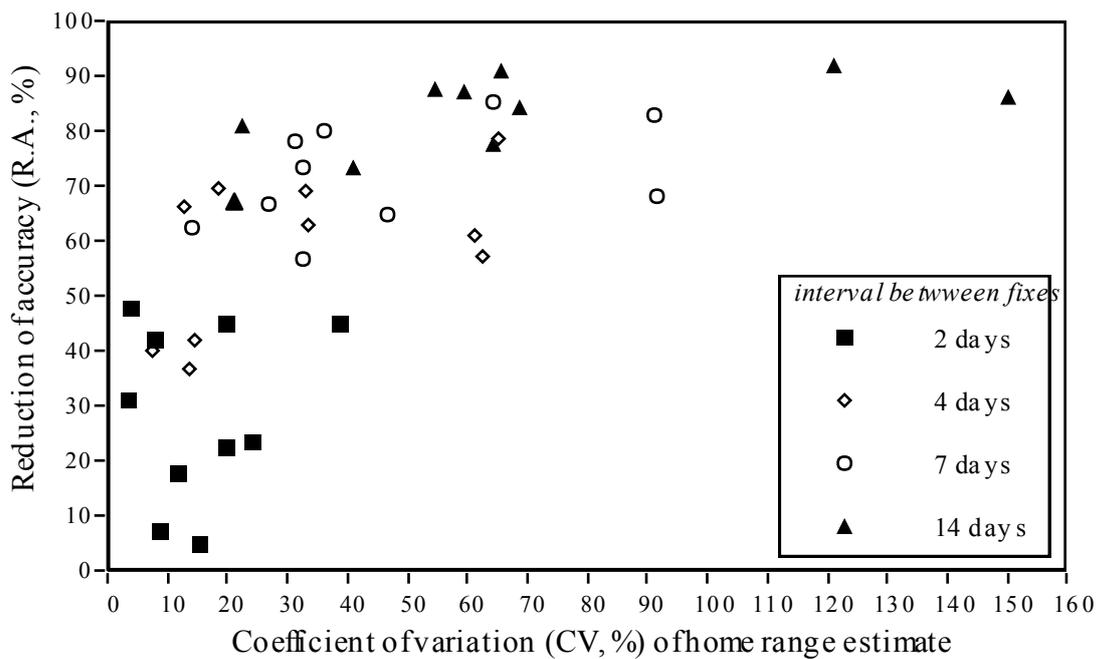
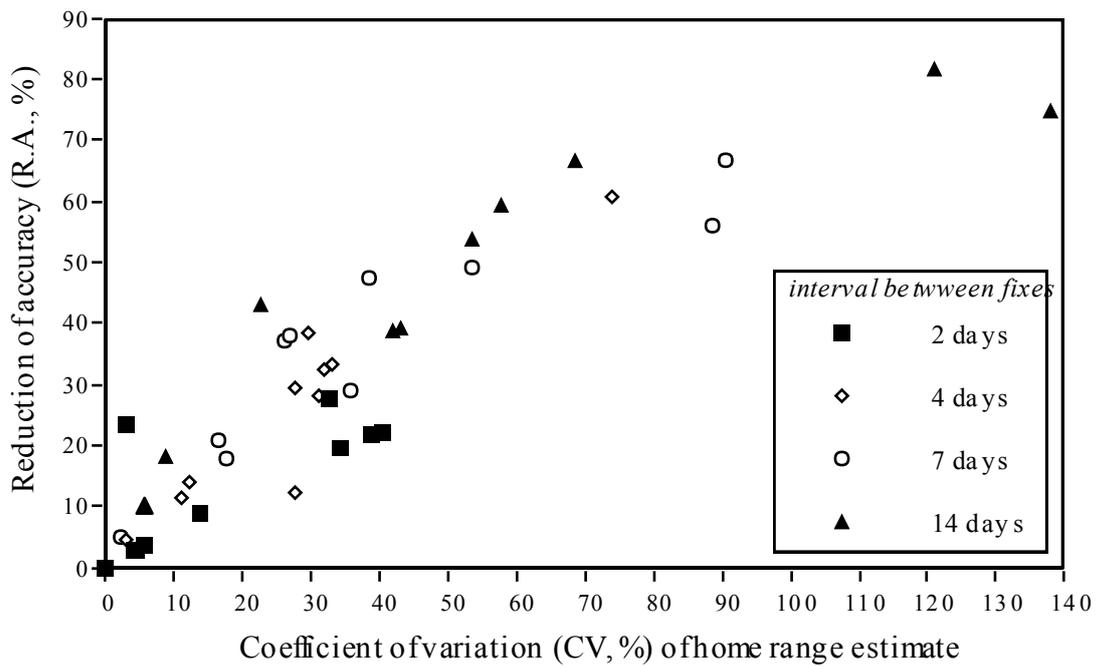
Locating fish less frequently than once a day produced very contrasted data sets, depending on fish and parameters considered (table 7.2.). The reduction of accuracy from observed was dependent on home range size neither for dispersion nor for mobility. For fish n° 5, which had a 327-m home range, a positioning frequency of once a week would only have caused a R.A. of 5.2% for the home range. The corresponding R.A. for fish n°8 in 1998, which occupied a larger range (90 m) would have amounted to 66.6 %. By contrast, the R.A. (home range and mobility) was strongly dependent on individual fish behaviour, with maximal underestimation corresponding to individuals moving frequently in between several residences. The comparison between the data sets of 1996 and 1997 for trout n°2 shows similar losses of accuracy for both parameters, except for the 4-day interval, due to an exceptionally strong summer spate which displaced the fish out of his seasonal range.

Considering all ten data sets altogether (table 7.2.), it becomes obvious that positioning frequency longer than once a day produced very high losses of accuracy (except for home range at a 2-day intervals, but even 13.8% may probably be unacceptable for some studies, table 7.2.). The R.A. always was higher when estimating mobility (28.7% to 82.9%, from 2 to 14 days) than when estimating home range (13.3% to 48.7%, respectively). Feeble R.A. for the home range can be associated with high losses of accuracy for the mobility (trout n°5 and 6).

### 7.3.2. Predictive models of reduction of accuracy from observed

Both for home range and mobility, R.A. was significantly correlated with the time interval between successive locations (table 7.2.). Higher losses of accuracy also corresponded to higher heterogeneity between subsamples at the same positioning frequency (fig. 7.1.). Both variables were significantly retained by a stepwise multiple-regression analysis and improved the resolution of the models, especially for estimating home range ( $R^2 = 0.855$  and  $0.749$ , for home range and mobility respectively, fig.7.1.).

These models were evaluated with for an independent sample of four trout tracked in summer 1996 and 1998, using time intervals of 2, 4 and 7 days, and a corresponding sample of four sets of weekly intervals to apply the multiple regression model. Plotting losses of accuracy against positioning frequency for these four trout gave results similar to those above (table 7.3.). Simple predictive models improved the accuracy of home range estimates by a 15-16 % margin at 4 and 7-day intervals, whereas they did not at 2-day intervals. For mobility, simple models always produced better estimates than raw data (20% for 4 days and 15% for seven days interval). By contrast, multiple regression models produced estimates of home range or mobility that were worse than those from raw data.



**Figure 7.1. :** Accuracy of home range and mobility estimates in brown trout when increasing the time interval (n day) between consecutive locations. Values are mean losses of accuracy compared to daily positioning, and the coefficient of variation (between brackets) over the n data generated by the subsampling process. The models are generated by stepwise multiple-regression analyses, with the variables ( $\pm$  standard error) presented in order of integration into the analysis.

H.R. (m)	Observed				Modelled			
	1 day	2 day	4 day	7 day	2 day simple	4 day simple	7 day simple	7 day mult. (n=4)
Fish 1	300	278.5(10.9) <b>-7.2%</b>	179.3(66.6) <b>-40.2%</b>	116.7 (97.7) <b>-67.4%</b>	316.5 <b>+5.5%</b>	226.3 <b>-24.6%</b>	358.2 <b>+19.4%</b>	333.4 <b>+11.1%</b>
Fish 2	4760	4733(0.8) <b>-0.1%</b>	2620(45.0) <b>-45.0%</b>	2001(111.2) <b>-58.0%</b>	5379 <b>+13.0%</b>	3307 <b>-30.5%</b>	2729 <b>-42.7%</b>	5602 <b>+17.7%</b>
Fish 3	465	460(1.5) <b>-1.1%</b>	241.5(102.6) <b>-48%</b>	147.6(141.2) <b>-68.3%</b>	522 <b>+12.3%</b>	304.9 <b>-34.4%</b>	201.3 <b>-56.7%</b>	466.4 <b>0%</b>
Fish 4	70	62.5(17) <b>-10.5%</b>	46.25(37.8) <b>-34%</b>	36.7(34.9) <b>-47.6%</b>	71.0 <b>+1.4%</b>	58.39 <b>-16.6%</b>	50.05 <b>-28.5%</b>	87.9 <b>+25.6%</b>
		<b>4.7%</b>	<b>41.8%</b>	<b>60.3%</b>	<b>8.0%</b>	<b>26.5%</b>	<b>43.7%</b>	<b>13.6%</b>
D.T. (m)								
Fish 1	1727	972(2.0) <b>-43.8%</b>	587.7(40.5) <b>-66%</b>	339.3(68.7) <b>-80.4%</b>	1299.6 <b>-24.76%</b>	898.0 <b>-48.0%</b>	572.4 <b>-66.86%</b>	542.9 <b>-68.9%</b>
Fish 2	19005	13780(27.8) <b>-27.5%</b>	7016(106.2) <b>-63.1%</b>	4014 (110.8) <b>-78.9%</b>	18423.9 <b>-3.1%</b>	10720.5 <b>-43.6%</b>	6755.6 <b>-64.46%</b>	7084.7 <b>-62.8%</b>
Fish 3	1335	1112.0(8.3) <b>-16.7%</b>	547.1(94.1) <b>-59%</b>	322.0(135.7) <b>-75.9%</b>	1486.7 <b>+11.4%</b>	835.8 <b>-37.4%</b>	541.9 <b>-59.4%</b>	575.4 <b>-56.9%</b>
Fish 4	351	268.0(38.5) <b>-23.64%</b>	136.5(54.2) <b>-61.1%</b>	85.3(41.2) <b>-75.7%</b>	358.3 <b>+2.1%</b>	208.6 <b>-40.6%</b>	143.6 <b>-59.1%</b>	146.03 <b>-58.4%</b>
		<b>27.9%</b>	<b>62.3%</b>	<b>77.1%</b>	<b>10.3%</b>	<b>42.4%</b>	<b>62.4%</b>	<b>61.7%</b>

**Table 7.3. :** Relative reduction of accuracy in estimating the home range (H.R., longitudinal extension, m, upper table) and distance travelled (D.T., m, lower table) of *S. trutta* depending on positioning frequency and use of correcting models. Fish 1 was daily located over 108 consecutive days in spring-summer 1996 in the river Ourthe. Fish 2,3 and 4 were daily located for 32 days in spring 1998 in the Aisne stream. Fish 1: 480 mm; Fish 2: 306 mm; Fish 3: 286 mm; Fish 4: 279 mm. Observed columns give estimates based on observations at 1 d, 2 d, 4 d and 7 d intervals. Values given are the mean estimate, coefficient of variation (% between brackets) and inaccuracy (% bold) against the values obtained by daily positioning. Modelled columns were generated by the correcting models obtained from the 1995-1998 data sets (simple models in Table 7.2., multiple linear models in Fig 7.1.). Values given are the mean estimate and inaccuracy (under- or overestimation) against the values obtained by daily positioning.

## 7.4. Discussion

This study showed that locating trout less than once a day indeed could cause the same disadvantages as with capture-recapture techniques, since home range and mobility were systematically, and sometimes strongly, underestimated. The losses of accuracy were further proportional to the interval between successive locations.

The simple predictive models proposed here indeed were less accurate than those produced for barbel, but still reduced substantially the loss of accuracy resulting from longer time intervals between fixes. It is clear out that the choice of a positioning frequency is

intimately dependent on the objective of the study, but our observations suggest that an interval > 2-day would produce excessive losses of accuracy (> 25%) during spring and summer. This statement corroborates the conclusions of two previous tracking studies which provided evidence that the spawning migration of trout were ruled by a combination of variations of environmental factors, which apparently acted at the daily level (Ovidio *et al.*, 1998; Ovidio, 1999). However, a positioning frequency of 1d-interval also probably generates biases compared to actual movements of trout and ideally, fish should be monitored continuously to obtain the most accurate results. Such technology would probably be available soon.

In this study we did not consider autumn and winter movements. Compared to summer, when trout make home range movements in every direction in between activity centres, autumn migrations are usually unidirectional (Ovidio, 1999). Hence, non-daily positioning in autumn would cause a much lower loss of accuracy than in summer (< 1 % for home range and < 14 % for mobility at 28-d intervals; M. Ovidio, unpublished data). This further indicates that losses of accuracy caused by non-daily positioning are dependent on season and probably on other factors, such as habitat or fish strain.

Long time intervals between fixes produced higher losses of accuracy in trout than in barbel (Baras, 1998). This may be due to differences in the social ecology of the two species. Brown trout often are territorial individuals showing a wide range of behaviours and mobility patterns (Baglinière & Maisse, 1991, Elliott, 1994; Ovidio, 1999), on the opposite to barbel, usually aggregate in shoals (Baras 1992, 1997). Hence the behaviour is presumably more stereotyped and predictable (Baras 1995; Lucas & Batley 1996), and can thus be more accurately modelled than for trout.

This study indicates further that any comparison between data sets or studies relying on different positioning frequencies could generate misleading conclusions and interpretations of biological phenomena or geographical differences

Hence, it would be most interesting that tracking data sets would be re-analysed at the light of similar models. These could be produced by extrapolation when the data set does not consist of daily locations and their compilation could contribute to the definition of broader scale model of trout mobility, that could integrate environmental or genetic differences.

## **Acknowledgements**

M. Ovidio received a Ph.D. studentship from F.R.I.A. ("Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture"). This research is part of the "Meuse Salmon 2000" project, which is supported by the Ministry of Environment (D.G.R.N.E.) of Wallonia, Belgium.

## References

- Aarestrup, K. & Jepsen, N. 1998. Spawning migration of sea trout (*Salmo trutta* (L.)) in a Danish river. *Hydrobiologia*, **371/372**: 275-282.
- Baglinière, J.L. & Maisse G. (eds) 1991. La truite: biologie et écologie, INRA Editions, Paris, 303 pp.
- Baras, E. 1992. Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L.). *Cah. Ethol. Appl.*, **12**: 125-442
- Baras E., 1997a. Environmental determinants of residence area selection and long term utilisation in a shoaling teleost, the common barbel (*Barbus barbus* L.). *Aquatic Living Resources*, **10**: 195-206.
- Baras, E. 1998. Selection of optimal positioning intervals in fish tracking: an experimental study on *Barbus barbus*. *Hydrobiologia* **371/372**: 19-28.
- Baras, E., Birtles, C., Westerloppe, L., Thoreau, X., Ovidio, M., Jeandrain, D., Philippart, J.C. in press. A critical review of surgery techniques for implanting devices into the body cavity of fish. Proceedings of the "Fifth European Conference on Wildlife Telemetry". Strasbourg (France), 25-30 august 1996.
- Baras, E. 1998. Selection of optimal positioning intervals in fish tracking: an experimental study on *Barbus barbus*. *Hydrobiologia* **371/372**: 19-28.
- Clapp, D.F., Clark, R.D. & Diana, J.S. 1990. Range, activity and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan Stream. *Trans am. Fish. Soc.* **119**: 1022-1034.
- Evans, D.M. 1994. Observations on the spawning behaviour of male and female adult sea trout, *Salmo trutta* L., using radio-telemetry. *Fish. Manage. Ecol.* **1**: 91-105.
- Fausch, K.D. & Young, M.K. 1995. Evolutionarily significant units and movement of resident stream fish: A cautionary Tale. *American Fisheries Society Symposium* **17**: 360-370.
- Gerlier, M. & Roche, P. 1998. A radio telemetry study of the migration of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) in the upper Rhine. *Hydrobiologia* **371/372**, 283-293.
- Gowan, C., Young, M.K., Fausch, K. & Riley, S. 1994. Restricted movements in resident stream salmonids: a paradigm lost? *Can.J. Fish. Aquat. Sci.* **51**: 2626-2637.
- Gunn, J., Polacheck, T., Davis, T., Sherlock, M., Betlehem, A. 1994. The development and use of archival tags for studying the migration, behaviour and physiology of southern bluefin tuna, with an assessment of the potential for transfer of the technology to groundfish research. *Counc. Meet. of the Int. Counc. for the Exploration of the Sea, St. John's (Canada), 22-30 Sep 1994. Mini symposium on fish migration, COPENHAGEN-DENMARK ICES 1994* 21 pp.
- Haynes, J.M. & Gerber, G.P. 1989. Movements and temperatures of radiotagged salmonines in lake Ontario and comparisons with other large aquatic systems. *J. Freshwat. Ecol.* **5** : 197-204.
- Lucas, M.C. & Batley, E. 1996. Seasonal movements and behaviour of adult barbel *Barbus barbus*, a riverine cyprinid fish: implications for river management. *J. Appl. Ecol.* **33**, 1345-1358.
- Lundqvist H., Eriksson, T., Økland, F., Wiklund, B.S. & Heggberget, T.G. 1996. The migratory pattern of wild salmon (*Salmo salar*) and sea trout (*Salmo trutta*) during spawning run in a small river in Northern Sweden. *In*: E. Baras, J.C. Philippart (eds), *Underwater Biotelemetry, Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe, Liège, Belgium.* p. 106
- Metcalf, J.D., Fulcher, M.F. & Storeton-West, T.J. 1992. Progress and developments in telemetry for monitoring the migratory behaviour of plaice in the North Sea. *In*: I.G. Priede et S.M. Swift (eds) *Wildlife telemetry: Remote Monitoring and Tracking of Animals*, Ellis Horwood Ltd: New York, USA. pp. 359-366
- Meyers, L.S., Thuemler, T. F. & Kornely, G.W. 1992. Seasonal movements of brown trout in Northeast Wisconsin. *N. am. J. Fish. Manage.* **12**: 433-441.
- Nettles, D.C., Haynes, J.M., Olson, R.A., Winter, J.D. 1987. Seasonal movements and habitats of brown trout (*Salmo trutta*) in Southcentral lake Ontario. *J. Great Lakes Res.* **13**(2):168-177.
- Økland, F., Jensen, J.A & Johnsen, B.O. 1996. Winter habitat and seaward migration of a Norwegian brown trout population. *In* E. Baras & J.C. Philippart (eds.), *Underwater Biotelemetry, Proceedings of the first conference and workshop on fish telemetry in Europe, University of Liège, Belgium.* pp. 161-171
- Ovidio, M., 1999. Annual activity cycle of adult brown trout (*Salmo trutta* L.): a radio-telemetry study in a small stream of the Belgian Ardenne. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **352**, 1-18

- Ovidio, M., Baras, E., Goffaux, D., Birtles, C. & Philippart, J.C. 1998. Environmental unpredictability rules the spawning migrations of trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia* **371/372**, 263-274
- Ovidio, M., Birtles, C., Baras, E., Philippart, J.C. & Giroux, F. in press 1999. Daily and seasonal movements of radio-tagged brown trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes: mobility versus residency. In Y. Le Maho (ed.), *Proceedings of the Fifth European Conferences on Wildlife Telemetry in Europe*. Strasbourg (France), 25-30 August 1996. 6 pp.
- Peter, A. 1996. Migration activity of free-ranging brown trout (*Salmo trutta fario*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Alpine Rhine River and its tributaries as determined with radio tracking. In: E. Baras, J.C. Philippart (eds), *Underwater Biotelemetry, Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe*, Liège, Belgium. pp. 107-108
- Philippart, J.C. & Baras E. 1996. Comparaison of tagging and tracking studies to estimate mobility patterns and home range in *Barbus barbus*. In E. Baras & J.C. Philippart (eds.), *Underwater Biotelemetry, Proceedings of the first conference and workshop on fish telemetry in Europe*, University of Liège, Belgium. pp 3-12.
- Schulz, U. & Berg, R. 1992. Movements of ultrasonically tagged brown trout (*Salmo trutta* L.) in Lake Constance. *J. Fish. Biol.* **40**, 909-917.
- Summerfelt, R.C. & Smith, L.S. 1990. Anaesthesia, surgery, and related techniques. In C.B. Schreck & P.B. Moyle (eds), *Methods for fish biology*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland. pp.213-272.
- Young, M.K., 1994. Mobility of brown trout in south-central Wyoming streams. *Can. J. Zool.* **72**, 2078-2083.
- Young, M.K., Wilkison, R.A., Phelps III, J.M. & Griffith, J.S. 1997. Contrasting movement and activity of large brown trout and rainbow trout in Silver Creek, Idaho. *Great Basin Naturalist*, **57**(3), pp 238-244.

## PARTIE IV

### RESULTATS BIOLOGIQUES

## a) Mobilité saisonnière et migrations de reproduction

Nous entamons cette première partie des résultats biologiques par une analyse détaillée des migrations de reproduction de neuf truites marquées dans l'Aisne (n=6) et dans l'Ourthe (n=3) et quotidiennement radio-pistées au cours de l'automne-hiver 1996-1997 (durée variable selon les individus). En plus d'une description détaillée des phénomènes de mobilité, nous tentons de déterminer quels sont les facteurs environnementaux qui déclenchent les migrations de reproduction, et nous proposons, à titre d'hypothèse, un modèle biologique susceptible d'expliquer le phénomène. Les résultats sont présentés dans le chapitre 8 sous la forme d'un article rédigé en anglais et publié dans « Hydrobiologia ».

Dans le chapitre 9, nous synthétisons les phénomènes de mobilité et de dispersion de 20 truites quotidiennement suivies dans l'Aisne (dont les 6 truites suivies dans l'Aisne et évoquées au chapitre 8) sur une durée totale de suivi de 26 mois (octobre 1995-février 1998) et durant des périodes variant de 466 à 16 jours selon les individus. Un cycle annuel d'activité tout à fait original est proposé. Ce chapitre inclut également le suivi des migrations de reproduction au cours de l'automne-hiver 1997-1998, lequel confirme l'hypothèse proposée au chapitre 8, concernant le déclenchement des migrations. Les résultats du chapitre 9 sont présentés sous la forme d'un article rédigé en français et publié dans le « Bulletin français de la Pêche et de la Pisciculture »

La validité du modèle biologique proposé est encore renforcée par l'effort d'une troisième session consécutive de suivi des migrations de reproduction de truites de l'Aisne (automne-hiver 1998-1999, n=6) au cours de laquelle nous mettons également en évidence des comportements migratoires vers l'aval, ce qui constitue une observation originale par rapport aux années précédentes. C'est la matière du chapitre 10.

Nous passons ensuite, au chapitre 11, à une analyse détaillée des patrons de mobilité et des phénomènes de dispersion de 6 truites suivies quotidiennement dans une rivière de la zone à barbeau, l'Ourthe moyenne, entre le mois de novembre 1995 et le mois de septembre 1996. Nous établissons notamment une étude comparative de leur comportement avec celui des truites radio-pistées dans l'Aisne, une rivière de la zone à truite.

Le chapitre 12 de cette première partie de résultats biologiques illustre une étude de cas. Sur l'ensemble des individus radio-pistés dans l'Aisne et dans l'Ourthe, trois truites capturées en aval de barrages ou d'obstacles, franchissables ou non, ont montré une tactique très particulière d'utilisation des ressources, associée parfois à une croissance très élevée. Dans ce chapitre, nous présentons les particularités comportementales de ces trois truites et tentons de comprendre en quoi elles possèdent une connotation tactique ou stratégique. Les résultats de ce chapitre sont présentés sous la forme d'un article rédigé en anglais et soumis pour publication dans « Aquatic Living Resources ».

## PARTIE IV.a

### Chapitre 8.

# Le caractère imprévisible de l'environnement gouverne les migrations automnales de la truite commune *S. trutta* L. dans l'Ardenne belge

## Résumé

Au cours de cette étude réalisée par radio-pistage dans le sous-bassin de l'Ourthe (affluent de la Meuse) en été et en automne, nous avons analysé les facteurs environnementaux qui déclenchent et influencent les migrations de reproduction de la truite commune *Salmo trutta*. Neuf truites (233-2217 g et 26,6-55,2 cm LF) ont été radio-marquées par chirurgie dans la cavité intrapéritonéale et localisées quotidiennement du 14 août au 15 novembre 1997. Jusqu'au 1 octobre, les truites ont effectué des mouvements restreints et leur mouvements journaliers nets qui n'ont pas excédé 300 m correspondaient à des changements de gîtes ou à des déplacements consécutifs à des augmentations de niveau d'eau. Du 7 octobre au 15 novembre, sept des neufs truites ont effectué des migrations de reproduction d'une longueur de 5,6 à 22,95 Km dans le cours principal ou dans les affluents. Les vitesses de déplacement, qui pouvaient atteindre 5 Km par nuit, étaient plus élevées durant les premiers jours de migration et diminuaient progressivement à l'approche des sites de frai et lors de chutes de température. Que ce soit dans l'Aisne ou dans l'Ourthe, les migrations ont débuté en début octobre et étaient déclenchées par les variations combinées de trois facteurs environnementaux: fortes variations du niveau d'eau et de la température de l'eau entre jours successifs, dans une gamme thermique de 10-12°C. Pour la truite, ces conditions correspondent à un environnement à caractère imprévisible, dont la variabilité augmente dans une gamme de températures auxquelles ne sont plus associés des taux de croissance élevés. Ces résultats sont traités dans le contexte des stratégies de vie et de la gestion des populations de truites communes.

Ovidio, M., Baras, E., Goffaux, D., Birtles, C., Phillipart, J.C., 1998. Environmental unpredictability rules the autumn migrations of trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia*, **371/372**, 262-273.



## Environmental unpredictability rules the autumn migration of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Belgian Ardennes

M. Ovidio, E. Baras, D. Goffaux, C. Birtles & J. C. Philippart

University of Liège, Laboratory of Fish Demography and Aquaculture, Chemin de la Justice, 10, B-4500 Tihange, Belgium. E-Mail: M.Ovidio@ulg.ac.be; E.Baras@ulg.ac.be

**Key words:** spawning migration, temperature, flood, *Salmo trutta*, radio tracking, River Meuse Basin

### Abstract

This telemetry study aimed to document the mobility of *Salmo trutta* in the River Ourthe sub-basin (tributary of the River Meuse) during summer and autumn, and to analyse the environmental factors which trigger spawning migration or limit their extension. Nine trout (233–2217 g and 26.6–55.2 cm FL) were radio-tagged with intraperitoneal radio transmitters and positioned daily, from 14 August 1996 to 15 January 1997. Until 1 October, fish showed restricted movements: daily journeys never exceeded 300 m and corresponded to displacements by high floods or to routine home range movements. From 7 October to 15 November, seven of the nine trout travelled upstream over distances from 5.6 to 22.95 km, into tributaries and sub-tributaries. Migration speed was fast during the early days, when trout could travel over more than 5 km per night, then progressively decreased as they were approaching putative spawning redds under lower temperature. Both in the River Ourthe and in the Aisne stream, all migrations started within less than three weeks (early October) and were found to be triggered by the combination of three environmental factors: high variations of water temperature and water level between consecutive days, within a thermal range of 10–12 °C. From the trout point's of view, these may be signs that the environment becomes unpredictable, as its variability increases within a thermal range which no longer enables them to achieve high growth rates. These results are discussed within the context of foraging strategies, life history strategies and management of trout population.

### Introduction

The migration of trout *Salmo trutta* L. has been abundantly documented (Shetter, 1968; Solomon and Templeton, 1976; Harcup et al., 1984; Baglinière et al., 1987; Hesthagen, 1988; Jonsson, 1991). However, recent studies questioned the nature of restricted movements of brown trout and urged the need for a detailed and precise analysis of their space utilisation strategies at the individual level (Gowan et al., 1994; Fausch & Young, 1995; Ovidio et al., 1998). This analysis at the individual level becomes more crucial during the spawning migrations, when mobility also corresponds to a flow of genes through the ecosystem (Philippart & Baras, 1996) and when interferences with genuine mobility patterns may affect the structure of the population.

In Belgian waters, most trout populations have been deeply affected by restocking practices and by hydraulic works, which caused the extinction of most anadromous species or ecotypes, including the Atlantic salmon *Salmo salar* L. and the sea trout *Salmo trutta trutta* L. (Philippart, 1987; Philippart et al., 1988, 1994). In these ecosystems, there is a dearth of knowledge on the actual mobility patterns of trout, the location of their spawning redds in tributaries or sub-tributaries, and on their actual chances to access these, considering the potential impact of small weirs and dams which are often regarded as obstacles with no or minor effect. This study aimed to study the spawning migrations of trout in the Belgian Ardennes, focusing on the timing of spawning migrations, and on the role of environmental variables in triggering, enhancing or inhibiting the spawning migration of trout.

These may represent key factors in the efficient management of rivers within the scope of ecohydraulic development (Leclerc et al., 1996). Considering the need for detailed information on trout movements, the study relied on the day-by-day location of individuals equipped with radio telemetry transmitters.

### Study area

The River Ourthe is the main sub-basin of the River Meuse in Southern Belgium. It runs through the Belgium Ardennes where it meets typical salmonid tributaries such as the Amblève or Aisne streams (Figure 1). The study area was located in between the villages of Chanxhe (Ourthe) and Erezée (Aisne). This section is devoid of any major dam but contains small weirs, of less than 1 m in height, which are presumed to have little impact on the free circulation of trout (Figure 1). The R. Ourthe in this area has a mean slope of 1.5‰, a mean width and flow of 25 m and  $32 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , respectively. It is typical of the barbel and grayling zones and hosts a mixed cyprinid-salmonid fish assemblage of which the main constituents are: the barbel *Barbus barbus* (L.), chub *Leuciscus cephalus* (L.), nase *Chondrostoma nasus* (L.), grayling *Thymallus thymallus* (L.) and trout *Salmo trutta* (L.). The Aisne is a typical trout stream (slope 2.78‰, mean width and flow: 14 m and  $2.41 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) which meets the R. Ourthe in Bomal (Figure 1). The fish assemblage mainly consists of trout, grayling, sculpin *Cottus gobio* and stone loach *Barbatula barbatula*. The water temperature in the R. Ourthe and Aisne stream varies over the annual cycle, from 0 °C to 26 °C (mean: 10.5 °C), and from 0 °C to 19 °C (mean: 9.4 °C), respectively.

### Materials and methods

In spring and summer 1996, trout were captured by electric fishing (EPMC, 2.5 kVA) or caught in a fish trap (controlled daily) at the weir of Bomal on the Aisne stream, 400 m upstream of the confluence with the R. Ourthe. All trout were tagged according to the methodology evaluated by Birtles et al. (1995). They were anaesthetised with a  $0.25 \text{ ml l}^{-1}$  solution of 2-phenoxy ethanol, then placed ventral side up into a v-shaped support adjusted to their morphology. A mid ventral incision was made between the pelvic girdle and the anus and an alcohol sterilised transmitter (40 MHz, internal coiled antenna; Table 1)

was inserted into their body cavity. The weight of the transmitter ranged from 3.7 to 22.0 g depending on trout body weight, making sure that the transmitter to fish body weight ratio in the air would not exceed 2.0%. The incision was closed by two or three separate stitches, 9–10 mm apart, using sterile plain catgut (2.0, 3.0 or 4.0 Dec., depending on fish size) on cutting needles. Fish were released precisely at their capture site as soon as they had recovered posture and spontaneous swimming (about 3 min after surgery), in order to minimise possible biases originating from long term post operative care.

Fish were located at least once a day until the end of their transmitter battery life or latest until 15 January 1997, in order to document all movements during the spawning period. Locations were made by triangulation from markers on the rivers' banks, using a mobile FieldMaster radio receiver and a loop antenna (ATS). All locations were made during daytime, with an accuracy from 1 to 4 m<sup>2</sup>, depending on the distance between the fish and the observer. Net daily journeys were defined as the distance between diurnal locations at two consecutive days and were used to quantify migratory activity. The relationships between the mobility of trout and environmental variables were investigated by stepwise multiple regression analyses. In order to identify the key variables, we compared the relative frequency (%) of net daily journeys longer than the extension of the daily activity area (30 m) at the weekly level over 13 weeks, to the variations of day length, water temperature and level (mean, standard deviation, weekly and daily variation), using linear variables, semi-logarithmic and logarithmic transformates. The relevant variables were later categorised and tested with multiple analyses of variance to identify more precisely the sets of environmental conditions which favoured, enhanced or inhibited the migration of trout.

Temperature in the River Ourthe and Aisne stream was logged every 30 min on data loggers installed in Hamoir and Juzaine, respectively, with an accuracy of 0.1 °C. Water levels were measured daily with an accuracy of 1 cm, on limnimetric scales installed near the temperature loggers (Figure 1).

### Results

#### *Aisne stream*

Trout in the Aisne stream showed contrasted mobility patterns depending on season. From mid-August to

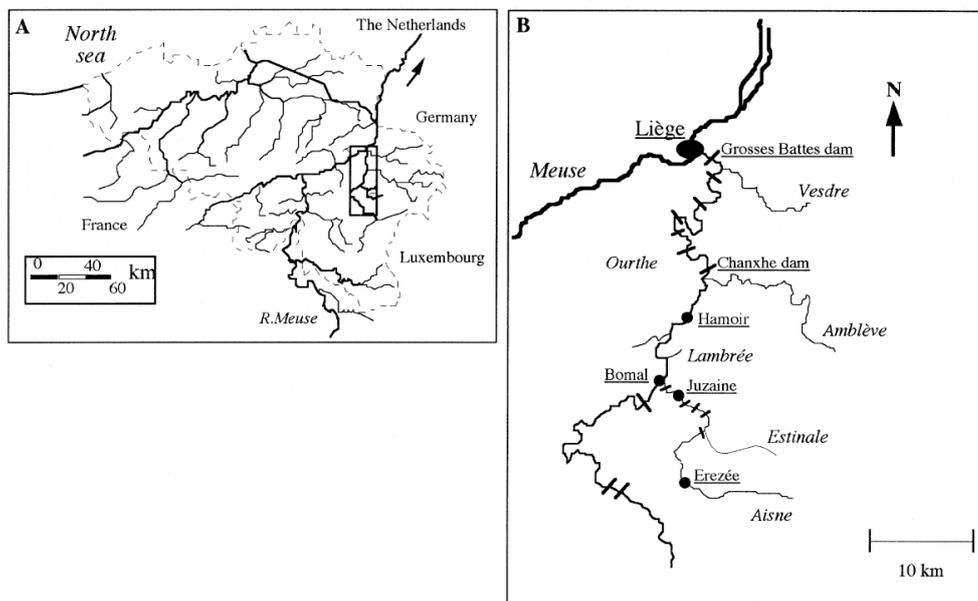


Figure 1. Location of the study area on the River Ourthe and the Aisne stream in Southern Belgium (Wallonie), in between Liège and Erezée. Transverse bars on the River Ourthe and on the Aisne stream on map B are weirs and dams which may interfere with the free circulation of fish.

Table 1. Characteristics of the radio-tagged trout in 1996. Fish code TA and TO stand for fish released in the Aisne stream and River Ourthe, respectively. TW and TBWR are the transmitter weight and transmitter to body weight ratio in the air. Trout captured in fish pass (FP) at weirs or by electric fishing (EF). All fish released on the day of capture, except for TO2 (\*)

Fish code	Length (FL, cm)	Weight (g)	Sex	T W (g)	TBWR (%)	Date of capture	Place, method of capture
TA1	32.5	398	M	3.7	0.9	22 Apr	Bomal FP
TA2	28.0	305	F?	3.7	1.2	14 Aug	Juzaine EF
TA3	28.8	271		3.7	1.4	14 Aug	Juzaine EF
TA4	26.6	233		3.7	1.6	14 Aug	Juzaine EF
TA5	27.2	233	M	3.7	1.6	14 Aug	Juzaine EF
TA6	29.5	287		3.7	1.3	19 Sep	Bomal EF
TO1	43.8	1083		12.5	1.1	08 May	Grosses Battes EF
TO2	48.0	1550		22.4	1.4	04 Jun	Chanxhe EF*
TO3	55.2	2217	M	20.0	0.9	19 Sep	Chanxhe EF

early October, they showed most restricted movements which never exceeded 300 m. The longest movements were observed during a spate in late August, which coincided with a sudden summer rainstorm which raised the water level by 1 m and presumably displaced the trout from their residences (Figure 2). Trout A1, which was located downstream of the weir at Bomal consistently occupied this place during autumn and winter and made no migration, even when the weir could be cleared at any time under high flood. The five other trout in the Aisne stream made much more extensive upstream movements, which all started from early to mid-October 1996.

Trout A6, which occupied the most downstream position, upstream of Bomal's weir was the first fish to initiate its migration on 6 October. The four trout in Juzaine all started migrating within the same week: 14 October for TA2, 17 October for TA3 and 20 October for TA4 and TA5. TA3 was lost two days after it left its summer home range and had travelled more than 2.40 km. All other trout were located daily and migrated over considerable distances compared to the length of the Aisne stream (app. 50 km). Trout TA5 entered a sub-tributary, the Estinale stream, whereas all other trout remained within the Aisne stream. Small weirs in the Aisne stream (see Figure 1) sometimes caused short migration delays (maximum two days) but turned out to be cleared easily by the fish, at least under rising water levels: trout TA6 and TA5 cleared five weirs each, TA4 cleared four weirs and TA2 cleared two. The signals of TA4 and TA5 were lost in early November, when their battery failed. TA2 which had covered 5.2 km within 3 days, abruptly stopped moving whilst other fish were still migrating. Its transmitter was found lost on the gravel substratum in early December. TA6 also abruptly stopped migrating and was consistently located at the same place until the end of its transmitter battery life, in early December. Frequent walks in the stream in late November never caused any movement by the fish, which was presumed to have lost its transmitter as well. Transmitter losses in fish which normally have healed their incision may suggest a papilla exit at the time trout lay their eggs. This however could not be confirmed as high turbidity in the Aisne stream did prevent any direct observation of trout spawning during autumn.

TA6, 5, 4 and 2 travelled over 12.94 km within 13 days, 19.68 km within 22 days, 22.95 km within 13 days and 5.3 km within 3 days, respectively, corresponding to mean upstream progression speeds from 0.99 to 1.56 km d<sup>-1</sup> (3373 to 5856 body length –

BL – d<sup>-1</sup>). Migrating trout were not travelling continuously over 24 hours. Except for some small scale movements during daytime, the migration took place at night. Three net daily journeys were longer than 5.00 km (5.97 km for TA5; 5.98 and 7.20 km for TA4). Considering a mean nocturnal duration of 14 hours in mid-October, the mean upstream progression rate of trout during these long journeys ranged from 0.43 to 0.54 BL s<sup>-1</sup>. As the mean water velocity in the Aisne stream ranged from 30 to 50 cm s<sup>-1</sup>, depending on environment, trout TA5 and TA4 presumably had swimming speeds from 1.53 to 2.42 BL s<sup>-1</sup> over the night.

Stepwise multiple-regression analyses indicated that mean water temperature, the amplitude of daily variations of water temperature and level (regardless of whether such variable were increasing or decreasing), were significantly correlated to the frequency of fish movements ( $P = 0.002, 0.021$  and  $0.053$ , respectively). These three variables were categorised for a 3-way ANOVA over the length of net daily journeys (Table 2A). This analysis clearly indicates that trout show a significantly higher propensity to migrate under varying water level and temperature between 10 and 12 °C than under any other set of environmental conditions. The comparison between the occurrence of this special set of environmental conditions throughout summer and autumn and the mobility of trout, indicates that this condition was fulfilled only three times before all trout started their migration (October 2, 3 and 20). TA6 left its summer home range on the first day when it happened and TA5 and TA4 together on the third occasion. TA2 started moving under similar thermal conditions, but under a stable water level. This finding substantiates the influence of environment variability on the propensity of trout to migrate.

#### *River Ourthe*

As in the Aisne stream, all three trout showed restricted movements during summer and early autumn but were displaced downstream by summer high floods (Figure 3). TO1 consistently remained downstream of the Grosses Battes dam until mid-December, when the water temperature decreased down to 0 °C. It left this place down to the River Meuse, which was 2 to 3 °C warmer but obviously made no spawning migration as no spawning areas are available in the R. Meuse. TO2 made an early 2 km upstream movement on 11 October then resumed its upstream migration on 22 October, after TO3 had arrived in this place.

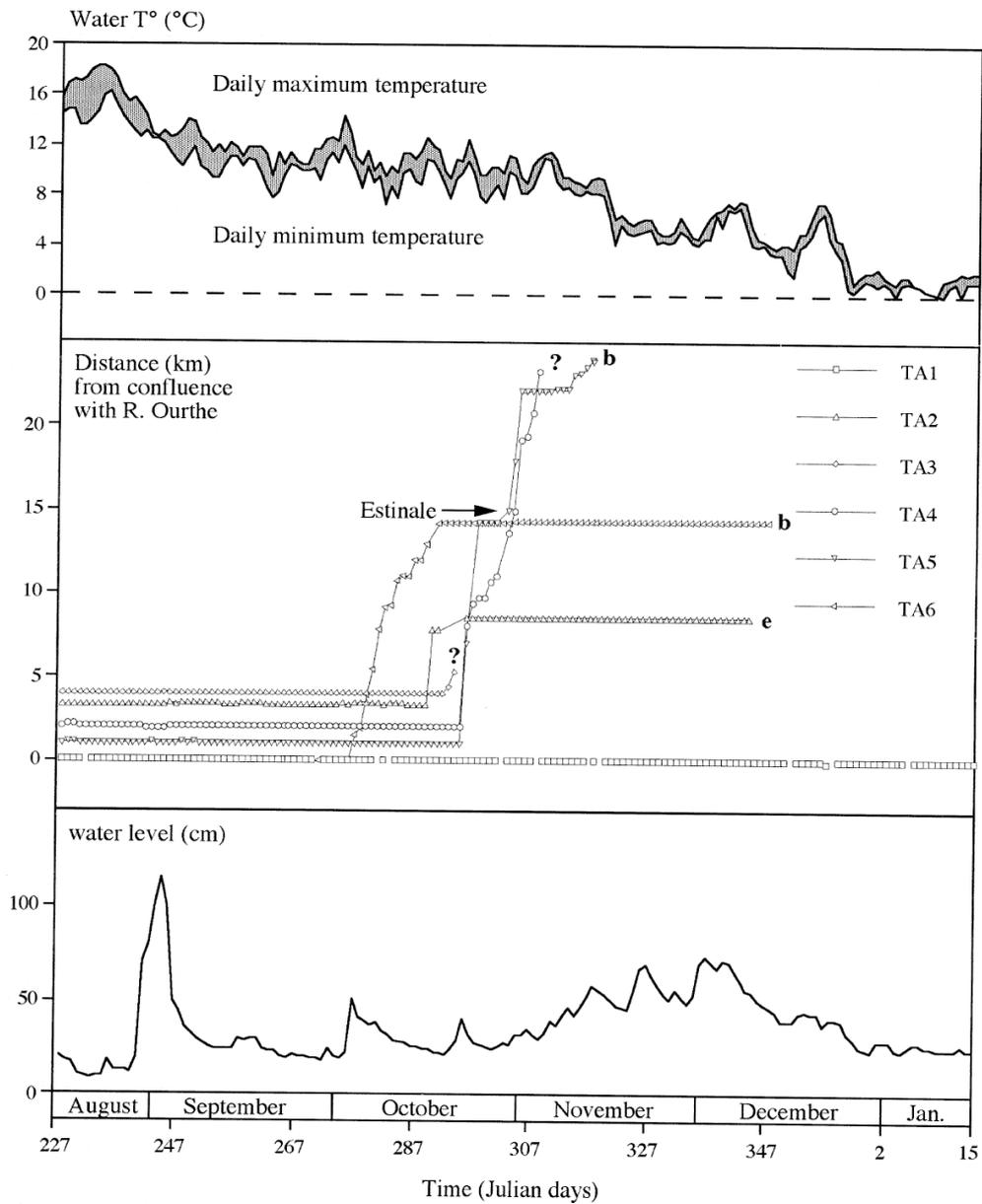


Figure 2. Daily variations of water temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ) and water level in the Aisne stream, from 14 August 1996 (JD 227) to 15 January 1997 (JD 15). Symbols on the central graph are positions of radio-tagged trout in the stream, with the confluence with the River Ourthe sited at 0 km. b: end of the transmitter battery life, ?: fish lost; e: expulsion of the transmitter.

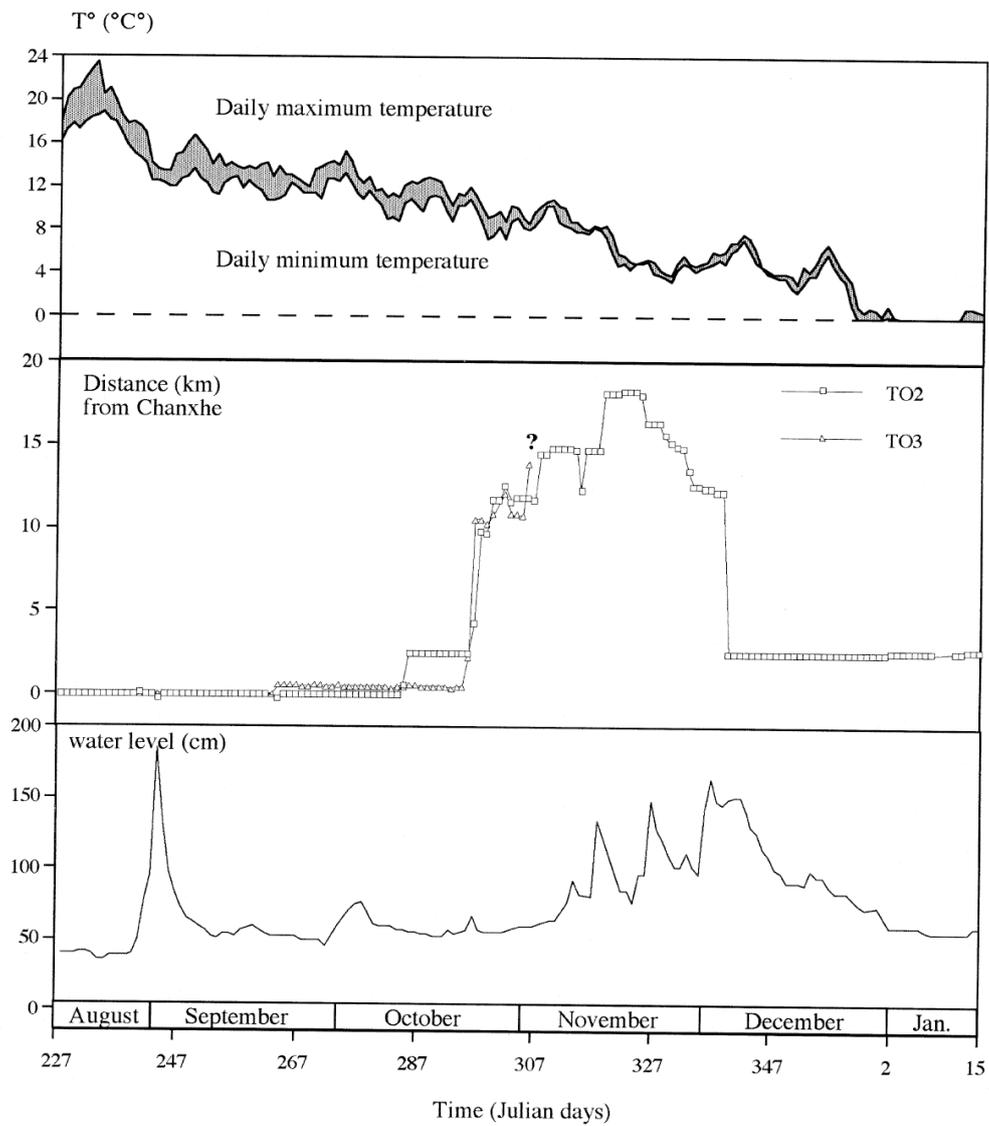


Figure 3. Daily variations of water temperature (°C) and water level in River Ourthe, from 14 August 1996 (JD 227) to 15 January 1997 (JD 15). Symbols on the central graph are positions of radio-tagged trout in the River Ourthe, with the dam of Chanxhe sited at 0 km. ?: fish lost.

Table 2. Mobility of trout in the Aisne stream (A) and River Ourthe (B) depending on water temperature (WT°), variations of water temperature ( $\Delta$ WT°) and of water level ( $\Delta$ WL) between consecutive days, regardless of the sense of the variation (decrease or increase). Trout TA1 and TO1, which made no migration, were excluded from the analyses. Values are means ( $\pm$  standard deviation) of the length of net daily journeys (m) over N observations. The values sharing at least one common upperscript (a or b) do not differ at the 0.05 level of significance (Scheffe *F*-tests)

A		$\Delta$ WL > 5 cm	<i>N</i>	$\Delta$ WL < 5 cm	<i>N</i>
WT° > 12 °C	$\Delta$ WT° > 1 °C	6.7 ( $\pm$ 6.7) <sup>a</sup>	3	7.0 ( $\pm$ 11.4) <sup>a</sup>	10
	$\Delta$ WT° $\leq$ 1 °C	21.5 ( $\pm$ 6.9) <sup>a</sup>	24	8.1 ( $\pm$ 5.0) <sup>a</sup>	27
10 °C $\leq$ WT° $\leq$ 12 °C	$\Delta$ WT° > 1 °C	1587.1 ( $\pm$ 591.0) <sup>b</sup>	15	442.5 ( $\pm$ 282.0) <sup>a</sup>	26
	$\Delta$ WT° $\leq$ 1 °C	11.6 ( $\pm$ 3.2) <sup>a</sup>	21	39.1 ( $\pm$ 21.3) <sup>a</sup>	78
WT° < 10 °C	$\Delta$ WT° > 1 °C	–	0	284.1 ( $\pm$ 129.2) <sup>a</sup>	24
	$\Delta$ WT° $\leq$ 1 °C	215.0 ( $\pm$ 215.0) <sup>a</sup>	2	331.4 ( $\pm$ 122.8) <sup>a</sup>	31
3-Way ANOVA: probabilities not calculated due to incomplete matrix					
B		$\Delta$ WL > 5 cm	<i>N</i>	$\Delta$ WL < 5 cm	<i>N</i>
WT° > 12 °C	$\Delta$ WT° > 1 °C	0.7 ( $\pm$ 0.7) <sup>a</sup>	3	8.3 ( $\pm$ 3.9) <sup>a</sup>	9
	$\Delta$ WT° $\leq$ 1 °C	39.9 ( $\pm$ 16.7) <sup>a</sup>	17	15.4 ( $\pm$ 6.4) <sup>a</sup>	31
10 °C $\leq$ WT° $\leq$ 12 °C	$\Delta$ WT° > 1 °C	3887.5 ( $\pm$ 1850.7) <sup>b</sup>	4	138.3 ( $\pm$ 95.8) <sup>a</sup>	6
	$\Delta$ WT° $\leq$ 1 °C	20.0 ( $\pm$ 28.3) <sup>a</sup>	2	146.2 ( $\pm$ 79.4) <sup>a</sup>	32
WT° < 10 °C	$\Delta$ WT° > 1 °C	1403.6 ( $\pm$ 1379.0) <sup>a,b</sup>	7	243.8 ( $\pm$ 155.1) <sup>a</sup>	8
	$\Delta$ WT° $\leq$ 1 °C	350.2 ( $\pm$ 141.3) <sup>a</sup>	30	492.4 ( $\pm$ 164.4) <sup>a</sup>	31
3-Way ANOVA: WT° (A): <i>P</i> = 0.0024; $\Delta$ WT° (B): <i>P</i> = 0.009; $\Delta$ WL (C): <i>P</i> = 0.008 Interactions: A-B: <i>P</i> = 0.006; A-C: <i>P</i> = 0.0142; B-C: <i>P</i> = 0.0002; A-B-C: <i>P</i> = 0.0074					

TO3 was lost after it had migrated over 15 km in 11 days and was never recovered, despite intensive tracking surveys over more than 60 km. TO2 went further upstream and entered the Lambrée stream on 13 November, when the water level in the River Ourthe increased by more than 50 cm and temperature dropped to less than 6.0 °C. On 16 November it moved to a gravel redd 250 m upstream where it remained for three days but could not be observed spawning, due to high turbidity and water level. On 20 November, it left the tributary, then progressively migrated down to the dam of Chanxhe. The corresponding rates of upstream migration were 741 and 1364 m d<sup>-1</sup> (1537 and 2470 BL d<sup>-1</sup>), for TO2 and TO3, respectively. As in the Aisne stream, little activity was observed during daytime and most movement presumably took place at night. The longest upstream net daily journeys of TO2 and TO3 were 5500 and 8260 m, respectively. Considering a mean nocturnal duration of 14 hours in mid-October and a mean water velocity of 0.5 to 0.7 m s<sup>-1</sup> in the River Ourthe, these journeys would have

been made at swimming speeds from 1.21 to 1.67 BL s<sup>-1</sup>, thus at a similar speed as the trout in the Aisne stream. A 3-way ANOVA over the lengths of net daily journeys, using the same categories of environmental variables (water temperature, daily variations of water temperature and level) as in the River Aisne, revealed that trout of the River Ourthe travelled over significantly longer distances under highly variable water levels and fluctuating temperatures within the 10–12 °C range, than in any other set of environmental conditions (Table 2B). This compares with the situation observed in the Aisne stream, except for the distances, which were about twice longer in the River Ourthe. Similarly, the day when TO3 and TO2 made their first long journey (22 October), was the first day when this set of environmental conditions was observed under decreasing day length in the River Ourthe.

## Discussion

This study provided evidence that the migratory behaviour of trout in Belgian waters was ruled by precise environmental conditions. The chance that the tagging procedure or presence of the transmitter would have interfered with fish behaviour can not systematically be excluded based on healing dynamics (see Baras et al., 1998), but is presumably at a minimum as all fish had been tagged several weeks or months before they started their migration. Furthermore, we used extremely low transmitter to body weight ratios comparatively to other studies and these are most unlikely to have impaired the swimming capacity of the fish. Two fish eventually lost their intraperitoneally implanted transmitter in the latest stage of their migration, possibly because these transmitters, which were relatively small units, were expelled at the same time as the eggs.

During summer and early spring, when water temperature was above 12 °C, no or few journeys were observed and mainly corresponded to routine home range movements or changes of residence within the same daily activity area. Similar short range summer movements of brown trout, in comparison with autumn mobility, have already been described in other telemetry studies (Clapp et al., 1990; Meyers et al., 1992; Young, 1994). Some trout showed higher mobility at the time when they were displaced by high floods but eventually homed under lower water level. This observation suggests that their low mobility during summer reflects their attachment to a precise residence. This may be interpreted within the context of optimal foraging strategies in a territorial species (Bachman, 1984; Hart, 1986), especially within a thermal range (12–16 °C) which is considered as optimal for trout growth (Elliott, 1975). At a time of the year which permits fast growth and energetic investment into reproductive products, trout would presumably gain advantage by remaining in an environment which they have experienced and recognised as suitable than by exploring new patches of which the quality is uncertain.

Although no observation of spawning activity could be made due to high and turbid waters, it can be reasonably assumed that autumn migrations were related to reproduction. In this study, all trout migrating during autumn moved upstream and two of them entered sub-tributaries. Except for some studies which documented downstream migrations of spawners (e.g. *Oncorhynchus clarki* Richardson, Brown & Mackay, 1995), this finding is consistent with the

abundant literature on trout spawning runs (Solomon & Templeton, 1976; Harcup et al., 1984; Baglinière et al., 1987, Jonsson, 1991). Beyond the availability of suitable physical habitat features, the reason why trout move upstream is still debated. Upstream movements by spawners may compensate the natural drift of alevins with rising waters in spring (Margalef, 1963). A complementary hypothesis refers to the effect of high floods on spawning redds. High water levels and velocities interfere with the digging of spawning pits by salmonids (Baglinière et al., 1979), and high sediment loads affect the permeability of gravel beds, making them less suitable for the embryonic development (Tappel & Bjornn, 1983). It is generally admitted that, due to their geomorphology, upper streams undergo much more intense but shorter variations of water level than lower streams and rivers. During periods of naturally high waters, such as late autumn and early winter, upstream spawners may thus find suitable conditions to spawn and for their eggs to develop, much more easily than downstream migrants.

The seasonality of trout spawning runs has been abundantly documented in various ecosystems (Jensen, 1968; Euzenat & Fournel, 1976; Solomon & Templeton, 1976; Baglinière et al., 1979, 1989; Jonsson, 1985; Euzenat et al., 1991; Maise & Baglinière, 1991; Meyers et al., 1992; Evans, 1994; Young, 1994; Arnekleiv & Krabøl, 1996; Marmulla & Ingendahl, 1996). The final ascent of spawning tributaries and sub-tributaries is known to take place in autumn, with spawning from late autumn to mid winter, consistently with the findings that their gonads only undergo the final maturation stage under decreasing photoperiod (Billard et al., 1982; Breton et al., 1983). Within this migration period, environmental variables such as temperature, flow and their variations have been shown to influence the movements of winter spawning trout (*Salmo trutta*) and of spring spawning trout (cutthroat trout *Oncorhynchus clarki*). It has been known for some time that the initial spawning movements of cutthroat trout are stimulated by increased flows (Rayner, 1942; Johnson, 1963; Allan, 1978; Brown & Mackay, 1995). Similarly, Baglinière et al. (1987) provided evidence that the spawning runs of brown trout in French rivers are conditioned by the timing of high floods. More recently, Ovidio et al. (1996) documented that flow was a major factor allowing spawners, blocked in the downstream reaches of dams and weirs which could not be cleared at low flow, to move. However, the influence of flow alone is still debated. Evans (1994) observed considerable move-

ments of brown trout under low flow. Baglinière et al. (1987), Whelan et al. (1988) and Jonsson (1991) identified water temperature as an important factor in triggering, enhancing or inhibiting trout movement. Clapp et al. (1990) suggested that brown trout were migrating in response to seasonal changes of temperature. Meyers et al. (1992) indicated that rising temperature more than water levels was influencing the spring migration of brown trout.

This study clearly showed that it is a combination of factors, rather than a single variable, which triggered and enhanced the spawning runs of brown trout. Both in the River Ourthe and in the Aisne stream, trout started moving and travelled the longest distances when both flow and temperature varied considerably between consecutive days, within a precise thermal range (10–12 °C). From an ecological point of view, these two factors may be regarded as cues of that the environment becomes unpredictable and/or hazardous, as its variability increases within a thermal range which is below the optimum, and no longer enables trout to achieve high growth rates (Elliott, 1975). This interpretation completes the aforementioned hypothesis on the restricted mobility of brown trout during summer. A suitable and stable environment would favour the resident behaviour of trout, whilst high or increasing environmental unpredictability would presumably cause them to trade off reproduction versus feeding and growth. This is consistent with the theory and findings on life-history strategies in teleost fishes, which increase their reproductive effort per unit of time when the environment becomes hazardous (e.g. Baras, 1995; synthesis in Wootton, 1990). Our analyses further pinpoint that a single cue of unpredictability is not enough to trigger trout migration, although this is not really surprising from a functional point of view. As rivers and streams are naturally variable environments, each of the three subsets, the combination of which triggers migration, happens on several occasions at different times of the year, including in summer (e.g. summer spate in August 1996 documented in this paper). Trout responding to a single environmental cue would thus start migrating earlier in the season and would lose a part of the energetic advantage provided by the summer sit and wait strategy, that could prove detrimental to their fitness at the time they would participate to spawning. An additional cue of environmental unpredictability could be the income of early migrants, that locally increase the population density in a reach. However, the hypothesis of a density-dependent migration pressure still is spec-

ulative without additional information on the variation of population structure along time, which could not be collected at the time of the study as catch efforts probably would have strongly interfered with the genuine mobility pattern of radio-tagged fish.

This study provided new insights on the way trout adapt their behaviour and mobility pattern to environmental variations, which could have hardly been achieved without positioning the fish each and every day. Most tracking studies which provided contrasted results on the environmental cues triggering trout migration relied on the use of automatic listening stations (e.g. Marmulla & Ingendahl, 1996) or on a much looser positioning frequency by mobile tracking: once a month (Young, 1994), once every two weeks (Clapp et al., 1990; Meyers et al., 1992), once a week (Økland et al., 1996), twice a week (Meyers et al., 1992; Young, 1994), once every two days (Brown & Mackay, 1995). As the determinant cues documented in this study referred to variations between consecutive days, their influence could have hardly be revealed by these studies. The only study which provided detailed, day-by-day, information on the spawning runs of brown trout came from Evans (1994). However, it only documented the final days of the spawning migration and gave no information on their triggering.

The day-by-day positioning in this study also permitted to provide much more detailed information on the home range, migration pattern, extension of net daily journeys and on the swimming speeds which were presumably achieved by the trout. Trout in the River Ourthe and Aisne stream made seasonal upstream migrations ranging from 5.60 to 22.95 km, with a mean upstream progression rate ranging from 0.74 to 1.56 km d<sup>-1</sup>. Long autumn migrations of brown trout are not surprising since Jensen (1968) and Jonsson (1985) provided evidence that brown trout could travel over more than 100 km. Our results compare with those of Clapp et al. (1990) who reported that five of six trout in a Michigan stream travelled over more than 10 km during autumn, with a maximum of 22.73 km in two weeks (1.62 km d<sup>-1</sup>). Marmulla and Ingendahl (1996) documented migration rates of sea trout up to 3.30–4.00 km d<sup>-1</sup>, over three to four days. This exceeds the mean rate of our trout but compares with some parts of their migration as we observed that four fish made net daily journeys longer than 5 km d<sup>-1</sup>. Not surprisingly, we detected very little migratory activity during daytime (two occasions) and all long range movements of trout in autumn were made at night. This finding goes along with the observa-

tions by Clapp et al. (1990) and by Heggenes et al. (1993), who reported that brown trout tended to become highly nocturnal during winter. The migration pattern of trout in the Aisne stream and River Ourthe resembled a log curve: the daily journeys were longer or more frequent in the first days of the migration than when the fish came closer to its presumed spawning place. Meyers et al. (1992) also found that the migration of trout in Northern Wisconsin slowed down in its second part. Evans (1994), who focused on the migratory behaviour of trout in their spawning tributary, on their last days of ascent, reported no upstream progression rate higher than  $2 \text{ km d}^{-1}$ . The reason for reduced migration speeds at the end of the ascent may refer to lower temperatures, higher floods or search for spawning redds, but remains to be investigated.

Contrary to the findings by Young (1994), we found no major difference between the distances travelled by fish of different size in the River Ourthe and Aisne stream, neither for the mean upstream progression rates nor for the maximum length of net daily journeys. This indicates that small trout in the Aisne stream travelled over longer distances comparatively to their body length than larger fish in the River Ourthe. However, when the mean water velocity, relative to fish length, was added to the progression rate, we found that the presumed mean swimming speeds during long journeys in the two rivers were quite close ( $2.42$  and  $1.67 \text{ BL s}^{-1}$ , respectively). Furthermore, the maximum swimming speed in the Aisne stream compares with the maximum record in the River Ourthe, which was documented in a previous study (Ovidio et al., 1998): a 489 mm trout made a nocturnal upstream migration over 15 km in late December 1995 (8 L–16 N), at a time of the year when the water velocity averaged  $1 \text{ m s}^{-1}$  in the river, corresponding to an upstream progression rate of  $0.53 \text{ BL s}^{-1}$  and an estimated swimming speed of  $2.57 \text{ BL s}^{-1}$ . These swimming speed estimates compare with the maximum sustained speeds over long periods, documented in the literature on salmonid swimming (e.g. *O. nerka*:  $2.8 \text{ BL s}^{-1}$  over 10 h at  $10^\circ\text{C}$ ; Brett, 1964). This comparison suggests that trout move as fast and as far as they possibly can (limitations by day-night alternation and swimming speed) during their early migration days. As swimming speed basically depends on water temperature, early fast movements may prove an energetically advantageous solution for long range migrations.

## Conclusion

This study provided evidence that the spawning migration of trout in Belgian waters is triggered by environmental unpredictability, which causes the fish to abandon a sit and wait strategy and to move as fast as possible to their spawning places, under water temperatures which still permit fast swimming speeds. The consistency of the results in the two rivers supports the idea that spawning migration of trout in the River Ourthe sub-basin is well focused, despite the probable heterogeneity of the fish stock. It should be noted however that some fish living in the downstream reaches of dams and weirs did not migrate at all in 1996. The meaning of this hyper-resident behaviour still remains to be investigated.

All data were collected during a single year and demand further confirmation. The strong synchrony in the spawning migrations does not permit to determine to what extent the combination of environmental variables which triggered the migration of trout in 1996 was accidental. In any case, it is obvious that results and interpretations would have definitely been different with a positioning frequency less than once a day. Looser sampling would have made us unable to understand how trout adapt to their environment, and as a corollary, how they would presumably react to a natural or man-made modification of their environment. These often represent major shortcomings of models and should be considered in future studies. From a management point of view, this study suggests that any hydraulic work which buffers the variability of the environment may suppress key cues for trout migration, delay their migration and possibly impact on their reproductive success and populations.

## Acknowledgements

M. Ovidio received a Ph.D. research grant from FRIA ('Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture') for a project on the behavioural ecology of trout. This research is part of the 'Meuse Saumon 2000' project, which is supported by the Ministry of Environment (D.G.R.N.E) of the Walloon Government. The authors wish to thank G. Rimbaud for field support and M. Blaude, who kindly permitted us to access his private properties when tracking trout. J. C. Philippart is a research associate of the Belgian FNRS.

## References

- Allan J. D., 1978. Trout predation and the size composition of stream drift. *Limno. Oceanog.* 23: 1231–1237.
- Amekleiv, J. V. & M. Krabøl, 1996. The effects of induced floods on the upstream migration of adult brown trout, and the effects of water release on the postspawning downstream migration in a regulated Norwegian River. In E. Baras & J. C. Philippart (eds), *Underwater Biotelemetry*, Proceedings of the first conference and workshop on fish telemetry in Europe, University of Liège, Belgium: 172.
- Bachman R. A., 1984. Foraging of free ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* 113: 1–32.
- Baglinière, J. L., A. Champigneulle & A. Nihouam, 1979. Le frai du saumon atlantique (*Salmo salar*) et de la truite commune (*Salmo trutta*) sur le bassin du Scorff. *Cybiuim.* 3: 75–96.
- Baglinière, J. L., G. Maise, P. Y. Le Bail & E. Prevost, 1987. Dynamique de la population de truite commune (*Salmo trutta* L.) d'un ruisseau breton (France) – les géniteurs migrants. *Acta oecol., oecol. Appl.* 8: 201–215.
- Baglinière, J. L., G. Maise, P. Y. Le Bail & A. Nihouam, 1989. Population dynamics of brown trout (*Salmo trutta* L.) in a tributary in Brittany (France): spawning and juveniles. *J. Fish Biol.* 34: 97–110.
- Baras, E., 1995. Thermal related variations of seasonal and daily spawning periodicity in *Barbus barbus*. *J. Fish Biol.* 46: 915–917.
- Baras, E., C. Birtles, L. Westerloppe, X. Thoreau, M. Ovidio, D. Jeandrain & J. C. Philippart, 1998. A critical review of surgery techniques for implanting telemetry devices into the body cavity of fish. In Y. Le Maho (ed.), *Proceedings of the 5th European Conference on Wildlife Telemetry*, Strasbourg, France, 26–30 August 1996: 10 pp.
- Billard, R., A. Fostier, C. Weil & B. Breton, 1982. Endocrine control of spermatogenesis in teleost fish. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 39: 65–79.
- Birtles, C., E. Baras, P. Poncin, G. Goessens & J. C. Philippart, 1995. A behavioural and histological assessment of post-tagging stress in brown trout *Salmo trutta* L. equipped with surgically implanted biotelemetry transmitters. In: Abstracts of the second Benelux congress of zoology, University of Leiden, The Netherlands: 95.
- Breton, B., A. Fostier, Y. Zohar, P. Y. Le Bail & R. Billard, 1983. Gonadotropine glycoprotéique maturante et oestradiol-17 B pendant le cycle reproducteur chez la truite fario (*Salmo trutta*) femelle. *Gen. Comp. Endocrinol.* 49: 220–231.
- Brett, J. R., 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish. Res. Bd Can.* 21: 1183–1226.
- Brown, R. S. & C. Mackay, 1995. Spawning ecology of cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki*) in the Ram River, Alberta. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 52: 983–992.
- Clapp, D. F., R. D. Clark & J. S. Diana, 1990. Range, activity and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan Stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119: 1022–1034.
- Elliot, J. M., 1975. The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on maximum ration. *J. Anim. Ecol.* 44: 805–821.
- Euzenat, G. & F. Fournel, 1976. Recherche sur la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans une rivière de Bretagne, le Scorff. Thèse de troisième cycle Biol. Anim. Univ Rennes 1, 213 pp.
- Euzenat, G., F. Fournel & A. Richard, 1991. La truite de mer en Normandie-Picardie. In J. L. Baglinière & G. Maise (eds), *La truite: biologie et écologie*. INRA Editions, Paris: 183–213.
- Evans, D. M., 1994. Observations on the spawning behaviour of male and female adult sea trout, *Salmo trutta* L., using radiotelemetry. *Fish. Mgmt Ecol.* 1: 91–105.
- Fausch, K. D. & M. K. Young, 1995. Evolutionary significant units and movement of resident stream fishes: A cautionary tale. *Am. Fish. Soc. Symp.* 17: 360–370.
- Gowan, C., M. K. Young, K. D. Fausch & S. C. Riley., 1994. Restricted movements in resident stream salmonids: a paradigm lost. *Can. J. Fish. aquat. Sci.* 51: 2626–2637.
- Harcup, M. F., R. Williams & D. M. Ellis, 1984. Movements of brown trout, *Salmo trutta* L., in the River Gwyddon, South Wales. *J. Fish Biol.* 24: 415–426.
- Hart, P. J. B., 1986. Foraging in teleost fishes. In T. J. Pitcher (ed.), *The Behaviour of Teleost Fishes*. Croom Helm, London: 211–235.
- Heggenes, J., O. M. W. Krog, O. R. Lindas, J. G. Dokk & T. Brennes, 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *J. Anim. Ecol.* 62: 295–308.
- Hesthagen, T., 1988. Movements of brown trout, *Salmo trutta*, and juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in a costal stream in northern Norway. *J. Fish Biol.* 32: 639–653.
- Jensen, K. W., 1968. Sea trout (*Salmo trutta* L.) of the river Istra, western Norway. *Rep. Inst. Freshwat. Drottningholm* 48: 187–213.
- Johnson, H. E., 1963. Observations on the life history and movement of cutthroat trout, *Salmo clarki*, in Flathead River drainage, Montana. *Proc. Mont. Acad. Sci.* 23: 96–110.
- Jonsson, B., 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* 114: 182–194.
- Jonsson, N., 1991. Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic J. Freshwat. Res.* 66: 20–35.
- Leclerc, M., H. Capra, S. Valentin, A. Boudreault & Y. Coté (eds), 1996. *Proceedings of the Second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics, Ecohydraulics 2000*, published by INRS-Eau, Québec (Canada), Vol. A: 893 pp, Vol. B: 995 pp.
- Maise, G. & J. L. Baglinière, 1991. Biologie de la truite commune (*Salmo trutta*). In J. L. Baglinière & G. Maise (eds), *La truite: biologie et écologie*. INRA, Versailles, France: 25–45.
- Marmulla, G. & D. Ingendahl, 1996. Preliminary results of a radio telemetry study of returning Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) in River Sieg, tributary of River Rhine in Germany. In E. Baras & J. C. Philippart (eds.), *Underwater Biotelemetry*, Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe, University of Liège, Belgium: 109–117.
- Margalef, R., 1963. On certain unifying principles in ecology. *Am. Naturalist* 97: 357–374.
- Meyers, L. S., T. F. Thuemler & G. W. Komely, 1992. Seasonal movements of brown trout in Northeast Wisconsin. *N. Am. J. Fish. Mgmt* 12: 433–441.
- Økland, F., J. A. Jensen & B. O. Johnsen, 1996. Winter habitat and seaward migration of a Norwegian brown trout population. In E. Baras & J. C. Philippart (eds), *Underwater Biotelemetry*, Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe, University of Liège, Belgium: 161–171.
- Ovidio, M., C. Birtles, E. Baras & J. C. Philippart, 1996. A preliminary telemetry investigation on the obstacles to anadromous Salmonids migration in spawning streams of the Belgian Ardennes (river Meuse basin). In M. Leclerc et al. (eds), *Ecohydraulics 2000*, Proceedings of the Second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics. INRS-Eau, Vol A: 83–88.

- Ovidio, M., C. Birtles, E. Baras, J. C. Philippart & F. Giroux. ????. Daily and seasonal movements of radio-tagged brown trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes: mobility versus residency. In Y. Le Maho (ed.), Proceedings of the Fifth European Conference on Wildlife Telemetry in Europe. Strasbourg (France), 25–30 August 1996: in press, 6 pp (in press).
- Philippart, J. C., 1987. Histoire de l'extinction et de la problématique de la restauration des salmonidés migrateurs dans la Meuse. In M. Thibault et R. Billard (eds), La restauration des rivières à saumons, INRA, Paris, France: 125–137.
- Philippart, J. C., A. Gillet & J. C. Micha, 1988. Fish and their environment in large European river ecosystems. The River Meuse. Sciences de l'Eau 7: 115–154.
- Philippart, J. C., J. C. Micha, E. Baras, C. Prignon, A. Gillet & S. Joris, 1994. The Belgian project 'Meuse Salmon 2000'. First results, problems and future prospects. Water Sci. Technol. 29: 315–317.
- Philippart, J. C. & E. Baras, 1996. Comparaison of tagging and tracking studies to estimate mobility patterns and home range in *Barbus barbus*. In E. Baras & J. C. Philippart (eds), Underwater Biotelemetry. Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe, University of Liège, Belgium: 3–12.
- Rayner, H. J., 1942. The spawning migration of rainbow trout at Skaneateles Lake, New York. Trans. am. Fish. Soc. 71: 180–183.
- Shetter, D. S., 1968. Observations on movements of wild trout in two Michigan streams drainage. Trans. am. Fish. Soc. 97: 472–480.
- Solomon, D. J. & R. G. Templeton, 1976. Movements of brown trout in a chalk stream. J. Fish Biol. 9: 411–423.
- Tappel, P. D. & T. C. Bjornn, 1983. A new method of relating size of spawning gravel to salmonid embryo survival. N. am. J. Fish. Mgmt 3: 123–135.
- Whelan, G. E., S. Marod & W. W. Taylor, 1988. Fisheries Report, E.L.F. communications system ecological monitoring program. U.S. Navy Electronics Systems Command, Technical Report E06548-8, Washington, D.C.
- Wootton, R. J., 1990. Ecology of Teleost Fishes. Chapman & Hall, London: 392 pp.
- Young, M. K., 1994. Mobility of brown trout in south-central Wyoming streams. Can. J. Zool. 72: 2078–2083.
-

## PARTIE IV.a

### Chapitre 9.

#### Cycle annuel d'activité de la truite commune (*Salmo trutta* L.) adulte: étude par radio-pistage dans un cours d'eau de l'Ardenne belge

Ovidio, M., 1999. Cycle annuel d'activité de la truite commune (*Salmo trutta* L.) adulte:étude par radio-pistage dans un cours d'eau de l'Ardenne belge. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **352**, 1-18

**CYCLE ANNUEL D'ACTIVITÉ DE LA TRUITE COMMUNE  
(*SALMO TRUTTA* L.) ADULTE : ÉTUDE PAR RADIO-PISTAGE  
DANS UN COURS D'EAU DE L'ARDENNE BELGE.**

**M. OVIDIO**

Université de Liège, Institut de Zoologie, Laboratoire de Démographie des Poissons  
et d'Aquaculture, 10 Chemin de la Justice, 4500 Tihange, Belgique.  
E-mail : M.Ovidio@ulg.ac.be

Reçu le 3 juillet 1998  
Accepté le 12 août 1998

Received 3 July, 1998  
Accepted 12 August, 1998

**RÉSUMÉ**

Sur une durée totale d'expérience de vingt-six mois, vingt truites (26,0-57,0 cm LF ; 198-1 685 g) ont été quotidiennement suivies par radio-pistage dans l'Aisne (affluent de l'Ourthe) durant des périodes variant de 16 à 466 jours selon les individus et les contraintes techniques expérimentales, notamment la durée de vie des batteries. Il apparaît que l'amplitude et la fréquence des mouvements sont les plus élevées d'octobre à décembre, pendant la période de reproduction. Les migrations vers l'amont (max. : 25 km) ont principalement lieu en octobre et pendant la première quinzaine de novembre et sont déclenchées par des variations combinées du niveau d'eau et de la température, dans une gamme thermique précise (10°C à 14°C). Le frai (de la deuxième quinzaine de novembre à la fin décembre) a lieu dans le cours principal (largeur maximale : 10 m) ou dans de petits affluents. Les truites qui survivent effectuent un homing post-reproducteur rapide (max. : 9 200 m en 24 h) et précis. En dehors du contexte de la reproduction, les déplacements sont moins longs et correspondent essentiellement à des changements alternés de gîtes dans un domaine vital bien défini dont la longueur est corrélée avec la taille des truites. En mars et juin, certaines truites effectuent des migrations unidirectionnelles de grande amplitude vers l'amont dont la signification biologique est inconnue. Les résultats sont discutés dans le contexte des stratégies de vie de la truite et de la gestion des populations.

**Mots-clés** : mouvement, migration, gestion de population, stratégie de vie, barrage, truite, *Salmo trutta*, bassin de la Meuse, Belgique.

**ANNUAL ACTIVITY CYCLE OF ADULT BROWN TROUT (*SALMO TRUTTA* L.) :  
A RADIO-TELEMTRY STUDY IN A SMALL  
STREAM OF THE BELGIAN ARDENNE.**

**ABSTRACT**

During a study period of 26 months, twenty trout (26.0-57.0 cm FL ; 198-1,685 g) were daily located from 16 to 466 days in a small stream of the Belgian Ardenne, the Aisne stream (tributary of the river Ourthe) in order to characterize their annual pattern of mobility.

Article available at <http://www.kmae-journal.org> or <http://dx.doi.org/10.1051/kmae:1999017>

Daily movements were more frequent and longer during the spawning period (October-December) than at any other time of the year. Upstream migrations (max. : 25 km) generally occurred during October and the first fortnight of November and were triggered by a combination of variations of water temperature and water level within a thermal range of 10-14°C. Spawning activity (second fortnight of November until late December) took place in the Aisne stream (max. width : 10 m) or in its small tributaries. Trout surviving spawning undertook a fast (max. : 9,200 m in 24 h) and precise post reproductive homing. From winter to summer, daily movements were shorter and mainly corresponded to changes of residences within a home range of which the size was proportional to the trout's size. In March and June, some trout made long upstream unidirectional migrations of which the biological signification is still unknown. These results are discussed within the context of life history strategies and management of trout populations.

**Key-words** : movement, migration, management of population, life history strategy, weir, trout, *Salmo trutta*, River Meuse basin, Belgium.

## INTRODUCTION

Les phénomènes de mobilité et de dispersion (mobilité journalière, domaine vital, migration de reproduction, comportement de homing) et leurs variations au cours du cycle annuel sont des éléments majeurs de la biologie des populations de poissons, aux plans de leur démographie et de leur productivité (NORTHCOTE, 1967 ; PHILIPPART, 1975), de leur génétique (ALLENDORF, 1996) et de leur gestion halieutique (MAISSE et BAGLINIÈRE, 1991 ; LARINIER *et al.*, 1995). Compte tenu des contraintes environnementales sur les méthodologies d'échantillonnage (*e.g.* pêche à l'électricité ou observation directe), la biotéléométrie constitue une méthode d'investigation adéquate pour la caractérisation de l'ensemble de ces paramètres de mobilité et de dispersion, principalement chez les individus adultes. Les études couvrant l'ensemble d'un cycle annuel sont rares en biotéléométrie des poissons (BARAS, 1992 chez *Barbus barbus* ; MEYERS *et al.*, 1992 chez *S. trutta* ; JAMES et KELSO, 1985 chez *Oncorhynchus mykiss*).

En Amérique du Nord, où elle a été introduite, la truite commune a déjà fait l'objet de quelques études par radio-pistage (CLAPP *et al.*, 1990 ; MEYERS *et al.*, 1992 ; YOUNG, 1994). En revanche, les patrons de mobilité de *S. trutta* dans les populations européennes n'ont jamais été étudiés sur l'ensemble d'un cycle annuel. Cette caractérisation est d'autant plus indispensable et urgente que tendent à se développer les rempoissonnements avec des souches d'élevage, susceptibles de modifier à terme les stratégies d'occupation du temps et de l'espace des souches locales (GUYOMARD et KRIEG, 1986) et que le caractère résident, en dehors de la période de reproduction, des Salmonidés de rivière, et notamment des truites communes adultes, est remis en cause par plusieurs études (GOWAN *et al.*, 1994 ; FAUSH et YOUNG, 1995 ; OVIDIO *et al.*, in press). Par ailleurs, il existe encore de nombreux types d'obstacles et barrages dont l'impact sur la libre circulation des poissons reste inconnu (OVIDIO *et al.*, 1996).

L'objectif de cet article est de présenter une synthèse sur la mobilité de 20 truites adultes radio-pistées de 466 à 16 jours sur une durée d'expérience de 26 mois, et de déterminer les variations saisonnières des patrons de mobilité et d'utilisation du domaine vital. Les problèmes d'utilisation du microhabitat (nyctéméral et entre jours successifs) et des cycles d'activités journaliers seront envisagés dans de futures publications (OVIDIO, recherches doctorales en cours, étude des stratégies individuelles d'utilisation spatio-temporelle des ressources chez la truite commune *S. trutta*).

De manière à aborder le problème dans une situation aussi naturelle que possible, nous avons choisi comme système de référence l'Aisne, petite rivière ardennaise salmonicole, bien préservée des interventions anthropiques, et où se déroulent depuis 1979 des recherches à long terme sur la dynamique des populations de l'ombre et de la truite (PHILIPPART, 1998). L'étude porte sur des truites de rivière, les populations anadromes étant en cours de restauration démographique dans le bassin de la Meuse (PHILIPPART, 1987.; PHILIPPART *et al.*, 1994 ; PHILIPPART *et al.*, 1997).

## SITE D'ÉTUDE

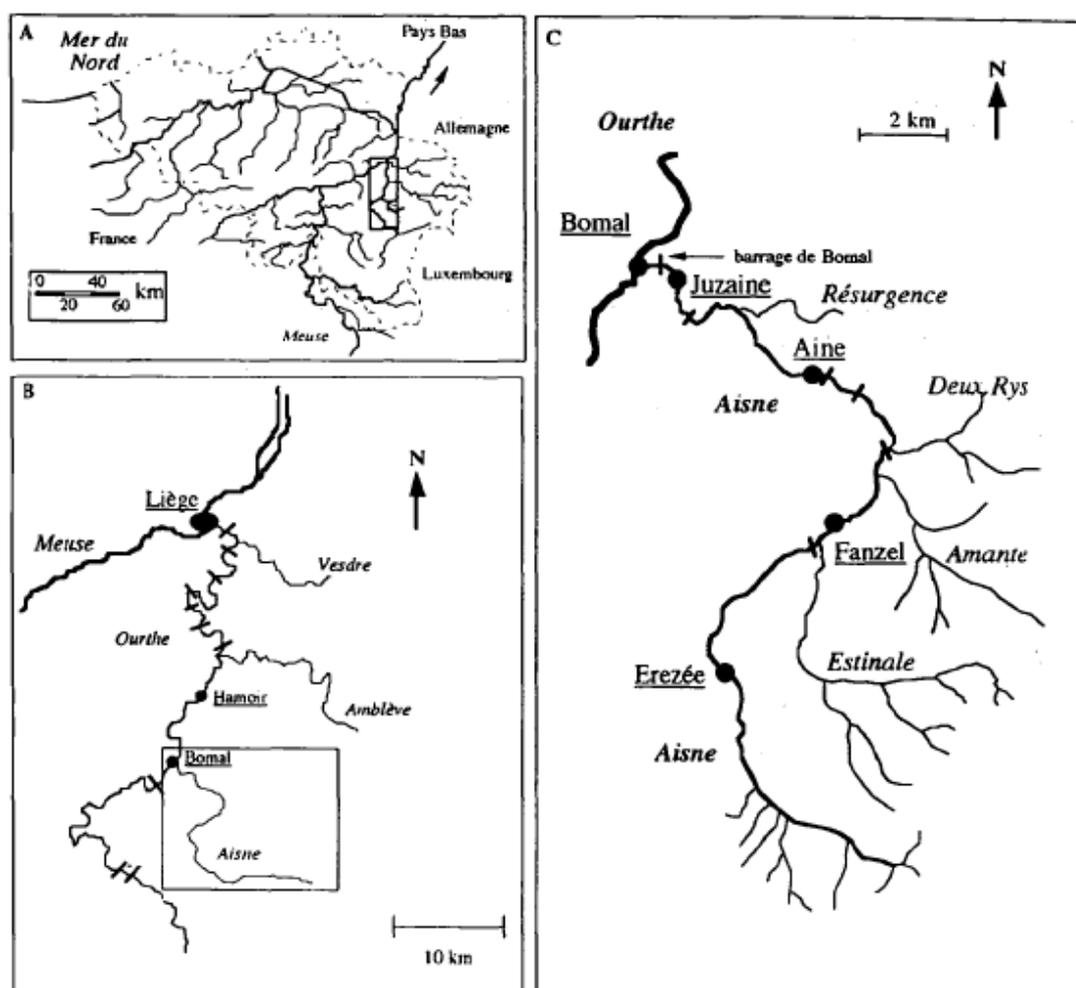


Figure 1

Localisation du site d'étude, le sous-bassin de l'Aisne (affluent de l'Ourthe) entre Bomal et Erezée. Les barres transversales sur le tracé de la rivière représentent les petits déversoirs et barrages qui pourraient perturber les déplacements des truites.

Figure 1

Localisation of the study area, the Aisne Stream sub-basin (tributary of the River Ourthe) in between Bomal and Erezée in the Belgian Ardennes. Transverse bars are small weirs which may interfere with the free circulation of fish.

L'étude s'est déroulée dans l'Aisne (bassin de la Meuse, sous-bassin de l'Ourthe), affluent de l'Ourthe à Bomal (Figures 1A et 1B). L'Aisne est une rivière salmonicole à lit caillouteux qui prend sa source à 600 m d'altitude. La pente et le débit moyens sont respectivement de 2,78 ‰ et de 2,43 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup> et la largeur dépasse rarement une dizaine de mètres. La température de l'eau varie entre 0 et 19°C avec une moyenne annuelle de 9,4°C. Le peuplement de poissons est typique de la zone à ombre (Huet, 1949). Il est principalement constitué de la truite de rivière (*Salmo trutta*), de l'ombre commun (*Thymallus thymallus*), du saumon atlantique juvénile (*Salmo salar*) réintroduit dans le cadre du projet « Meuse Saumon 2000 » (PHILIPPART *et al.*, 1994), du chabot (*Cottus gobio*), de la loche franche (*Barbatula barbatula*) et de l'anguille (*Anguilla anguilla*). Les principaux affluents de l'Aisne sont le Deux-Rys, l'Amante et l'Estinale (Figure 1C).

Sur les six petits déversoirs présents sur son cours, seul celui de Bomal, situé à 500 m en amont du confluent avec l'Ourthe, est équipé depuis fin 1995 d'une passe à poissons à bassins successifs (Figure 1C).

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

Vingt truites (Tableau I) ont été capturées dans l'Aisne par pêche à l'électricité (générateur DEKA 5000) ou lors des contrôles du piège de l'échelle à poissons du barrage de Bomal près du confluent de l'Aisne avec l'Ourthe (Figure 1C). Elles ont été équipées d'émetteurs radio (< 2 % du poids corporel, 40 MHz, A.T.S., Inc) implantés dans la cavité intrapéritonéale *via* une incision médioventrale pratiquée en arrière de la ceinture pelvienne, sous anesthésie, suivant la procédure décrite par BARAS *et al.* (in press).

Les poissons étaient relâchés à l'endroit précis de capture dès qu'ils retrouvaient leur équilibre spontané et leur capacité de nage (environ 3 min après l'opération chirurgicale). Ils ont été localisés quotidiennement (entre 9 h et 12 h) du mois d'octobre 1995 au mois de février 1998 (1655 localisations, récepteur radio Fieldmaster, antenne diamant, A.T.S., Inc). En complément, plusieurs suivis nocturnes ont été réalisés au cours de l'étude. Le nombre de poissons étudiés à chaque saison est de huit au printemps, onze en été, quatorze en automne et neuf en hiver, certains individus ayant été pistés pendant plusieurs saisons consécutives. La précision des localisations (biangulation à partir de balises installées sur les berges) était de 1 à 2 m<sup>2</sup> selon la distance et la largeur de la rivière.

La mobilité des truites a été caractérisée par des indicateurs à différentes échelles spatiales, définis ci-dessous :

- mouvement journalier net (MJN) : indicateur de mobilité spatiale correspondant à la distance séparant deux localisations espacées de 24 h ;
- domaine vital (DV) : aire occupée par un individu y développant l'ensemble de ses activités. Il est exprimé par son extension longitudinale déterminée par la distance entre la localisation la plus en amont et celle la plus en aval (BARAS, 1992). Pour un même individu, il peut être calculé à différentes échelles temporelles (journalier, mensuel, saisonnier, annuel) et peut donc contenir (selon l'échelle temporelle choisie) l'aire de reproduction ;
- gîte : zone de surface réduite dans laquelle la truite est localisée avec la plus grande fréquence. Elle peut y développer une activité ou être au repos. Le gîte estival est considéré comme le gîte occupé en dehors de la période de reproduction ;
- séquence de faciès : succession des faciès d'écoulement, souvent marquée par l'alternance radier/profond (MALAVOI, 1989 in HAURY *et al.*, 1991).

La température était enregistrée en continu (enregistreurs TidBIT, ONSET Inc.) et la hauteur d'eau mesurée quotidiennement sur une échelle limnimétrique installée à Bomal-Juzaine (précisions respectives de 0,1°C et 1 cm). La turbidité de l'eau était estimée à vue par un système de codes : 1 = limpide ; 2 = légèrement trouble ; 3 = trouble ; 4 = très trouble.

Les relations entre les variables environnementales et la mobilité des truites ont été analysées par régressions multiples pas à pas, analyses de variance (1 way- et 2 way-ANOVA) et tables de contingences.

**Tableau I****Caractéristiques des truites radio-pistées et périodes de suivi.****Table I****Characteristics and tracking periods of the twenty radio-tagged brown trout.**

Truites	Taille/LF. (cm)	Poids (g)	Sexe	Période de suivi	Durée du suivi (j)
1	39,9	611	M	12/10/95-10/08/96	302
2	28,5	275	M	22/04/96-31/07/97	466
3	27,9	234		03/06/96-12/08/96	70
4	42,0	995	M	20/06/96-16/07/96	26
5	28,0	305		14/08/96-01/12/96	107
6	28,8	271		14/08/96-11/05/97	271
7	26,6	233		14/08/96-02/11/96	80
8	27,2	233	M	14/08/96-24/12/96	132
9	29,5	287		19/09/96-12/12/96	84
10	42,8	755		25/02/97-28/09/97	215
11	34,7	380	F	05/03/97-26/03/97	21
12	30,4	288		20/03/97-09/10/97	203
13	29,9	290	F	18/04/97-30/12/97	256
14	26,3	206	F	22/09/97-24/10/97	32
15	28,7	285	M	22/09/97-19/10/97	27
16	31,2	348	F	22/09/97-08/10/97	16
17	26,5	198	M	22/09/97-18/10/97	26
18	26,0	206	F	22/09/97-20/10/97	28
19	57,0	1685		30/10/97-05/01/98	67
20	40,2	681	M	23/10/97-23/02/98	123

**RÉSULTATS****Migration de reproduction automnale**

Les migrations de reproduction ont principalement lieu du mois d'octobre au mois de décembre. Proportionnellement à la longueur de l'Aisne (40 km), les distances parcourues sont grandes (moyenne : 8 450 m ; maximum : 24 790 m, Figure 2 et Tableau II). Les migrations vers les frayères durent de 1 à 15 jours. Lors de la montaison, les mouvements journaliers nets (MJN) peuvent atteindre 7 200 m. Les migrations sont presque exclusivement nocturnes, mais, à trois reprises, nous les avons également observées en plein jour.

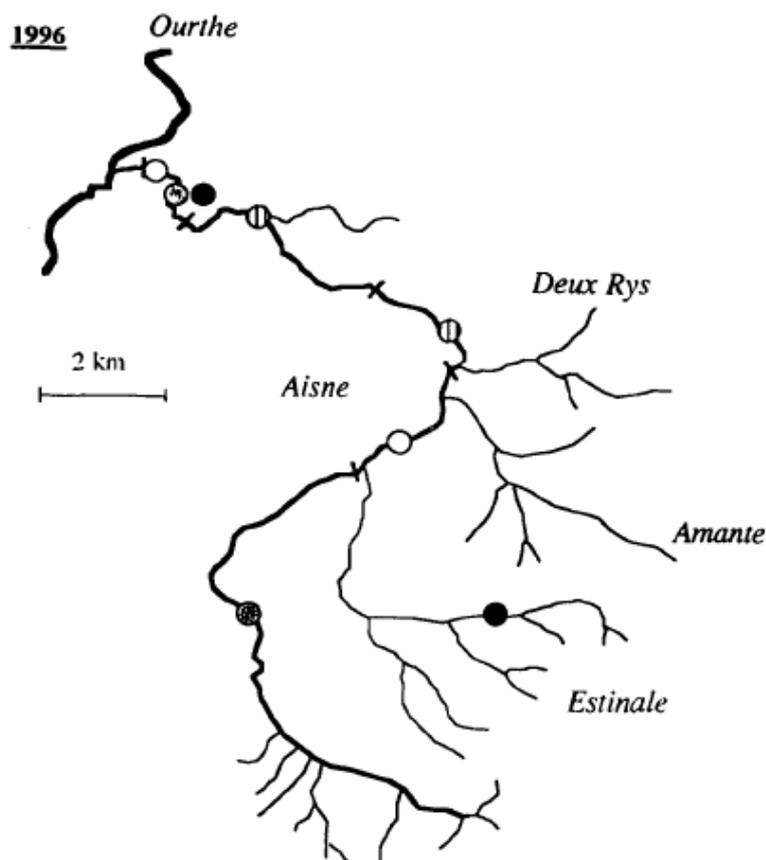
Tableau II

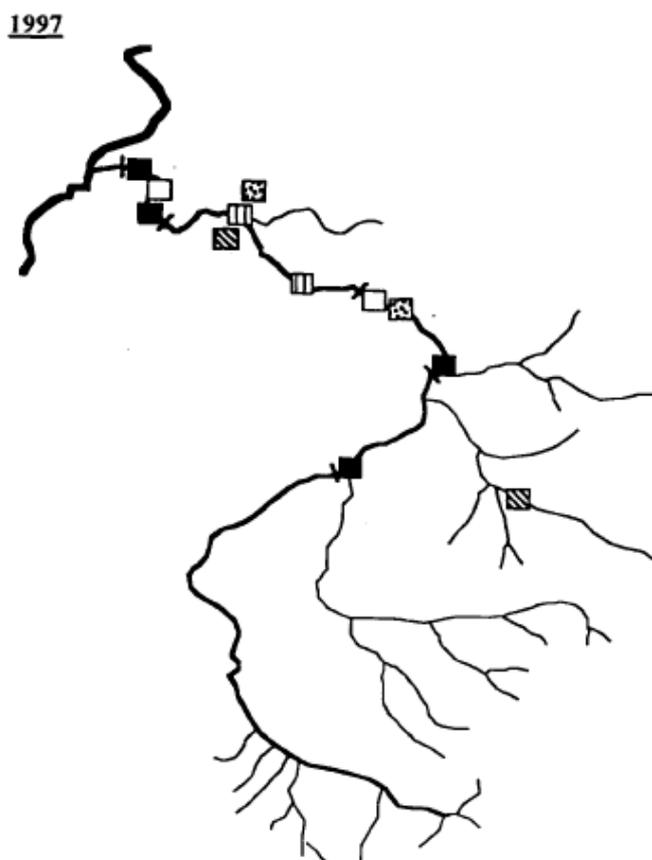
Caractéristiques des migrations effectuées par les truites suivies pendant la période de reproduction.

Table II

Characteristics of the spawning migrations of brown trout in the Aisne Stream.

truite n°	longueur de la migration (km)	durée de la migration (j)	remarques
1	0,89	1	homing en 1 jour
5	4,25	3	expulsion de l'émetteur pendant le frai
6	2,20	2	perdue puis retrouvée en été dans un gîte estival (homing)
7	21,28	15 <sup>(1)</sup>	perdue pendant la migration
8	24,79	12	pile de l'émetteur usée sur le site de frai
9	14,26	14	pile de l'émetteur usée sur le site de frai
11	6,65	8 <sup>(1)</sup>	perdue pendant la migration
12	5,02	2 <sup>(1)</sup>	perdue pendant la migration
13	9,58	12	homing en 1 jour
14	2,52	2 <sup>(1)</sup>	pile de l'émetteur usée pendant la migration
15	11,01	10 <sup>(1)</sup>	pile de l'émetteur usée pendant la migration
16	2,43	1 <sup>(1)</sup>	pile de l'émetteur usée pendant la migration
19	5,02	2	homing en 2 jours





**Figure 2**

**Migrations de reproduction des truites dans l'Aisne et ses affluents durant l'automne 1996 et 1997. Deux symboles identiques représentent les limites aval et amont de la migration pour un même individu.**

**Figure 2**

**Spawning migrations of brown trout in the Aisne Stream and its tributaries during the autumn in 1996 and 1997. Two identical symbols represent the downstream and upstream limits of the migration for one trout.**

Souvent, les patrons de progression des truites sont comparables à des courbes logarithmiques : les MJN observés les premiers jours sont de plus grandes amplitudes et plus fréquents. Au fur et à mesure que la truite s'approche des frayères, la fréquence et l'amplitude des déplacements diminuent (Figure 3). Le frai peut avoir lieu dans le cours principal de l'Aisne, mais de très petits affluents sont aussi empruntés et remontés parfois sur de longues distances (Figure 2). Le temps passé sur les sites de frai varie selon les individus de un jour à plus d'un mois. Lorsqu'elle a pu être observée, la dévalaison était toujours plus rapide que la montaison (max. : 9 150 m en 24 h, Figure 3) et avait toujours lieu du mois de novembre au mois de janvier.



### Domaine vital et gîte hors période de reproduction

**Tableau III**

Valeurs des paramètres de mobilité et de dispersion des truites suivies pendant le printemps et l'été.

**Table III**

Value of the mobility and dispersion parameters of the radio-tagged brown trout during spring and summer in the Aisne Stream.

Truite n°	Longueur fourche (cm)	Domaine vital (m)	Nombre de gîtes	Dist. totale parcourue (m)
1	39,9	144	5	458
2	30,5	75	2	458
3	27,9	15	2	97
4	42,0	4700	7	5300
5	28,0	141	3	1512
6	28,8	85	1	288
7	26,6	214	2	883
8	27,2	90	1	462
10	42,8	354	5	1973
12	30,4	327	4	3139
13	29,9	43	2	430

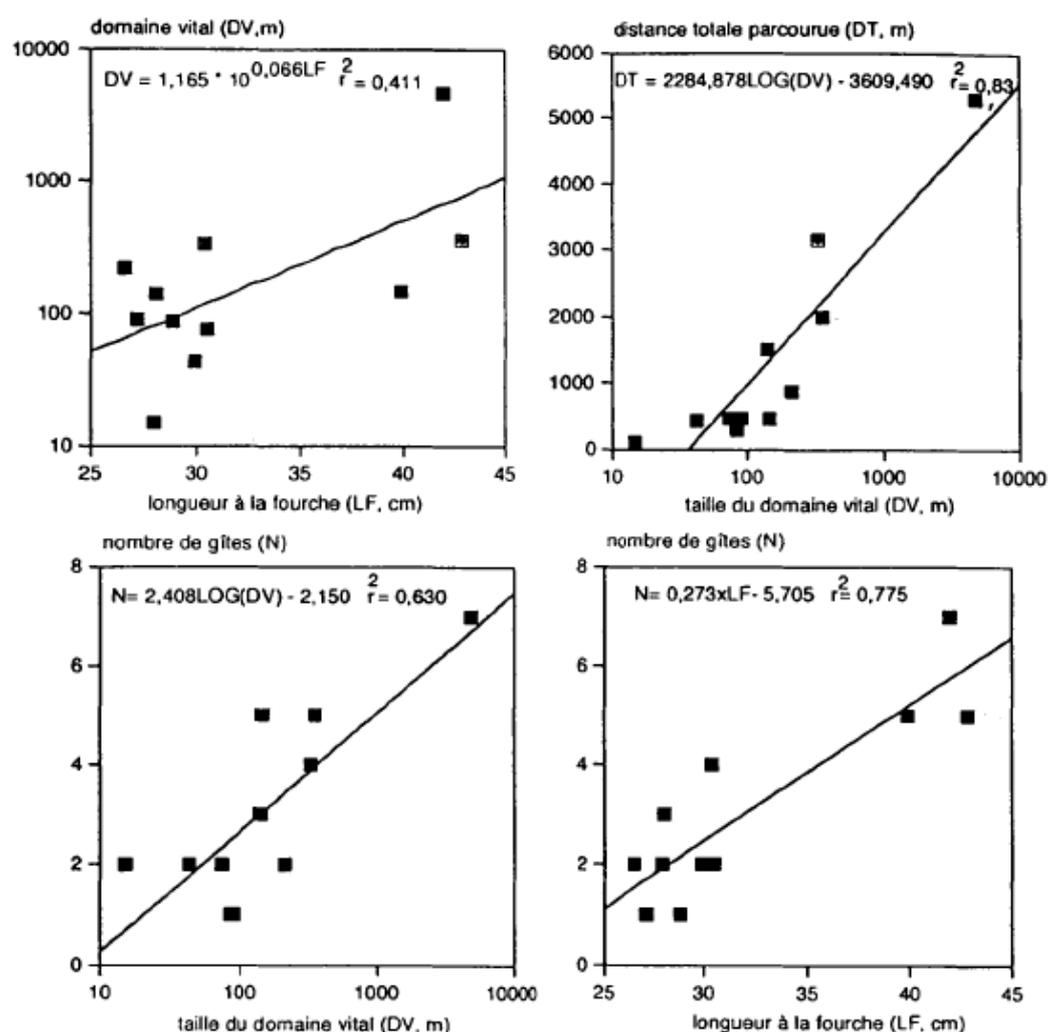
Au printemps et en été, la dimension du domaine vital (DV) des onze truites radio-pistées dans l'Aisne varie entre 15 m et 4 700 m (Tableau III). Comme peu d'individus appartenant à des classes de taille différentes ont été suivis, une certaine prudence s'impose dans l'interprétation des résultats ci-dessous. Il apparaît que l'étendue du DV est corrélée avec la longueur des individus ( $p = 0,0336$  ;  $R^2 = 0,411$  ; 10 DL ; Figure 4) mais qu'elle est indépendante du nombre de jours de suivi ( $p > 0,05$ , 10 DL). La nature semi-logarithmique de la relation entre le domaine vital et la mobilité totale ( $p = 0,0001$ ,  $R^2 = 0,83$ , 10 DL ; Figure 4) indique que les truites n'exploitent pas leur domaine vital printanier et estival de manière séquentielle : elles sont fidèles à un gîte ou en utilisent plusieurs en alternance comme le montrent les exemples de la Figure 5.

Les truites sont très attachées à un ou plusieurs gîtes, espacés de quelques mètres à plusieurs centaines de mètres (Figure 5). Le nombre moyen de gîtes est de 3 (min. : 1 ; max. : 7 ; Tableau III) et est positivement et significativement corrélé avec la taille des individus ( $p = 0,0004$  ;  $R^2 = 0,775$  ; 10 DL, Figure 4) et avec celle de leur domaine vital ( $p = 0,005$  ;  $R^2 = 0,630$  ; 10 DL ; Figure 4). Des suivis réalisés en continu, sur une période de 24 h (OVIDIO *et al.*, résultats non publiés), ont montré que les gîtes occupés pendant les localisations diurnes peuvent correspondre à des milieux où la truite s'alimente ou se repose.

#### Probabilité annuelle de mouvement

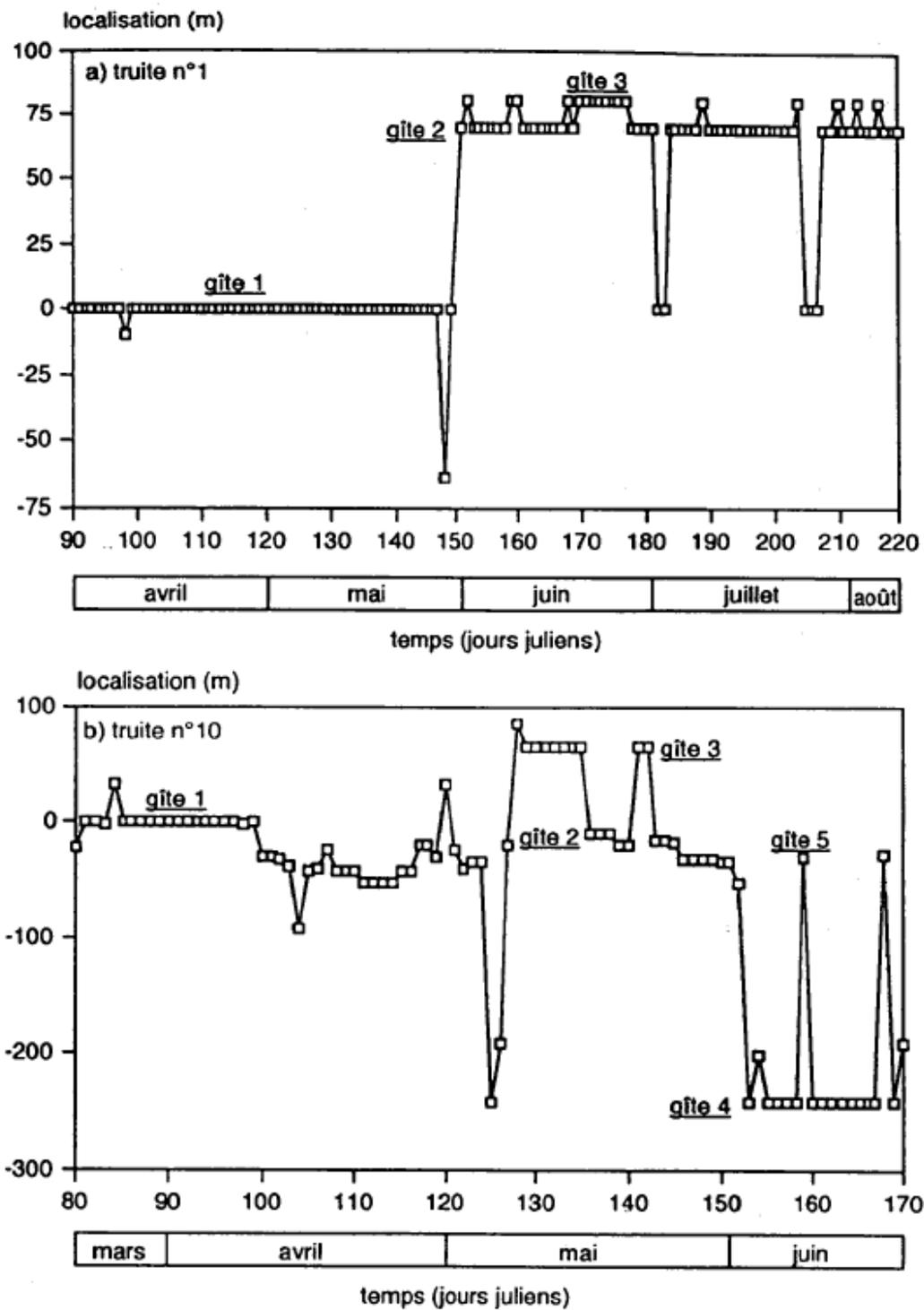
Au cours de l'année, la probabilité de réaliser des mouvements supérieurs à 40 m (longueur moyenne approximative d'une séquence de faciès dans l'Aisne) est assez variable (Figure 6). Les analyses par tables de contingences indiquent que leur répartition diffère significativement d'une distribution homogène ( $p < 0,0001$  ;  $X^2 = 77,13$  ; DL = 23).

La probabilité moyenne annuelle de changement de séquence est de 12 %. L'évolution de la courbe des probabilités des mouvements supérieurs à 5 m (Figure 6) est assez semblable à celle des mouvements supérieurs à 40 m et est aussi significativement hétérogène ( $p < 0,0001$  ;  $X^2 = 60,62$  ;  $DL = 23$ ). Les fréquences des mouvements sont largement supérieures et la probabilité annuelle d'effectuer ce genre de déplacements ( $> 5$  m) est de 29,6 % (presque un jour sur trois). Les truites sont donc relativement mobiles toute l'année, mais les mouvements de grande amplitude sont peu fréquents en dehors de la période de reproduction.



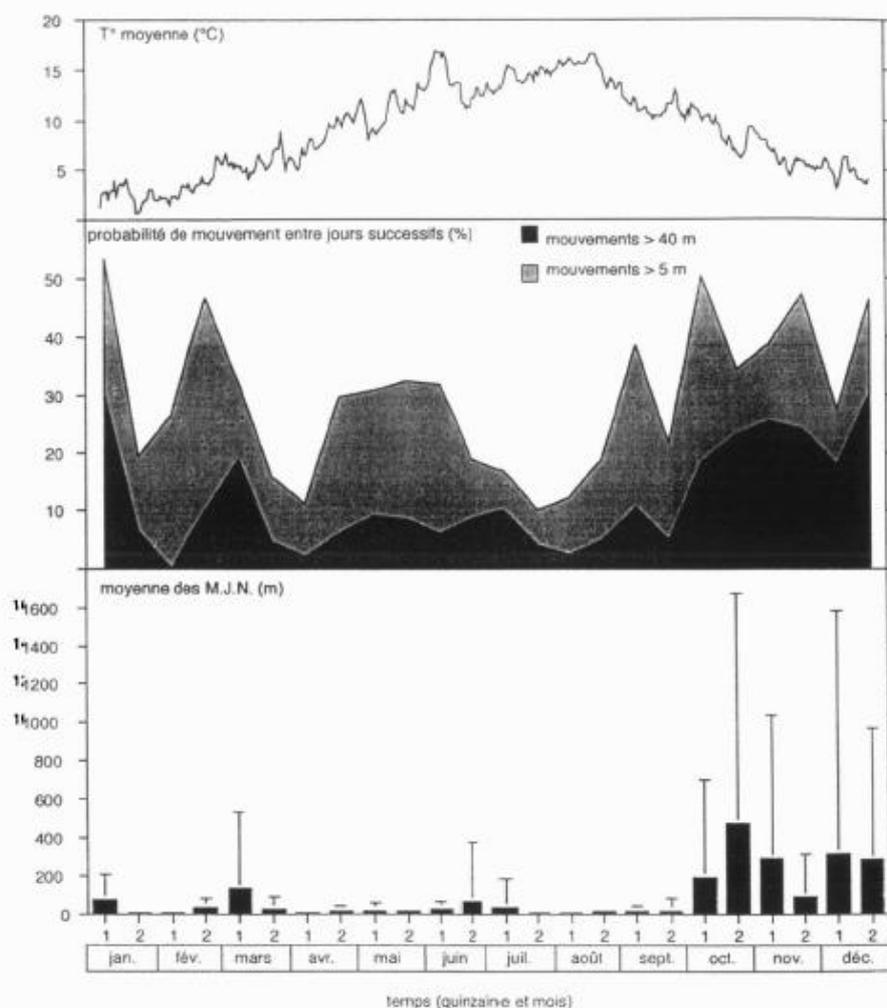
**Figure 4**  
Relations entre différents paramètres de mobilité et de dispersion chez les truites de l'Aisne (21 mars-21 septembre).

**Figure 4**  
Relationships between some mobility and dispersion parameters of brown trout during spring and summer in the Aisne Stream.



**Figure 5**  
Exemples d'occupation alternée de gîtes durant la période printanière et estivale chez les truites n°1 et n°10. Poissons capturés et remis à l'eau au point 0.

**Figure 5**  
Examples of alternate use of resting places during spring and summer by brown trout n°1 (a) and n°10 (b).



**Figure 6**  
Variation, par quinze jours, des mouvements nets journaliers (MJN : distance entre deux localisations espacées de 24 h) et de la probabilité (nombre de mouvements/nombre de mouvements possibles) de réaliser des mouvements supérieurs à 5 m et à 40 m entre jours successifs.

**Figure 6**  
Variation, by fortnight, of the net daily journeys (NDJ : distance between two consecutive daily locations) and the probability (number of movements/number of possible movements) of moving further than 5 m and 40 m between consecutive days.

#### Analyse causale des patrons saisonniers de mobilité

Pour le déclenchement des migrations de reproduction, l'influence des facteurs environnementaux est déterminante. Deux années de suivi ont permis de préciser que les migrations débutent presque exclusivement lors de variations combinées de la température (chute ou hausse) et du niveau d'eau (baisse ou augmentation), dans une plage thermique de 10 à 14°C et en photopériode décroissante. Ces conditions

environnementales étant rencontrées à plusieurs reprises en automne, tous les individus ne débutent pas leur migration exactement le même jour et il en résulte une migration par vagues successives (OVIDIO *et al.*, 1998 pour plus de détails).

En dehors du contexte des migrations de reproduction, il existe une relative variabilité de l'influence des facteurs température, niveau d'eau et turbidité suivant l'individu considéré. Cette variabilité peut suggérer qu'en dehors de la reproduction, ce sont d'autres facteurs qui prévalent.

On notera aussi que les fortes crues (débit > 15 m<sup>3</sup>.s<sup>-1</sup>) génèrent, chez presque toutes les truites étudiées, une mobilité accrue et une occupation inhabituelle de l'espace qui prend rapidement fin lorsque les niveaux d'eau redeviennent normaux.

## DISCUSSION ET CONCLUSION

Pour les suivis à long terme, le radio-marquage des truites adultes par implantation chirurgicale de l'émetteur dans la cavité abdominale est actuellement reconnu comme étant la méthodologie la plus fiable (BARAS *et al.*, in press) et est utilisée dans les études les plus récentes (CLAPP *et al.*, 1990 ; MEYERS *et al.*, 1992 ; YOUNG, 1994 ; OVIDIO *et al.*, in press ; OVIDIO *et al.*, 1998). Dans notre cas, une étude préliminaire réalisée sur une souche de truite ardennaise en rivière artificielle (BIRTLES *et al.*, 1995) a permis de confirmer l'adéquation de la procédure d'implantation chirurgicale, notamment au plan de la rétention à long terme de l'émetteur et de la perturbation comportementale. De plus, à cinq reprises, nous avons pu recapturer des truites radio-marquées et aucune nécrose ou infection n'a été observée au niveau de la zone d'incision, où la cicatrice était d'ailleurs souvent invisible. Ces observations suggèrent qu'au cours de cette étude, le comportement des truites suivies n'a pas été fortement perturbé par le marquage.

Ce travail montre clairement que, dans une petite rivière salmonicole à lit caillouteux comme l'Aisne, les patrons de mobilité et les stratégies d'occupation de l'espace des truites sont très variables au cours du cycle annuel. Les plus grands déplacements entre jours successifs sont observés pendant les mois d'octobre à décembre (Figure 6) pendant lesquels les truites effectuent leur migration de reproduction. Le mois d'octobre et la première quinzaine du mois de novembre correspondent essentiellement aux migrations vers l'amont. L'allure logarithmique des courbes de migration (Figure 3) suggère que les truites nagent le plus vite possible les premiers jours lorsque la température est encore élevée et donc probablement avantageuse sur le plan énergétique pour effectuer de longs déplacements.

En novembre et en décembre, tous les comportements propres à la reproduction (*e.g.* montaison, frai, dévalaison) peuvent être observés. La période de frai est étalée dans le temps, certains individus effectuant leur dévalaison alors que d'autres n'ont pas encore terminé leur migration vers l'amont. Quelques truites terminent leur dévalaison pendant la première quinzaine de janvier. D'autres études, réalisées dans des rivières françaises, ont montré que la période de frai de la truite débute en novembre et finit fin janvier, exceptionnellement fin février (EUZENAT et FOURNEL, 1976 ; BAGLINIERE *et al.*, 1979 ; NIHOUARN, 1983 ; BAGLINIERE *et al.*, 1989). Les études par radio-pistage sur les populations Nord-Américaines (Michigan, Wisconsin) montrent que les truites commencent leur migration de reproduction dès le mois de septembre (CLAPP *et al.*, 1990 ; MEYERS *et al.*, 1992 ; YOUNG, 1994), mais sous des conditions météorologiques assez différentes. Tous ces auteurs signalent aussi que les plus grands déplacements s'effectuent en automne et que des dévalaisons rapides se produisent après le frai chez *S. trutta* (MEYERS *et al.*, 1992) et chez *Salvelinus confluentus* (SWANBERG, 1997). Dans notre

étude, bien que peu de truites ( $n = 3$ ) aient été suivies sur l'entièreté du cycle de reproduction, principalement à cause d'une durée de vie trop courte des batteries des émetteurs, toutes ont réalisé un homing post-reproducteur très précis, vers les gîtes occupés au printemps et en été. Ainsi, même si le phénomène n'est pas une règle générale, nos résultats suggèrent qu'il doit être assez fréquent.

Le reste de l'année, en février-septembre, les déplacements sont moins longs qu'en période de reproduction et correspondent principalement à des changements de gîtes dans un domaine vital bien défini dont l'étendue semble proportionnelle à la taille des individus. En mars et juin, certaines truites marquées au confluent de l'Aisne avec l'Ourthe effectuent toutefois de longues migrations unidirectionnelles (plusieurs kilomètres) vers l'amont qui sont parfois stoppées ou retardées par de petits déversoirs devenus infranchissables en période d'étiage. Suivant l'abondance des précipitations et les variations du niveau d'eau, la truite passe l'obstacle, ou au contraire, stoppe toute tentative de franchissement et finit par dévaler à quelques centaines de mètres en aval. La fonction biologique de ces migrations reste à préciser. Au mois de mars, elles pourraient correspondre à un retour tardif vers un gîte printanier après le frai dans une autre rivière. Au mois de juin, il pourrait s'agir d'un comportement de thermorégulation comportementale, les truites quittant l'Ourthe pour l'Aisne, dont le régime thermique se rapproche davantage de leur optimum ( $T^{\circ} \leq 17^{\circ}\text{C}$  ; ELLIOTT, 1994) à cette période de l'année. MEYERS *et al.* (1992) montrent aussi qu'au printemps certaines truites effectuent des migrations vers l'amont qu'ils associent plus à des augmentations de température que de débit mais dont l'intérêt biologique est inconnu. Une étude réalisée dans l'Aisne (GOFFAUX, 1997) a montré que les truites qui vivent dans des environnements thermiques hétérogènes (zones de confluence) peuvent exprimer des comportements de thermorégulation comportementale qui se traduisent par l'utilisation successive de refuges thermiques s'approchant le plus du préférendum, en fonction des températures du cours principal et de l'affluent. Il est intéressant de noter que les contrôles du piège de l'échelle à poissons de Bomal située sur l'Aisne à 500 m de la confluence avec l'Ourthe (Figure 1C), indiquent toujours un important pic de captures de truites au mois de juin (PHILIPPART et OVIDIO, études 1996-1998 en cours). Le rôle précis de ces migrations étant encore à déterminer, l'impact de faibles débits sur la biologie des populations de truite à ces périodes ne peut être précisé à l'heure actuelle.

Notre étude par biotéléométrie met en évidence que les truites montrent, en dehors de la période de reproduction, une mobilité plus élevée que ce qu'indiquent de nombreuses études par marquage-recapture (SCHUCK, 1945 ; TIMMERMANS, 1972, 1976 ; SOLOMON et TEMPLETON, 1976 ; HARCUP *et al.*, 1984 ; HESTHAGEN, 1988). Signalons que la précision de nos observations, et l'interprétation de leur causalité, n'auraient pu être possibles sans un positionnement journalier des truites, méthodologie trop rarement utilisée en biotéléométrie des poissons, du moins sur de longues périodes (BARAS, 1998).

De l'hiver à l'été, l'influence des facteurs environnementaux sur la mobilité des truites est très variable et individuelle. Ainsi, la variabilité des influences environnementales dépend probablement de la nature des gîtes et de l'aire d'activité où vit la truite, et, certainement aussi, de la variation de la capacité d'accueil des gîtes en fonction des modifications de plusieurs paramètres environnementaux tels que : vitesse de courant, profondeur, température, abondance de la nourriture, nature du milieu environnant (végétation, sous-berge).

Par contre, nous avons confirmé qu'en automne, les variables température et niveau d'eau exercent une action combinée précise sur le déclenchement des migrations de reproduction (voir OVIDIO *et al.*, 1998 pour plus de détails). Le rôle favorable des forts débits, des crues et décrues sur les migrations de reproduction a déjà été mis en

évidence dans des études antérieures (MUNRO et BALMAN, 1956 ; STUART, 1957 ; HUET, 1961 ; LIBOSVARSKY, 1976 ; HUET et TIMMERMANS, 1979). Dans le cas de débits moyens, d'autres auteurs ont montré que les basses températures dans le ruisseau (< 6°C) semblent jouer un rôle inhibiteur (EUZENAT et FOURNEL, 1976 ; BAGLINIERE *et al.*, 1987, MAISSE et BAGLINIÈRE, 1991).

La possibilité de prévoir les moments précis où les truites vont débiter leur migration de reproduction est particulièrement intéressante pour la gestion des populations. Elle pourrait permettre, par exemple, de modifier les débits ou d'ouvrir momentanément certains barrages, normalement infranchissables, lors des vagues de migration. Mais de nombreuses mises au point techniques sont encore nécessaires pour que les ouvertures de barrages ou les appels d'eau par écluse puissent réellement être opérationnels. Des éclusées bien programmées pourraient alors avoir un impact favorable sur les populations de truites alors qu'habituellement, les poissons sont fortement perturbés par ces pratiques (CRISP, 1993 ; MOOG, 1993 ; LIEBIG, 1994 ; LAUTERS, 1995 ; VALENTIN, 1995 ; LIEBIG *et al.*, 1996).

Au moment de la reproduction, les distances parcourues sont importantes et de très petits affluents sont empruntés. Il est donc biologiquement indispensable de permettre une libre circulation des truites dans l'ensemble du bassin hydrographique.

## REMERCIEMENTS

Pour la réalisation d'un doctorat sur l'écologie comportementale de la truite commune, j'ai pu bénéficier d'une bourse du FRIA (Fond pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et l'Agriculture). Je remercie les Drs J.C. PHILIPPART, promoteur de thèse, et E. BARAS (co-promoteur) ainsi que deux lecteurs anonymes, pour leurs suggestions et remarques très constructives à la lecture d'une version préliminaire du manuscrit. Pour les nombreuses heures passées sur le terrain et leur efficacité, j'exprime tout spécialement ma reconnaissance à D. GOFFAUX, F. GIROUX, G. RIMBAUD et C. BIRTLES. Je tiens également à remercier D. PARKINSON, B. SEROUGE, D. JEANDRAIN, G. QUINCHON et C. BRUCY pour leur aide précieuse ainsi que les responsables et membres de la Société de Pêche de l'Aisne, J. BLAUDE et Mr DENIS pour leur aimable collaboration. Cette recherche s'inscrit dans le projet « Meuse Saumon 2000 » financé par le Ministère de la Région Wallonne (Ressources Naturelles et Environnement) et coordonné à l'Université de Liège par J.C. PHILIPPART (chercheur qualifié au FNRS, Fonds National de la Recherche Scientifique).

## BIBLIOGRAPHIE

- ALLENDORF F., 1996. Genetic and demographic effects of fragmentation and isolation of fish populations. Communication à : International Conference on Fish Migration and Fish Bypass-Channels, 24-26 septembre 1996, Vienne, Autriche, 9 p.
- BAGLINIERE J.L., CHAMPIGNEULLE A., NIHOARN A., 1979. La fraie du saumon atlantique (*Salmo salar*) et de la truite commune (*Salmo trutta* L.) sur le bassin du Scorff. *Cybiurn*, 3<sup>e</sup> série, 7, 75-96.
- BAGLINIÈRE J.L., MAISSE G., LEBAIL P.Y., PREVOST E., 1987. Dynamique de la population de truite commune (*Salmo trutta* L.) d'un ruisseau breton (France). II. Les géniteurs migrants. *Acta Œcologica Œcol. Applic.*, 3, 201-215.

- BAGLINIÈRE J.L., MAISSE G., LE BAIL P., NIHOUARN A., 1989. Population dynamics of brown trout, *Salmo trutta* L., in a tributary in Brittany (France) : spawning and juveniles. *J. Fish Biol.*, 34, 97-110.
- BAGLINIÈRE J.L., MAISSE G., (eds), 1991. La truite : biologie et écologie. INRA Editions, Paris, 303 p.
- BARAS E., 1992. Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L). *Cah. Ethol. Appl.*, 12, 125-442.
- BARAS E., 1998. Selection of optimal positioning intervals in fish tracking : an experimental study on *Barbus barbus*. *Hydrobiologia*, 1998.
- BARAS E., BIRTLES C., WESTERLOPPE L., THOREAU X., OVIDIO M., JEANDRAIN D., PHILIPPART J.C., in press. A critical review of surgery techniques for implanting telemetry devices into the body cavity of fish. In Le Maho Y. (ed.), Proceedings of the 5th European Conference on Wildlife Telemetry, Strasbourg (France), 26-30 August 1996, 10 p.
- BIRTLES C., BARAS E., PONCIN P., GOESSENS G., PHILIPPART J.C., 1995. A behavioural and histological assessment of post-tagging stress in brown trout *Salmo trutta* L. equipped with surgically implanted biotelemetry transmitters. In Abstract book of the Second Benelux Congress of Zoology, Leiden (Holland), November 18-19, 1995.
- CLAPP D.F., CLARK R.D., DIANA J.S., 1990. Range, activity and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan Stream. *Trans Am. Fish. Soc.*, 119, 1022-1034.
- CRISP D.T., 1993. Populations densities of juvenile trout (*Salmo trutta*) in five uplands stream and their effects upon growth, survival and dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 30, 759-771.
- ELLIOTT J.M., 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford University Press, Oxford, 286 p.
- EUZENAT G., FOURNEL F., 1976. Recherche sur la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans une rivière de Bretagne, le Scorff. 1. Caractéristiques démographiques des populations de truite commune de la rivière Scorff et des affluents. 2. Premiers éléments d'une étude de dynamique des populations de truite commune. Thèse de Doctorat 3ème cycle, Biol. Anim. Fac. Sci. Univ., Rennes, 213 p.
- FAUSH K.D., YOUNG M.K., 1995. Evolutionarily Significant Units and Movement of Resident Stream Fishes : A Cautionary Tale. *American Fisheries Society Symposium*, 17, 360-370.
- GOFFAUX D., 1997. Incidence du régime thermique sur l'utilisation du temps et de l'espace par la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans une rivière salmonicole, l'Aisne. Mémoire de Licence en Sciences Biologiques, LDPA-Université de Liège, 50 p.
- GOWAN C., YOUNG M.K., FAUSCH K.D., RILEY S.C., 1994. Restricted movements in resident stream salmonids : a paradigm lost. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 51, 2626-2637.
- GUYOMARD R., KRIEG F., 1986. Mise en évidence d'un flux génétique entre populations naturelles de truites fario et souche de repeuplement dans deux rivières de Corse. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 303, 134-140.
- HARCUP M.F., WILLIAMS R., ELLIS D.M., 1984. Movements of brown trout, *Salmo trutta* L., in the River Gwyddon, South Wales. *J. Fish Biol.*, 24, 415-426.
- HAURY J., OMBREDANE D., BAGLINIÈRE J.L., 1991. L'habitat de la truite commune (*Salmo trutta*) en cours d'eau. In Baglinière J.L. et Maisse G. (eds), La truite : biologie et écologie, 48-96, INRA Publ., Paris.

- HESTHAGEN T., 1988. Movements of brown trout, *Salmo trutta*, and juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in a coastal stream in northern Norway. *J. Fish Biol.*, 32, 639-653.
- HUET M., 1949. Aperçu de la relation entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 11, 332-351.
- HUET M., 1961. Réproduction et migrations de la truite commune (*Salmo trutta fario* L.) dans un ruisseau salmonicole de l'Ardenne belge. *Verh. int. Ver. Limnol.*, 14, 757-762.
- HUET M., TIMMERMANS J.A., 1979. Fonctionnement et rôle d'un ruisseau frayère à truites. Station de Recherches Eaux et Forêts Groenendaal-Hoeilaart, Travaux-série D, N° 48, 31 p.
- JAMES G.D., KELSO J.R.M., 1985. Movements and habitat preference of adult rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in a New Zealand montane lake. *New Zealand J. Mar. Freshw. Res.*, 29, 493-503.
- LARINIER M., PORCHER F., TRAVADE F., GOSSET C., 1995. Passes à poissons. Expertise et conception des ouvrages de franchissement. Collection « Mise au point ». Conseil Supérieur de la Pêche, Paris, France, 336 p.
- LAUTERS F., 1995. Impacts sur l'écosystème aquatique de la gestion par éclusées des ouvrages hydroélectriques. Thèse de Doctorat, Université Paul Sabatier de Toulouse, 188 p.
- LIBOSVARSKY J., 1976. On the ecology of spawning migration of brown trout. *Zool. Listy.*, 25, 175-182.
- LIEBIG H., 1994. Etude préliminaire de la population de truite commune *Salmo trutta fario* sur l'Orige. Influence des éclusées. Rapport de DEA, Université Paul Sabatier de Toulouse, 42 p.
- LIEBIG H., LIM P., BELAUD A., LEK S., 1996. Study of the juvenile community in the brown trout (*Salmo trutta fario* L., 1758) in hydropeaking situations. In Leclerc M. et al. (eds), Ecohydraulics 2000, Proceedings of the Second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics, INRS-Eau, Vol. A, 673-684.
- MAISSE G., BAGLINIERE J.L., 1991. Biologie de la truite commune. In Baglinière J.L. et Maisse G. (eds), La truite : biologie et écologie, 25-45, INRA Publ., Paris.
- MALAVOI J.R., 1989. Typologie des faciès d'écoulement ou unités morpho-dynamiques des cours d'eau à haute énergie. *Bull. Fr. Pêche Piscic.*, 315, 189-210.
- MEYERS L.S., THUEMLER T.F., KORNELY G.W., 1992. Seasonal movements of brown trout in Northeast Wisconsin. *N. Am. J. Fish. Manage.*, 12, 433-441.
- MOOG O., 1993. Quantification of daily peak hydropower effects on aquatic fauna and management to minimize environmental impacts. *Regul. Riv. : Res. & Manage.*, 8, 5-14.
- MUNRO W.R., BALMAN K.H., 1956. Observations on the spawning runs of brown trout in the South Queich, Loch Leven. *Freshwat. Salm. Fish. Res.*, 13, 17 p.
- NIHOUARN A., 1983. Etude de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans le bassin du Scorff (Morbihan) : démographie, reproduction, migration. Thèse de Doctorat 3ème cycle, Biol. Anim. Fac. Univ., Rennes, 73 p.
- NORTHCOTE T.G., 1967. The relation of movements and migration to production in freshwater fish. In Gerking S.B. (ed.), The Biological Basis of Freshwater Fish Production, 315-344, Blackwell, Oxford.

- OVIDIO M., BIRTLES C., BARAS E., PHILIPPART J.C., 1996. A preliminary telemetry investigation on the obstacles to anadromous Salmonids migration in spawning streams of the Belgian Ardennes (river Meuse basin). In M. Leclerc *et al.* (eds), Ecohydraulics 2000, Proceedings of the Second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics, Vol. A, 83-88, INRS-Eau.
- OVIDIO M., BIRTLES C., BARAS E., PHILIPPART J.C., GIROUX F., 1999. Daily and seasonal movements of radio-tagged brown trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes : mobility versus residency. In Le Maho Y. (ed.), Proceedings of the Fifth European Conferences on Wildlife Telemetry in Europe, Strasbourg (France), 25-30 August 1996, 6 p., in press.
- OVIDIO M., BARAS E., GOFFAUX D., BIRTLES C., PHILIPPART J.C., 1998. Environmental unpredictability rules the spawning migrations of trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia*, 371/372, 263-274.
- PHILIPPART J.C., 1975. Dynamique des populations de poissons non exploités. In Lamotte M. et Bourlière F. (eds), Problèmes d'écologie. Dynamique des populations de vertébrés, 291-394, Masson, Paris, 443 p.
- PHILIPPART J.C., 1987. Histoire de l'extinction et problématique de la restauration des salmonidés migrateurs dans la Meuse. In Thibault M. et Billard R. (eds), La restauration des rivières à saumons, Collection Hydrobiologie et Aquaculture, Publication, 125-137, INRA Paris.
- PHILIPPART J.C., 1998. Ecologie de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans les rivières de Wallonie. Ch. 5, Démographie et Dynamique des populations. Rapport de recherche du Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture, Université de Liège, 54 p. (Version de janvier 1998).
- PHILIPPART J.C., MICHA J.C., BARAS E., PRIGNON C., GILLET A., JORIS S., 1994. The Belgian project « Meuse Salmon 2000 ». First results, problems and future prospects. *Water Sci. Technol.*, 29, 315-317.
- PHILIPPART J.C., RIMBAUD G., BIRTLES C., OVIDIO M., GIROUX F., GOFFAUX D., JENDRAIN D., BARAS E., 1997. Convention d'étude pour le suivi scientifique de la réintroduction du Saumon atlantique dans le bassin de la Meuse. Projet « Meuse Saumon 2000 ». Rapport pour le Ministère de la Région Wallonne (DGRNE) pour la période février 1996-janvier 1997, 112 p. + annexes.
- SCHUCK H.A., 1945. Survival, population, density, growth, and movement of wild brown trout in crystal Creek. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 73, 209-230.
- SOLOMON D.J., TEMPLETON R.G., 1976. Movements of brown trout in a chalk stream. *J. Fish Biol.*, 9, 411-423.
- STUART T.A., 1957. The migration and homing behaviour of brown trout (*Salmo trutta* L.) *Freshwat. Salm. Fish. Res.*, 18, 27 p.
- SWANBERG T.R., 1997. Movements of and habitat use by fluvial bull trout in the Blackfoot River, Montana. *Transactions of the American Fisheries Society*, 126, 735-746.
- TIMMERMANS J.A., 1972. La territorialité de la truite fario. *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts Groenendaal*, Série D, n°42, 15 p.
- TIMMERMANS J.A., 1976. Attachement et retour de la truite fario (*Salmo trutta* fario L.) à son habitat. *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts Groenendaal*, Série D, n°45, 19 p.
- VALENTIN S., 1995. Variabilité artificielle des conditions d'habitat et conséquence sur les peuplements aquatiques : effets écologiques des éclusées hydroélectriques en rivière. Thèse de Doctorat, Université Claude Bernard de Lyon 1, 275 p.
- YOUNG M.K., 1994. Mobility of brown trout in south-central Wyoming streams. *Can. J. Zool.*, 72, 2078-2083.

## PARTIE IV.a

### Chapitre 10.

Migrations de reproduction de la  
truite commune (*S. trutta*) dans l'Ardenne belge:  
validité des facteurs déclencheurs et  
informations complémentaires

## **Chapitre 10. Migrations de reproduction de *S. trutta* dans l'Aisne: validité des facteurs déclencheurs et informations complémentaires**

### **10.1. Introduction**

Dans les chapitres 8 et 9 de cette thèse, les résultats sur les migrations de reproduction des truites lors de l'automne-hiver 1996-1997 et 1997-1998 ont fait l'objet de présentations séparées, discutées et replacées dans un contexte de connaissances internationales. La nécessité de connaître en profondeur cette phase de vie particulièrement importante et critique pour l'espèce, ainsi que notre volonté de tester les modèles biologiques élaborés nous ont poussé à réaliser une troisième session consécutive de suivi lors de l'automne-hiver 1998-1999. Le chapitre présente les résultats expérimentaux obtenus.

### **10.2. Site d'étude**

Comme les deux années précédentes, les truites ont été marquées dans le cours inférieur de l'Aisne dont les caractéristiques et la position géographique ont déjà été détaillées et illustrées dans le chapitre 3.

### **10.3. Matériel et méthodes**

Six truites (tableau 10.1.) ont été suivies sur une période s'étalant du 20 mai 1998 au 31 décembre 1998. Les méthodes d'implantation de l'émetteur radio et de suivi étaient identiques à celles décrites dans les chapitres précédents. Par contre, la fréquence de positionnement des truites a été réduite à six localisations par semaine, contrairement aux autres suivis réalisés dans le cadre de cette thèse, durant lesquelles les truites étaient localisées quotidiennement (7 jours sur 7). Comme nous l'avons montré dans le chapitre 7, cette diminution de la fréquence de localisation n'occasionne qu'une très faible perte de précision si elle est adoptée pendant les migrations de reproduction lorsque les truites effectuent essentiellement des déplacements unidirectionnels. Dès leur arrivée sur les sites de frai, les poissons ont été localisés quatre fois par semaine.

<b>Truites</b>	<b>Taille/LF. (cm)</b>	<b>Poids (g)</b>	<b>sexe</b>	<b>Période de suivi</b>	<b>Durée du suivi (j)</b>	<b>Lieu de capture</b>
TA1	31,4	514	M	20/05/98-04/12/98	198	Juzaine
TA2	29,1	312	-	20/05/98-14/10/98	147	Bomal
TA3	36,2	49,5	M	08/09/98-31/12/98	114	Bomal
TA4	35,8	593	F	08/09/98-31/12/98	114	Juzaine
TA5	32,0	362	M	30/09/98-31/12/98	93	Juzaine
TA6	31,5	350	F	30/09/98-31/12/98	93	Juzaine

**Tableau 10.1.** : Caractéristiques des truites étudiées et périodes de suivi en automne-hiver 1998

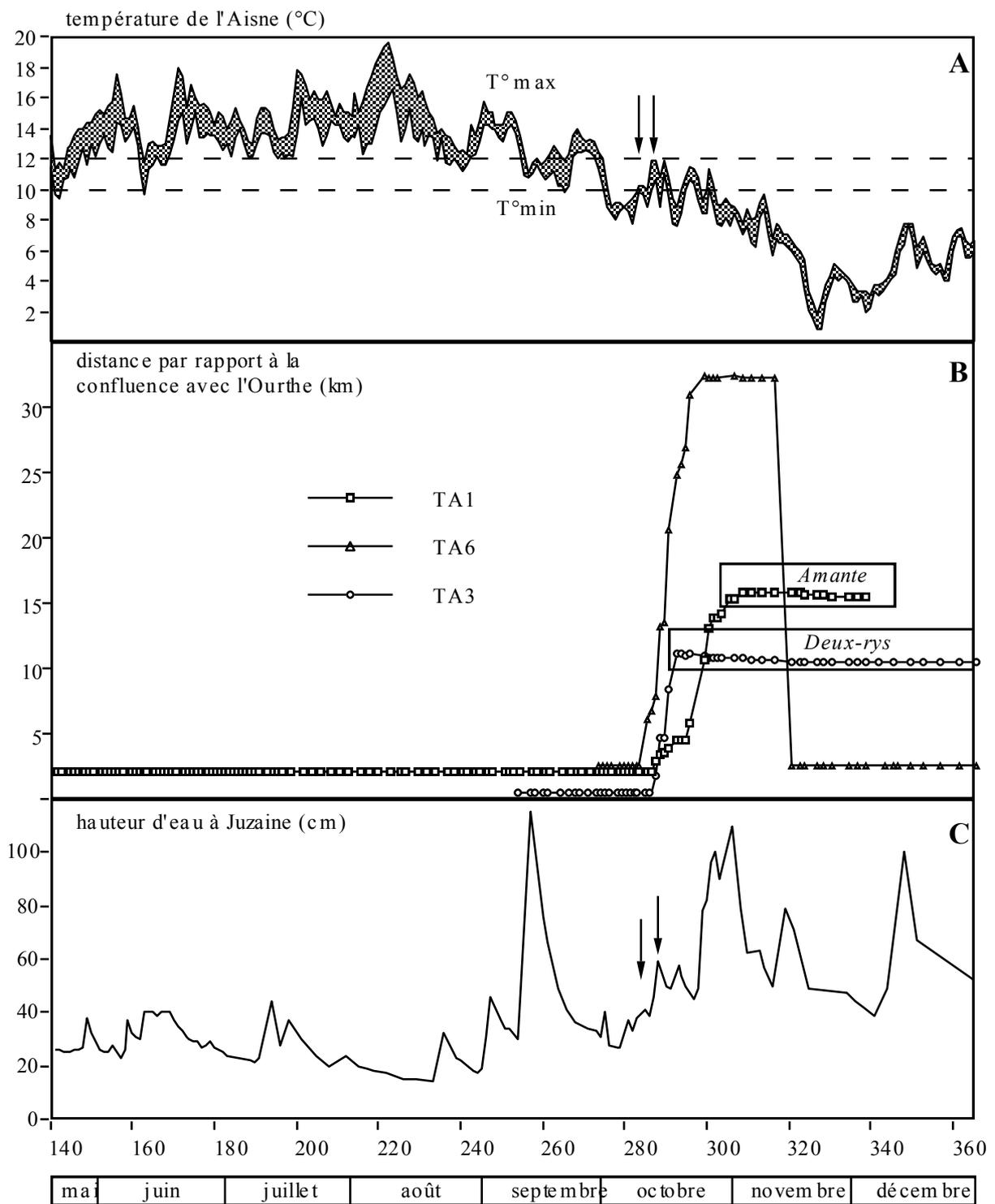
## 10.4. Résultats

Trois (TA1, TA3, TA6) des six truites suivies ont effectué leur migration de reproduction vers l'amont dans le bassin de l'Aisne, deux (TA2 et TA4) ont dévalé dans l'Ourthe et une (TA6) n'a pas effectué de migration.

### 10.4.1. Migration vers l'amont dans l'Aisne (figure 10.1. et 10.2)

Pendant la période précédant le début des migrations, les trois truites (TA1, TA3, TA6) effectuent des mouvements fréquents, mais de faible amplitude (max.: 105 m). TA6 entame sa migration dès le 12 octobre 1998, elle est très vite suivie de TA3 et TA6 qui partent toutes deux le 14 octobre 1998. Les patrons de migration des trois truites sont assez distincts (fig. 10.1.):

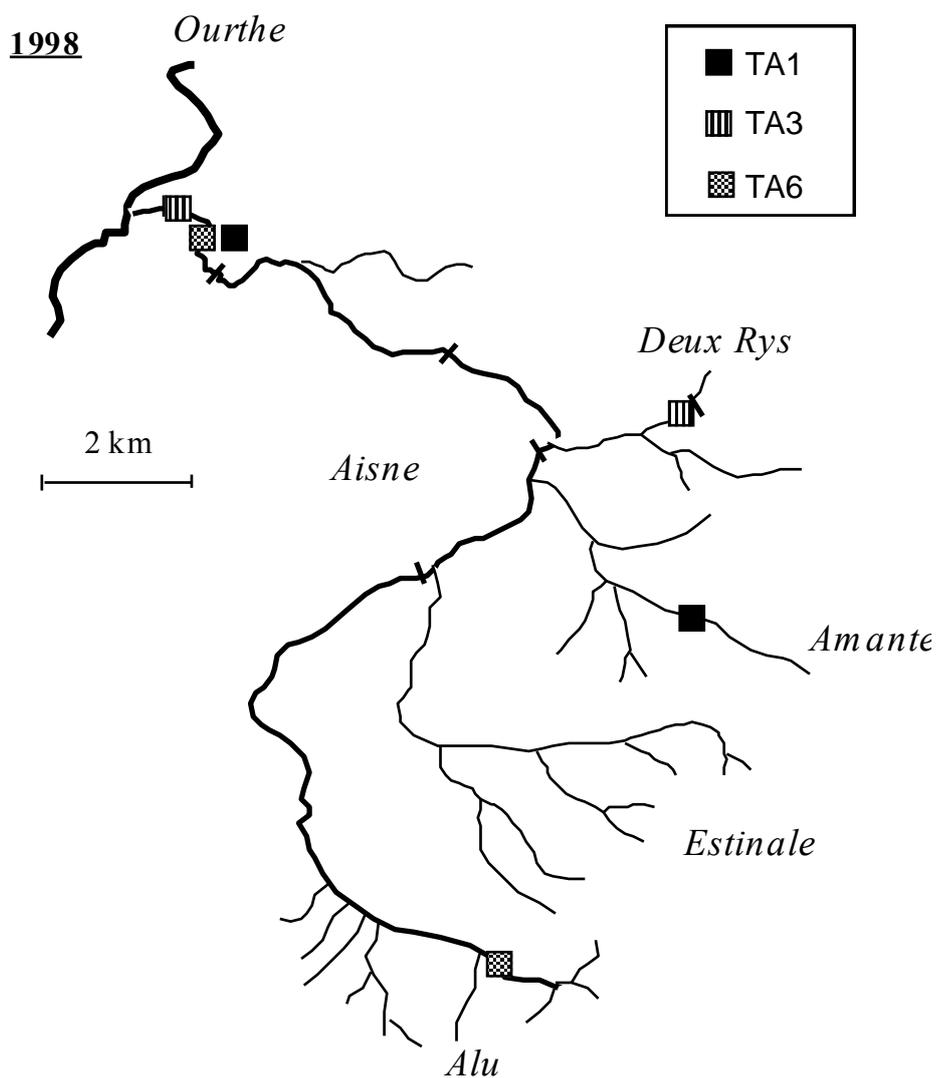
- TA6 effectue des mouvements de très grande amplitude et ne reste jamais deux jours successifs au même endroit. Sa vitesse de déplacement diminue substantiellement lorsque la température moyenne de l'eau descend en dessous de 10°C. Le 26 octobre 1998, elle arrive sur son site de frai au lieu dit « moulin de la fosse » dans le cours supérieur de l'Aisne (fig. 10.2.), après avoir parcouru 31,1 km. L'importance des débits nous empêche d'observer toute activité de frai. Le 12 novembre 1998, nous perdons son signal pendant 4 jours, mais elle est finalement retrouvée le 16 novembre 1998 à l'endroit précis où elle a été capturée avant sa migration. Elle a donc réalisé un homing post-frai de plus de 30 km en maximum 4 jours.
- Dans les premiers jours de sa migration, TA1 n'effectue que de petits déplacements entre jours successifs, et reste même à l'arrêt pendant trois jours du 19 au 21 octobre 1998 à la suite d'une chute de température. La migration reprend lors d'une élévation de la température et, le 26 octobre, la truite est localisée dans la zone de confluence entre l'Aisne et un petit affluent, l'Amante (situation fig. 10.2.). Le lendemain, elle est retrouvée plus de 2 km en amont, dans l'affluent. Sa progression se poursuit jusqu'au 4 novembre 1998, date à laquelle elle arrive dans une section de la rivière qui englobe probablement son site de frai (fig. 10.2.). Elle a effectué une migration de montée de 13,3 km en 17 jours. Elle reste dans cette zone (400 m de long) jusqu'au 7 décembre 1998. Le lendemain, nous perdons définitivement son signal, probablement suite à l'épuisement de la pile de l'émetteur.



**Figure 10.1. :** Variations quotidiennes de la température de l'eau (A) de la position des truites radio-pistées (B) et de la hauteur d'eau à Juzaine (C) dans l'Aisne, du 20 mai 1998 au 31 décembre 1998. Sur le graphique central, le point zéro correspond à la confluence Aisne-Ourthe située au point 0 km. Les flèches représentent le début des migrations.

- Comme TA6, TA3 effectue de longs déplacements entre jours successifs, mais sa migration est plus courte en durée et en distance totale parcourue. En effet, le 19 octobre 1998, elle est localisée dans un affluent de l'Aisne, le « Deux-rys » après avoir parcouru 10,6 km en 6 jours (figure 10.2.). Sa migration aurait probablement été plus longue sans la présence d'un déversoir qu'elle a essayé de franchir en vain durant 4 jours. L'obstacle infranchissable force TA3 à dévaler de quelques centaines de mètres. Elle finit par se stabiliser dans une

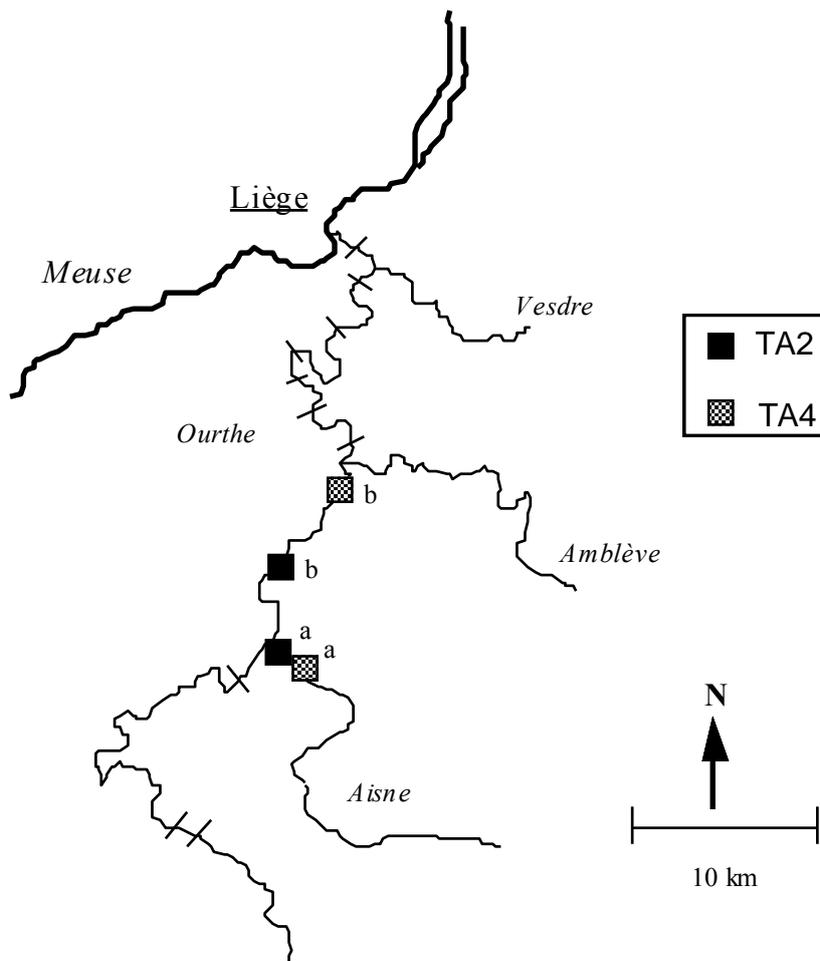
zone (longueur  $\pm$  200 m) qu'elle ne quittera plus jusqu'à la fin de l'étude (31 décembre 1998, arrêt du pistage).



**Figure 10.2. :** Migrations de reproduction de 3 truites dans l'Aisne et ses affluents durant l'automne-hiver 1998. Deux symboles identiques représentent les limites aval et amont de la migration pour un même individu.

#### 10.4.2. Dévalaison dans l'Ourthe

- Du 20 mai au 12 octobre 1998, TA2 est constamment localisée dans la zone en aval du barrage de Bomal dans l'Aisne, à l'intérieur d'un domaine vital d'une étendue de 31m. Ses mouvements journaliers sont fréquents, mais faibles en amplitude (max. 25 m). Le 13 octobre 1998, elle dévale de 520 m et se retrouve dans l'Ourthe, 100 m en aval de la confluence avec l'Aisne. Le 14 octobre elle est localisée 4,1 km en aval, à Palogne (fig. 10.3.). L'inadaptation pour l'Ourthe d'un émetteur radio peu puissant conformé pour l'Aisne rend impossible les recherches dans les zones de grandes profondeurs, et la truite est définitivement perdue dès le 15 octobre.



**Figure 10.3. :** Migrations automnales des truites TA2 et TA4, marquées dans l'Aisne (a) et qui ont effectué une dévalaison dans l'Ourthe (b) durant l'automne 1998-1999. Deux symboles identiques représentent les limites amont (dans l'Aisne) et aval (dans l'Ourthe) de la migration pour un même individu.

- TA4 est localisée dans l'Aisne du 9 au 25 septembre 1998. Son signal est perdu du 26 septembre au 15 octobre 1998. Le 16 octobre, nous la retrouvons dans l'Ourthe, 14,8 km en aval de son site de capture dans l'Aisne. Elle reste dans ce secteur jusqu'au 30 octobre, date à laquelle elle effectue une nouvelle dévalaison de 3,9 km vers Comblain-au-Pont (fig. 10.3.). Elle reste à cet endroit jusqu'à la fin de la manipulation (31 décembre 1998). La forte turbidité de l'eau nous empêche de détecter une activité éventuelle de frai.

#### 10.4.3. Déclenchement de la migration

Le fait de ne pas avoir localisé les poissons quotidiennement nous empêche d'appliquer des analyses statistiques similaires à celles des années précédentes dans le but d'étudier l'influence des variables environnementales sur le déclenchement des migrations de reproduction. Cependant, une simple analyse visuelle de la figure 10.1. montre clairement que les migrations débutent lorsque la température et le niveau de l'eau augmentent, dans une gamme thermique de 10 à 12°C, ce qui confirme les résultats obtenus lors des automnes 1997 et 1998.

### 10.5. Discussion

Les observations réalisées au cours de cette troisième session consécutive d'étude confirment les résultats obtenus les années précédentes sur différents points:

- les distances parcourues sont plus importantes au cours des migrations de reproduction que pendant le reste de l'année ;
- les migrations débutent en automne (principalement au mois d'octobre), principalement lorsque la photopériode est décroissante et que le rapport « durée du jour/durée de la nuit » est compris entre 0.6 et 0.8. Le déclenchement des migrations est alors favorisé par une combinaison de variations des conditions environnementales (hauteur et température de l'eau) dans une gamme thermique de 10-12°C (voir Ovidio *et al.*, 1998 et Ovidio 1999).
- par rapport à la longueur de la rivière, les truites de l'Aisne parcourent de très longues distances pour se rendre sur un site de frai (distance maximale parcourue: 31,1 km);
- toutes les truites ne réalisent pas nécessairement une migration, soit parce qu'elles ne se reproduisent pas chaque année, soit parce que leurs sites de frai sont situés à proximité de leurs gîtes estivaux;
- deux petits affluents de l'Aisne (l'Amante et le Deux-Rys) ont été empruntés par les truites. Ils semblent être des ruisseaux frères de grande importance pour le recrutement en juvéniles dans le bassin de l'Aisne;
- un homing post-frai (>30 km en max. 4 jours) à de nouveau été observé chez un individu (TA6) suivi sur l'ensemble de son cycle de reproduction.

Deux truites de la zone de l'Aisne ont dévalé dans l'Ourthe au cours de la période de reproduction, ce qui constitue une observation originale car la tendance était exclusivement à la montaison les années précédentes. Il n'est pas exclu que ce comportement soit consécutif à un stress post-marquage, mais cette explication est peu probable car les deux

truites ont été marquées bien avant le début de leur migration (5 mois pour TA2 et 15 jours pour TA4). De plus, ces dévalaisons ont débuté à la même période que les migrations vers l'amont dans l'Aisne. De telles migrations de reproduction, vers l'aval, ont déjà été observées par radio-pistage chez la truite fardée (*Oncorhynchus clarki*) par Brown & Machay (1995). leur observation chez les truites de l'Aisne pose le problème du déterminisme du choix du site de frai (voir discussion générale).

L'ensemble des résultats relatifs aux migrations de reproduction seront discutés dans la discussion générale.

### **Remerciements**

Je tiens à remercier D. Parkinson et G. Rimbaud pour leur indispensable participation à la capture des truites et au tracking les jours de grands déplacements.

## PARTIE IV.a

### Chapitre 11.

Mobilité de la truite comune *S. trutta* dans une rivière de la zone à barbeau, l'Ourthe moyenne

## **Chapitre 11.      **Mobilité de la truite communes *S. trutta* dans une rivière de la zone à barbeau, l'Ourthe moyenne****

### **11.1. Introduction**

Au cours de nos recherches, le marquage de truites pour le radio-pistage dans l'Ourthe s'est révélé techniquement compliqué. La faible efficacité des pêches à l'électricité ne nous a pas permis de capturer des individus de taille suffisante, susceptibles d'être marqués avec un émetteur configuré pour l'Ourthe. Ce n'est qu'en aval des barrages que nous sommes parvenu à pêcher de tels individus.

Quand les truites provenaient d'un aval de barrage franchissable ou contournable, elles étaient relâchées sans hésitation sur leur site de capture. Ainsi, dans le chapitre 8, nous avons décrit les migrations automnales de reproduction de deux truites capturées dans l'Ourthe, en aval du barrage de Chanxhe, et effectué une analyse comparative de leurs caractéristiques par rapport aux truites de l'Aisne (Ovidio *et al.*, 1998). Tant au niveau des facteurs environnementaux déclenchant la migration, qu'à celui de la vitesse de déplacement, de la reproduction dans les affluents et du homing post-frai, il est apparu que les truites des deux cours d'eau adoptaient des comportements similaires. Il a été plus délicat de fixer le site de lâcher de truites capturées en aval de barrages infranchissables. Deux alternatives se sont présentées: soit les transférer plusieurs kilomètres en amont dans une zone dépourvue d'obstacles, soit les laisser en aval du barrage où elles avaient été capturées. Dans la majorité des cas, nous avons opté pour la première solution, en étant bien conscient du biais expérimental provoqué par le déplacement forcé.

Ce chapitre a pour objectif d'analyser les tactiques d'occupation de l'habitat de truites radio-pistées dans l'Ourthe. Cinq truites ont été suivies au cours de la période printanière et estivale, et une durant la période de migration de reproduction. Les observations ont été effectuées par M. Ovidio et F. Giroux, ce dernier travaillant dans le cadre d'un mémoire de fin d'étude réalisé en appui de la recherche doctorale (Giroux, 1996).

## 11.2. Matériel, méthodes et site d'étude

Toutes les truites ont été capturées par pêche à l'électricité dans le cours inférieur de l'Ourthe (fig. 11.1. et tableau 11.1.). Cinq individus (TO1, TO2, TO3, TO4 et TO6) proviennent de la zone en aval du barrage des Grosses Battes à Angleur-Liège (photo 11.2.) et le sixième (TO8) provient de la zone aval du barrage de Chanxhe (photo 11.1.). Elles ont été équipées d'un émetteur radio inséré dans la cavité intrapéritonéale suivant la procédure proposée par Baras *et al.* (in press a, cf. chapitre 5). Trois (TO2, TO3 et TO4) des cinq truites provenant du barrage d'Angleur (infranchissable en condition de débit d'eau moyen) ont été déplacées une quarantaine de kilomètres en amont, dans l'Ourthe moyenne à Bomal (fig. 11.1.), une zone dépourvue d'obstacles majeurs susceptibles de perturber leur libre circulation, exception faite du barrage mobile de Barvaux (Ovidio *et al.*, 1996). La truite TO1 a été déplacée dans le cours inférieur de l'Aisne à Bomal. Les deux autres individus (TO6 et TO8) ont été relâchés sur leur site de capture (aval du barrage de des Grosses Battes et de Chanxhe). Toutes les truites ont été quotidiennement suivies avec un récepteur radio (Fieldmaster, ATS inc.) et une antenne diamant (cf. chapitre 5) La température de l'Ourthe était enregistrée en continu et la hauteur d'eau relevée quotidiennement au village de Hamoir (précisions respectives 0,1°C et 1 cm).

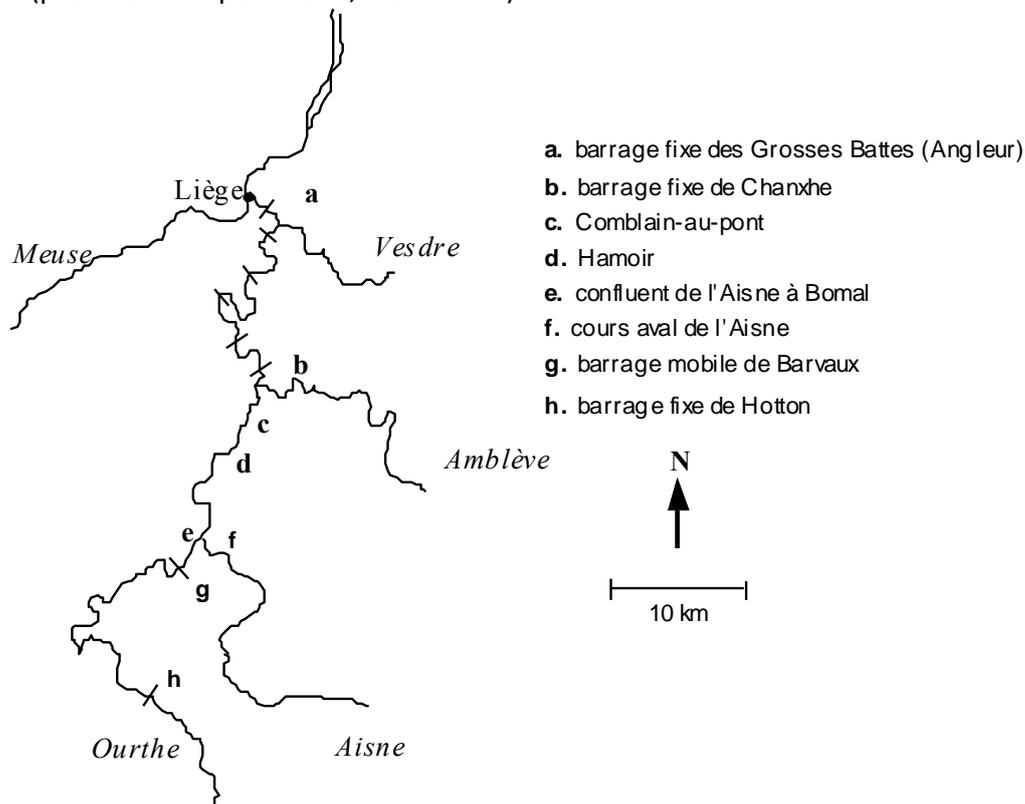


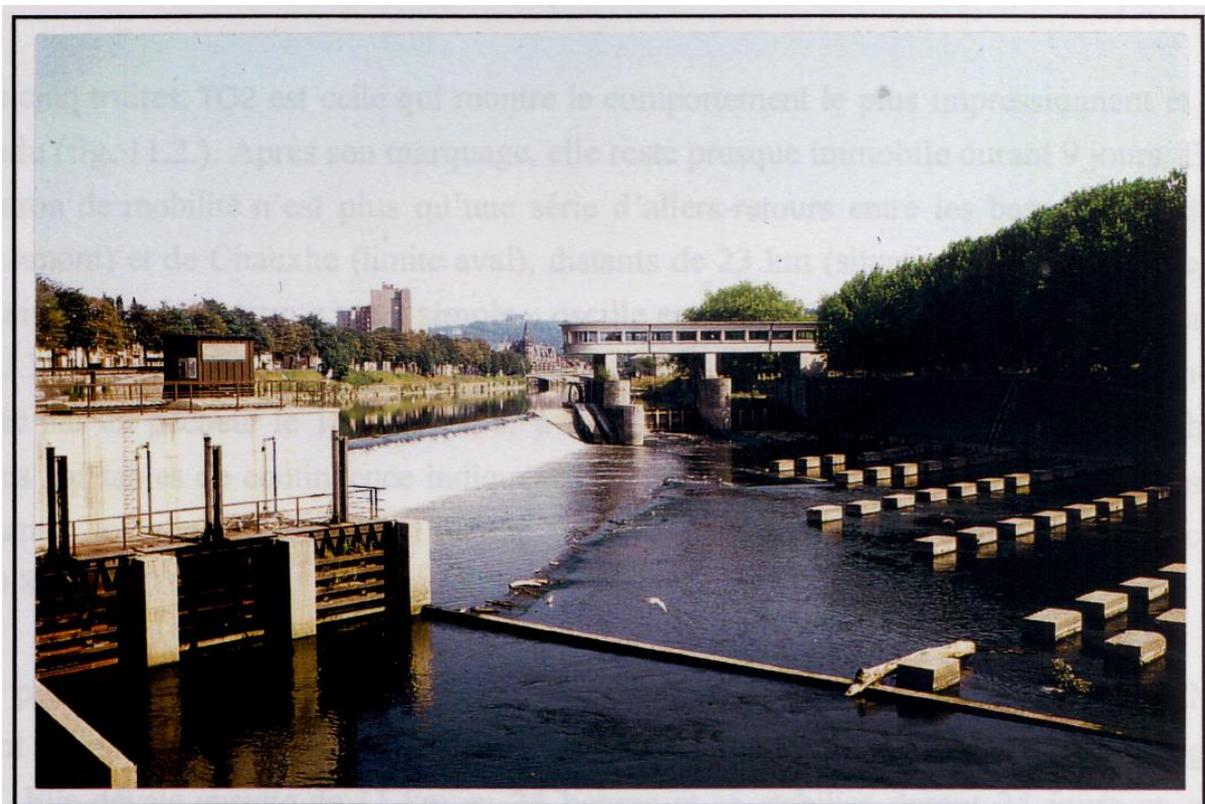
Figure 11.1. : zone d'étude avec indication des principaux lieux cités dans le texte

truite n°	taille (L.F.,cm)	poids (g)	sexe	date et lieu de capture	date et lieu de lâcher	durée du suivi (jours)
TO1	48,9	1357	M	17 nov. 1995 (a)	18 nov. 1995 (f)	172
TO2	48,2	1572	F	11 avril 1996 (a)	12 avril 1996 (e)	65
TO3	42,4	1158	-	11 avril 1996 (a)	12 avril 1996 (e)	34
TO4	46,5	1090	M	11 avril 1996 (a)	12 avril 1996 (e)	27
TO6	43,8	1083	-	08 mai 1996 (a)	08 mai 1996 (a)	135
TO8	48,0	1550	-	04 juin 1996 (b)	04 juin 1996 (b)	109

**Tableau 11.1.** : Caractéristiques et périodes de suivi des truites radio-marquées



**Photo 11.1.** : Vue du barrage fixe de Chanxhe, contournable par un bras latéral.



**Photo 11.2.** : Vue du barrage fixe des Grosses Battes à Angleur, très difficilement franchissable.

### 11.3. Résultats

#### 11.3.1. Mobilité printanière et estivale

Sur les cinq truites suivies à cette époque, trois (TO2, TO3, TO4) ont fait preuve d'une mobilité particulièrement forte et ont occupé des domaines vitaux très étendus (tableau 11.2.). La truite TO2 a parcouru plus de 151 km en 65 jours, ce qui correspond à des mouvements journaliers nets moyens (M.J.N.: distance parcourue entre deux localisations espacées de 24h) de 2.337 km. TO3 et TO4 ont parcouru plus de 25 km en moins de 30 jours. Les deux autres individus (TO6 et TO8) ont fait preuve d'une mobilité beaucoup plus réduite, la moyenne de leurs M.J.N n'excédant pas 12 et 14 m, respectivement (tableau 11.2.).

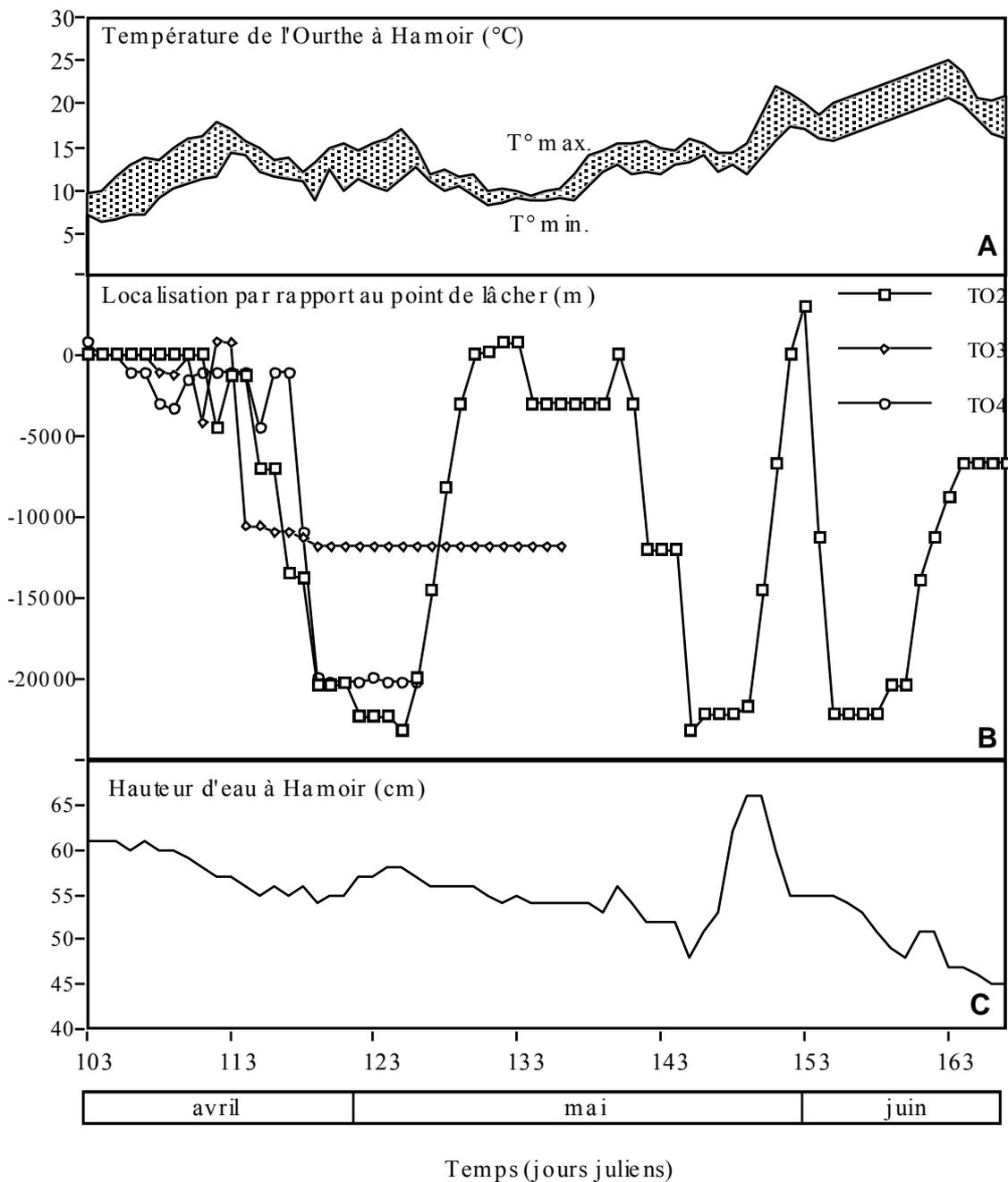
truite n°	domaine vital (m)	distance totale parcourue (m)	moyenne ± D.S. M.J.N. (m)
TO2	26.250	15.1958	2337±3458
TO3	12.599	26.914	792±2209
TO4	20.950	32.840	1.216±2688
TO6	177	1.586	12±34
TO8	300	1.578	14±38

**Tableau 11.2. :** Valeurs des paramètres de mobilité et de dispersion des truites radio-pistées dans l'Ourthe pendant la période printanière et estivale

Des cinq truites, TO2 est celle qui montre le comportement le plus impressionnant et le plus inattendu (fig. 11.2.). Après son marquage, elle reste presque immobile durant 9 jours. Ensuite, son patron de mobilité n'est plus qu'une série d'allers-retours entre les barrages de Barvaux (limite amont) et de Chanxhe (limite aval), distants de 23 km (situation fig. 11.1.). Le temps nécessaire pour réaliser un « trajet simple » oscille entre 2 et 14 jours et nous avons enregistré un M.J.N. de plus de 14 km entre le 1 et le 2 juin 1996. La truite a malheureusement été capturée par un pêcheur le 14 juin 1996, à Sy, à mi-parcours entre Bomal et Chanxhe. Les analyses par tables de contingence indiquent que les distances parcourues par TO2 sont plus importantes lorsque le niveau de l'Ourthe varie de plus de 3cm entre deux jours successifs ( $\chi^2=10,830$ ;  $P=0,0044$ ).

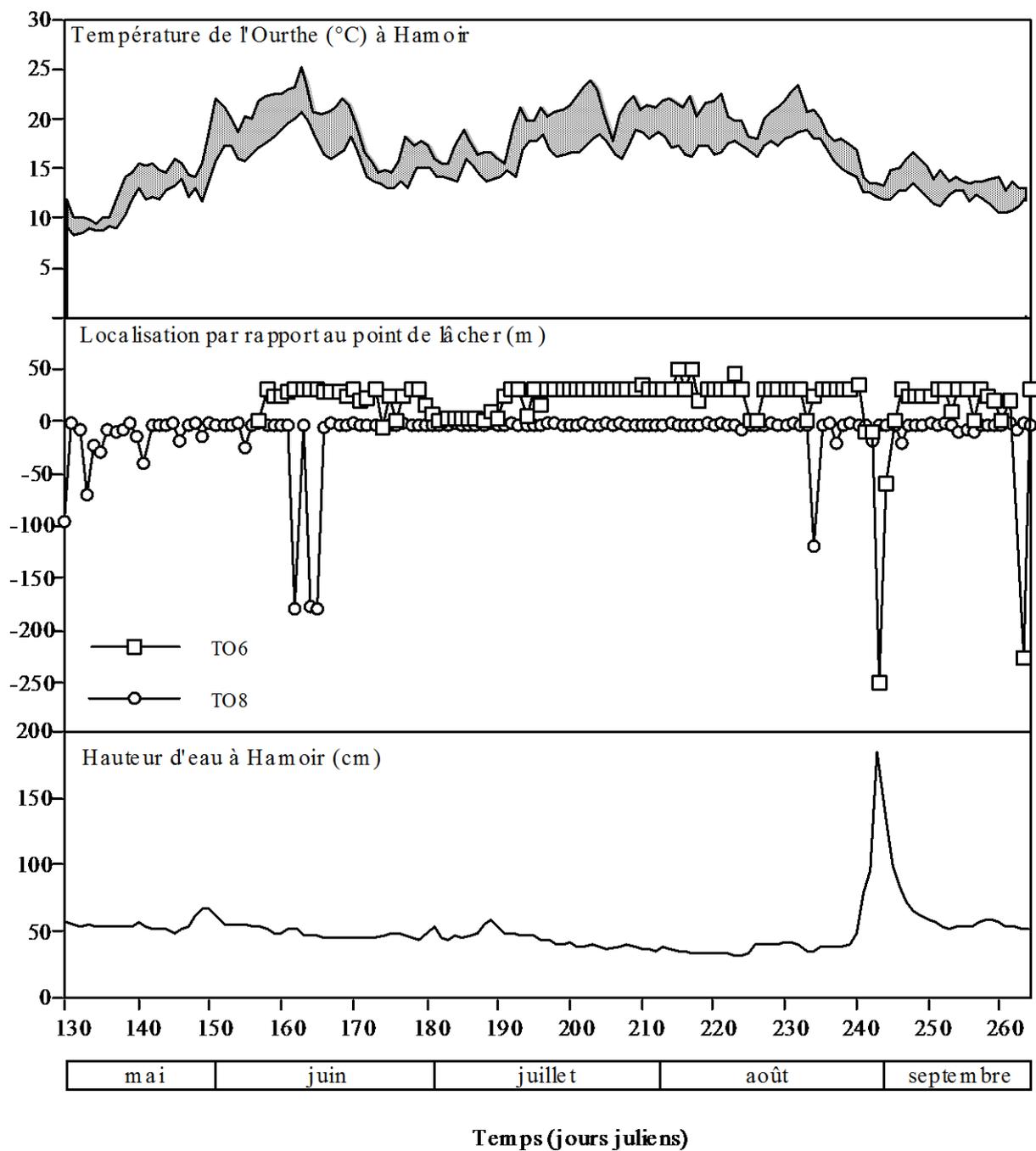
Les premiers jours de son suivi, la truite TO3 effectue des déplacements réguliers (M.J.N. pouvant atteindre 4,9 km) mais ne s'éloigne pas de plus de 6 km de son site de marquage (fig. 11.2.). Elle dévale ensuite de 11 km en 24 heures et se stabilise durant 24 jours en aval du village de Hamoir. Le 14 mai 1996, nous retrouvons l'émetteur, mais nous ignorons s'il a été expulsé, si la truite a été pêchée ou encore si elle morte (naturellement ou suite au marquage).

Le lendemain de son marquage, la truite TO4 réalise quelques mouvements d'aller-retour sur une étendue de 5 km (fig. 11.2.). Elle entame ensuite une dévalaison de plus de 19 km en 2 jours et se stabilise à Comblain-au-Pont (situation fig. 11.1.) pendant 8 jours. Elle est capturée par un pêcheur le 8 mai 1996. Les analyses par tables de contingence indiquent que les mouvements de TO3 et TO4 ne sont pas déclenchés par des conditions environnementales précises.



**Figure 11.2 :** Variations quotidiennes de la température de l'eau (A), de la position des truites radio-pistées (B) et de la hauteur d'eau à Hamoir (C) dans l'Ourthe du 11 avril 1996 au 14 juin 1996. Sur le graphique du centre le point 0 correspond au point de lâcher des truites.

TO6 et TO8 sont restées en permanence dans la zone où nous les avons marquées, respectivement en aval des barrages des Grosses Battes (infranchissable à cette époque; photo 11.2.) et de Chanxhe (contournable par un bras latéral, photo 11.1.). Leurs domaines vitaux sont inférieurs à 300 m (fig.11.3.) et les mouvements les plus longs ont été observés soit lors de hausses de température (mi-juin; fig. 11.3.), soit lors de fortes élévations du niveau d'eau (crue de la fin du mois d'août 1996).



**Figure 11.3. :** Variations quotidiennes de la température de l'eau (A), de la position des truites radio-pistées (B) et de la hauteur d'eau à Hamoir (C) dans l'Ourthe, du 08 mai 1996 au 21 septembre 1996. Sur le graphique du centre le point 0 correspond au point de lâcher des truites.

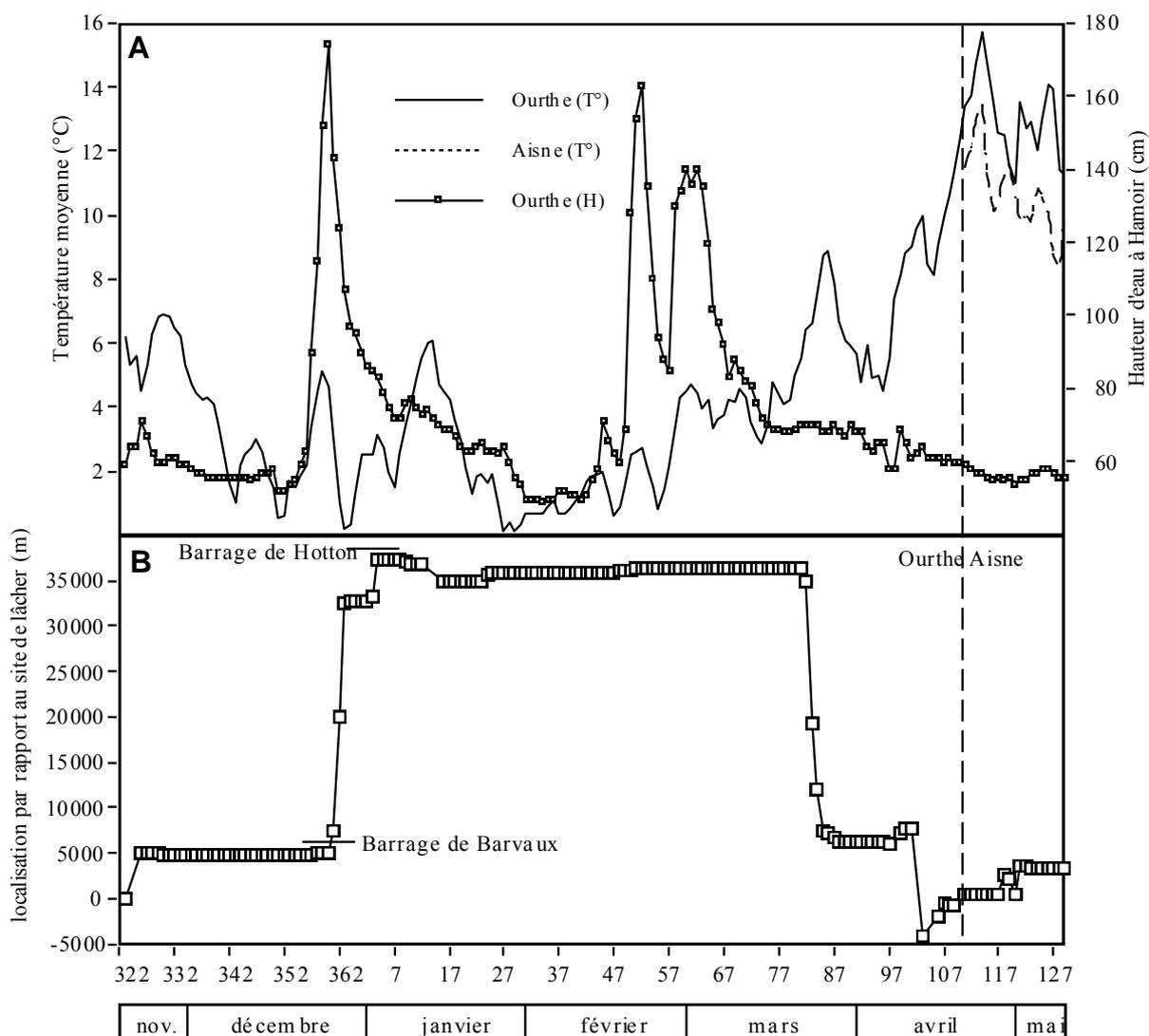
La comparaison des paramètres de mobilité et de dispersion entre les truites de l'Ourthe et les truites de l'Aisne suivies à la même époque est présentée dans le tableau 11.3.

rivière	n	taille du dom. vit. ± DS (m)	M.J.N. ± DS (m)	taille des truites ± DS (cm)
<b>Aisne</b>	11	562±1376 <sup>b</sup>	31±58,9 <sup>b</sup>	32,0±6,2 <sup>b</sup>
<b>Ourthe</b> (truites déplacées)	3	19993±6882 <sup>a</sup>	1499±526,3 <sup>a</sup>	45,7±1,7 <sup>a</sup>
<b>Ourthe</b> (truites aval barrage)	2	239± 61 <sup>ab</sup>	25,5±1,4 <sup>ab</sup>	45,9± 1,9 <sup>a</sup>

**Tableau 11.3.:** Comparaison de la mobilité et de la dispersion des truites de l’Aisne (n=11, Ovidio 1999) et de l’Ourthe (truites déplacées de leur site de capture (n=3) et truites capturées et relâchées en aval de barrages (n=2) pendant la période printanière et estivale. Les valeurs comprenant une lettre identique en indice ne diffèrent pas entre elles au seuil de signification  $p < 0,05$  (test U de Mann-Whitney) (M.J.N. est le mouvement journalier net)

### 11.3.2. Migration de reproduction automnale (TO1)

Juste après son marquage (17 novembre 1995), TO1 quitte l’Aisne et est localisée trois jours plus tard dans l’Ourthe (fig. 11.4.), bloquée dans sa migration en aval en aval du barrage mobile de Barvaux (voir Ovidio et al., 1996 pour plus de détails concernant son comportement face à l’obstacle). Ce n’est que le 25 décembre, à la suite d’une crue, qu’elle parvient à franchir l’obstacle et effectue un déplacement vers l’amont de plus de 30 km en 3 j. Une forte chute de température est associée à un arrêt de la migration pendant 6 j., qui reprend aussitôt après un petit réchauffement. La truite est alors confrontée au barrage fixe de Hotton (situation figure 1) qu’elle ne parvient pas à franchir. Elle dévale de 2 km et se stabilise à Hotton jusqu’au 22 avril. Durant cette période de stabilisation, aucune activité de frai ne peut être détectée. Le 23 avril, probablement à la suite d’un réchauffement important de l’eau, TO1 dévale en 3j. dans la zone de confluence Ourthe-Aisne et finit par pénétrer dans l’Aisne (homing post-reproducteur) le 20 avril 1996 alors que la température de l’Ourthe augmente fortement (il s’agit peut-être d’un comportement de thermorégulation comportementale). Elle a parcouru plus de 90 km en 153 j. (M.J.N. moyen: 591 m). TO1 continue sa progression dans l’Aisne et est finalement retrouvée morte le 8 mai 1996 pour une raison inconnue.



**Figure 11.4. :** Variations quotidiennes de la température de l'eau et de la hauteur d'eau (A) et de la position de la truite TO1 (B) par rapport à son point de lâcher, du 17 octobre 1995 au 5 mai 1996.

## 11.4. Discussion

### 11.4.1. Période printanière et estivale

Les trois truites artificiellement déplacées et suivies dans l'Ourthe au cours de la période printanière et estivale ont été particulièrement mobiles et ont occupé des domaines vitaux très étendus comparativement aux truites suivies dans l'Aisne à la même époque (Ovidio, 1999). Il est particulièrement difficile de quantifier l'importance du biais « déplacement forcé » qui nous était imposé par la présence de barrages très difficilement franchissables dans le secteur de capture, puisque nous n'avons pas pu suivre des truites de l'Ourthe, non déplacées, dans des secteurs dépourvus d'obstacles majeurs, exception faite de TO8. Par ailleurs, il est malheureusement impossible de savoir si les truites capturées au pied du barrage des Grosses Battes étaient réellement bloquées dans leurs déplacements, ou si elles

y avaient naturellement établi leur gîte, notamment en raison de l'abondance de la nourriture disponible (cf. mise en évidence de la forme « truites de barrage » chapitre 12.).

Quoi qu'il en soit, le déplacement forcé est probablement à l'origine d'un trouble temporaire du comportement dans les premiers jours du suivi. Une étude (Armstrong & Herbert, 1997) a montré que des truites (*S. trutta*) artificiellement déplacées en amont et en aval de leur site de capture (de 800 à 3600 m) effectuent généralement un homing vers ce même site. Ce retour au gîte peut débuter 65 minutes après la remise à l'eau. De même, le retour d'individus artificiellement déplacés dans la zone ou au site précis de leur capture a été noté chez de nombreuses espèces de poissons appartenant à différentes familles : *Pylodictis olivaris* (Hart & Summerfelt, 1973), *Esox lucius* (Langford, 1979), *Micropterus salmonides* (Peterson, 1975; Mesing & Wicker, 1976), *Gobio gobio* (Stott *et al.*, 1963), *Phoxinus phoxinus* (Kennedy & Pitcher, 1975), *Abramis brama* (Malinin, 1970, 1971; Langford, 1979, 1981) et chez *Barbus barbus* (Philippart, 1977, Baras, 1992). Dans notre étude, l'ampleur du transfert (plus 30 km) a probablement empêché ce phénomène et les truites ont du s'adapter dans un nouvel environnement, tout à fait nouveau et inconnu.

L'écart de taille entre les truites des deux cours d'eau (Ourthe et Aisne) pourrait être à l'origine d'une différence de mobilité. En effet, Shetter (1968) et Young (1994) affirment que les exigences spatiales de la truite commune sont fonction de la taille de l'individu et situent la limite des individus les plus mobiles à  $\geq 34$  cm. D'après ces auteurs, ce phénomène pourrait être en partie expliqué par une différence de régime alimentaire, plutôt piscivore chez les grands individus et invertivore chez les plus petits. Cela obligerait les premiers à se déplacer davantage pour trouver leur nourriture ou à coloniser des sites particulièrement riches en poissons, comme les zones à l'aval des barrages. Cette explication ne nous semble pas suffisante puisque des analyses des contenus stomacaux de truites de l'Aisne montrent que des individus de moins de 34 cm se nourrissent aussi bien de poissons que d'invertébrés et que des individus de grande taille peuvent être principalement, voire exclusivement insectivores (Giroux et Ovidio, résultats non publiés). Dans l'Aisne, nos recherches (Ovidio, 1999) suggèrent que l'étendue du domaine vital des truites est positivement corrélée avec la taille des individus dans la gamme 26-57 cm, mais qu'il n'en est pas de même pour la mobilité (moyenne des mouvements journaliers nets). Ces résultats contrastent avec ceux de Miller (1957) sur la truite fardée *Oncorhynchus clarki* chez qui ce sont les plus petits individus qui occupent les plus vastes domaines vitaux. Cette dernière étude, réalisée par marquage-recapture est toutefois sujette à des critiques d'ordre méthodologique puisque cette technique n'est pas adéquate pour étudier la mobilité des poissons (Gowan *et al.*, 1994; Baras, 1998, Ovidio *et al.*, soumis, cf. chapitre 7).

L'environnement dans lequel évoluent les poissons peut également être la cause d'une différence de comportement. Contrairement à l'Aisne, l'Ourthe moyenne ou inférieure n'est pas typique de la zone à truite et à ombre (Huet, 1949) et les caractéristiques hydrodynamiques des deux cours d'eau sont substantiellement différentes (cf. présentation du site d'étude). La longueur des séquences de faciès (succession de faciès d'écoulement, souvent marquée par l'alternance radier/profond, Malavoi, 1989) est plus grande dans l'Ourthe que dans l'Aisne et pourrait forcer les truites de l'Ourthe à effectuer de plus amples déplacements pour trouver les microhabitats contrastés requis pour accomplir différentes activités (alimentation, repos). De plus, la densité de population en truites beaucoup plus faible dans l'Ourthe que dans l'Aisne, est certainement responsable d'une diminution de la compétition intraspécifique pour l'occupation des gîtes. Ainsi, une truite de l'Ourthe a peut-

être plus de facilité à réintégrer un de ses gîtes ou à en retrouver un nouveau après un déplacement. Une mobilité plus élevée chez des individus qui évoluent dans des cours d'eau de grandes largeurs a également été observée par Cargill (1980) et Bjorn & Mallet (1964) chez *Oncorhynchus mykiss* et par Young (1996) chez *Oncorhynchus clarki*.

Quelle que soit la cause de l'hyper-mobilité observées chez certains individus de l'Ourthe, le radio pistage printanier montre une fois encore que les truites ne sont pas nécessairement hyper-sédentaires à cette époque de l'année, contrairement à ce qu'indiquent beaucoup d'études par marquage-recapture (Klein, 1974; Solomon & Templeton, 1976; Jackson, 1980; Bachman, 1984, Harcup *et al.*, 1984; Hesthagen, 1988). On notera aussi qu'une fréquence de localisation trop faible nous aurait empêché d'observer des comportements aussi surprenants que celui de TO2.

#### 11.4.2. Migration de reproduction automnale (TO1)

Malgré son déplacement forcé, TO1 montre un patron de mobilité semblable à celui de truites non déplacées, radio-pistées dans l'Aisne et dans l'Ourthe au cours de la période de reproduction (chapitres 8 et 9), mis à part la longue période de stabilisation printanière à Hotton (limite amont de la migration). Un homing post-reproducteur a même été observé vers son site de lâcher artificiel. Il n'est pas judicieux de comparer les facteurs environnementaux déclenchant la migration vu l'époque tardive à laquelle le déplacement forcé a été réalisé.

Par ailleurs, nous avons mis en évidence que les barrages de Barvaux (mobile) et de Hotton (fixe) sont susceptibles de retarder fortement, voire d'empêcher, les migrations de truites dans cette portion de l'Ourthe.

## PARTIE IV.a

### Chapitre 12.

# Observations préliminaires sur une tactique comportementale particulière chez la truite commune *S.* *trutta* radio-pistée en hydrosystème anthropisé

Ovidio, M., Baras, E., Philippart, J.C. A preliminary investigation on particular behavioural tactics of trout (*Salmo trutta* L.) in man modified river. Submitted in *Aquatic Living Resources*

## **Chapitre 12. A preliminary investigation on particular behavioural tactics of brown trout (*Salmo trutta* L.) in man-modified river**

### **Abstract**

This note briefly reports on the identification, in a large, man-modified, river ecosystem, of a particular behavioural tactic of trout *Salmo trutta* L, which is intermediate between the lake and sea trout strategies. Radio tracking revealed that these trout consistently occupied all year round the downstream reaches of weirs or dams despite these represented no physical obstacle. In this environment, trout achieved growth rates that exceeded by far the freshwater standards and be compared with the growth of sea trout during their marine stage. This indicates that the dam-sitting tactics (*i.e.* restricted mobility within or between rivers and tributaries) could prove an adequate alternative to a diadromous life-style, especially when considering the hazards inherent to long migrations between sea and freshwater, and their eventual failure in canalised and dammed rivers and streams.

key words: trout, *Salmo trutta*, ecotype, migration, behavioural tactics, residency, growth

### **Résumé**

Dans les grandes rivières fortement modifiées par l'homme, nous avons observé que la truite commune *Salmo trutta* L. peut adopter une tactique d'utilisation de l'espace intermédiaire entre celles de la truite de lac et de la truite de mer. Les suivis par radio-pistage indiquent que ces individus étaient quasi constamment localisés en aval des barrages, mais que ce comportement n'était pas dû au blocage physique provoqué par l'obstacle. Dans ces environnements, les truites ont atteint des croissances comparables à celles de truites de mer en phase marine. Cette tactique comportementale particulière peut être considérée comme une alternative à la diadromie qui permet d'éviter les dangers de la migration en mer dans les rivières canalisées et barrées d'obstacles.

Mots-clés: truite, *Salmo trutta*, écotype, migration, tactiques comportementales, résidence, croissance

## 12.1. Introduction

Salmonid fishes have adopted contrasted life styles and mobility patterns (*e.g.* Thorpe, 1988; Groot & Margolis, 1991; Baglinière & Maisse, 1991; Elliott, 1994). The brown trout *Salmo trutta* L. is undoubtedly amongst the species which exhibit the largest diversity of life history strategies or forms. Three ecotypes have been identified: the diadromous sea trout (*S. trutta trutta*), the freshwater resident brown trout (*S. trutta fario*) and the lake trout (*S. trutta lacustris*), which makes spawning migration in lake tributaries. These three ecotypes showed contrasted mobility patterns and growth rates but not systematically differ on morphological and genetic traits (Krieg & Guyomard, 1991; review *in* Elliott, 1994) and may coexist within the same rivers (Baglinière *et al.*, 1989; Baglinière & Maisse, 1991, Elliott; 1994).

During the past decades, there have been several attempts to quantify and understand the respective advantages of migration and residency (Northcote, 1978; Bachman, 1982; Harden Jones, 1984; L'Abée-Lund *et al.*, 1989; Berg & Jonsson, 1990; Gowan *et al.*, 1994). In comparison to a freshwater resident life style, where trout feed mainly on the drifting invertebrates, the migration to rich feeding areas in the sea may enable higher growth, better fitness, larger eggs and greater reproductive success of individuals. However, the migratory life style imposes additional predation hazards during the smolt and marine stages (Whelan, 1993), which may trade off, at the population level, the advantage granted at the individual level. From an ecological point of view, the coexistence of different forms within the same river suggests that none of the space utilisation patterns provides a definite strategic advantage over the other(s).

Nevertheless, we believe that the existence of these three forms of trout is maybe too reductionist and probably the cause of the utilisation of sampling methods principally adapted to the identification of extremes strategies or forms (Gowan *et al.*, 1994; Baras, 1998; Ovidio *et al.*, submitted). Thanks to his remarkable plasticity, the brown trout would presumably adopt intermediate life history strategies or forms that had never been investigated by appropriate methods.

In river ecosystems flowing through industrialised regions, further restrictions on the migratory strategy have been imposed by frequent damming for hydroelectricity, water regulation or navigation purposes. In some situations, these contributed to the extinction of anadromous sea trout and salmon *Salmo salar* (see Philippart, 1987; Philippart *et al.*, 1988, 1994, for the River Meuse). Large trout are frequently encountered in the downstream vicinity of these dams and weirs and often regarded as migratory fish unable to clear the obstacle. However, this behaviour may also be regarded as a restricted (within river or between rivers) migration strategy reducing the hazards of seaward migration, but still enable growth rates (high density of fish prey and high oxygen level in the downstream reaches of dams). This note briefly reports on a preliminary study on the behavioural tactics of these « dam trout » or « large river trout » in the Belgian River Meuse basin. Daily positioning by telemetry was selected as the main investigation method, in accordance with comments by Gowan *et al.* (1994) on the restricted mobility paradigm in stream salmonids.

## 12.2. Study area, material and methods

The study was conducted in the River Ourthe, the main tributary of the River Meuse in Southern Belgium (50°22'09" N, 5°32'10" E), and in one of its sub-tributaries, the Aisne stream. The middle part of the River Ourthe and the Aisne stream are equipped with small weirs (< 1 m in height) which represent no major obstacle to the free circulation of fishes, excepted for the « Barvaux dam » (Ovidio *et al.*, 1996). The lower part of the River Ourthe contains five higher weirs and dams, of which the highest, the Grosses Battes dam is set at 2 km of the confluence with the River Meuse. A more precise description of the environment has been provided by Ovidio *et al.* (1998) and Ovidio (1999).

Trout were captured in traps at weirs and dams or by electric fishing. They were tagged with surgically implanted radio transmitters, using the procedure evaluated by Birtles (1995) and Baras *et al.* (submitted), ensuring that the weight of the transmitter in the air would not exceed 2.0 % of the trout's body weight. The trout were released precisely in the place where they had been captured immediately after they had recovered and showed spontaneous swimming. From mid October 1995 to mid June 1998, 30 trout (26.6-55.2 cm, 233-2217 g) were tagged and positioned daily until the end of the transmitter battery life. Additional locations were made during 24-h cycles to document the extent of their daily activity area (Giroux *et al.*, submitted; Ovidio *et al.*, submitted).

## 12.3. Results and discussion

The 30 radio-tagged trout showed contrasted mobility patterns, with ranges extending from 30 m to more than 40 km. Daily migrations as long as 12.5 and 15.5 km were observed, during late autumn-early winter and early or mid spring, respectively. These have been detailed in elsewhere (Ovidio *et al.*, 1998; Ovidio, 1999; Ovidio *et al.*; in press). Three of the trout exhibited behaviours which corresponded to the « dam trout » behaviour.

Trout A (480 mm - 1550 g, aged 5+) was tagged on 4 June, 1996 in the River Ourthe, downstream of the weir of Chanxhe, which could be cleared in all seasons by a circumventing stream. On 10 October 1996, the trout migrated 18.2 km upstream to the Lambrée stream, where it stayed for seven days and presumably spawned. One month later, it descended to its site of capture and remained there until mid-March 1997.

Trout B (285 mm - 275 g, 3+) was captured in the fish pass of the weir at Bomal, on the Aisne stream on 22 April 1996 and was released upstream of the weir. Ten days later, it moved downstream of the weir and consistently occupied a most restricted range (< 30 m) until mid-March 1997, and obviously made no spawning migration during winter.

Trout C (438 mm - 1083 g, 3+) was captured by electric fishing downstream of the Grosses Battes dam, in the River Ourthe, on 8 May 1996. Its home range during spring, summer and autumn never extended over more than 100 m downstream of the spillway. On several occasions, the trout while actively chasing shoals of cyprinid fishes (essentially bleak *Alburnus alburnus* and roach *Rutilus rutilus*). On 15 October, trout C was captured by electric fishing and released upstream of the dam. It strayed 2 km upstream then homed and occupied the same range as before its capture. This observation supports the interpretation

that the restricted mobility of trout C did not originate from a physical constraint by the dam but rather corresponded to a behavioural tactic. In late December, when the temperature in the River Ourthe fell down to 0°C, the trout moved downstream to the River Meuse, which was 3-4°C warmer. From January to mid-March 1997, it moved back and forth, in between the R. Meuse and the Grosses Battes dam, the latter locations corresponding to increasing water temperature and decreasing water levels. Although this fish migrated during winter, there is no evidence that it spawned as no spawning redd is available, neither in the R. Ourthe downstream of the dam, nor in the canalised R. Meuse.

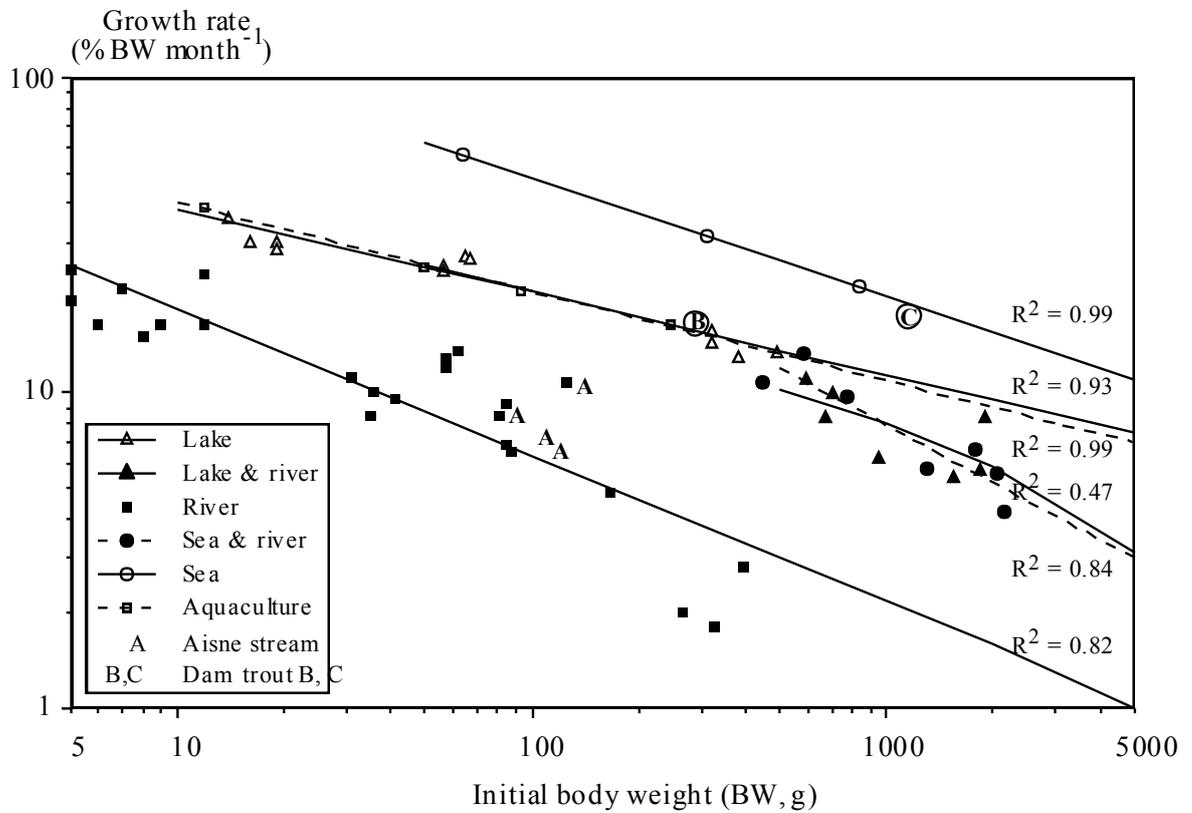
For all three trout, twenty-four hours tracking cycles and occasional positioning during twilight or night periods provided evidence that fish located by day in the vicinity of dams or weirs remained within the same area at other periods of the nycthemeral cycle.

Despite intensive fishing efforts, trout A escaped all recapture trials and its growth is unfortunately unknown. Trout B was recaptured twice by electric fishing on 11 July and 27 November 1996, when it was identified as a sexually mature male. It weighed 399 and 470 g, respectively. This corresponded to a mean monthly growth rate of 9.1 % over 7.5 months and as high as 16.8 % from late April to mid-July, when the trout also fed on drifting juveniles of grayling *Thymallus thymallus* (gastric tubing, unpublished data). The comparison with growth rates in the literature (fig. 12.1.) indicates that trout B grew about twice or thrice as fast as trout of similar size in riverine environments. These include the rich chalk streams of Southern England, Northwestern (Normandy) and Western France (Poitou-Charentes), which are warmer than the Aisne stream and renown for fast growing brown trout (Baglinière & Maise, 1991; Euzenat *et al.*, 1991). The individual growth rates of VI-tagged trout in the Aisne stream during the same period of 1996 (fig. 12.1.) support the idea that the Aisne stream is not a specially fast growing environment. Trout B even grew at slightly faster than brown trout fed with maximum food rations of insects in aquaculture environments, at an optimal rearing temperature ( $12.2 \pm 0.8$  °C; Elliott, 1975) and as fast as lake trout.

Trout C was recaptured on 15 October 1996. No egg nor milt was obtained by applying gentle abdominal pressure. It weighed 2302 g and had achieved a mean monthly growth rate of 17.5 % over 5.25 months. This exceeded by far all standards for resident freshwater trout, lake and sea trout. It was also much higher than the growth of trout fed with invertebrates in aquaculture environments (Elliott, 1975), presumably because trout C was - at least partly - foraging on fish preys accumulating downstream of the dam, of which the energy content is higher or more appropriate to trout (see comments by Boisclair & Leggett, 1989a,b). The growth of trout C could be compared with the growth rates of anadromous trout at sea (Berg & Jonsson, 1990), where their diet is dominated by fish (Pemberton, 1976). In most rivers, sea trout are reported as repeat sea migrants, with both immature and mature fish making annual migration to and from sea (Jonsson, 1985). They do not spend more than three months in sea water feed, very little in freshwater (Jonsson & Gravem, 1985; Berg & Jonsson, 1990) and can not achieve annual growth rates as high as that of trout C, which exhibited a sea-like growth rate over more than five months, despite the presence of the radio-transmitter.

Sexual maturity and reproduction is a considerable energetic investment, which may represent 46 % of the usable energy of brown trout (Lien, 1978). None of the two trout for which extremely fast growth was observed migrated to upstream spawning grounds during autumn or winter, at a time of the year when other trout made extensive movements in the

same rivers (Ovidio *et al.*, 1998). They presumably did not spawn but no information is available on their sexual maturation in 1996. At present, it is not possible to determine whether these fast growing fish are sterile individuals or fish with very late sexual maturity (trout C), or if these participate to spawning once in several years.



**Figure 12.1. :** Variation of monthly ponderal growth rate of trout, depending on initial body weight and environment. Monthly growth rates (MG, %) are calculated according with the equation in Maisse and Baglinière (1991):  $MG = 280 (\log W_f - \log W_i) / (t_f - t_i)$ , where  $W_f$  and  $W_i$  are the final and initial body weights, at time  $t_f$  and  $t_i$ , respectively. The solid and dotted lines are models reconstructed from data on mean growth rates reported by Elliott, 1975; Lobon-Cervia *et al.*, 1986; Mortensen *et al.*, 1988; Berg & Jonsson, 1990; Champigneulle *et al.*, 1990, 1991; Euzenat *et al.*, 1991; Maisse & Baglinière, 1991; Newman, 1993. The growth in aquaculture refers to fish at  $12.2 \pm 0.8$  °C receiving maximum food rations over 42 d (Elliott, 1975). The data from the Aisne stream are individual growth rates of trout in 1996, to be compared with that of trout B, which lives in the same stream.

#### **12.4. Conclusion**

These preliminary results support the idea that the presence of large trout in the downstream reaches of navigation or water regulation dams can not be systematically assimilated to an obstruction to their free circulation in rivers. It may indeed correspond to a dam-sitting tactics which enables them to achieve faster growth while reducing the predation risks inherent to long range migrations. The interdiction of fishing practices in the downstream reaches of dams in most western European countries further reduces these risks and increases the value of this strategy in canalised and dammed environments, where the numerous obstacles to the free circulation of fish may cause the eventual failure of the diadromous strategy.

At present, due to the limited sample size and tracking over a single year, it is not possible to give any statement, neither about the proportion of the trout population which adopts to this particular behavioural tactics, nor about their longevity and consistency of this behaviour over consecutive years. Furthermore, since some of these fish obviously do not make spawning migrations each year, it is impossible to determine their quantitative contribution to recruitment and thus the overall efficiency of their behaviour in the long run. As a corollary, it is uncertain whether this behaviour increases the fitness of the fish, and can be interpreted as an actual « strategy ». Coming studies using programmable transmitters, operating over several years with duty cycles, will investigate this topic, including a more detailed analysis of the relationship between fish mobility, condition and growth.

#### **Acknowledgements**

Michaël Ovidio received a Ph.D. research grant from F.R.I.A. ("Fonds pour la Formation à la Recherche dans l'Industrie et dans l'Agriculture") for a project on the behavioural ecology of trout. J.C. Philippart is a research associate of the Belgian F.N.R.S. This research is part of the "Meuse Saumon 2000" project, which is supported by the Ministry of Environment (D.G.R.N.E) of the Walloon Government. The authors wish to thank G. Rimbaud for field support.

## References

- Arnekleiv, J.V., Krabøl, M., 1996. The effects of induced floods on the upstream migration of adult brown trout, and the effects of water release on the postspawning downstream migration in a regulated Norwegian River. p. 172 In E. Baras & J.C. Philippart (eds), *Underwater biotelemetry*, Proceedings of the First conference and workshop on fish telemetry in Europe. University of Liège, Belgium.
- Bachman, R.A., 1982. A growth model for drift-feeding salmonids: a selective pressure for migration. p. 128-135 In E.L. Brannon & E.O. Salo (eds.) *Proceedings of salmon and trout migratory behavior symposium*. Univ. Washington, Seattle, USA.
- Baglinière, J.L. & G. Maise (eds), 1991. La truite: biologie et écologie, INRA Editions, Paris, 303 p.
- Baglinière, J.L., Maise, G., Lebaill, P.Y, Nihouarn, A., 1989. Population dynamics of brown trout (*Salmo trutta* L.) in a tributary in Brittany (France): spawning and juveniles. *J. Fish Biol.* **34**: 97-110.
- Baras, E., Birtles, C., Westerloppe, L., Thoreau X., Ovidio, M., Jeandrain, D., Philippart, J.C. in press a. A critical review of surgery techniques for implanting telemetry devices into the body cavity of fish. In Y. Le Maho (ed.), *Proceedings of the 5th European conference on wildlife telemetry*. Strasbourg, France, 26-30 August 1996: 10 p.
- Berg, O.K, Jonsson, B., 1990. Growth and survival rates of the anadromous trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River, northern Norway. *Envir. Biol. Fishes* **29**, 145-154.
- Birtles, C., 1995. Evaluation histologique et comportementale d'une méthode de marquage biotéléométrique par implantation chirurgicale chez la truite commune juvénile (*Salmo trutta* L.). B. Sc. Thesis Zool. Sci., Univ. Liège, Belgium: 35 p.
- Boisclair, D. & W.C. Leggett, 1989a. Among population variability of fish growth. I. Influence of the quantity of food consumed. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 457-467
- Boisclair, D., Leggett, W.C., 1989 a. Among population variability of fish growth. I. Influence of the quantity of food consumed. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**, 457-467
- Champigneulle, A., Buttiker, B., Durand, P., Melhaoui, M., 1991. Principales caractéristiques de la biologie de la truite (*Salmo trutta* L.) dans le Léman et ses affluents. p. 153-182 in: J.L. Baglinière et G. Maise (eds) *La Truite: Biologie et Ecologie*. INRA, Versailles, France.
- Champigneulle, A., Melhaoui, M., Gerdeaux, D., Rojas-Beltran, R., Gillet, C., Guillard, J., Moille, J., 1990. La truite commune (*Salmo trutta* L.) dans le Redon, un petit affluent du lac Léman. II. Caractéristiques des géniteurs de truite de lac (1983-1988) et premières données sur l'impact des relâchers d'alevins prégrossis. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **319**, 197-212.
- Elliott J.M., 1975. The growth rate of brown trout, *Salmo trutta* L., fed on maximum rations. *J. Anim. Ecol.* **44**: 805-821.
- Elliott J.M., 1994. Quantitative Ecology and the Brown trout. Oxford Series in ecology and Evolution. Eds Robert M. May and Paul H. Harvey. Oxford University press, 1994, 286 p.
- Euzenat, G., Fournel, F., Richard, A., 1991. La truite de mer en Normandie-Picardie. p.183-213 In J.L. Baglinière & G. Maise (eds), *La truite: biologie et écologie*. INRA Editions, Paris.
- Gowan, C., Young M.K., Fausch K.D., Siley, S.C, 1994. Restricted movements in stream salmonids: a paradigm lost. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **51**, 2626-2637.
- Groot, C., Margolis, L. (eds), 1991. *Pacific salmon life histories*. University of British Columbia Press, Vancouver. 564 p.
- Guyomard, R., 1991. Diversité génétique et gestion des populations naturelles de truite commune. In J.L. Baglinière & G. Maise (eds), *La truite: biologie et écologie*. INRA Editions, Paris: 215-235.
- Guoyard, R., Grevisse, G., Oury, F.W., Davaine, P., 1984. Evolution de la variabilité génétique inter et intrapopulations de Salmonidés issus de mêmes pools génétiques. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41**, 1024-1029.
- Harden Jones, F.R., 1984. Fish migration. Edward Arnold Publ. Ltd, London: 325 p.
- Jonsson, B., 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Trans. am. Fish. Soc.* **114**: 182-194.
- Jonsson, B, Gravem, F., 1985. Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Envir. Biol. Fishes* **14**: 281-293.

- Krieg, F., 1984. Recherche d'une différenciation génétique entre population de *Salmo trutta*. M.S. Thesis, Fac. Sci. Univ. Paris Sud, Orsay, 92 pp.
- L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B., Jensen, A.J., Sættem, L.M., Heggberget, T.G., Johnsen B.O., Næsje, T.F., 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout (*Salmo trutta* L.). *J. An. Ecol.* **58**, 525-542.
- Lien, L., 1978. The energy budget of the brown trout population of Øvre Heimdalsvatn. *Holarct. Ecol.* **1**: 279-300.
- Lobon-Cervia, J., Montañes, C., de Sostoa, A., 1986. Reproductive ecology and growth of a population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in an aquifer-fed stream of Old Castile (Spain). *Hydrobiologia* **135**, 81-94.
- Maisse, G., Baglinière, J.L. 1991. Biologie de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans les rivières françaises. p. 25-45 In J.L. Baglinière & G. Maisse (eds), La truite: biologie et écologie. INRA Editions, Paris
- Mortensen, E., Geertz-Hansen, P., Marcus, E., 1988. The significance of temperature and food as factors affecting the growth of brown trout, *Salmo trutta* L., in four Danish streams. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **35**, 533-544.
- Newman, R.M., 1993. A conceptual model for examining density dependence in the growth of stream trout. *Ecol. freshw. Fish* **2**: 121-131.
- Northcote, T.G., 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes. p. 326-359 In S.D. Gerking (ed), Ecology of freshwater fish production. Blackwell, Oxford.
- Ovidio, M., Birtles, C., Baras, E., Philippart, J.C., 1996. A preliminary telemetry investigation on the obstacles to anadromous Salmonids migration in spawning streams of the Belgian Ardennes (river Meuse basin). p. 83-88 In M. Leclerc *et al.* (eds), Ecohydraulics 2000, *Proceedings of the Second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics*. INRS-Eau, Vol A.
- Ovidio, M., Birtles, C., Baras, E., Philippart, J.C., Giroux, F., in press. Daily and seasonal movements of radio-tagged brown trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes: mobility versus residency. In Y. Le Maho (ed.), *Proceedings of the Fifth European Conference on Wildlife Telemetry in Europe*. Strasbourg (France), 25-30 August 1996.
- Ovidio M., Baras E., Goffaux D., Birtles C., Phillipart J.C., 1998. Environmental unpredictability rules the autumn migrations of trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia*, **371/372**, 262-273.
- Ovidio M., 1999. Annual activity cycle of adult brown trout (*Salmo trutta* L.): a radio-telemetry study in a small stream of the Belgian Ardenne. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **352**, 1-18
- Pemberton, R., 1976. Sea trout in North Argyll Sea lochs: 2. Diet. *J. Fish Biol.* **9**, 195-208.
- Philippart, J.C., 1987. Histoire de l'extinction et de la problématique de la restauration des salmonidés migrateurs. p. 125-137 In M. Thibault & R. Billard (eds), La restauration des rivières à saumons. INRA, Paris.
- Philippart, J.C., Gillet, A., Micha, J.C., 1988. Fish and their environment in large European river ecosystems. The River Meuse. *Sciences de l'Eau* **7**, 115-154.
- Philippart, J.C., Micha, J.C., Baras, E., Prignon, C., Gillet, A., Joris, S., 1994. The Belgian project "Meuse Salmon 2000". First results, problems and future prospects. *Water Sci. Technol.* **29**, 315-317.
- Thorpe, J.E., 1988. Salmon migration. *Sci. Prog.*, Oxford **72**: 345-370.
- Whelan, K.F., 1993. Decline of sea trout in the west of Ireland: an indication of forthcoming marine problems for salmon ? p. 171-183 In D. Mills (ed.) *Salmon in the sea and new enhancement strategies*. Fishing News Books, London, UK.

## PARTIE IV

### RESULTATS BIOLOGIQUES

#### b) Utilisation du micro-habitat

Ultérieurement aux suivis par radio-pistage, nous avons caractérisé le micro-habitat hydraulique utilisé par les truites de l'Aisne et établi des courbes d'utilisation de l'habitat pour la vitesse de courant, la profondeur et le substrat, ce qui n'avait jamais été réalisé auparavant par radio-pistage. Nous avons également tenté d'établir des relations entre la mobilité des truites et la structure physique de leur micro-habitat, première analyse du genre chez *S. trutta*. Les résultats sont présentés dans le chapitre 13, sous la forme d'un article rédigé en anglais à soumettre prochainement pour publication.

Ensuite, grâce au suivi de quelques individus (étude de cas) dans une zone de confluence entre l'Aisne et une résurgence souterraine, nous étudions brièvement le rôle possible de la variable « température » dans le choix d'un micro-habitat de rivière par la truite commune. ces résultats sont présentés dans le chapitre 14.

## PARTIE IV.b

### Chapitre 13.

#### Relation entre la structure de l'habitat et la mobilité de la truite commune *S. trutta* dans une petite rivière

Ovidio, M., Brucy, C., Philippart, J.C., Baras, E. Relationship between habitat structure and the mobility of brown trout in a small stream. A soumettre.

## **Chapitre 13. Relationship between habitat structure and the mobility of brown trout in a small stream**

### **Abstract**

Habitat utilisation studies have frequently overlooked the role of habitat structure on the mobility pattern of fish. From 1996 to 1998, 14 trout (266-428 mm FL) were radio-tracked during spring and summer in the Aisne stream (Belgian Ardennes) and their habitat was later quantified with respect to depth, substratum, water velocity at the surface of the water ( $V_s$ ) and at 10 cm above the substratum ( $V_{10}$ ), and their heterogeneity (i.e. coefficient of variation of each factor). Trout occupied seasonal home ranges from 9 to 327 m long, with depth,  $V_s$  and  $V_{10}$  ranging from 18 to 111 cm, from 7 to 80  $\text{cm s}^{-1}$  and from 2 to 43  $\text{cm s}^{-1}$ , respectively. They showed restricted mobility inside their home range since the mean net daily journeys never exceeded 60 m, and were less than 10 m for eight of 14 individuals. Differences between individual mobility patterns were partly accounted for by differences in the habitat structure of their home range, and essentially by the heterogeneity of surface water velocities ( $r^2$  of 0.456 and 0.691 for home range and net daily journeys, respectively). Other habitat features, including mean depth,  $V_s$  or  $V_{10}$  were not correlated with trout's mobility, except for depth heterogeneity, which was negatively correlated to the probability of long range (> 15 or > 40 m) movements. These findings indicate that trout behaviour is more influenced by the heterogeneity of habitat than by its average characteristics, and that habitat preferences of trout could hardly be characterised apart of their mobility, and vice versa.

Key-words: habitat, heterogeneity, space utilisation, mobility, telemetry, stream, trout

### **Résumé**

Les études sur l'utilisation de l'habitat ont souvent négligé le rôle de la structure de l'habitat sur les patrons de mobilité des poissons. De 1996 à 1998, 14 truites communes (266-428 mm LF) ont été radio-pistées au printemps et en été dans l'Aisne (Ardenne belge), et leur habitat a été caractérisé pour la profondeur, la vitesse de courant en surface ( $V_s$ ) et à 10 cm du fond ( $V_{10}$ ) et pour son hétérogénéité (coefficient de variation pour chaque facteur). Les truites ont occupé des domaines vitaux de 9 à 327 m de long, avec des profondeurs, des  $V_s$  et  $V_{10}$  comprises entre 18 et 111 cm, 7 et 80  $\text{cm s}^{-1}$  et 2 et 43  $\text{cm s}^{-1}$ , respectivement. La mobilité des truites était relativement faible. Les mouvements journaliers nets n'ont jamais excédé 60 m et étaient toujours inférieurs à 10 m pour 8 des 14 individus. Les différences entre les patrons de mobilité étaient partiellement expliquées par des différences de structure du micro-habitat, essentiellement par l'hétérogénéité de  $V_s$  ( $r^2$  de 0,456 et 0.691 pour le domaine vital et les mouvements journaliers nets). Les autres caractéristiques de l'habitat, comme les moyennes de profondeur, de  $V_s$  et de  $V_{10}$ , n'étaient pas corrélées avec la mobilité des truites, exception faite de l'hétérogénéité pour la profondeur qui était négativement corrélée avec la probabilité de réaliser des mouvements >15 ou >40 m. Ces observations indiquent que le comportement des truites est plus influencé par l'hétérogénéité de l'habitat que par ses caractéristiques moyennes, et que les préférences d'habitat peuvent être difficilement étudiées indépendamment de la mobilité, et vice versa.

Mots-clés: habitat, hétérogénéité, utilisation de l'espace, mobilité, télémétrie, rivière, truite

### 13.1. Introduction

Since the late 1970s, a considerable research effort has been dedicated to the study of habitat preference of freshwater fishes in order to determine the carrying capacity of rivers, and optimise flow management practices (Bovee & Cochnauer, 1977; Bovee, 1978, 1982; Hermansen & Krog, 1984; Milner *et al.*, 1985; Fragnoud, 1987; Baltz *et al.*, 1991; Jowett, 1990, 1992; Shuler *et al.*, 1994). With few exceptions, data of habitat use have been collected using punctual measurements, using direct observation from the banks, snorkeling, electric fishing, netting or trapping. Each technique has a specific accuracy, and may suffer from environmental limitations, or from specific biases, which can be circumvented or corrected to some extent (e.g. Bütticker, 1992; Baras, 1995 for electric fishing). These techniques enable the sampling of numerous fish of various size in a short time interval, and authorise the use of performing statistical tools, but they provide no more than a temporary photograph of habitat use, which can hardly be extrapolated beyond the time of the day and season when sampling is done.

This static approach is somehow contradictory with the fact that fish make daily and seasonal migrations, and it is strongly suggested that discrepancies between preference curves produced in different environments may originate not only from differences between sites, but also from differences between sampling times. Telemetry techniques may permit to bridge this gap, since they allow continuous sampling (almost) regardless of environmental conditions over long periods of time and enable further to test for differences between individuals (Baras & Lagardère, 1995; Winter, 1996). Telemetry could contribute further to answer a fundamental question which has never been addressed in field habitat studies: is the dynamics of habitat use influenced by habitat structure, and more particularly by habitat heterogeneity? A positive answer to this question would imply almost systematically that habitat preference of fish could hardly be characterised apart of their mobility, and vice versa.

These questions are of particular importance for brown trout, *Salmo trutta* L., for which most different preference curves have been produced based on electric fishing, snorkeling and observation from the banks (Shirvell & Dungey, 1983; Baglinière & Arribe-Moutonnet, 1985; Fragnoud, 1987; Baltz *et al.*, 1991; Heggenes *et al.*, 1991; Hayes & Jowett, 1994). Whereas telemetry techniques have been extensively used to monitor the movements of brown trout, essentially during the spawning runs (Clapp *et al.*, 1990; Meyers *et al.*, 1992; Young, 1995; Ovidio *et al.*, 1998), their application to fine-scale habitat studies has been less frequent. Trout are further known to behave like individuals (Heggenes, pers. com.), with contrasted mobility patterns, and their behaviour is thought to be influenced strongly by habitat structure. This study examined the habitat use and mobility of brown trout in a small salmonid stream of the Belgian Ardenne during spring and summer, in order to test whether mobility was influenced by habitat structure.

### 13.2. Study site

The study was conducted in the Aisne stream (River Meuse Basin), a small tributary of the R. Ourthe of which the confluence is sited in Bomal-sur-Ourthe (50°22'09" N, 5°32'10" E). The lower part of the Aisne stream is typical of the grayling zone (Huet, 1949): its slope averages 2.78‰, and its width ranges from 8-12 m. The erosion of a calcarous bedrock produced contrasted substrata ranging from fine pebbles to large rocks. The banks of the

stream are lined with deciduous and coniferous woods which restrict direct insolation by a margin of 43 to 70 %, and cause the stream to be cooler than most neighbouring rivers and streams. Over the annual cycle, water temperature in the Aisne stream ranges from 0.2 to 21.0 °C, and averages 9.2°C (data from 1990-1998). The fish assemblage is also typical from the grayling zone and consists essentially of brown trout (60.9 % of biomass) and grayling *Thymallus thymallus* (L.) (36.5 % of biomass). Parrs of Atlantic salmon *Salmo salar* L. reintroduced in the course of a restocking programme (Philippart *et al.*, 1994), sculpins *Cottus gobio* (L.) and stone loach *Barbatula barbatula* (L.) are also frequently encountered.

### 13.3. Methods

From 1996 to 1998, 14 brown trout (266-428 mm fork length; Table 13.1.) were captured by electric fishing (DEKA 5000 generator, Martburg, Germany) in the Aisne stream, tagged with surgically implanted radio transmitters (A.T.S. Inc., Isanti, USA; 40 MHz; Birtles *et al.*, 1995). Transmitters never exceeded 2.0 % of the fish body weight in the air, and were deemed to represent no excessive added weight (Baras *et al.*, in press). Fish were released at their exact capture site as soon as they had recovered from anaesthesia, in order to avoid any undesirable effect of long term stocking or displacement on their genuine behaviour. In spring and summer (21 March - 21 September), trout were detected each and every day in between 09:00 and 12:00 with a mobile receiving station (Fieldmaster receiver and loop antenna, A.T.S. Inc.) until the end of battery life, and thus over periods of time proportional to fish size and weight. Locations were measured to the nearest 0.5 m by reference to labelled marks lining the banks of the stream.

Habitat was not mapped at the time when the fish were tracked since measurements might have interfered with the genuine pattern of habitat use of radio tracked trout for a short or long period of time. Because habitat was characterised a posteriori, measures could be taken over a stream length corresponding exactly to the home range of each trout during the study. This precise correspondence was deemed to suppress the subjectivity bias in the delimitation of sampling areas, which is frequently encountered (but rarely circumvented) in habitat studies (Baras, 1995). Habitat was characterised from measured locations spaced 0.5-1.0 m on transects at 1 m (rapids) to 5 m intervals (pools). Measures were taken at a water level (checked on a limnometric scale) as close as possible (0-5 cm) to the average water level during the tracking study. Depth was measured to the nearest cm, and water velocity, at the surface of the water and at 10 cm above the substratum, was measured to the nearest cm s<sup>-1</sup> with a magnetic currentmeter (Marsh McBirney 2000). Substratum was estimated visually and ranked according to a modified Wentworth index (in Fragnoud, 1987). Shelters (crevices, rootwads) and aquatic vegetation were systematically noted. The stress was laid on these four variables only since several studies provided evidence that these were the key variables ruling habitat use by fish in general and trout in particular (Shirvell & Dungey, 1983; Raleigh *et al.*, 1984; Prenda *et al.*, 1997). The end and starting points of each transect were located to the nearest 1 cm with a theodolite (Tenimat 3F, Theis, Germany) in order to draw depth, substratum and water velocity maps of the stream to be compared later with the radio locations of the trout during the tracking study (Fig. 13.1. and 13.2.). For each transect, habitat heterogeneity for depth (or velocity) was obtained from the number of 10 cm isodepth curves crossed by the transect line, then the overall heterogeneity for the trout's home range was calculated as the coefficient of variation (%) of the mean number of curves over all transects characterising this range.

Trout			Tracking		Mobility					Habitat		
n°	Fork length (mm)	Body weight (g)	Study period	Days	Home range (m)	Mean N.D.J (m)	P J>5m (%)	P J>15m (%)	P J>40m (%)	Depth Mean [CV] (cm)	V <sub>s</sub> Mean [CV] (cm s <sup>-1</sup> )	V <sub>10</sub> Mean [CV] (cm s <sup>-1</sup> )
1	399	611	21Mar-10Aug 96	142	144	3.8	14.0	4.1	4.1	51 [0.649]	34 [0.294]	15 [0.335]
2	285	275	22Apr-21Sep 96	152	32	3.7	16.9	0.7	0.0	57 [0.310]	61 [0.163]	43 [0.183]
3	279	234	3Jun-12Aug 96	70	15	1.4	10.1	5.8	0.0	111 [0.134]	17 [0.129]	2 [0.315]
4	280	305	14Aug-21Sep 96	38	141	22.9	53.8	33.3	17.9	36 [0.422]	20 [0.348]	15 [0.237]
5	288	271	14Aug-21Sep 96	38	42	4.4	17.9	7.7	5.1	23 [0.399]	46 [0.172]	38 [0.334]
6	266	233	14Aug-21Sep 96	38	72	13.0	43.6	30.8	10.3	18 [0.441]	22 [0.281]	15 [0.294]
7	272	233	14Aug-21Sep 96	38	50	6.8	38.5	23.1	7.7	41 [0.421]	7 [0.270]	6 [0.272]
8	428	755	21Mar-20Jun 97	91	131	16.6	41.8	28.6	11.0	74 [0.603]	22 [0.435]	8 [0.438]
9	304	288	21Mar-20Jun 97	91	327	16.8	34.8	29.3	19.6	47 [0.450]	64 [0.344]	42 [0.356]
10	299	290	18Apr-20Jun 97	63	43	2.7	36.1	14.8	1.0	87 [0.134]	10 [0.129]	3 [0.315]
11	279	242	20May-10Jul 98	51	75	10.0	54.3	20.5	8.6	48 [0.461]	50 [0.293]	29 [0.289]
12	277	241	20May-10Jul 98	51	9	2.3	32.4	0.0	0.0	60 [0.401]	41 [0.231]	20 [0.235]
13	286	285	20May-30Jun 98	41	72	50.9	71.3	31.4	14.3	72 [0.599]	10 [0.435]	6 [0.438]
14	291	312	20May-10Jul 98	51	33	8.7	54.3	22.9	0.0	51 [0.310]	80 [0.163]	40 [0.183]

**Table 13.1.** : Mobility and habitat of the 14 trout tracked in the Aisne stream during spring and summer 1996 to 1998. N.D.J. = net daily journey (distance between places occupied at 1-d interval); P J>xm is the probability that the journey is longer than x m. V<sub>s</sub> and V<sub>10</sub> are the water velocities at the surface of the water and at 10 cm above substratum, respectively.

The habitat of trout was characterised by normalised utilisation curves for depth, water velocity and substratum. The behaviour of trout was characterised by its home range (i.e. longitudinal extension between the most upstream and downstream location), its absolute mobility (sum of net daily journeys divided by the duration of the study [d]), and its relative mobility expressed as the probability that trout moved over distances of 5, 15 or 40 m between consecutive days. These three scales were used in order to discriminate between movements associated to different biological connotations. Five meters was regarded as the minimum possible size of a residence area containing neighbouring resting places; 15 m corresponded to the mean home range of trout inside a single morphodynamic unit, and 40 m to the mean length of morphodynamic units in the Aisne stream, implying that journeys longer than this corresponded to a change of morphodynamic unit. Stepwise multiple regression analyses ( $F$  to enter = 4.0) were used to test for the relationships between the behaviour of trout (home range, absolute and relative mobility) and habitat structure (depth, water velocity at surface and bottom, and heterogeneity for these three variables) of their home range. Null hypotheses were rejected at  $P < 0.05$ .

#### **13.4. Results**

During spring and summer, trout in the Aisne stream occupied home range of most variable extensions (9-327 m), that were independent from the duration of the tracking period ( $P > 0.10$ ). Their habitat use was most contrasted as well, except for substratum (10-40 cm cobbles and stones). The mean depth, water velocity at the surface ( $V_s$ ) of the water and at 10 cm above the substratum ( $V_{10}$ ) in the resting places of trout ranged from 18 to 111 cm, from 7 to 80 cm  $s^{-1}$  and from 2 to 43 cm  $s^{-1}$ , respectively (Table 13.1.). Deeper and faster flowing places were occasionally occupied (Fig.13.3.). Habitat heterogeneity inside the home range of trout was generally higher for depth (CVs of 13.4-64.9 %) than for water velocity (CVs of 12.9-43.5 % for  $V_s$ , and 18.3-43.8 % for  $V_{10}$ ).

Model	Statistics
Log (HR) = 2.696 [0.307] + 1.527 [0.481] Log (CV V <sub>S</sub> )	F= 10.073, P= 0.0080, R <sup>2</sup> = 0.456
Log (NDJ) = -0.052 [0.190] + 3.487 [0.674] CV V <sub>S</sub>	F= 26.774, P= 0.0002, R <sup>2</sup> = 0.691
P <sub>5</sub> = 11.215 [11.529] + 98.418 [40.917] CV V <sub>S</sub>	F= 5.786, P= 0.0332, R <sup>2</sup> = 0.325
P <sub>15</sub> = 2.259 [6.553] + 155.707 [40.560] CV V <sub>S</sub> - 61.479 [27.313] CV D	F= 9.017, P= 0.0048, R <sup>2</sup> = 0.621
P <sub>40</sub> = 54.559 [11.764] + 55.173 [11.039] Log (CV V <sub>S</sub> ) - 33.215 [12.994] CV D	F= 19.890, P= 0.0002; R <sup>2</sup> = 0.783

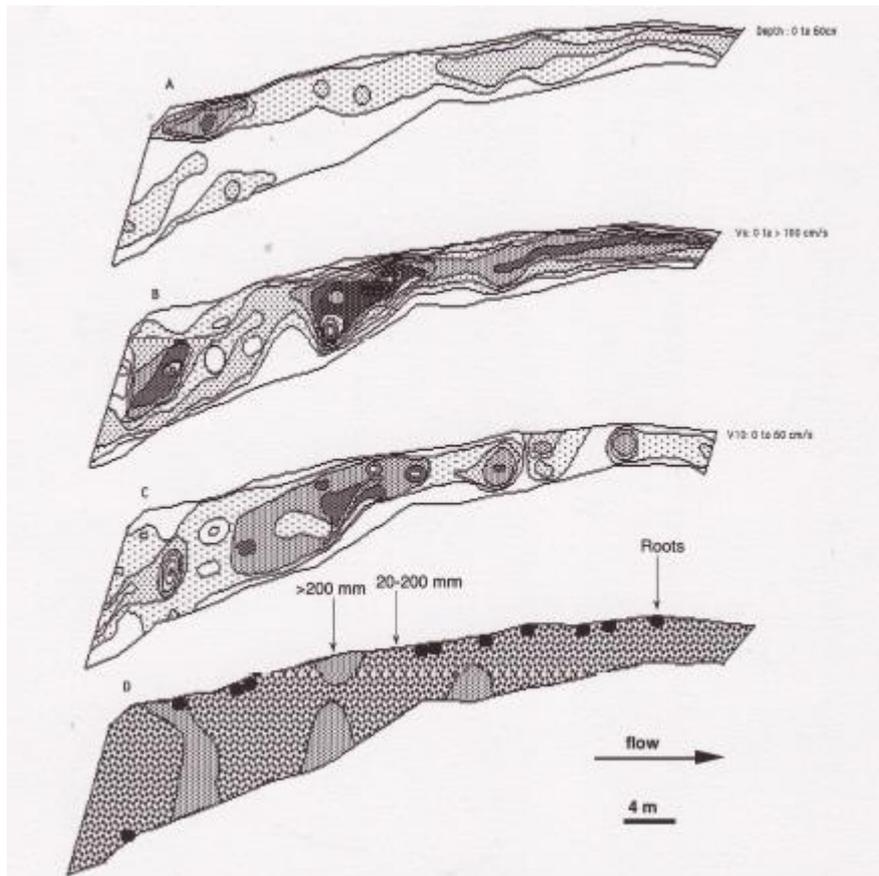
**Table 13.2.** : Relationships between the mobility of trout and habitat structure. Models are issued from stepwise multiple-regression analysis against mean depth (D<sub>m</sub>), mean water velocity at the surface of the water (V<sub>sm</sub>), at 10 cm above substratum (V<sub>10m</sub>) in the trout's home range, and the coefficient of variation of these three variables (CV D, CV V<sub>S</sub> and CV V<sub>10</sub>, respectively). HR: home range (m); NDJ: mean net daily journey (i.e. distance between resting places at 1-d interval); P<sub>5</sub>, P<sub>15</sub> and P<sub>40</sub> are the probabilities (%) that trout made net daily journeys longer than 5, 15 and 40 m, respectively.

Trout showed restricted mobility inside their home range since the mean net daily journeys never exceeded 60 m, and was less than 10 m for eight of 14 individuals. Similarly, the probabilities that trout travelled over more than 15 and 40 m between consecutive days were extremely low (0.0-33.3 % and 0.0-17.9 %, respectively). Differences between individual mobility patterns were partly accounted for by differences in the habitat structure of their home range.

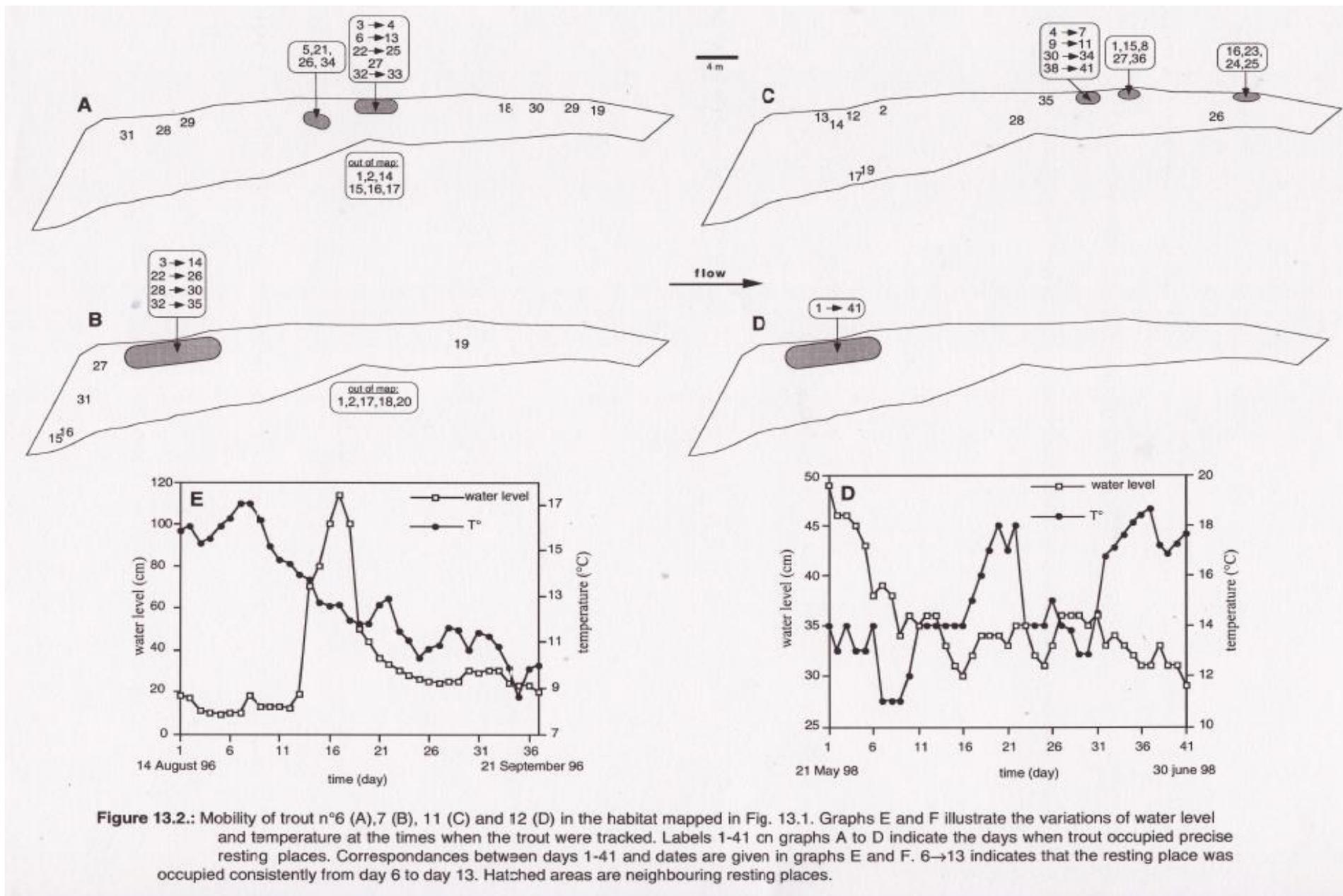
Stepwise multiple regression analyses on home range, net daily journeys and probability of movement beyond certain distances, retained systematically the influence of habitat heterogeneity with respect to water velocity (Table 13.2.). The more heterogenous the velocity in the home range, the longer the range and the higher the mobility (Table 13.2.). Habitat heterogeneity with respect to depth influenced mobility too, but exclusively as regards movements longer than 15 or 40 m, and in an opposite way to water velocity: the more heterogenous the depth profile in the home range of the trout, the lower the probability that the trout travelled over long distances. The coefficients of determination of the regression analyses increased proportionally to the length of the journeys taken into account (from R<sup>2</sup> 0.325 for > 5 m up to 0.783 for > 40 m), suggesting that the influence of habitat heterogeneity was more sensible for long range than for short range movements.

During this study, we had the opportunity of tracking four fish in the same morphodynamic unit (trout 6 and 7 in summer 1996; trout 11 and 12 in late spring 1998; Fig. 13.1., 13.2.). Over these two years, the four trout showed two contrasted patterns of habitat use and residence area selection despite habitat features were most similar: two of them (one trout each year) used a single residence area, whereas the two others moved more frequently between different places scattered all over the morphodynamic unit (Fig. 13.3.).

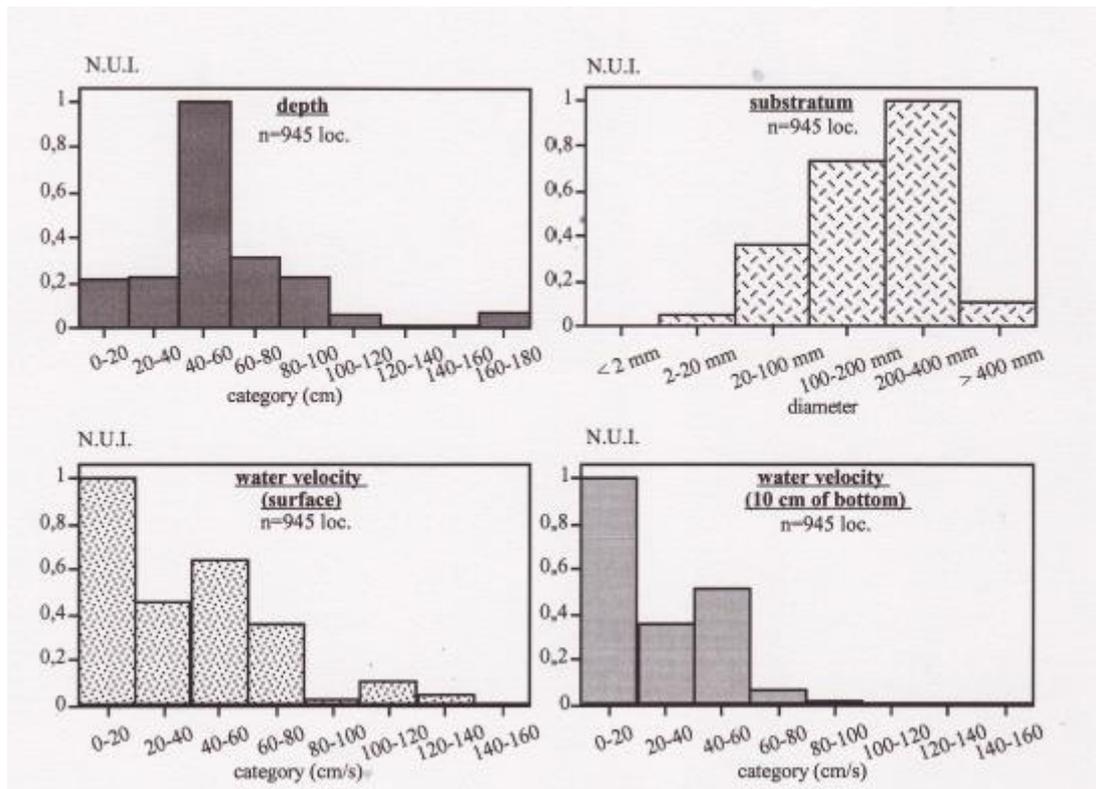
This observation suggests that factors other than habitat availability and heterogeneity influence obviously the mobility patterns of brown trout.



**Figure 13.1.** : Habitat maps for depth (A), water velocity at the surface of the water (B), at 10 cm above the substratum (C) and substratum diameter (D) in a morphodynamic unit of the Aisne stream occupied by trout n° 6 and 7 in summer 1996 and by trout n° 11 and 12 in late spring - early summer 1998. Trout 6-12 as in Table 13.1.



**Figure 13.2.:** Mobility of trout n°6 (A), 7 (B), 11 (C) and 12 (D) in the habitat mapped in Fig. 13.1. Graphs E and F illustrate the variations of water level and temperature at the times when the trout were tracked. Labels 1-41 in graphs A to D indicate the days when trout occupied precise resting places. Correspondances between days 1-41 and dates are given in graphs E and F. 6→13 indicates that the resting place was occupied consistently from day 6 to day 13. Hatched areas are neighbouring resting places.



**Figure 13.3. :** Normalised utilisation indices (N.U.I.) of depth (A), Substratum (B), water velocity at the surface of the water (C) and at 10 cm above substratum (D) of brown trout in the Aisne stream during spring and summer (n= 945 localisations)

### 13.5. Discussion

It is nowadays admitted that surgical implantation is probably the most innocuous and efficient methodology to tag fish with telemetry tags (Baras *et al.*, in press; Lucas, in press), and most recent studies on brown trout used this protocol and obtained excellent results (Clapp *et al.*, 1990; Meyers *et al.*, 1992; Young, 1994, 1995; Bunnell *et al.*, 1998; Ovidio *et al.*, 1998; Ovidio, 1999). Birtles *et al.* (1995) found no major alteration of fish activity rhythm except for the first 48 h after tagging, and Baras *et al.* (submitted) provided evidence that surgery was not enough to alter the social status of newly tagged trout. Occasional recaptures of tagged fish after the tracking study revealed no sign of infection, weight loss or abnormally slow growth. These elements suggest that the behaviours of trout documented in this study were not biased substantially by the tagging procedure or tag presence.

As expected, the curves of habitat utilisation by trout in the Aisne stream differed from those in other environments (Shirvell & Dungey, 1983; Fagnoud, 1987; Heggenes & Saltveit, 1990; Hayes & Jowett, 1994), but by a small margin only. However, the finding that trout (266-428 mm FL) occupied essentially intermediate depths (40-60 cm) and moderate water velocities ( $V_s < 20 \text{ cm s}^{-1}$ ) in the Aisne stream is consistent with common belief that trout forage more efficiently in relatively calm habitats, contrary to Atlantic salmon (Gibson & Cunjak, 1986). This tracking study indicated further that some individual trout remained consistently in the same residences, whereas others changed their habitat frequently. Some authors (e.g. Kennedy & Strange, 1981) proposed that most differences between trout's habitat preferences originated from fish size, but this was not the case here, since 12 of 14 trout ranged from 26 to 31 cm FL. No systematic measure of trout's growth was made in the present study and it is thus uncertain whether different habitat utilisation patterns were

associated to different foraging efficiencies and growth rates, although studies that compared the diets of trout living in contrasted habitats found substantial differences (e.g. Elliott, 1973; Giroux, 1996).

Trout also showed contrasted mobility patterns, that were independent from fish size but were strongly correlated with habitat structure, especially with the heterogeneity of surface water velocity, and to a lesser extent with the heterogeneity of depth profiles. Water velocity is an essential component in the ecology of all fishes, but its importance may be proportionally higher for drift feeding species like trout (Young *et al.*, 1997; Giroux *et al.*, submitted). Environments heterogeneous with respect to surface water velocity thus represent a mosaic of microhabitats with contrasted abundance of prey, and ecological values for resting or feeding (Chapman & Bjorn, 1969; Jenkins, 1969; Fausch & White, 1981; Bachman, 1984; Heggenes, 1988b; Giroux, 1996), and may thus cause trout to move more frequently in between these. On the contrary, in environments homogenous for water velocity, most sites probably have equivalent values for feeding and resting, and moving in between sites would provide no definite advantage, especially in a territorial species.

The correlation between the mobility of trout and the heterogeneity of depth profiles reflects probably the variable adequacy of different habitats under variable flow conditions. In habitats with homogenous depth profiles, changes in water level consecutively to heavy rains cause water velocity to increase more steadily than in habitats with alternation of shallow and deep sites. Increasing water velocities may restrict the capacities of trout of finding suitable homes or foraging places inside their morphodynamic unit, and force them to move temporarily to deeper places in a neighbouring morphodynamic unit with greater heterogeneity for depth.

In conclusion, this study provided clear-cut evidence that the behaviour of trout is subordinated to habitat structure, proportionally much more influenced by the heterogeneity of habitat than by its average characteristics, and that the habitat use of trout can hardly be characterised apart of their mobility, and vice versa. This may be of particular interest in habitat management studies and programmes, where habitat heterogeneity is most rarely quantified and fish mobility is most frequently overlooked. This study is most preliminary since it only considered adult trout living in restricted areas of a small stream of the grayling zone, and it is uncertain whether the same conclusions would apply to younger individuals and/or to more homogenous, man-modified ecosystems. Performing simple data analyses similar to that illustrated here on existing data sets would permit to test for this hypothesis in other environments.

## References

- Bachman, R.A., 1984. Foraging of free ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* **113**, 1-32.
- Baglinière, J.L., Arribé-Moutounet, D., 1985. Microrépartition des populations de truite commune (*Salmo trutta* L.), de juvéniles de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et des autres espèces présentes dans la partie haute du Scorff (Bretagne). *Hydrobiologia* **120**, 229-239
- Baltz, D.M., Vondracek, B., Brown, L.R., Moyle, P.B., 1991. Seasonal changes in microhabitat selection by rainbow trout in a small stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* **120**, 166-176.
- Baras, E. 1995a. An improved electrofishing methodology for the assessment of habitat use by young-of-the-year fishes. *Archiv für Hydrobiologie* **134**, 403-415.

- Baras, E., Birtles, C., Ovidio, M., Philippart, J.C., Poncin, P. Effect of handling and surgery procedure on the behaviour and social interactions of brown trout. Submitted in the *Transactions of the American Fisheries Society*.
- Baras, E., Birtles, C., Westerloppe, L., Thoreau X., Ovidio, M., Jeandrain, D., Philippart, J.C. in press a. A critical review of surgery techniques for implanting telemetry devices into the body cavity of fish. In Y. Le Maho (ed.), *Proceedings of the 5th European conference on wildlife telemetry*. Strasbourg, France, 26-30 August 1996: 10 p.
- Baras, E., Lagardère, J.-P., 1995. Fish telemetry in aquaculture: review and perspectives. *Aquaculture International* **3**, 77-102.
- Birtles, C., Baras, E., Poncin, P., Goessens, G., Philippart, J.C., 1995. A behavioural and histological assessment of post-tagging stress in brown trout *Salmo trutta* L. equipped with surgically implanted biotelemetry transmitters. p. 95 *In Abstracts of the second Benelux congress of zoology*. University of Leiden, The Netherlands.
- Bovee, K.D., Cochnauer, T., 1977. Development and evaluation of weighted criteria, probability-of-use curves for instream flow assessments: fisheries. Instream Flow Information Paper n°3 FWS/OBS 77-63. Western Energy and Land Use Team, U.S. Fish and Wildlife Service, Ft. Collins, Colorado. 39 p
- Bovee, K.D., 1978. The incremental method of assessing habitat potential for coolwater species, with management implications. p 340-346 in R.L. Kendall, ed. *Selected coolwater fishes of North America*. Am. Fish. soc. spec. publ. n°11.
- Bovee, K.D., 1982. A guide to stream habitat analysis using Instream Flow Incremental Methodology. Instream Flow Information Paper n°12. FWS/OBS 82/26. Western Energy and Land Use Team, U.S. Fish and Wildlife Service, Ft. Collins, Colorado. 248 p.
- Bunnell, D.B., Isely, J.J., Burrell, K.H., Van Lear, D.H., 1998. Diel movements of brown trout in a Southern Appalachian River. *Trans. Am. Fish. Soc.* **127**, 630-636.
- Bütticker, B., 1992. Electrofishing results corrected by selectivity functions in stock size estimates of brown trout (*Salmo trutta* L.) in brooks. *J. Fish Biol.* **41**, 673-684.
- Chapman D.L., Bjornn T.C., 1969. Distribution of salmonids in streams, with special reference to food and feeding, p 153-176. In T.G Northcote (ed) *Symposium on Salmon and trout in streams*. University of British Columbia, Vancouver B.C.
- Clapp, D.F., Clark, R.D., Diana, J.S., 1990. Range, activity and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan Stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* **119**, 1022-1034.
- Elliott, J. M., 1973. The food of brown and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. *Oecologia* **12**, 329-347.
- Fausch K.D., White R.J., 1981. Competition between brook trout (*Salvenius fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) for position in a Michigan stream. *Can J Fish Aquat Sci* **38**, 1220-1227.
- Fagnoud, E., 1987. Preferences d'habitat de la truite fario (*Salmo trutta fario* L., 1758) en rivière (quelques cours d'eau du Sud de la France). PhD Thesis, Université Claude-Bernard-Lyon I, 314 p.
- Gibson, R.J., Cunjak, R.A., 1986. An investigation of competitive interactions between brown trout (*Salmo trutta* L.) and juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in rivers of the Avalon Peninsula, Newfoundland. *Can. tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.* **1472**, V + 85 p.
- Giroux, F., 1996. Etude, par biotéléométrie, de la mobilité et de l'activité saisonnière et journalière chez la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans le bassin de la Meuse. M.S. Thesis, University of Liège, 56p.
- Giroux, F., Ovidio, M., Philippart, J.C., Baras, E. Relationship between the drift of macroinvertebrates and the activity of brown trout *Salmo trutta* L. in a small stream. Submitted in *J. Fish. Biol.*
- Hayes, J.W., Jowett, I.G., 1994. Microhabitat models of large drift-feeding brown trout in three New Zealand rivers. *North Am. J. Fish. Man.* **14**, 710-725.
- Heggenes, J., 1988. Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) in riverine systems. *N. J. Fresh. Res.* **64**, 74-90.
- Heggenes, J., Bradrand, A., Saltveit, S.J., 1991. Microhabitat use by brown trout (*Salmo trutta* L.), and atlantic salmon (*Salmo salar* L.), in a stream: a comparative study of underwater and river bank observations. *J. Fish. Biol.* **38**, 259-266.

- Heggenes, J., Saltveit, S.J., 1990. seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*salmo trutta* L.) in a Norwegian river. *J. Fish. Biol.* **36**, 707-720.
- Hermansen, H., Krog, C., 1984. Influence of physical factors on density of stocked Brown trout (*Salmo trutta fario* L.) in a Danish lowland stream. *Fish. Mgmt.* **15** (3), 107-115.
- Jenkins, T.M., 1969. Night feeding of brown and rainbow trout in an experimental stream channel. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **26**, 3275-3278.
- Jowett, I.G., 1990. Factors related to the distribution and abundance of brown and rainbow trout in New Zealand clear-water rivers. *N. Z. J. Mar. Fresh. Res.* **24**, 429-440.
- Jowett, I.G., 1992. Models of the abundance of large brown trout in New-Zealand rivers. *N. Am. J. Fish. Manag.* **12**, 417-432.
- Kennedy, G.J.A., Strange C.D., 1982. The distribution of salmonid in upland streams in relation to depth and gradient. *J. Fish Biol.* **20**, 579-591.
- Lucas, M.C. in press. Recent advances in the use of telemetry and tracking applied to freshwater fishes. 12 pages in Y. Le Maho, editor. *Proceedings of the 5th European Conference on Wildlife Telemetry*. CNRS, Strasbourg, France.
- Meyers, L.S., Thuemler, T.F., Kornely, G.W., 1992. Seasonal movements of brown trout in Northeast Wisconsin. *N. am. J. Fish. Management* **12**, 433-441.
- Milner, N.J., Hemsworth, R.J., Jones, B.E., 1985. Habitat evaluation as a fisheries management tool. *J.Fish.biol.*, **27** (Suppl.A), 85-108.
- Ovidio, M., Baras, E., Goffaux, D., Birtles, C., Phillipart, J.C., 1998. Environmental unpredictability rules the autumn migrations of trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia*, **371/372**, 262-273.
- Prenda, J., Armitage, P.D., Grayston, A., 1997. Habitat use by the fish assemblage of two chalk stream. *J. Fish Biol.* **51**, 64-79.
- Raleigh, R.F., Zuckerman, L.D., Nelson, P.C., 1984. Habitat suitability index models and instreams flow suitability curves: brown trout, FWS/OBS-82/10-71, 71 p.
- Shirvell, C.S., Dungey, R.G., 1983. Microhabitats chosen by brown trout for feeding and spawning in rivers. *Trans. Am. Fish. Soc.* **112**, 355-367.
- Shuler, S.W., Nehring, R.B., Fausch, K.D., 1994. Diel habitat selection by brown trout in the rio Grande River, Colorado, after placement of boulder structures. *N. Am. J. Fish. Man.* **14**, 99-111.
- Winter, J. D., 1996. Advances in underwater biotelemetry. P. 555-590 in B. R. Murphy, and D. W. Willis, editors. *Fisheries techniques*, second edition. *American Fisheries Society*, Bethesda, Maryland.
- Young, M.K., 1994. Mobility of brown trout in south-central Wyoming streams. *Can. J. Zool.* **72**, 2078-2083.
- Young, M.K., 1995. Telemetry-determined diurnal positions of brown trout (*Salmo trutta*) in two central Wyoming streams. *American Midland Naturalist* **133**, 264-273.
- Young, M. K., Rader, R. B. & Belish, T. A., 1997. Influence of macroinvertebrate drift and light on the activity and movement of Colorado River cutthroat trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* **126**, 428-437

## PARTIE IV.b

### Chapitre 14.

Rôle possible de la thermorégulation comportementale dans la sélection de l'habitat chez la truite commune (*S. trutta* L.)

## **Chapitre 14.**

# **Rôle possible de la thermorégulation comportementale dans la sélection de l'habitat chez la truite commune *S. trutta***

### **14.1. Introduction**

A l'exception de la famille des Thunnidés (Carey & Lawson, 1972; Dizon & Brill, 1979; Boeuf, 1988), les poissons ne régulent pas leur température corporelle. Ainsi, la variable « température » contrôle plus que d'autres facteurs abiotiques leur écologie et leur écophysiologie (activité, métabolisme, croissance, transformation de l'énergie).

Chaque espèce possède un polygone de préférence thermique, délimité par les températures létales supérieures et inférieures (Wootton, 1990). La surface de ce polygone est plus importante chez les espèces eurythermes (comme les Mugilidés) ou sténothermes (comme les Salmonidés et donc chez la truite commune *S. trutta* (Boeuf, 1988) dont les préférences thermiques ont été présentées dans le chapitre 2.

Plusieurs études ont montré que certaines espèces évoluant dans un environnement thermique hétérogène sont capables d'exercer une certaine forme de thermorégulation comportementale, qui se traduit par un contrôle de leur température corporelle via une exploitation de l'espace basée sur les variations de la ressource température (Beitinger & Fitzpatrick, 1979). Cette recherche du meilleur habitat thermique est facilitée par une capacité de discrimination des variations de température d'une précision pouvant atteindre 0,03°C (Murray, 1971).

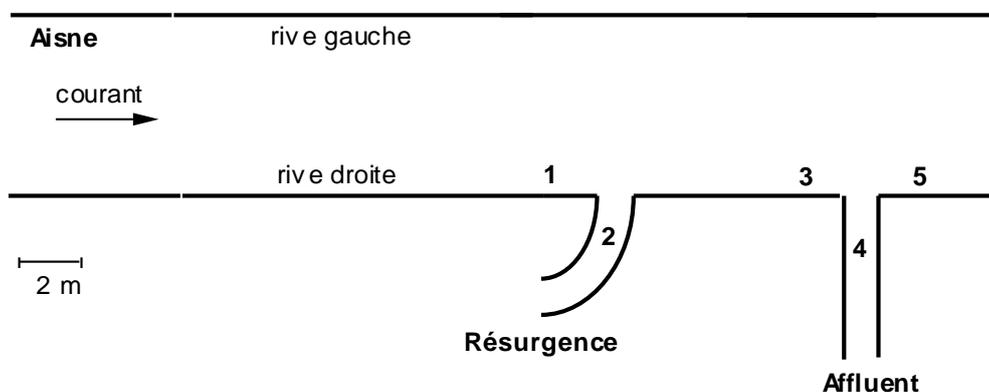
Il est établi que la truite commune est capable de réaliser ce genre de thermorégulation comportementale en milieu lacustre (Berman & Quinn 1991; Snucins & Gunn, 1995). Mais, le facteur température n'est que très rarement pris en considération dans les très nombreuses études portant sur les préférences d'habitat et l'utilisation de l'espace des truites vivant en rivière (Fagnoud, 1988; Shirvell & Dungey, 1983; Baltz et al., 1991; Heggnes *et al.*, 1991; Hayes & Jowett, 1994). Pourtant, au niveau des zones de confluence, de plan d'eau de barrage ou de résurgence d'eau souterraine, et entre les parties amont et aval d'un cours d'eau, l'environnement de la rivière peut aussi présenter une hétérogénéité thermique. Il est donc important de quantifier l'importance de cette variable environnementale sur les modes d'exploitation de l'habitat par la truite.

L'objectif de cette étude complémentaire est de déterminer si la température de l'eau peut influencer le choix et les modes d'utilisation de l'habitat de la truite en rivière, et spécialement dans l'Aisne. Pour sa réalisation, nous avons bénéficié de l'appui de D. Goffaux à travers un mémoire de Licence en Biologie animale (Goffaux, 1997).

### **14.2. Site d'étude**

L'étude a été réalisée dans l'Aisne, en amont de Juzaine, dans une zone de confluence avec une petite résurgence souterraine et un affluent (voir fig. 14.1. et photos 14.1. et 14.2.). Ce site est donc caractérisé par l'existence quasi permanente d'une hétérogénéité thermique, une particularité idéale pour l'étude du choix de température par les truites. La résurgence est plus fraîche que l'Aisne de la fin du printemps au début de l'automne tandis

que la situation inverse s'observe le reste de l'année. Un profil thermique longitudinal lors d'une forte chaleur, le 16 août 1996, a montré que dans certaines conditions, le contraste de température est perceptible plus de 500 m en aval de la zone de confluence avec la résurgence (tableau 14.1.), essentiellement en rive droite. Situé 35m en aval de la confluence Aisne résurgence, le petit affluent à un cours intermittent en relation avec la pluviosité. Il était d'ailleurs souvent à sec au printemps et en été lorsque nous avons réalisé cette étude.



**Figure 14.1. :** Représentation schématique du site d'étude. Les chiffres 1 à 5 indiquent la présence de mini-enregistreurs de température.

secteur	T° en surface (°C)	T° au fond (°C)
amont résurgence	16,7	16,7
résurgence	11,5	11,5
zone de confluence	15,7	15,6
5m aval confluence	15,7	15,4
10m aval confluence	15,7	15,4
50m aval confluence	15,7	15,7
150m aval confluence	15,7	15,7
250 m aval confluence	15,7	15,7
350 m aval confluence	15,8	15,8
450 m aval confluence	16,0	16,0
500 m aval confluence	16,4	16,4

**Tableau 14.1. :** Profil thermique de l'Aisne (rive droite) réalisé le 14 août 1996 (affluent à sec).

### 14.3. Méthodes

Trois truites radio-marquées ont été quotidiennement suivies au cours de deux périodes d'étude: août-octobre 1996 et mars-juin 1997 (tableau 14.2.). Les techniques d'implantation de l'émetteur radio ainsi que les méthodes de suivi sont identiques à celles décrites dans les chapitres précédents (cf. chapitre 5).

truite n°	taille (L.F.,cm)	Poids (g)	date de marquage	durée de l'étude (jours)
TA7	28,0	305	14 août 1996	55
TA8	28,8	271	14 août 1996	55
TA16	30,4	288	20 mars 1997	87

**Tableau 14.2. :** Caractéristiques des truites étudiées dans l'Aisne pour la mise en évidence d'un comportement de thermorégulation comportementale

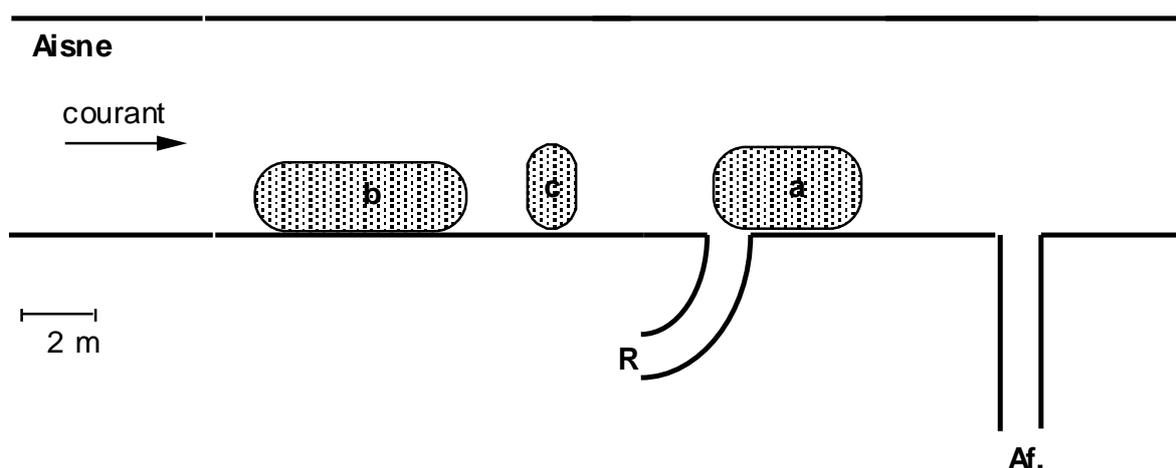
La température de l'eau était enregistrée en permanence (1 fois par heure) à l'aide de mini- enregistreurs thermiques d'une précision de 0,16°C (TidBit ONSET® Computer Corporation) disposés dans cinq sites du secteur d'étude (figure 14.1.):

- dans la résurgence (**R**)
- dans l'affluent (**Af**)
- dans l'Aisne (**A**), en amont de la confluence avec **R**, 20 m en aval de cette confluence et 15 m en aval de la confluence avec **Af**.

#### 14.4. Résultats

Les localisations des gîtes occupés par TA7 et TA16 sont illustrés sur les figures 14.2. et 14.3. auxquelles sont associés les tableaux (14.3. et 14.4.) reprenant leurs fréquences d'occupation par rapport aux températures de l'Aisne, de la résurgence et du petit affluent.

- TA8 a fait preuve d'une mobilité très réduite et n'a jamais été localisée dans la partie de l'Aisne soumise à l'influence de la résurgence ou de l'affluent; les quelques déplacements supérieurs à 10 m qu'elle a réalisés ont toujours été liés à une augmentation du niveau d'eau de plus de 20 cm en un jour.
- TA7 (fig. 14.2. et tableau 14.3.) occupe le gîte a (influence résurgence) plus fréquemment que les gîtes b et c (56.4 vs 36.41 et 7,2%;  $\chi^2=12,45$ ,  $p=0.0002$ ). Cette répartition hétérogène de la truite, préférentielle pour le gîte a se rencontre surtout lorsque la température de l'Aisne est supérieure à 15°C et celle de la résurgence plus fraîche ( $\chi^2=8,344$ ,  $p=0,0154$ ). En dehors de ce cas précis, la répartition de la truite dans les gîtes semble non préférentielle.



**Figure 14.2. :** Représentation schématique des gîtes occupés par la truite TA7 au cours de son suivi dans la zone de la résurgence du 14 août au 8 octobre 1997.

code gîtes	T° Aisne < 15°C			T° Aisne ≥ 15°		
	<u>a</u>	<u>b</u>	<u>c</u>	<u>a</u>	<u>b</u>	<u>c</u>
T° A>R	9	9	2	10	0	1
T° A=R	3	5	0	0	0	0
T° A<R	9	6	1	0	0	0
<b>total</b>	21	20	3	10	0	1

**Tableau14.3. :** Fréquence d'occupation (jours) des gîtes par la truite TA7 en fonction de la température de l'Aisne (A) et de la résurgence

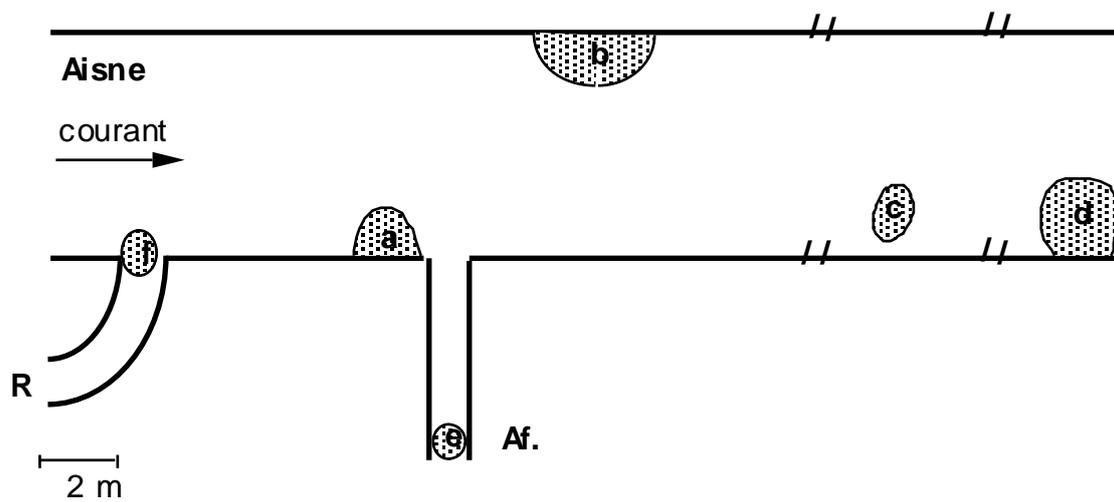
- L'utilisation des gîtes par TA16 (fig 14.3. et tableau 14.4.) est hétérogène ( $\chi^2=25,96$ ;  $p<0,0001$ ), les gîtes a et b étant occupés de façon nettement plus fréquente (27 et 44%) que les autres. Dans la situation où la température de **Af** > **A** et **R**, l'occupation du gîte e, situé dans **Af** est nettement préférentielle ( $\chi^2=40.7$ ;  $p<0,0001$ ). Lorsque la température de l'Aisne est plus chaude que celle de la **R**, les gîtes situés dans les zones de mélange (a, c, d) sont plus souvent utilisés (65%) que le gîte b (32,5%), situé en rive gauche, et qui n'est pas sous l'influence thermique de la résurgence.



**Photo 14.1.** : Vue de la zone de confluence entre l'Aisne et la résurgence



**Photo14.2.** : Vue de la résurgence



**Figure 14.3.** : Représentation schématique des gîtes occupés par la truite TA16 au cours de son suivi dans la zone de la résurgence du 20 mars au 15 juin 1997.

T° Aisne < 15°C						
code gîte	<u>a</u>	<u>b</u>	<u>c</u>	<u>d</u>	<u>e</u>	<u>f</u>
T° A<R	13	19	0	0	3	0
T° A>R	9	14	4	14	1	1
T° A=R	0	1	0	0	0	1
T° Af.>A et R	0	1	0	0	6	0
<b>total</b>	22	35	4	14	10	2

**Tableau 14.4.** : Fréquence d'occupation (jours) des gîtes de la truite TA16 en fonction de la température de l'Aisne (**A**), de la résurgence (**R**) et du petit affluent (**Af**)

## 14.5. Discussion

Dans des sites de confluence où existe presque toute l'année un contraste thermique, les truites peuvent montrer des comportements assimilables à une certaine forme de thermorégulation comportementale. Ce phénomène se traduit par l'utilisation temporaire de zones thermiques qui s'approchent le plus de la plage de confort thermique (Jobling, 1981; Elliot, 1994) en fonction des températures du cours principal de l'Aisne, de la résurgence et du petit affluent. Swanberg (1997) indique que la « bull trout » (*Salvelinus confluentus*) reste parfois à proximité d'affluents plus frais lors d'étés particulièrement chauds. L'importance des refuges thermiques pour les Salmonidés a été soulignée par plusieurs auteurs; ils permettent d'optimiser le métabolisme et donc d'accroître la fitness d'un individu (Coutant, 1987) et d'éviter le stress et la mort dans des fleuves particulièrement réchauffés à certaines périodes de l'année.

Ces observations suggèrent qu'en rivière, le facteur « température de l'eau » peut parfois avoir une influence plus importante que la vitesse de courant, la profondeur et le substrat dans le choix d'un micro-habitat de gîte par *S. trutta*. Il peut aussi déterminer le mode d'utilisation de ces gîtes, même si l'hétérogénéité thermique est moins fréquente et souvent bien plus ténue en rivière qu'en milieu lacustre (existence d'une stratification thermique).

Il apparaît toutefois que toutes les truites radio-pistées au cours de cette étude dans le site de confluence Aisne-résurgence n'ont pas effectué une thermorégulation comportementale. Ainsi, TA8, s'est principalement déplacée en fonction des variations du niveau d'eau de la rivière. Cette diversité d'utilisation des ressources d'habitat dans un même secteur de cours d'eau peut notamment s'expliquer par les relations de dominance entre les individus. Les gîtes particulièrement favorables situés près des zones de mélange d'eau de température différente sont susceptibles d'être utilisés par des individus dominants qui pourraient les quitter et les réintégrer à leur gré. Il y aurait donc une certaine forme de compétition pour la ressource « température » comme il peut y en avoir pour la ressource « nourriture », un phénomène déjà observé chez d'autres espèces aquatiques (i.e. *Lepomis cyanellus*, *Perca flavescens*, *Micropterus salmonides*) et synthétisé par Magnuson *et al.* (1979). Dans notre étude, TA7 qui utilise le plus fréquemment les refuges thermiques a le coefficient de condition corporelle le plus élevé (1,09) et TA8, qui ne les utilise pas, le plus faible (0,94). TA7 aurait donc, du fait de sa bonne condition physique, une prédisposition plus importante à être socialement dominante. Notons qu'il est également envisageable qu'elle soit plus corpulente précisément parce qu'elle occupe ce refuge.

Ces observations confirment une fois de plus le rôle considérable que joue le facteur température sur les tactiques et stratégies d'utilisation du temps et de l'espace de la truite commune, comme nous l'avons précédemment observé dans la plupart des chapitres de la partie « résultats biologiques ».

## PARTIE IV

### RESULTATS BIOLOGIQUES

#### c) Rythmes et budgets d'activité nycthéméraux

Nous débutons cette partie IV par une synthèse de l'ensemble des observations réalisées dans l'Aisne au cours de 26 cycles de 24h, effectués sous diverses conditions environnementales et en toutes saisons . Nous tentons d'identifier les facteurs climatiques qui influencent les rythmes, intensités et budgets d'activité et nous décrivons les modes d'exploitation des ressources à l'échelle nycthémérale. Les résultats de ce chapitre 15 sont présentés sous la forme d'un article rédigé en anglais et soumis pour publication dans « Trans. Am. Fish. Soc. »

Lors de 7 de ces 26 cycles présentés au chapitre 15, nous avons tenté de déterminer si les rythmes d'activité des truites pouvaient être influencés par les variations quantitatives et temporelles de la dérive en invertébrés benthiques. Les résultats sont présentés dans le chapitre 16 sous la forme d'un article rédigé en anglais et soumis pour publication dans « Journal of Fish Biology »

## PARTIE IV.c

### Chapitre 15.

#### Variations saisonnières des rythmes d'activité chez la truite commune *S. trutta*: étude par radio-pistage dans une petite rivière

Ovidio, M., Baras, E., Giroux, F., Goffaux, D., Philippart, J.C. Seasonal variations of activity pattern of brown trout in a small stream, as determined by radio-tracking. submitted in « Trans. Am. Fish. Soc. »

## **Chapitre 15.**

# **Seasonal variations of activity pattern of brown trout in a small stream, as determined by radio-tracking**

### **Abstract**

Nine brown trout (27.9-42.0 cm FL, 234-995 g) from the Aisne stream (Belgian Ardenne) were tagged with surgically implanted radio transmitters, and their activity patterns were studied at 10-min intervals during twenty-six 24-h cycles from October 1995 to May 1997. The duration and intensity of activity were proportional to water temperature and day length (respectively 4.0 times longer and 4.6 times more intense at 12-17°C in summer than at < 4°C in winter). The daily activity area in summer was also 3.2 times longer than in winter, and was exploited 2.5 times more intensively. At all seasons, trout were most active at dusk, and seasonal variations in diel patterns consisted mainly in a progressive shift from more diurnal activity in winter to more nocturnal activity in summer. This relative consistency of activity rhythm throughout the year was interpreted within the context of foraging risk and efficiency, in view of the (almost) absence of predators in the Aisne stream, and of the highest abundance of drifting aquatic macroinvertebrates at dusk. However, rhythms varied more substantially between individuals living in different microhabitats, suggesting that seasonal variations were subordinated to local factors such as habitat structure or abundance of drifting prey.

Key-words: activity, foraging, rhythm, time-budgeting, temperature, stream, trout

### **Résumé**

Neuf truites communes (27,9-42,0 cm LF, 234-995 g) de l'Aisne (Ardenne belge) ont été marquées avec un émetteur radio, implanté chirurgicalement dans la cavité intrapéritonéale. Leurs rythmes d'activité ont été étudiés à 10 min d'intervalle lors de vingt-six cycles de 24h, réalisés d'octobre 1995 à mai 1997. La durée et l'intensité de l'activité étaient proportionnelles à la température de l'eau et à la photopériode (respectivement 4,0 fois plus longue et plus intense à 12-17°C en été qu'à < 4°C en hiver). En été, l'aire d'activité journalière était 3,2 fois plus étendue qu'en hiver et était exploitée 2,5 fois plus intensément. Toutes saisons confondues, les truites étaient plus actives au crépuscule. Les variations saisonnières des rythmes nyctéméraux consistaient en des changements progressifs d'une activité plutôt diurne en hiver vers une activité plus nocturne en été. Cette relative cohérence des rythmes d'activité au cours de l'année est interprétée par un faible risque de prédation dans l'Aisne et par une plus forte disponibilité en nourriture au crépuscule. Cependant, les rythmes variaient plus substantiellement entre individus vivant dans différents microhabitats, ce qui suggère que les variations saisonnières peuvent être masquées par des facteurs locaux comme la structure de l'habitat et l'abondance de la dérive.

Mots-clés: activité, alimentation, rythme, budget temporel, température, rivière, truite

## 15.1. Introduction

Rhythmicity is an intrinsic component of all ecosystems and animals, including fish, of which the circadian rhythms are synchronised by environmental cues (syntheses in Palmer, 1976; Thorpe, 1978; Helfman, 1986; Boujard & Leatherland, 1992). Arrhythmia in fish is exceptional and only takes place in pathological situations reflecting an extreme perturbation of the animal by environmental unpredictability or degradation (Hambrick & Hibbs, 1977; El-Shamy, 1978; Baras, 1992, 1997b). Although reproductive activity and social interaction may interfere with the activity rhythm of fish, it is generally admitted that diel rhythms essentially correspond to foraging and feeding activities.

Many authors have investigated the activity patterns of brown trout *Salmo trutta* L. and documented contrasted rhythms. Hoar (1942) reported that trout were active throughout the day whereas others studies concluded that trout were essentially nocturnal (Jenkins, 1969; Chaston, 1968, 1969; Eriksson, 1978), diurnal (Swift, 1962, 1964), or crepuscular (i.e. active during twilight (dawn and dusk); Bachman *et al.*, 1979). However, some of these studies were conducted in controlled environments, or relied on loose sampling by gastric tubing, as an attempt to determine the periods of the day when the fish had been active. Recent studies by scuba diving (e.g. Heggenes *et al.*, 1993), and hourly positioning by telemetry techniques (Schulz & Berg, 1992; Bunnell *et al.*, 1998) revealed that trout changed at different times of the day depending on season and water temperature. However, trout frequently behaves a sit-and-wait predator in small salmonid streams and foraging does not strictly imply long range movement from the home (Neveu, 1991). Additionally, trout, as most predators, does not need to forage over long periods of time (Elliott, 1994). As a corollary, the analysis of trout activity through the study of their movement on an hourly basis may combine two biases that restrict considerably our understanding of the fine scale variations of fish activity with respect to environmental conditions. The conclusions of more recent studies on the activity of salmonids with respect to drift rates (*Oncorhynchus clarki pleuriticus* Richardson; Young *et al.*, 1997; brown trout, Giroux *et al.*, submitted) support this statement. Similarly, scuba diving or other methodologies relying on direct observation may prove quite limited in natural environments, where turbidity or low light levels interfere considerably with the possibility of studying fish all day long throughout the year.

This study aimed to investigate the seasonal variations of activity rhythms of brown trout in a small stream of the Belgian Ardenne, to analyse the relationships between changes in activity patterns and environmental factors, to determine the possible adaptive (tactical) connotation of these changes, and whether different individuals adopted homogenous behavioural responses to similar environmental changes. Taking into account the remarks above, the study relied on most frequent (once every 10-min) sampling of activity in radio-tracked individuals

15.2. Material and Methods

15.2.1. Study site

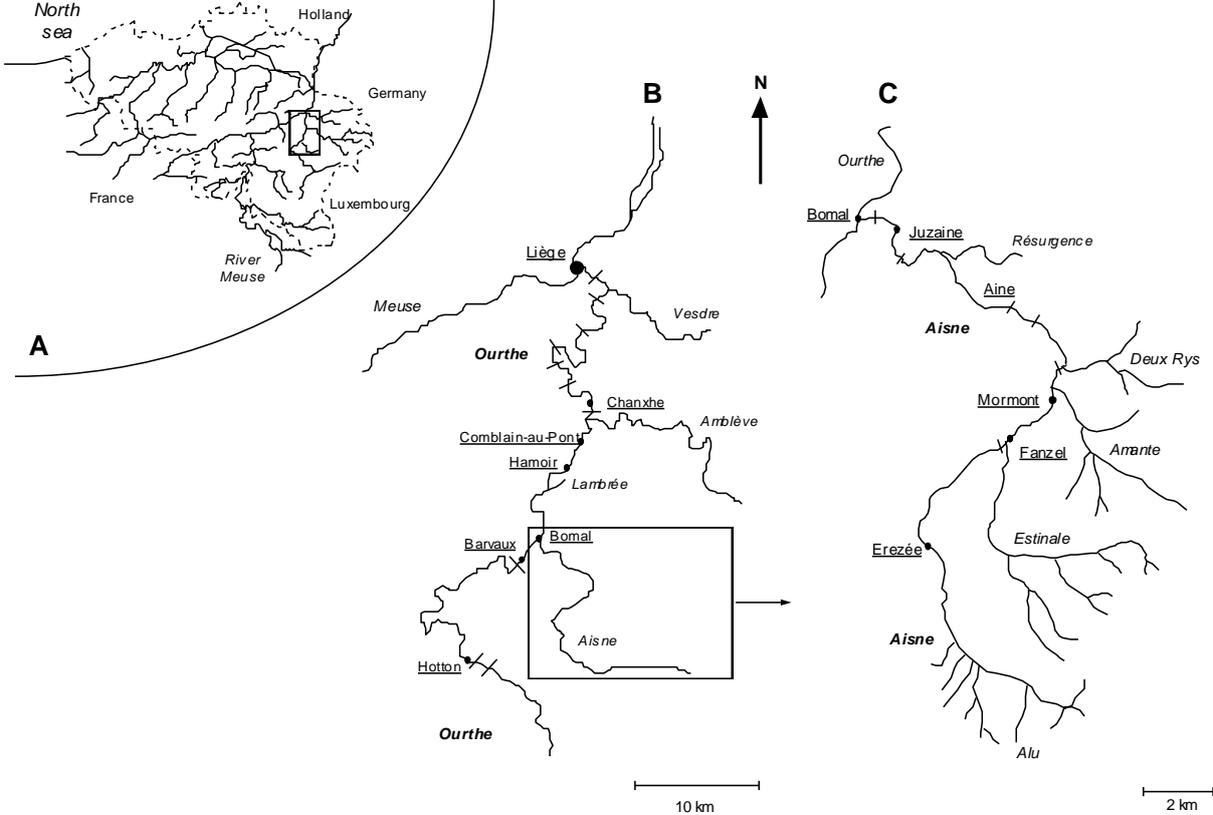


Figure 15.1. : Localisation of the study area, the Aisne Stream (tributary of the river Ourthe) in the Belgian Ardenne. Transverse bars are small weirs which may interfere with the free circulation of fish.

The study was conducted in the Belgian Ardenne, mainly in the lower course of the Aisne stream, a typical trout stream (mean slope 2.78 ‰, mean width and flow in summer: 14 m and 2.41 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>, respectively) which meets the R. Ourthe in Bomal (Fig. 1). Water temperature ranges over the annual cycle from 0 to 21 °C (mean: 9.2 °C in 1992-1998). In the study area, the fish assemblage is typical of the grayling zone (Huet, 1949) and consists mainly of trout *Salmo trutta* (60.9% of biomass), grayling *Thymallus thymallus* (L.) (36.5% of biomass), sculpin *Cottus gobio* (L.) and stone loach *Barbatula barbatula* (L.).

### 15.2.2. Capture and tagging

From October 1995 to October 1997, nine trout (27.9 - 42.8 cm and 234 - 995 g, Table 15.1.) were captured by electric fishing or caught in a fish trap at the weir of Bomal (400 m upstream of the confluence with the R. Ourthe; Fig. 15.1.). All trout were tagged according to the methodology evaluated by Birtles *et al.* (1995) and Baras *et al.* (submitted). They were anaesthetised with a 0.25 ml l<sup>-1</sup> solution of 2-phenoxy ethanol, then placed ventral side up into a v-shaped support adjusted to their morphology. A mid ventral incision was made between the pelvic girdle and the anus, and an alcohol sterilised transmitter (40 MHz, internal coiled antenna) was inserted into their body cavity. The weight of the transmitter ranged from 1.6 to 4.7 g depending on trout body weight, making sure that the transmitter to fish body weight ratio in the air never exceeded 2.0 %. The incision was closed by two or three separate stitches, 5-10 mm apart, using sterile plain catgut (2.0, 3.0 or 4.0 Dec., depending on fish size) on cutting needles. In order to minimise possible biases originating from long term post operative care, fish were released precisely at their capture site, as soon as they had recovered posture and spontaneous swimming (about 3 min after surgery).

Trout n°	Size (F.L.,cm)	Weight (g)	Date of release	End of tracking	Tracking duration (d)
TA1	39.9	611	13 Oct. 1995	10 Aug. 1996	302
TA2	28.5	275	22 Apr. 1996	31 Jul. 1997	466
TA3	27.9	234	04 Jun. 1996	12 Aug. 1996	70
TA4	42.0	995	20 Jun. 1996	16 Jul. 1996	26
TA5	28.8	271	14 Aug. 1996	11 May 1997	107
TA6	29.5	287	19 Sep. 1996	12 Dec 1996	84
TA7	42.8	755	25 Feb. 1997	28 Sep. 1997	215
TA8	30.4	288	20 Mar. 1997	09 Oct. 1997	203
TA9	29.9	290	18 Apr. 1997	30 Dec. 1997	256

**Table 15.1.** : Characteristics and tracking periods of the nine radio-tagged brown trout

### 15.2.3. Tracking

The duration ('budget'), rhythm patterns and precise timings of trout activity were studied over twenty-six 24-h cycles (Table 15.3.). In order to test for individual variability, 10 cycles were realised on trout n°1 and seven others on trout n°2. For twenty-two 24h-cycles, we used a Field Master radio receiver and a loop antenna (ATS inc.) to measure the activity of trout. Once every 10 min, trout were located in the stream to measure their daily activity area and mobility (i.e. sum of distances travelled between successive locations). Each time a trout was located in the stream, its activity level was quantified based on the variations (>1

graduation on the galvanometer) of the signal intensity ( $\Delta I$ ) during 1 min. For the four other 24h cycles, we used an automatic listening station (LOTEK SRX-400) which automatically recorded the intensity of the signal every 10 s. Activity was deduced from the change of signal intensity between successive records. The limit between activity and inactivity was determined after measuring the signals from fixed transmitters.

Trout activity was analysed over the entire 24-h cycle, and separately during dawn, day, dusk and night. In order to compare between cycles at different seasons, dawn and dusk periods were fixed at two hours each ( $\pm 1$  h vs. sunrise and sunset, respectively). For each period of the 24-h cycle, two activity indices were used: the mean intensity of the activity, as determined from changes of signal intensity, and its duration. The two indices were later compared to environmental variables and fish size by stepwise multiple-regression analyses. Environmental variables taken in account were day length, daylength variations between consecutive days, water temperature (mean, minimum and maximum), water level, and transformatives (log, square). The size of the home range and the distance travelled by the fish during the 24h cycle were calculated and compared to the same variables. Null hypotheses were rejected at  $P \leq 0.05$

### 15.3. Results

#### 15.3.1. Daily activity area and distance travelled

During a 24-h cycle, trout occupied distinct resting and foraging places (up to five), and frequently travelled in between these. Both the numbers of places and distances between places varied considerably among 24-h cycles (two to five places; 2 to  $\geq 100$  m). The longitudinal extension of the daily activity area (D.A.A.) of radio-tagged trout in the Aisne stream ranged from 6 to 480m (mean: 48 m) over the annual cycle. During spawning migrations in autumn, trout occupied longer D.A.A. and travelled over longer distances than during other periods of the year but the huge variation between 24-h cycles caused these differences to be insignificant (Kruskal-Wallis test:  $H=5.66$ ,  $P=0.1293$  and  $H=5.41$ ,  $P=0.1442$ , for D.A.A. and distance, respectively; Table 15.2.). Outside of the spawning period, trout occupied D.A.A. of increasing size under increasing water temperature, but their size always averaged  $< 40$  m. Comparatively to the size of their D.A.A, trout travelled over significantly longer distances when temperature was  $> 12^\circ\text{C}$  (Mann-Whitney U-test,  $u=41$ ;  $u'=128$ ;  $P=0.0257$ ; Table 15.2.), suggesting that they exploited their D.A.A more intensively during the warmer days of the year.

Water temperature ( $^\circ\text{C}$ )	Daily activity area (D.A.A., m)	Distance travelled (D.T., m)	Exploitation (D.T. / D.A.A)
< 4	12 $\pm$ 3	21 $\pm$ 9	1.77 $\pm$ 0.41 <sup>a</sup>
4-8	199 $\pm$ 247	258 $\pm$ 376	1.43 $\pm$ 1.06 <sup>a</sup>
8-12	18 $\pm$ 11	48 $\pm$ 28	3.27 $\pm$ 1.74 <sup>a</sup>
> 12	38 $\pm$ 36	122 $\pm$ 90	4.43 $\pm$ 3.59 <sup>b</sup>

**Table 15.2. :** Seasonal variations of daily activity area, mobility and exploitation (mean  $\pm$  SD) of habitat by brown trout in the Aisne stream. The values sharing at least one common upperscript (a or b) do not differ at the 0.05 level of significance.

### 15.3.2. Activity rhythms and budgets

Activity of trout varied substantially between seasons (Table 15.3.) and considerably depending on water temperature (Fig. 15.2.). With few exceptions, intensity and budget showed similar variations. At temperatures  $< 4^{\circ}\text{C}$ , during autumn and winter, the activity budget of trout averaged less than 10 %, and on some occasions, trout showed no activity at all. Activity took place mainly - and was most intense - at dusk, and most rarely at dawn. At temperatures from 4 to  $8^{\circ}\text{C}$ , activity still took place predominantly at dusk. Trout were also active at night, dawn and during the day, but activity was far less intense than at dusk. At temperatures that were slightly suboptimal ( $8\text{-}12^{\circ}\text{C}$ ), the activity budget rose to 28 %, and trout adopted a bimodal dawn and dusk rhythm pattern. At temperatures optimal for growth ( $\geq 12^{\circ}\text{C}$ ), the activity budget of trout exceeded 40 %, activity was at least twice as high as at lower temperatures, and took place predominantly at dusk and during the night. As illustrated by Fig. 15.3. and 15.4., these seasonal variations also take place at the individual level.

For all four periods of the 24-h cycle, stepwise multiple-regression analyses only retained the significant influence of day length on the activity budget of trout (Table 15.4.). Distinct analyses on the behaviour of trout 1 and 2 revealed contrasted environmental influences. Trout n°2, which lived downstream of a small weir, was little influenced by day length, except for its nocturnal activity which lasted longer during summer days. Trout n°1, which lived in a more conventional pool-riffle sequence, was influenced by day length, water level and temperature, with the latter variable acting exclusively at dawn and dusk, which normally are the colder and warmer periods of the daily cycle.

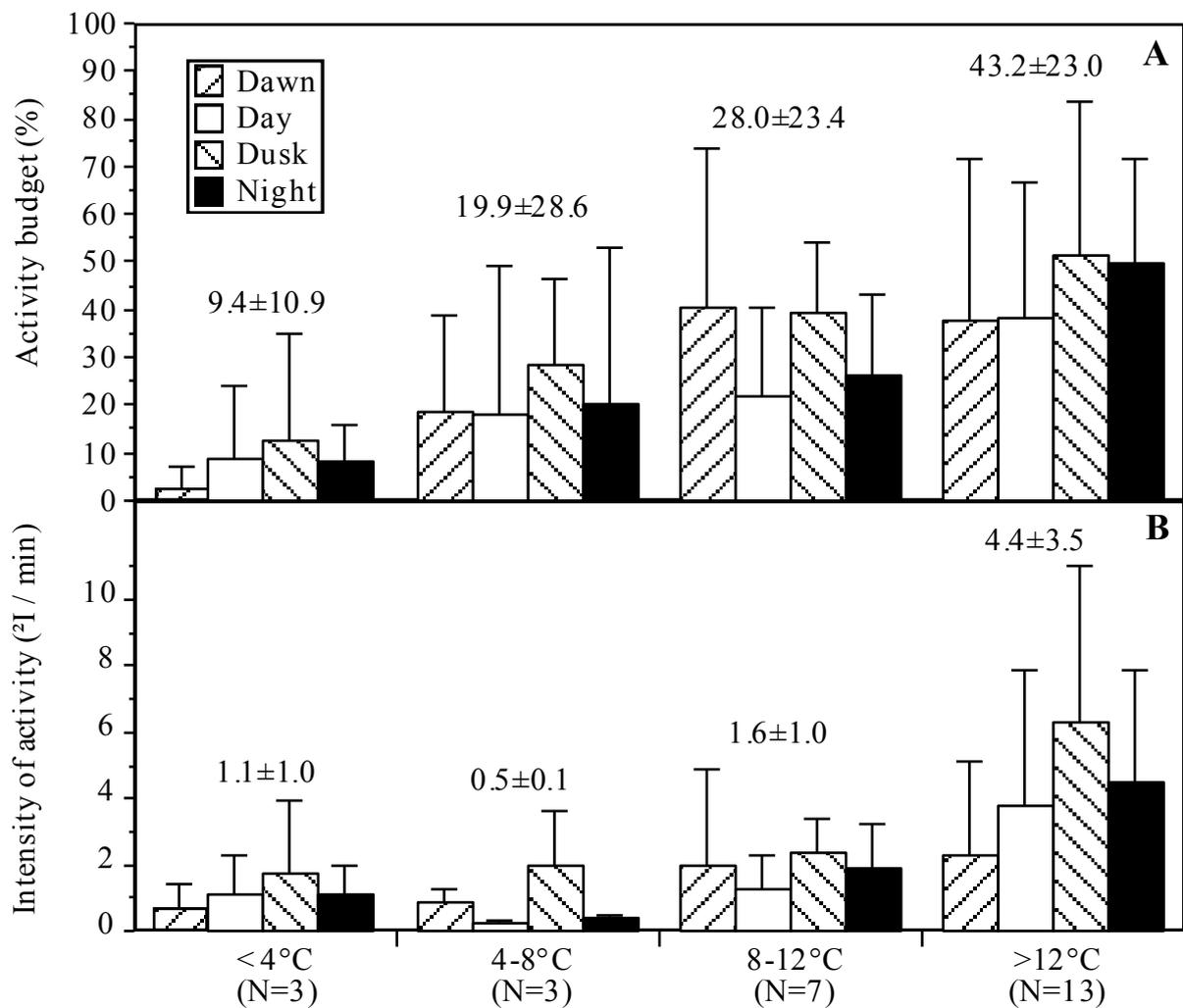


Figure 15.2. : Variation of activity budget (A) and intensity (B) of brown trout in the Aisne Stream, depending on water temperature (1.6-17.2°C). Values are means  $\pm$  standard deviations (S.D.) for each period of the 24-h cycle, and values above the bars are daily means  $\pm$  S.D.

This marked difference between the impact of climatic factors on the behaviour of individual trout is attested further by the comparison between trout n°2 and 3, that lived respectively downstream and upstream of a small weir during spring-summer 1996, and could be tracked simultaneously on two occasions (19 June and 10 July 1996; Table 15.3.). During both 24-h cycles, trout 2 was essentially active at night but its activity budget varied from 18.6 to 38.6 %. By contrast, trout n°3 showed similar activity budgets (*circa* 30 %) but changed its acrophase of activity from diurnal to crepuscular and nocturnal.

Date	Water T° (°C)	Trout	Activity budget (%)				
			Dawn	Day	Dusk	Night	24-h
10 Jan 96	6.1	1	0.0	0.0	7.7	1.2	1.4
14 Feb 96	1.6	1	7.7	26.5	38.5	9.5	21.4
07 Mar 96	3.0	1	0.0	0.0	0.0	14.9	6.9
11 Mar 97	8.7	2	7.7	15.3	30.8	10.4	7.6
<b>Winter</b> (mean±S.D.)	4.9±3.2	-	3.9±4.4	10.5±12.9	19.3±18.3	9.0±5.7	9.3±8.5
15 Apr 97	7.6	16	40.1	53.8	39.2	57.7	52.9
29 Apr 97	9.9	18	47.8	27.6	51.2	47.0	66.1
07 May 96	9.7	1	100.0	33.8	38.5	27.9	35.9
13 May 96	10.8	16	62.4	55.0	46.8	51.1	51.2
26 May 97	13.4	2	64.2	60.3	65.3	53.7	62.9
29 May 96	13.9	2	92.3	79.5	38.5	97.3	82.8
03 Jun 96	13.7	2	0.0	8.1	84.6	20.0	17.9
11 Jun 96	17.4	1	69.2	72.8	92.3	25.7	63.4
18 Jun 97	12.6	12	64.9	33.3	44.4	72.3	43.3
19 Jun 96	12.9	2	15.4	4.5	15.4	52.9	18.6
19 Jun 96	12.9	5	15.4	35.2	7.7	20.6	29.6
<b>Spring</b> (mean±S.D.)	12.3±2.6	-	52.0±31.9	42.2±24.4	47.6±25.6	47.8±23.7	47.7±20.8
02 Jul 96	12.9	6	0.0	3.4	23.0	35.3	11.7
10 Jul 96	13.2	2	38.4	25.3	38.4	67.6	38.6
10 Jul 96	13.2	5	7.7	24.4	61.5	44.4	34.5
24 Jul 96	14.0	1	84.6	50.0	84.6	54.8	58.6
07 Aug 96	14.8	1	38.4	84.8	100.0	51.1	73.8
04 Sep 96	12.7	8	0.0	12.9	7.7	48.0	25.4
<b>Summer</b> (mean±S.D.)	13.5±0.8	-	28.2±33.0	33.5±29.6	52.5±35.9	50.2±10.8	40.4±22.5
24 Sep 96	10.5	11	7.7	8.2	30.8	13.1	13.1
24 Sep 96	10.5	2	40.0	14.2	60.0	9.0	8.9
25 Oct 95	10.0	1	15.4	0.0	15.4	23.6	13.1
08 Nov 95	2.4	1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
06 Dec 95	6.4	1	15.4	0.0	38.5	1.3	5.5
<b>Autumn</b> (mean±S.D.)	8.0±3.6	-	15.7±15.0	4.5±6.5	28.9±22.8	9.4±9.6	8.1±5.5

**Table 15.3.:** Seasonal variation of activity budget (i.e. proportion of active time) of brown trout in the Aisne stream.

Number of cycles		All trout 26	Trout n°1 10	Trout n°2 7
Budget	24-h	R <sup>2</sup> =0.655**** day length (+)	R <sup>2</sup> =0.924**** day length (+) water level (-)	R <sup>2</sup> =0.590* daily thermal range (+)
	dawn	R <sup>2</sup> =0.271** day length (+)	R <sup>2</sup> =0.921*** day length (+) water temperature (+) daily thermal range (-)	-----
	day	R <sup>2</sup> =0.519**** day length (+)	R <sup>2</sup> =0.756** day length (+)	-----
	dusk	R <sup>2</sup> =0.386*** day length (+)	R <sup>2</sup> =0.844** water temperature (+)	-----
	night	R <sup>2</sup> =0.744**** day length (+)	R <sup>2</sup> =0.827** day length (+) water level (-)	R <sup>2</sup> =0.682* day length (+)

**Table 15.4.:** Results of stepwise multiple-regression analyses on activity budget of brown trout in the Aisne stream. Trout as in Table 15.1. \*: P<0.05; \*\*: P <0.01; \*\*\*; P<0.001; \*\*\*\*: P<0.0001

#### 15.4. Discussion

It is nowadays admitted that surgical implantation is presumably the most adapted attachment procedure for long term telemetry studies on fish (Baras *et al.*, in press; Lucas, in press), including salmonids (Clapp *et al.*; 1990; Meyers *et al.*; 1992; Young, 1994; Ovidio *et al.*, 1998; Ovidio, 1999). Baras *et al.* (submitted) provided further evidence that the effect of surgical tagging on trout behaviour did not exceed that of fish capture and handling when surgery was made properly. Additionally, we had the opportunity to recapture trout on some occasions during this study. Healing was completed within five to six weeks, and no infection or necrosis was observed. These observations suggest that the behaviours described here do not originate from tagging artefacts.

Except for spawning migrations, when trout moved over several hundred of metres or kms (see also Ovidio *et al.*, 1998; Ovidio, 1999), the daily activity area (D.A.A.) ranged from 8 to 480 m. Bunnell *et al.* (1998) observed a similar range of D.A.A. for brown trout in North Carolina (0-357 m), but with a higher frequency of strongly resident individuals (68 % ≤ 10 m vs. 22 % in the present study). This discrepancy may originate from variable habitat structures between the streams in the Belgian Ardenne and North Carolina, but also from different positioning frequencies (once per hour in Bunnell's *et al.* study vs. once every 10 min frequency in our study), with a higher probability to underestimate occasional long range movements at looser positioning frequencies (see also Baras, 1998). As Bunnell *et al.* (op. cit.),

we observed no clearcut relationship between D.A.A. and environmental factors or fish size, presumably because trout is a sit-and-wait predator (e.g. Elliott, 1967; Tusa, 1968; Cada *et al.*, 1987) that does not need to extend its foraging area when its appetite increases. Trout usually move in between calm resting places and neighbouring faster flowing sites, where drift is more abundant (Schuler *et al.*, 1994; Roussel & Bardonnnet, 1995; Young *et al.*, 1997; Giroux *et al.*, submitted). As observed in the present study, they may adapt to higher temperatures by occupying these fast flowing sites over longer periods, or by foraging there more intensively. In these circumstances, experience may be a key to the efficient exploitation of drift, and this may also account for the consistent fidelity of trout to their home range or territory during the growing season (spring and summer; Ovidio *et al.*, 1998; Ovidio, 1999).

During spring and summer, brown trout has been categorised as a nocturnal (Chaston, 1968; Clapp *et al.*, 1990) or crepuscular species (Bachman *et al.*, 1979; Bunnell *et al.*, 1998), and sometimes as a typically diurnal species (Swift, 1962, 1964). This study demonstrated that rhythm patterns may vary substantially between individuals in different habitats, as well as between seasons or days for a single individual. As Eriksson (1978), Heggenes *et al.* (1993) and Bunnell *et al.* (1998), we found that trout were predominantly crepuscular or nocturnal during winter, possibly because nocturnal foraging minimises predation risks (Heggenes *et al.*, 1993; see parallel for nocturnal migration in Jonsson & Jonsson, 1993), but also because drift is more abundant during the scotophase too (Brittain & Eikeland, 1988). Trout can detect prey at low light intensities (0.03-0.1 lx; Tanaka, 1970; Robinson & Tasch, 1979; Henderson & Northcote, 1985), and several studies provided evidence that trout can feed at night (Jenkins, 1969; Oswald, 1978; McIntosh and Townsend, 1995), especially when drift is more abundant at night than during the day (Young *et al.*, 1997; Giroux *et al.*, submitted).

In contrast to most authors who documented activity shifts depending on season and water temperature, we observed that trout in the Aisne stream were most active at dusk throughout the year, including at water temperatures corresponding to the optimum for growth (12-16°C; Elliott, 1994). Obviously they adapted to warmer temperatures simply by being more active, over longer periods of time and over a slightly longer activity area. Hypotheses accounting for this relative consistency include the (almost) absence of piscine and avian predators in the Aisne stream, and the highest abundance of drifting macroinvertebrates at dusk (Giroux *et al.*, submitted). Trout would thus be predominantly active at dusk, when their hunger stimulus is probably maximum, and when prey are abundant enough to permit efficient foraging.

Despite this apparent stability, we observed that a single trout could change its activity pattern substantially between weeks, and that trout living in distinct habitats could show contrasted rhythms on the same day. These discrepancies probably reflect local variations in the timing and abundance of drifting prey, which may both govern the activity pattern of salmonids (*Oncorhynchus clarki*, Young *et al.*, 1997; brown trout; Giroux *et al.*, submitted). This interpretation, based on individual behaviours, may also account for why so many different rhythms were observed in trout in different rivers and streams.

## References

- Bachman, R.A., 1984. Foraging of free ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* **113**, 1-32.
- Bachman R.A., Reynolds, W.W., Casterlin, M.E., 1979. Diel locomotor activity patterns of wild brown trout (*Salmo trutta*) in an electronic shuttlebox. *Hydrobiologia*. **66**, 45-47.
- Baras, E., 1992. Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L). *Cah. Ethol. Appl.*, **12**, 125-442
- Baras E., 1997b. Application of telemetry techniques to remotely measure the behaviour of unrestrained cultured tilapias. *Northeast Regional Agricultural Service* **106**, 701-712.
- Baras, E., Birtles, C., Ovidio, M., Philippart, J.C., Poncin, P. Effect of handling and surgery procedure on the behaviour and social interactions of brown trout. Submitted in the *Transactions of the American Fisheries Society*.
- Boujard, T., Leatherland, J.F., 1992a. Circadian rhythms and feeding times in fishes. *Env. Biol. Fishes* **35**, 109-131.
- Brittain, J. E., Eikeland, T. J. 1988. Invertebrate drift: a review. *Hydrobiologia* **166**: 77-93.
- Bunnell, D.B., Isely, J.J., Burrell, K.H., Van Lear, D.H., 1998. Diel movements of brown trout in a Southern Appalachian River. *Trans. Am. Fish. Soc.* **127**, 630-636.
- Cada, G. F., Loar, J. M., Cox, D. K., 1987. Food and feeding preferences of rainbow and brown trout in southern Appalachian streams. *American Midland Naturalist* **117**, 374-385.
- Chaston, I., 1968. Influence of light on activity of brown trout. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **25**, 1285-1289.
- Chaston, I., 1969. Seasonal activity and feeding pattern of brown trout in a Dartmoor stream in relation to availability of food. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **26**, 2165-2171.
- Clapp, D.F., Clark, R.D., Diana, J.S., 1990. Range, activity and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan Stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* **119**, 1022-1034.
- Elliott, J. M., 1967. The food of trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. *Journal of Applied Ecology* **4**, 59-71.
- Elliott, J.M., 1994. Quantitative Ecology and the Brown trout. Oxford Series in ecology and Evolution. Eds Robert M. May & Paul H. Harvey. Oxford University press, 1994, 286p.
- El-Shamy, F.M., 1978. Dynamics of feeding and growth of bluegill (*Lepomis macrochirus*) in Lake Wingra and Lake Mendota, Wisconsin, *Hydrobiologia* **60**, 113-124.
- Eriksson, L.O., 1978. Nocturnalism vs diurnalism-dualism within fish individuals. p. 69-89 in *Rhythmic activity of fishes*. Thorpe J.E. (ed.), Academic press London. 312 p.
- Greking, S.D., 1959. The restricted movement of fish populations. *Biol. Rev.* **34**, 221-242.
- Giroux, F., Ovidio, M., Philippart, J.C., Baras, E. Relationship between the drift of macroinvertebrates and the activity of brown trout *Salmo trutta* (L.) in a small stream. Submitted in *J. Fish. Biol.*
- Jenkins, T.M., 1969. Night feeding of brown and rainbow trout in an experimental stream channel. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **26**, 3275-3278.
- Jonsson, B., Jonsson, N., 1993. Partial niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **3**, 348-365.
- Hambrick, P.S., Hibbs, R.G., 1977. Feeding chronology and food habits of the blacktail shiner, *Notropis venesetus* (Cyprinidae) in Bayou Sara, Louisiana, Southwest. *Nature* **22**, 511-516.
- Heggenes, J., Krog, O.M.W., Lindas, O.R., Dokk, J.G., Bremner, T., 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *J. An. Ecol.* **62**, 295-308.
- Helfman, G.S., 1986. Fish behaviour by day, night and twilight. p. 366-387 in T.J. Pitcher (ed.) *The behaviour of teleost Fishes*, Croom Helm, London, 553 p.
- Henderson, M. A., Northcote, T. G., 1985. Visual prey detection and foraging by sympatric cutthroat trout (*Salmo clarki*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*). *Can. J. of Fish. Aqu. Sci.* **42**, 785-790.
- Hoar, W.S., 1942. Diurnal variations in feeding activity of young salmon and trout. *J. Fish Res. Board. Can.* **6**, 60-101.

- 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. *Trans. Am. Fish. Soc.* **123**, 549-564.
- McIntosh, A.R., Townsend, C.R., 1995. Contrasting predation risks presented by introduced brown trout and native common river galaxias in New Zealand streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**, 1821-1833.
- Meyers, L.S., Thuemler, T.F., Kornely, G.W., 1992. Seasonal movements of brown trout in Northeast Wisconsin. *N. Am. J. Fish. Management* **12**, 433-441.
- Neveu, A., 1991. Stratégie alimentaire de la truite commune (*Salmo trutta* L.) en eaux courantes. p 97-120 in: J.L. Baglinière et G. Maisse (eds) *La Truite: Biologie et Ecologie*. INRA, Versailles, France.
- Oswald, R.L., 1978. The use of telemetry to study light synchronisation with feeding and gill ventilation rates in *Salmo trutta*. *J. Fish. Biol.* **13**, 729-739.
- Ovidio, M., 1999. Annual activity cycle of adult brown trout (*Salmo trutta* L.): a radio-telemetry study in a small stream of the Belgian Ardenne. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **352**, 1-18.
- Ovidio, M., Baras, E., Goffaux, D., Birtles, C., Phillipart, J.C., 1998. Environmental unpredictability rules the autumn migrations of trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia*, **371/372**, 262-273.
- Palmer, J.D., 1976. An introduction to biological rhythm. Academic press, London, 375 p.
- Regal, G., 1992. Range of movement and daily activity of wild brown trout in the South Branch of the Au Sable River. Michigan Department of Natural Resources, *Fisheries Research Report* 1998. Ann. Arbor.
- Robinson, F. W., Tasch, J. C., 1979. Feeding by Arizona trout (*Salmo apache*) and brown trout (*Salmo trutta*) at different light intensities. *Environmental Biology of Fishes* **4**, 363-368.
- Roussel, J.M., Bardonnnet, A., 1995. Activité nyctémérale et utilisation de la séquence radier-profond par les truitelles d'un an (*Salmo trutta* L.). *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **337/338/339**, 221-230.
- Schulz U., Berg, R., 1992. Movements of ultrasonic tagged brown trout (*Salmo trutta* L.) in lake Constance. *J. Fish Biol.* **40**, 909-917.
- Shuler, S.W., Nehring, R.B., Fausch, K.D., 1994. Diel habitat selection by brown trout in the rio Grande River, Colorado, after placement of boulder structures. *N. Am. J. Fish. Man.* **14**, 99-111.
- Swift, D.R., 1962. Activity cycles in brown trout (*Salmo trutta* L. ), fish feeding naturally. *Hydrobiologia* **20** (3), 241-247.
- Swift D.R., 1964. Activity cycles in brown trout (*Salmo trutta* L.), fish artificially fed. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **21**, 133-138.
- Tanaka, H., 1970. On the nocturnal feeding activity of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in streams. *Bulletin of the Freshwater Fisheries Laboratory (Tokyo)* **20**, 73-82.
- Thorpe, J.E. (ed.), 1978. Rhythmic activity in Fishes. Academic press Inc. (London) LTD.
- Tusa, I., 1968. On the feeding biology of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Loucka Creek. *Zoologica Listy* **17**, 379-395.
- Young, M.K., 1994. Mobility of brown trout in south-central Wyoming streams. *Can. J. Zool.* **72**, 2078-2083
- Young, M. K., Rader, R. B. & Belish, T. A., 1997. Influence of macroinvertebrate drift and light on the activity and movement of Colorado River cutthroat trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* **126**, 428-437

## PARTIE IV.c

### Chapitre 16.

#### Relation entre la dérive des invertébrés et l'activité de la truite commune *S. trutta* L. dans une petite rivière

Giroux, F., Ovidio, M., Philippart, J.C., Baras, E. Relationship between the drift of macroinvertebrates and the activity of brown trout *Salmo trutta* L. in a small stream. Submitted in *J. Fish. Biol.*

## **Chapitre 16. Relationship between the drift of macroinvertebrates and the activity of brown trout *S. trutta* L. in a small stream**

### **Abstract**

In order to determine whether brown trout were budgeting their time to match the temporal variations of drift, individual trout were tagged with motion-sensitive radio transmitters. Their activity rhythm in a small salmonid stream was examined at 10-min intervals over seven 24-h cycles in summer 1996, and compared to the composition and abundance of drifting macroinvertebrates (hourly samples). Trout were most active at night, dusk and dawn when drift rate was highest, but correlations between hourly drift rates and trout's activity varied substantially between individuals, between different dates for a single individual, and between different periods of the daily cycle. On some occasions, the trout were responsive to the total drift rate, either at night or during the day, and on some others to the largest drifting organisms (terrestrial organisms, adults of Ephemeroptera, Diptera and Trichoptera). This preliminary study supports the idea that trout adapt their activity pattern to the abundance of drifting prey, either as a generalist towards any organism, or as a specialist towards the largest ones.

Key-words: foraging, drift, macroinvertebrate, stream, salmonids, *Salmo trutta*, telemetry

### **Résumé**

Dans le but de vérifier si la truite commune adapte son budget d'activité aux variations temporelles de la dérive des invertébrés, plusieurs individus ont été radio-marqués avec des émetteurs à activité dans une petite rivière salmonicole. Leurs rythmes d'activité ont été mesurés à 10 min d'intervalle lors de sept cycles de 24h et comparés à la composition et l'abondance de la dérive en macro-invertébrés (1 récolte par heure). Les truites étaient plus actives la nuit, à l'aurore et au crépuscule lorsque la dérive était la plus abondante, mais les corrélations entre la dérive et l'activité différaient substantiellement entre les individus, entre différents cycles pour un même individu et entre différentes périodes du cycle journalier. Dans certains cas, les truites réagissaient aux variations de la totalité de la dérive, et dans d'autres situations, aux composantes les plus grandes (organismes terrestres, éphéméroptères adultes, diptères et trichoptères). Cette étude préliminaire indique que la truite commune peut adapter ses patrons d'activité à l'abondance de proies, en tant que « généraliste » à l'encontre de la totalité des organismes ou en tant que « spécialiste » à l'encontre des composantes les plus larges.

Mots-clés: alimentation, dérive, macroinvertébrés, ruisseau, salmonidés, *Salmo trutta*, télémétrie

## 16.1. Introduction

Bottom dwellers and benthic foragers rely on food resources where the availability varies more between different sites than between different times of the day (Ware, 1972; Baras, 1993). In contrast to these species, most salmonids are sit-and-wait predators that forage essentially on drifting prey (Elliott, 1967, 1970, 1973; Tusa, 1968; Neveu & Thibault, 1977; Cada *et al.*, 1987; Angradi & Griffith, 1990), of which the abundance and diversity varies considerably between seasons, from day to day, and during the course of the day (Cada *et al.*, 1987; Brittain & Eikeland, 1988). Malmqvist (1988), Flecker (1992) and Douglas *et al.* (1992) postulated further that benthic macroinvertebrates drifted under low light intensity as a consequence of the predation pressure by visual predators, like salmonids. Hence, these species which usually occupy a small-sized home range from spring to early autumn (e.g. Ovidio, 1999, for brown trout *Salmo trutta* L. in the Aisne stream), may adapt to the variable availability of food resources through time-budgeting essentially. Most studies in natural environments where gut fullness of salmonids was analysed with respect to the intensity of drift, concluded that the two variables were correlated (Elliott, 1970; Allan, 1978, 1981; Bachman, 1984; Wilzbach *et al.*, 1986; Angradi & Griffith, 1990; Forrester *et al.*, 1994), and that feeding occurred at the time of the highest drift density (Elliott, 1970, 1973).

However, the time scale for these analyses generally exceeded by far the periodicity of drift and trout activity, and this lack of accuracy might be of importance for the understanding of fine-scale time-budgeting, considering that trout can behave as generalists or as specialists (Bryan & Larkin, 1972; Bridcutt & Giller, 1995). To date, a single, pioneer study investigated the relationships between the drift of invertebrate prey and the foraging activity of salmonids in natural environments (cutthroat trout *Oncorhynchus clarki pleuriticus* Richardson; Young *et al.*, 1997). However, it provided little insight into interindividual differences, and did not permit an analysis of individual behaviours with respect to fine scale temporal variations in the abundance of drift in the activity centre of trout.

This study examined the diel behaviours of radio-tagged brown trout *Salmo trutta* in a small stream of the Belgian Ardenne, and examined whether changes in activity level were dependent on the variations in drift abundance and composition.

## 16.2. Material and methods

The Aisne stream is a small (40 km long; sub-basin: 184 km<sup>2</sup>; mean annual discharge: 2.4 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>) tributary of the River Ourthe (River Meuse Basin) which flows into the River Ourthe at Bomal-sur-Ourthe. Its slope is 2.78‰, and water temperature averages 9.4°C (0-19°C) in the study area (0.5-2.0 km upstream of the confluence with R. Ourthe; width: ≤ 14 m). The fish assemblage is typical of the trout-grayling zones (Huet, 1949), and contains brown trout, grayling *Thymallus thymallus* (L.), sculpin *Cottus gobio* (L.), stone loach *Barbatula barbatula* (L.) and minnow *Phoxinus phoxinus* (L.).

Three wild trout were captured by electric fishing in spring 1996. Radio transmitters (40 MHz, coiled antenna, ATS Inc., < 2.0 % of fish body weight) were implanted surgically into the intraperitoneal cavity of these anaesthetised trout, according to the methodology evaluated by Birtles (1995). Tagged trout were released at their exact place of capture, immediately after they recovered their equilibrium and showed spontaneous swimming (c. five minutes after surgery).

The activity of trout was measured during seven 24-h cycles (cycles 1 to 7, Table 16.1.) from early June to early August 1996. Every 10 min, fish were located to an accuracy of c. 0.5 m by reference to labelled marks lining the banks of the river and triangulation using conventional methods. However, conventional tracking can not discriminate between very small-scale changes in position and activity, especially for sit-and-wait predators. Therefore, we used transmitters were motion-sensitive units tuned to transmit at 40 ± 1 and 80 ± 1 pulses per minute, depending on the orientation of the fish. Each fast movement or change of direction by the fish caused the signal to shift from one pulse rate to the other. Each time the fish was positioned in the stream, transmitter pulse rhythms were recorded for one min, and activity indices were deduced from the frequency of changes between pulse rates ( $\Delta R$  min<sup>-1</sup>, see Baras, 1995; Baras *et al.*, 1998). Activity indices were expressed as a proportion of the maximum activity level, which is 53  $\Delta R$  min<sup>-1</sup> for a transmitter shifting in between 40 and 80 pulses per minute. This methodology was preferred to the analysis of transmitter signal strength (Clapp *et al.*, 1990) since the signal strength of an immobile radio transmitter is not strictly constant (see Baras, 1996), due to the passage of other fish and obstacles to signal propagation (e.g. leaves, branches) in the stream.

Hourly samples were collected in a standard drift net (900 cm<sup>2</sup> opening; 500 µm mesh; Megeco Ltd, France) that was positioned at the downstream limit of the pool-riffle sequence occupied by the trout (10-15 m downstream of the trout's location). As in the study by Young *et al.* (1997), the bottom of the net was close to the substrate and the top extended always above the water surface. Immediately after collection, drift samples were identified to taxonomic genera, and individuals of each genus were counted. This procedure was deemed to have little effect on trout behaviour since no trout moved consecutively to drift collection. Young *et al.* (1997) put forward that drift biomass provided a better measure of nutritional value than the abundance of items, and used the former factor in their analyses. However, we believed that trout might be more sensitive or responsive to the number of drifting organisms rather than to their weight.

For this reason, the hourly activity levels of trout were compared (Spearman rank correlations) to variations in the numbers rather than biomass of drift. Because the composition of the drift was too diversified for these analyses to be conducted at the genus

level, drift items were grouped in eight categories: larvae of Ephemeroptera (LE), larvae of Trichoptera (LT), larvae of Diptera (LD), adults of these three orders (AE, AT and AD, respectively), terrestrial insects (Ter) and Crustaceans (*Gammarus* sp., G). Distinct analyses were conducted for night-time (< 0.1 lx) and daytime (excluding dawn and dusk), considering that brown trout is a visual predator (Ware, 1972), and that the discrimination between different components of the drift requires minimum light intensity. Contrary to the study by Young *et al.* (1997), data from 24-h cycles on individual trout were treated separately in order to test for differences between individual trout, and to determine whether a single trout behaved consistently over several 24-h cycles.

### 16.3. Results

Patterns of diel movement varied substantially between individual trout and days of study. Trout 2 never moved over more than 9 m, whereas trout 1 occupied daily activity areas ranging from 16 to 80 m (Table 16.1.). Trout were generally more active during hours of darkness than during daylight, but the difference was not significant (mean  $\pm$  SD: 19.3 $\pm$ 13.1 vs. 13.6 $\pm$ 12.9  $\Delta R \text{ min}^{-1}$ , paired t-test,  $t=1.11$ ,  $P=0.3078$ ,  $df=6$ ), essentially due to huge variations of activity between successive hours. A common feature to all 24-h cycles was that an individual trout could be active during the day, at night or twilight, with no clear-cut diel pattern. Mean daily activity levels were independent of the size of the daily activity area ( $P=0.8003$ ), and both variables were independent from the mean drift rate over the 24-h cycle ( $P=0.8863$ , and  $P=0.8844$ , respectively), and from water temperature ( $P=0.3493$  and  $P=0.6107$ , respectively).

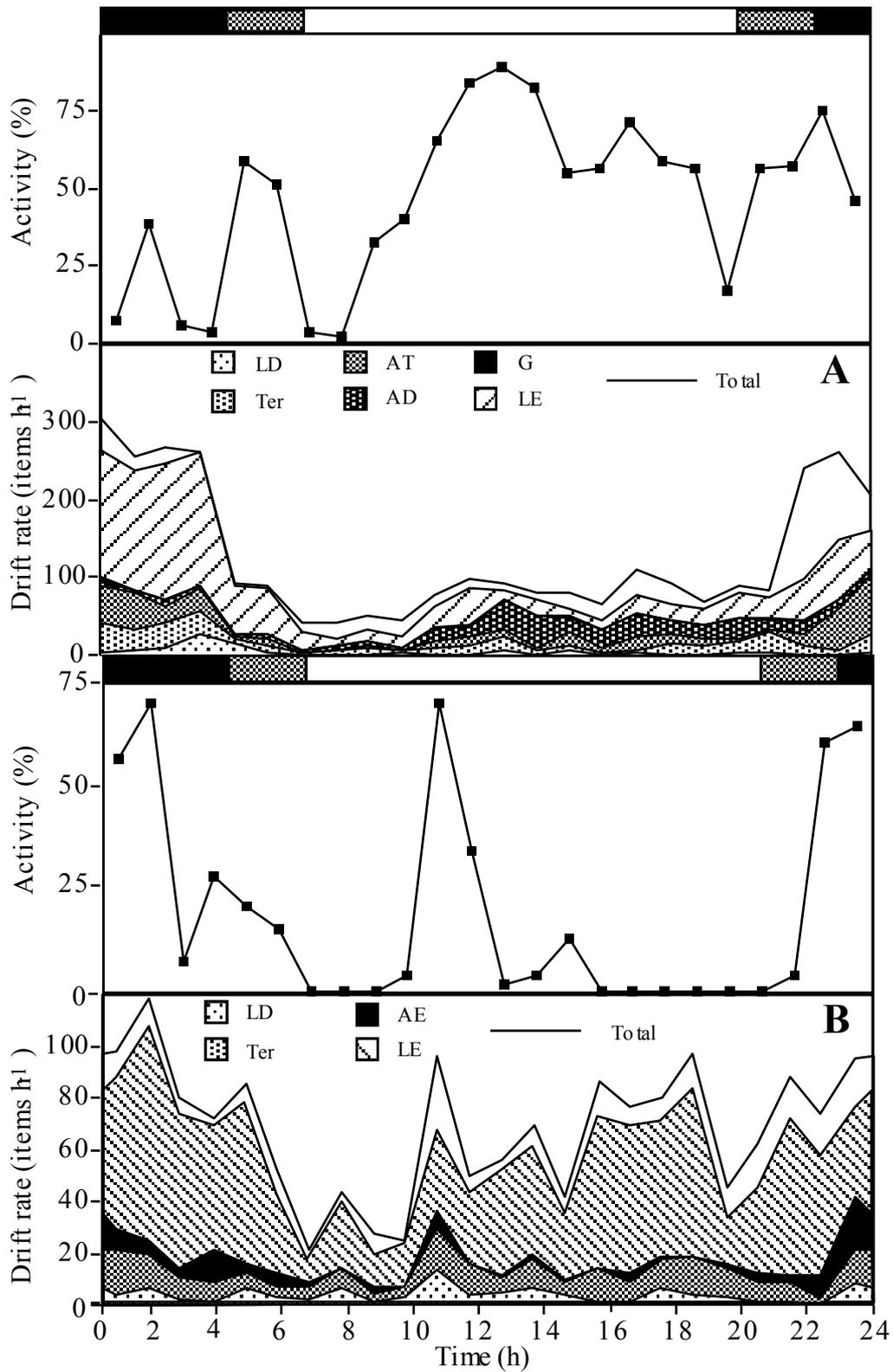
Drift rate was higher at night than during the day (mean  $\pm$  SD: 135 $\pm$ 64 vs. 56 $\pm$ 27 items  $\text{h}^{-1}$ ; t-test,  $t=6.09$ ,  $P<0.0001$ ,  $df=166$ ), but it fluctuated considerably between 24-h cycles (Table 16.1.). During cycle 2 in early June 1996, the hourly drift rate averaged 129 $\pm$ 87 items  $\text{h}^{-1}$  and peaked at 300 items  $\text{h}^{-1}$  in between 00.00 and 1.00 AM (Fig. 16.1.A), whereas it averaged 26 $\pm$ 12 items  $\text{h}^{-1}$  and never exceeded 70 items  $\text{h}^{-1}$  during cycle 5 in early July. Larvae of Ephemeroptera were the most abundant items both at night (45.0 %) and during the day (35.4%). Larvae and adults of Trichoptera, terrestrial insects and aquatic crustaceans drifted more frequently at night too, whereas adults of Ephemeroptera, larvae and adults of Diptera showed no clear-cut day-night periodicity, essentially due to the occurrence of episodes of high drift in the mid-morning or mid-afternoon, which alternated with periods of low drift.

Cycle	Date in 1996	Water T° (°C)	Drift (items h <sup>-1</sup> ; mean ± SD)				Trout			Activity (%; mean±SD)			
			24-h	Dark (night)	Light (day)	Twilight (dawn & dusk)	#	Fork length (cm)	DAA (m)	24-h	Dark (night)	Light (day)	Twilight (dawn & dusk)
1	03 Jun	13.7	107±52	147± 66	91±34	121± 54	2	30.5	9	26±49	43±40	21±36	49±49
2	11 Jun	16.0	129±86	235± 70	75±21	176±119	1	39.9	66	70±28	51±43	77±23	81±17
3	19 Jun	12.9	68±26	89± 18	57±25	79± 8	2	30.5	3	19±25	43±25	8±19	22±28
4	02 Jul	12.3	84±42	114± 46	76±34	104± 61	3	42.0	41	17±26	17±23	17±28	30±43
5	10 Jul	12.8	56±12	38± 15	21± 5	25± 6	2	30.5	5	45±43	77±25	34±40	79±23
6	24 Jul	14.8	67±68	140± 88	38±18	106±136	1	39.9	80	9± 8	9± 2	9± 8	9± 0
7	07 Aug	16.3	74±93	180±117	26±15	183±132	1	39.9	16	15± 8	13± 8	17± 8	9± 9

**Table 16.1. :** Characteristics of the seven 24-h cycles when the activity of radio-tagged trout was compared to drift rate. Water temperature is the mean over the 24-h cycle. Dark: 22.30-04.30 h; light: 05.30-21.30h. DAA: longitudinal extension of daily activity area. Activity is the mean number of changes of pulse rates per minute ( $\Delta R \text{ min}^{-1}$ ) of the activity transmitter (one-min samples at 10-min intervals), expressed as a proportion of the maximum rhythm ( $53 \Delta R \text{ min}^{-1}$ , see methods).

Cycle	24 h	night	day
1	-----	AE (r=0.839)*	TD (r=0.706)**
2	TD (r=0.421)*	AD (r=0.750)*	-----
3	AE (r=0.556)** TD (r=0.420)*	LD (r=0.877)** AE (r=0.798)*	-----
4	Ter (r=0.586)** TD (r=0.539)**	Ter (r=0.818)* AE (r=0.807)* AT (r=0.761)* TD (r=0.751)*	Ter (r=0.507)*
5	AT (r=0.408)*	AT (r=0.768)*	-----
6	LE (r=0.526)** TD (r=0.448)**	-----	LE (r=0.816)** TD (r=0.689)** AT (r=0.547)* LT (r=0.512)*
7	-----	-----	-----

**Table 16.2. :** Relationship (Spearman rank correlations) between the hourly activity index of trout (change of pulse rates of activity transmitters over 1-min intervals every 10 min) in the Aisne stream in summer 1996, and drift rate over the entire 24-h cycle (df=23), during the day (excluding dawn and dusk; df=15) or at night (df=5). Characteristics of cycles 1-7 as in Table 16.1. G: crustaceans of the genus *Gammarus*; Ter: adult terrestrial insects; LE: larvae of Ephemeroptera; LT: larvae of Trichoptera; LD larvae of Diptera; AE, AT and AD are adult insects of these three orders. TD is total drift rate. ---- stands for no significant correlation (P>0.05). \*: ≤0.05; \*\* ≤0.01; \*\*\* ≤ 0.001.



**Fig. 16.1 :** Variations of hourly activity levels and drift rate in the Aisne stream of two brown trout tracked in summer 1996. Activity is the mean number of changes of pulse rates of the motion-sensitive transmitter over six 1-min samples per hour ( $\Delta R \text{ min}^{-1}$ ). A. cycle 2, trout 1; B. Cycle 3, trout 2 (see Table 16.1.). Correlations between drift and activity of trout as in Table 16.2. LE: larvae of Ephemeroptera; LT: larvae of Trichoptera; LD larvae of Diptera; AE, AT and AD are adult insects of these three orders; G: crustaceans of the genus *Gammarus*; Ter: adult terrestrial insects.

Correlations between the hourly activity levels of trout and hourly drift rates varied substantially between 24-h cycles depending on individual fish, time of the year, water temperature and drift abundance (Table 16.2.). On one occasion only (cycle 7), no single correlation was found between the abundance of drifting organisms and the activity of trout. During cycles 2, 3, 4 and 6, the activity of trout was significantly correlated with the total drift rate over the entire 24-h cycle, but more significant correlations were observed towards the largest items of the drift components (adults of Diptera [2], Ephemeroptera [3, 4], and Trichoptera [4, 6], terrestrial insects [4] or larvae of Ephemeroptera and Trichoptera [6]). During cycle 1, trout's activity was in phase with the total drift rate during daytime only, and in phase with drifting adults of Ephemeroptera at night. During cycle 5, trout 2 was apparently responsive to drifting adults of Trichoptera during daytime only.

#### 16.4. Discussion

This preliminary study supports the idea that trout usually adapt their activity pattern to the abundance of drifting prey, and substantiates the conclusions of authors who reported a correspondence between the composition of drift and the diet of salmonids (Cada *et al.*, 1987; Hubert & Rhodes, 1989; Angradi & Griffith, 1990; Forrester *et al.*, 1994; Young *et al.*, 1997). The correlation between the activity of all brown trout and the drift rate over the seven 24-h cycles investigated here, was similar to that reported by Young *et al.* (1997) for cutthroat trout ( $R=+0.35$  vs.  $R=+0.43$ , respectively). However, much better correlations were obtained when examining the behaviour of individual trout (Table 16.2.), indicating that some trout were indeed time-budgeting whereas others were not, or to a lesser extent. This supports the idea that trout may exhibit a wide range of behavioural tactics, and that speculations about the adaptive nature of their behavioural responses require the analysis of individual behaviours. Inter and intra-individual differences in diel movement and activity may originate from variations of foraging efficiency or tactics in different habitat types (Ringler, 1983; Nielsen, 1992; Young *et al.*, 1997), but both brown trout that were investigated over different 24-h cycles, used consistently the same pool-riffle sequence throughout. Decreasing drift rates throughout the summer (Table 16.1.) might have caused brown trout to turn to benthic foraging (Bachman, 1984) or to piscivorous, and thus to exhibit activity patterns independent of drift rate (see also Young *et al.*, 1997), but this remains to be determined experimentally.

Salmonids can detect prey at low light intensities (0.03-0.1 lx; Tanaka, 1970; Robinson & Tasch, 1979; Henderson & Northcote, 1985). Hence there was no doubt that brown trout in the present study were able to detect and capture drifting prey during the day, at dawn or dusk, when light intensity was  $\geq 1$  lx. Terrestrial insects, and adults of aquatic insects such as Ephemeroptera, Diptera and Trichoptera are much bigger items than larvae. Furthermore, these large prey are more frequently found at the surface of the water, where they represent more visible targets to salmonids than prey drifting within the water column (Angradi & Griffith, 1990; Young *et al.*, 1997). This might account why the activity of brown trout was more frequently correlated to these organisms in the present study, and why these taxa are generally overabundant in the diet of salmonids during spring and summer (e.g. Wilzbach *et al.*, 1986). This may also suggest that some trout behave as generalists towards any organism, or as a specialists towards the largest ones.

In the present study, trout were always more active at dusk and dawn and during the night, than during the day, and this contrasts, to some extent, with the observations that

salmonids are essentially active at dusk and dawn during the summer (Ware, 1972; Elliott, 1973; Allan, 1981; Heggenes *et al.*, 1993). Based on the correlations between hourly drift rates and fish activity, it can reasonably be put forward that brown trout were more active at night because the drift rate was higher during this period. Whether light intensity was sufficient to enable brown trout to visually detect, select and capture prey at night is uncertain, since correlations between trout activity and with the total drift rate were better than with particular taxa. However trout may rely on senses other than vision to detect prey at low light intensity (e.g. vibrations, noise). These senses most probably have less resolution than vision for discriminating between different prey, and cause brown trout to react to any prey, contrary to what happens during hours of light, when trout can select visually prey depending on their nature or position in the water column.

Correlations between drift rate and the activity of brown trout were generally higher at night than during the day, and this may be accounted for by several complementary hypotheses. Because territoriality and agonistic interactions in salmonids are generally inhibited under low light levels (Héland, 1991), the activity of trout might be more closely related to foraging during night-time than during daytime, when additional social and anti-predator behaviours may mask partly the correlation between food availability and fish activity (*i.e.* high activity at periods of low drift). This possible confusion originates directly from the limited capacity of telemetry techniques to discriminate between different behaviours. Possibly correlations at night were better because drift rates were higher during night-time than during daytime, and exceeded some form of threshold above which trout were responsive to drift. The observation that the diurnal activity of brown trout was correlated ( $P < 0.10$ ) to drift rates exceeding 70 items  $h^{-1}$ , whereas no significant correlation was observed for lower rates, supports this hypothesis, but experimental confirmation is required. By analogy with studies of trout's diets, which showed the correspondence between the feeding times of trout and drift composition (e.g. Elliott, 1970, 1973), it is likely that brown trout fed predominantly during periods of high drift (*i.e.* at night, or occasionally during the day). This suggests further that brown had presumably reached satiation before mid-day, and showed least appetite and response to prey drifting later in the day (*i.e.* low activity under relatively high drift). Because all factors concur with a least correlation between activity and drift during hours of light, their respective importance can not be determined.

Before telemetry emerged as a major tool in fish behavioural ecology, the limiting factor when analysing the relationships between drift and fish activity was the frequency of gastric sampling. Nowadays, it is possible to determine the activity or position of fish with a resolution of a few seconds when using data collecting computers connected to automatic listening (e.g. Baras *et al.*, 1998) or positioning stations (e.g. Lagardère *et al.*, 1996), and this exceeds by far the frequency of drift sampling with standard procedures. Coupling fine scale telemetry to fine scale drift sampling through suction pumps (Armitage, 1978; Dumont *et al.*, 1996) might represent a substantial progress in the understanding of trout's adaptive behaviour.

### **Acknowledgements**

This study was supported by the Ministry of Environment (D.G.R.N.E.) within the scope of the Meuse Salmon 2000 Project. F. Giroux received an ERASMUS studentship during the study. M. Ovidio is a F.R.I.A. grant holder and J.-C. Philippart a research associate of the Belgian F.N.R.S.

## References

- Allan, J. D., 1978. Trout predation and size composition of stream drift. *Limnology and Oceanography* **23**, 1231-1237.
- Allan, J. D., 1981. Determinants of diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **38**, 184-192.
- Angradi, T. R., Griffith, J. S. 1990. Diel feeding chronology and diet selection of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, in the Henry's Fork of the Snake River, Idaho. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **70**, 355-360.
- Armitage, P. D., 1978. Catches of invertebrate drift by pump and net. *Hydrobiologia* **60**, 229-233.
- Bachman, R. A., 1984. Foraging of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Transactions of the American Fisheries Society* **113**, 1-32.
- Baras, E., 1993. A biotelemetry study of activity centres exploitation by *Barbus barbus* in the River Ourthe. *Cahiers d'Ethologie* **13**, 173-174.
- Baras, E., 1995. Seasonal activities of *Barbus barbus* (L.) - Effect of temperature on time-budgeting. *Journal of Fish Biology* **46**, 816-828.
- Baras, E., 1996. Photoperiod mediated variations of daily activity budgets in cultured tilapias *Oreochromis aureus*. In *Underwater Biotelemetry* (Baras, E. & Philippart, J.-C., eds.), pp. 187-194. Liège: University of Liège.
- Baras, E., Jeandrain, D., Serouge, B., Philippart, J.-C., 1998. Seasonal variations of time and space utilisation by radio-tagged yellow eels *Anguilla anguilla* in a small stream. *Hydrobiologia* **371/372**, 187-198.
- Birtles, C., 1995. Evaluation histologique et comportementale d'une méthodologie de marquage biotéléométrique par implantation intrapéritonéale chez la truite commune juvénile (*Salmo trutta* L.). B. Sc. thesis, University of Liège.
- Bridcutt, E. E., Giller, P. S., 1995. Diet variability and foraging strategies in brown trout (*Salmo trutta*): an analysis from subpopulations to individuals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**, 2543-2552.
- Brittain, J. E., Eikeland, T. J., 1988. Invertebrate drift: a review. *Hydrobiologia* **166**: 77-93.
- Bryan, J. E., Larkin, P. A., 1972. Food specialization by individual trout. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **29**, 1615-1624.
- Cada, G. F., Loar, J. M. & Cox, D. K., 1987. Food and feeding preferences of rainbow and brown trout in southern Appalachian streams. *American Midland Naturalist* **117**, 374-385.
- Clapp, D. F., Clark, R. D., Diana, J. S., 1990. Range, activity, and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan stream. *Transactions of the American Fisheries Society* **119**, 1022-1034.
- Douglas P. L., Forrester, G. E., Cooper, S. D., 1992. Effect of trout on the diel periodicity of drifting in baetid mayflies. *Oecologia* **98**, 48-56.
- Dumont, B., Suard, G., Le Coarer, Y., Carrel, G., Rivier, B. 1996. Towards the notion of trophic value, concepts and approaches: the brown trout example. In *Ecohydraulics 2000* (Leclerc, M. et al., eds), Volume B, pp. 283-297. Québec City: INRS-Eau
- Elliott, J. M., 1967. The food of trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. *Journal of Applied Ecology* **4**, 59-71.
- Elliott, J. M., 1970. Diel changes in invertebrate drift and the food of brown trout (*Salmo trutta*). *Journal of Fish Biology* **2**, 161-165.
- Elliott, J. M., 1973. The food of brown and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. *Oecologia* **12**, 329-347.
- Flecker, A. C., 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology* **73**, 438-448.
- Forrester, G. E., Chace, J. G., McCarthy, W., 1994. Diel and density-related changes in food consumption and prey selection by brook charr in a New Hampshire stream. *Environmental Biology of Fishes* **39**, 301-311.

- Heggenes, J., Krog, O. M. W., Lindas, O. R., Dokh, J. G., Bremner, T., 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal in winter. *Journal of Animal Ecology* **62**, 295-308.
- Héland, M., 1991. Organisation sociale et territorialité chez la truite commune immature au cours de l'ontogenèse. In *La Truite: Biologie et Ecologie* (Baglinière, J.-L. & Maisse, G., eds), pp. 121-149. Paris: INRA Editions, Paris.
- Henderson, M. A., Northcote, T. G. 1985. Visual prey detection and foraging by sympatric cutthroat trout (*Salmo clarki*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **42**, 785-790.
- Hubert, W. A., Rhodes, H. A. 1989. Food selection by brook trout in a subalpine stream. *Hydrobiologia* **178**, 225-231.
- Huet, M., 1949. Aperçu de la relation entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* **11**, 332-351.
- Lagardère, J.-P., Bégout-Anras, M.-L., Buchet, V., 1996. The acoustic positioning system as a valuable tool for estimating the well-being of fishes in aquaculture. In *Underwater Biotelemetry* (Baras, E. & Philippart, J.-C., eds.), pp. 177-186. Liège: University of Liège.
- Malmqvist, B., 1988. Downstream drift in Madeiran Levadas: test of hypotheses relating to the influence of predators on the drift of insects. *Aquatic Insects* **10**, 141-152.
- Neveu, A., Thibault, M., 1977. Comportement alimentaire d'une population sauvage de truite fario (*Salmo trutta* L.) dans un ruisseau des Pyrénées atlantiques, le Lissuraga. *Annales d'Hydrobiologie* **8**, 111-128.
- Nielsen, J. L., 1992. Microhabitat-specific foraging behavior, diet, and growth of juvenile coho salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **121**, 617-634.
- Ovidio, M., 1999. Annual activity cycle of adult brown trout (*Salmo trutta* L.): a radio-telemetry study in a small stream of the Belgian Ardenne. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **352**, 1-18.
- Ringler, N. H., 1983. Variations in foraging tactic of fishes. In *Predators and Prey in Fishes* (Noakes, D. L. G., Lindquist, D. G., Helfman, G. S. & Ward, J. A., eds), pp. 159-171. The Hague: Dr. W. Junk.
- Robinson, F. W., Tasch, J. C., 1979. Feeding by Arizona trout (*Salmo apache*) and brown trout (*Salmo trutta*) at different light intensities. *Environmental Biology of Fishes* **4**, 363-368.
- Tanaka, H., 1970. On the nocturnal feeding activity of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in streams. *Bulletin of the Freshwater Fisheries Laboratory (Tokyo)* **20**, 73-82.
- Tusa, I., 1968. On the feeding biology of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Loucka Creek. *Zoologica Listy* **17**, 379-395.
- Ware, D. M., 1972. Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density, and prey size. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **29**, 1193-1201.
- Wilzbach, M. A., Cummins, K. W., Hall, J. D., 1986. Influence of habitat manipulations on interactions between cutthroat trout and invertebrate drift. *Ecology* **67**, 898-911.
- Young M. K., Rader, R. B., Belish, T. A., 1997. Influence of macroinvertebrate drift and light on the activity and movement of Colorado River cutthroat trout. *Transactions of the American Fisheries Society* **126**, 428-437.

PARTIE V

DISCUSSION ET  
CONCLUSIONS GENERALES

## Partie V. Discussion et conclusions générales

### V.1. Protocole d'implantation de l'émetteur et effet du marquage sur la validité de nos observations

Nos résultats confirment l'adéquation de la procédure d'implantation chirurgicale de l'émetteur pour les suivis de la truite commune (*S. trutta*) en milieu naturel. Contrairement aux méthodes d'insertion externe et intrastomacale, l'état du poisson s'améliore progressivement après le marquage (l'incision se cicatrise), ce qui autorise des suivis à long terme, condition indispensable pour l'étude des tactiques et stratégies d'utilisation des ressources. Ainsi, de nombreuses truites ont été quotidiennement radio-pistées pendant plusieurs saisons consécutives et parfois même sur plus d'un cycle annuel (max. 466 jours), ce qui n'a jamais été réalisé auparavant dans d'autres études sur les salmonidés.

Le taux de mortalité post-marquage (i.e. < 15 j. après l'insertion de l'émetteur) est inférieur à 8 %, une valeur très faible pour une opération chirurgicale majeure, réalisée en milieu naturel, en semi-stérilité, et parfois dans des conditions atmosphériques parfois très délicates (gel, fortes pluies, canicule) pour le poisson, mais également pour le « chirurgien ». Ce taux de mortalité est légèrement plus faible que celui observé par Clapp *et al.* (1990) et Swanberg (1997) qui enregistrent respectivement 25% et 10% de mortalité chez la *S. trutta* et chez la « bull trout » (*Salvelinus confluentus*) en utilisant du MS<sub>222</sub> (Méthano Sulfonate Tricaïne) comme anesthésique. Nous avons également constaté moins de 10% de pertes d'émetteur, alors que Clapp *et al.* (1990), Meyers *et al.* (1992) et Bunnell *et al.* (1997) annoncent des chiffres proches des 40% chez *S. trutta*.

En milieu artificiel, l'étude de faisabilité sur le protocole d'insertion de l'émetteur (chapitre 6) a montré, d'une part, un excellent taux de rétention de la marque, et d'autre part, l'innocuité de l'opération chirurgicale qui ne modifie pas le statut social et le taux de croissance des truites. Ce résultat corrobore les observations de Swanberg & Geist (1997) chez la truite arc-en-ciel. Par ailleurs, plusieurs observations réalisées sur le terrain indiquent que le marquage n'a pas fortement perturbé le comportement ou les capacités de nage des truites suivies :

- la présence de l'émetteur ne perturbe pas la croissance des individus marqués. Elle est similaire à celle de truites du même cours d'eau. Nous avons même évoqué le cas d'une truite radio-marquée dans l'Ourthe et dont la croissance s'est révélée comparable à celle de truites anadromes en milieu marin (chapitre 12);
- au cours de la période de reproduction, les truites radio-marquées ont effectué leur migration vers les frayères de façon synchrone, répondant aux mêmes stimuli environnementaux, ce qui constitue une observation qui suggère un effet mineur ou nul du marquage;
- lors de ces mêmes migrations, la plupart des individus (même fraîchement marqués) parcourent de longues distances, franchissent de nombreux obstacles mineurs et réalisent un homing post-frai (ce qui implique que le poisson n'assimile pas le site de marquage à des conditions désagréables);

- les recaptures d'individus marqués ont indiqué que la cicatrisation s'effectue sans problème (la cicatrice est parfois invisible), en absence de nécroses ou d'infections (photo V.1);
- les prises de truites radio-marquées par des pêcheurs à la ligne (parfois le lendemain du marquage) suggèrent que le comportement alimentaire des truites pistées n'a pas été affecté.

Ces observations nous permettent de considérer que les truites radio-pistées au cours de cette étude ont fait preuve d'un comportement « normal ».



**Photo V.1.** : vue de la zone d'incision d'une truite radio-marquée après 30 jours de suivi. On remarque l'absence de nécrose et d'infection

## **V.2. Choix de la technique de récolte de données et méthodologie de suivi**

Nos recherches confirment que la biotélémetrie est incontestablement une méthode adéquate pour l'étude des stratégies individuelles d'utilisation du temps et de l'espace des poissons de rivière. Elle autorise la réalisation de recherches performantes puisque les individus peuvent être suivis en continu, sous toutes les conditions environnementales.

Nous avons toutefois démontré (chapitre 7) qu'à certains moments de l'année, une fréquence de positionnement trop faible (< 1 localisation / 2j.) peut provoquer une forte sous-estimation des déplacements des poissons et une mauvaise interprétation de leur causalité, ce qui rend les résultats aussi ponctuels et douteux que ceux obtenus par marquage-recapture, méthodologie peu adaptée à l'étude de la mobilité des poissons (Gowan *et al.*, 1994). Ainsi, l'utilisation d'une technique de récolte de données inadéquate

ou la mauvaise utilisation de la technique adéquate peut avoir les mêmes conséquences néfastes. Cette constatation est également valable pour l'étude des rythmes et budgets nyctéméraux d'activité, qui, au vu de nos observations, nécessitent des localisations et prises d'activité très fréquentes, sous peine de manquer de nombreuses transitions repos-activité qui sont parfois très rapprochées.

### V.3. Influence des variables environnementales sur la mobilité

#### V.3.a. Hétérogénéité des réponses comportementales

Dans la très grande majorité des cas, il est impossible de généraliser l'effet d'une variable environnementale sur la mobilité des truites, tant les différences individuelles sont importantes. Par exemple, une forte hausse de la température moyenne journalière de l'eau peut être associée à un accroissement de la mobilité chez un individu et à une diminution chez un autre (même s'ils sont suivis simultanément dans le même cours d'eau). Ce phénomène nous paraît assez logique puisque, selon l'habitat et l'environnement dans lesquels la truite évolue (milieu lotique, milieu lentique, profond, zone à contraste thermique, fortement ou peu couvert par la végétation, présence ou non de caches...), la variation du facteur considéré peut avoir des effets différents, ne serait-ce qu'en intensité. Cette constatation ne traduit pas une réaction aléatoire des truites face à des variations des conditions environnementales, mais une **réaction tactique**, adaptée à l'environnement et probablement au statut et aux interactions sociales des poissons. Cette adaptation minimisera les dépenses énergétiques de chaque individu, comme nous l'avons suggéré dans quelques situations (thermorégulation comportementale dans les zones de confluence (chapitre 14), adaptation de la mobilité à la structure de l'habitat (chapitre 13), comportements originaux des truites de barrage (chapitre 12)). Même si nous ne l'avons pas vérifié, il est probable que ces tactiques d'utilisation des ressources adaptées à l'environnement permettent d'accroître leur **fitness**.

#### V.3.b. Homogénéité des réponses comportementales

Par contre, lors de la période de transition entre la période d'accumulation des réserves énergétiques et la phase de reproduction, nous avons montré après trois années consécutives de suivi que les facteurs « photopériode », « température » et « hauteur d'eau ou débit » exercent une influence semblable sur la mobilité des truites.

Il est bien connu que la photopériode joue un rôle de « synchroniseur » ou « d'agent d'entraînement » ou encore de « Zeitgeber » (Reinberg, 1957) sur le cycle de maturation des gonades des truites. Une photopériode décroissante stimule leur maturation et induit la ponte (Breton *et al.*, 1983). Toutefois, nos suivis réalisés en milieu naturel indiquent qu'une certaine valeur de photopériode (cycle annuel identique d'une année à l'autre) ne semble pas suffisante pour expliquer la migration vers les sites de frai (ce phénomène de migration n'étant pas mesurable dans les expériences en milieu expérimental). Nous avons montré que des facteurs environnementaux supplémentaires (« déclenchant ») sont nécessaires pour stimuler ce comportement. D'une année à l'autre, les migrations ont effectivement lieu en photopériode décroissante, lorsque le rapport « durée du jour/durée de la nuit » est compris entre 0,6 et 0,8, mais, en plus, essentiellement lorsque les facteurs environnementaux « température de l'eau » et « hauteur d'eau ou débit » fluctuent, à un moment où la température de l'eau est comprise entre 10 et 12°C. Pour la truite, ces conditions

correspondent à un environnement à caractère imprévisible, dont la variabilité augmente dans une gamme de températures auxquelles ne sont plus associés des taux de croissance élevés. Les variations de ces facteurs peuvent être considérées comme cycliques (saisonniers), mais, contrairement aux changements de la photopériode, elles ne sont pas régulières. Certains automnes, comme celui de 1997, sont particulièrement secs et le niveau d'eau est proche de celui de l'étiage et/ou ne fluctue que faiblement. Dans cette situation, ce sont les variations de la température de l'eau qui déclenchent la migration, mais toujours dans la même gamme de photopériodes. Il y a donc une certaine plasticité.

Cette influence homogène de certaines variables environnementales sur les déplacements des truites est limitée dans le temps (octobre-novembre). Elle leur permet de réaliser leurs migrations dans des conditions favorables (Ovidio *et al.*, 1998) et assure une synchronisation des mouvements vers les frayères, ce qui accroît la probabilité de rencontrer un partenaire sexuel. Ce mode d'exploitation des ressources d'habitat possède une connotation **stratégique** évidente.

#### **V.4. Migrations de reproduction**

Les mécanismes de déclenchement et le déroulement des migrations de reproduction ont déjà été largement discutés dans les chapitres précédents (chapitres 8 à 10).

Mais, après trois années consécutives de radio-pistage, une inconnue subsiste : pourquoi la plupart des truites de l'Aisne réalisent-elles des migrations de reproduction très longues, dangereuses et coûteuses en énergie, alors que des frayères alternatives sont présentes dans l'entièreté du cours de la rivière (chapitre 4) ?

L'hypothèse la plus plausible est qu'une truite ne choisit pas toujours son site de frai de façon aléatoire, mais que sa localisation pourrait être déterminée avant le début de la migration. Cette explication est renforcée par le fait qu'une truite qui parcourt plus de 30 km pour se reproduire adopte un rythme de migration supérieur à celui d'un autre individu qui ne parcourt « que » 10 km. De plus, certains individus de l'Aisne effectuent des migrations vers l'aval dans l'Ourthe, peut-être à la recherche d'un site de frai bien précis dans ce cours d'eau ou dans l'un de ses affluents (la plupart des truites ayant montré ce comportement ont malheureusement été perdues en raison de contraintes techniques). Dans le cas où cette hypothèse serait valable, il resterait encore à préciser ce qui détermine le choix du site de frai : une fidélité à la frayère natale ou au premier site de reproduction? On peut également se demander s'il existe une certaine plasticité dans le choix de la frayère lorsque l'originale a été détériorée (pollution, forte crue mobilisatrice, canalisation).

Un comportement de homing reproducteur vers la rivière natale, voire même vers une portion de rivière, a déjà été fréquemment mis en évidence chez la truite de mer et de lac (Stuart, 1957; Tilzey, 1977; Scholz *et al.*, 1978; Buttiker & Matthey, 1983; Pratten & Shearer, 1983 a et b; Sambrook, 1983). Mais le retour d'une truite « sédentaire » dans un secteur précis d'une même rivière ou d'un de ses affluents reste un phénomène beaucoup moins connu. Une des rares études ayant cherché à répondre à la question a été réalisée par Huet et Timmermans (1979) dans le bassin de la Lesse (Ardenne belge), un affluent de la Meuse. La technique utilisée consistait à retirer des géniteurs d'un petit affluent frayère (le Ry de Chicheron) au mois de septembre, et à les déplacer dans le cours principal de la Lesse, à 150 m de la confluence avec le ruisseau. Il s'agissait de truites nées dans le Ry de Chicheron, ou

qui y étaient remontées pour se reproduire, mais sans le quitter par la suite (contrôle par un système de nasse double dans l'affluent). Les auteurs précités ont observé que 25% des truites déplacées sont remontées dans le Ry de Chicheron 3 à 4 mois après leur déversement dans la Lesse et ont donc réalisé un homing. Compte tenu qu'une survie de 25% est très faible en 4 mois, ils en déduisent, soit qu'une partie des truites a frayé ailleurs, soit que les truites ne fraient pas chaque année. Bien que cette étude soit méthodologiquement critiquable (déplacement forcé des truites), elle reste très intéressante et semble indiquer l'existence d'un homing reproducteur au moins partiel. Ces phénomènes de homing et d'égarement sont également bien connus chez le saumon atlantique (*Salmo salar*), les saumons du pacifique (genre *Onchorhynchus*) (Pratten & Shearer, 1983; Stabell, 1984; Sambrook 1986; Berg & Berg, 1987b) et même chez certaines espèces de cyprins, par exemple le gardon *Rutilus rutilus* (L'Abbée Lund & Vollestad, 1985).

Une autre hypothèse de travail est que le site de frai n'est pas prédéterminé et que les truites migrent aussi loin que leur état (fatigue, réserves énergétiques) leur permet, afin de se rapprocher au maximum des secteurs de rivière les mieux oxygénés et où le substrat de frai est de meilleure qualité (dans le bassin de l'Aisne il s'agit essentiellement du cours amont). Dans cette optique, il serait intéressant d'étudier les migrations de reproduction de truites dont les gîtes estivaux sont situés dans le cours supérieur de l'Aisne, voire même dans les affluents, et de comparer leurs comportements (longueur moyenne des migrations, proportions de dévalants et de montants) à ceux que nous avons observés chez les truites issues du cours inférieur de l'Aisne où les conditions de reproduction (habitats physiques) sont logiquement les moins bonnes.

L'existence d'un homing reproducteur chez la truite pourrait être testé en marquant des géniteurs avec des émetteurs programmables qui fonctionneraient plusieurs années mais seulement pendant la période de reproduction. Cette méthode de radio-pistage permettrait d'étudier le comportement migratoire de plusieurs individus au cours de plusieurs saisons consécutives. Ce type de manipulation est actuellement en cours au L.D.P.A. sur le barbeau fluviatile *Barbus barbus* dans l'Ourthe (Parkinson, 1998) et indique que la plupart des géniteurs retournent sur le site de frai de l'année précédente (Parkinson, com. person.) Une telle manipulation serait cependant plus difficile chez *S. trutta* en raison de la forte pression de pêche dont elle fait l'objet et de sa longévité généralement faible dans les rivières wallonnes.

Nous avons également observé à plusieurs reprises un **homing post-frai** (retour des reproducteurs vers les gîtes estivaux) qui est susceptible d'augmenter la **fitness** d'un individu de trois manières :

- il permet à la truite de regagner des secteurs plus chauds (vérifié à l'aide de Mini enregistreurs de température) où la nourriture est plus abondante, et, donc, de favoriser l'accumulation de réserves énergétiques;
- la précision du homing reflète peut être également un avantage pour une truite à retourner dans un secteur de rivière connu (occupé avant la reproduction) qui peut être exploité avec une meilleure efficacité (Smith, 1985) ;
- il limite le risque de cannibalisme des adultes sur leur propre descendance.

## V.5. Rythmes et budgets d'activité

Nous avons décrit et quantifié l'utilisation du temps chez *S. trutta* au cours du cycle annuel, en termes de budget, d'intensité et de rythme journalier d'activité, et mis en évidence l'influence d'un ensemble de variables climatiques (chapitre 15).

Au cours du cycle annuel, comme nous l'avons observé pour les phénomènes de mobilité entre jours successifs, il apparaît que les variables « température » et « photopériode » exercent également une influence considérable sur la durée et l'intensité de l'activité journalière des truites. Cette observation est logique puisque une augmentation de température et/ou de photopériode est généralement associée à une plus grande abondance de nourriture disponible.

Nous avons d'ailleurs mis en évidence, en combinant des mesures d'activité par radiopistage et des récoltes d'invertébrés benthiques avec des filets « Surbers », que les rythmes journaliers d'activité des truites sont fréquemment en phase avec les variations quantitatives d'une ou de plusieurs composantes de la dérive des invertébrés benthiques (chapitre 16). Ce comportement adaptatif à connotation tactique évidente, peut être qualifié de stratégique puisqu'il s'agit d'une certaine forme **d'optimal foraging strategy** (Wootton, 1985) susceptible d'augmenter la « fitness » d'un individu. L'influence des autres variables environnementales semble nettement plus hétérogène et dépend de l'individu étudié et du type d'environnement dans lequel il évolue. Un phénomène de maximisation de rendement énergétique qui a déjà été observé et discuté dans l'étude des patrons de mobilité (chapitres 8 à 12)

Similairement aux observations réalisées sur les patrons de mobilité, les truites ont fait preuve d'une forte plasticité comportementale, et ont montré des rythmes et budgets d'activité particulièrement diversifiés (variations inter-individuelles et variations temporelles pour un même individu).

## V.6. Plasticité comportementale

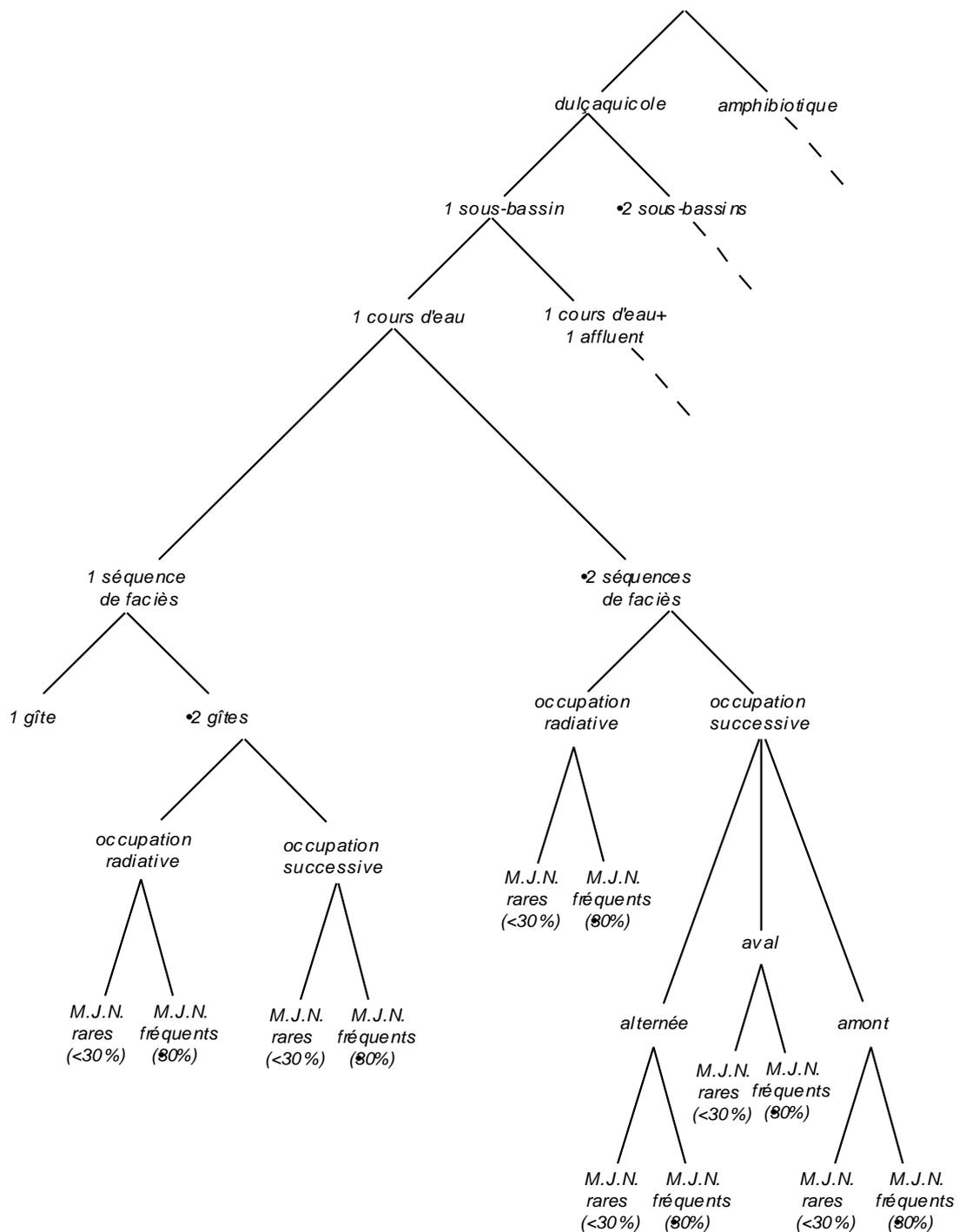
La diversité des stratégies observées au cours de nos recherches confirme l'extraordinaire plasticité comportementale de *S. trutta*. Celle-ci est capable d'adapter son comportement à un grand nombre de situations environnementales, probablement en vue de maximiser sa valeur sélective, ce qui constitue un atout pour l'espèce.

Nos observations montrent que la plasticité comportementale de *S. trutta* ne se limite pas à sa capacité d'adopter trois grands types de stratégies de vie, correspondant aux trois écotypes « truite de mer », « truite lac » et « truite de rivière ». En effet, tous les individus étudiés possèdent des modes ou tactiques d'utilisation des ressources (**T.U.R.**) souvent assez distincts, même s'ils présentent des caractéristiques morphologiques semblables (taille, poids, robe) et évoluent dans un même secteur de cours d'eau.

Une affirmation très simpliste mais néanmoins correcte consisterait à dire qu'il existe autant de T.U.R. que d'individus de truites. Nous pensons toutefois qu'il est possible d'avoir une vue d'ensemble relativement complète en regroupant les T.U.R. en plusieurs catégories sur la base de critères objectifs et mesurables, notamment les paramètres de mobilité et de dispersion écosystémique (mouvements journaliers nets, domaine vital) et des modes d'utilisation des gîtes. Ainsi, pour l'utilisation d'un seul et unique cours d'eau, nous

proposons 13 types de T.U.R, illustrés par la figure V.1. Mais, comme nous n'avons suivi qu'un nombre limité d'individus dans des environnements relativement peu diversifiés, nous pensons qu'il pourrait exister un *continuum de T.U.R.* avec aux extrémités, d'un côté, la truite hyper-sédentaire qui n'utilise qu'un gîte dans un domaine vital très réduit et, de l'autre côté, la truite hyper-mobile que effectue des migrations mer-rivière. La vérification de cette hypothèse nécessiterait le suivi d'un grand nombre d'individus dans des écosystèmes et des milieux très diversifiés. Par ailleurs, les T.U.R. observés ne correspondent qu'à une assez courte période de la vie de la truite, et il serait intéressant d'étudier les comportements de stabilité-mobilité temporelle en réalisant des suivis à long terme (> 1 an) sur un même individu (vérification de la constance dans le temps des caractéristiques de mobilité). Notre étude démontre d'ailleurs que la plupart des truites passent d'une T.U.R. à une autre pendant la période de reproduction. Nous sommes donc bien conscient que notre « classement » est à valeur d'hypothèse de travail et que les échelles de distances notamment, sont strictement fonction du milieu d'étude.

Quoi qu'il en soit, le traditionnel clivage des populations de truite commune en fractions « migrante » et « sédentaire ou résidente » nous paraît beaucoup trop réductionniste. Elle est probablement la conséquence directe de méthodologies de récolte de données propices à la mise en évidence de situations extrêmes comme l'hyper-résidence et l'hyper-mobilité ou l'anadromie, mais inadaptées à rendre compte de T.U.R. intermédiaires. En effet, si l'ensemble des truites qui passent leur vie en rivière sont considérées comme « résidentes », nos études démontrent que leur mobilité peut être similaire, voire plus élevée, que celle de truites de lac qui sont considérés comme « migratrices », ce qui prête facilement à confusion. De même, certaines de nos observations indiquent que, d'un point de vue comportemental, la distinction entre les trois écotypes de truite (mer-lac-rivière) est probablement bien trop simpliste et qu'il existe d'autres formes intermédiaires comme la truite de « fleuve » ou de « barrage » dont la croissance peut être semblable à celle de truites de mer, malgré une entière appartenance à l'écosystème rivière (chapitre 12). Comme nous n'avons étudié qu'une quarantaine de truites dans deux rivières d'une même région géographique, nous supposons donc que d'autres formes sont susceptibles d'exister. Ces formes ne pourront être mises en évidence que par l'utilisation de méthodes similaires aux nôtres (suivi intensif et continu).



**Figure V.1. :** Tactiques d'utilisation de l'espace et de l'écosystème par la truite commune *S. trutta* L. Pour l'utilisation d'un seul cours d'eau, 13 tactiques sont envisagées d'après les paramètres de mobilité et de dispersion écosystémique (M.J.N : mouvements journaliers nets) (30%: probabilité moyenne de réaliser des mouvements > 5m dans l'Aisne sur un cycle annuel).

Par ailleurs, si nous poursuivons notre raisonnement, le terme **écotype** serait inadéquat car, dans le cas de la truite, il se réfère à l'appartenance (partielle ou entière) à l'un des trois écosystèmes, le milieu marin, les lacs et les rivières. Nous préférons dès lors parler de « **formes** » ou de « **types** », des termes qui autorisent une distinction comportementale pour un même écosystème.

Malheureusement, il est impossible de déterminer avec certitude l'appartenance d'un individu à une forme précise, sans analyse comportementale et/ou biochimique (analyses de traceurs chimiques au niveau des écailles et des otolithes, des caroténoïdes au niveau des muscles, du rapport des pigments visuels rhodopsine et porphyropsine; *in* Lebbar, 1997), ce qui rend la gestion des populations particulièrement complexe. Dans le doute, nous pensons qu'il est préférable de parler de « truite commune », et de ne pas s'avancer abusivement quant à l'appartenance à une forme précise.

#### **V.7. Diversité de modes d'exploitation des ressources: influence génétique ou environnementale ?**

La multiplicité des modes et stratégies d'utilisation des ressources chez la truite est-elle plutôt gouvernée par des facteurs environnementaux ou génétiques ? Répondre à cette question n'est pas simple. Comme nous l'avons vu précédemment, il est relativement subjectif de déterminer à partir de quel moment un individu se comporte différemment d'un autre. De plus, il faut nuancer le terme « diversité de milieu » ou « diversité d'environnement » ou encore « diversité d'habitat » qui peut être tout aussi relatif. S'il est évident qu'un fleuve n'est pas un ruisseau et que ces deux milieux possèdent des caractéristiques souvent opposées, il est moins facile de se rendre compte qu'un secteur d'une rivière peut être, pour de nombreuses variables environnementales (profondeur, vitesse de courant, abondance de nourriture, disponibilité d'habitat favorable et capacité d'accueil du milieu), très différent d'un autre secteur du même cours d'eau, même très proche.

La plupart des observations que nous avons réalisées dans l'Aisne attestent que l'environnement biotique ou abiotique exerce une influence considérable sur les modes et tactiques d'utilisation du temps et de l'espace des truites, comme le rappellent les quelques exemples ci-dessous :

- il existe une relation significative entre la structure de l'habitat et la mobilité des truites (chapitre 13);
- les rythmes nycthémeraux d'activité sont souvent en synchronisation avec une ou plusieurs des composantes de la dérive en invertébrés benthiques (chapitre 16);
- dans des environnements thermiques hétérogènes (zone de confluence), les truites peuvent adapter leur mode d'utilisation de l'habitat en fonction de la disponibilité thermique du moment (chapitre 14);
- en aval de barrages, certains individus peuvent montrer des comportements particuliers, comme l'absence de migration, notamment pendant la période de reproduction (chapitre 12).

La plupart des études sur la truite semblent indiquer que les différences sont plutôt de nature environnementale que génétique (synthèse *in* Elliott, 1994). De plus, une variabilité phénotypique, comme une différence de taille ou de vitesse de croissance, peut notamment modifier les besoins énergétiques des individus et avoir des répercussions sur leurs budgets d'activité et sur leurs comportements de prise alimentaire. Mais, dans ce cas encore, c'est l'habitat qui influence indirectement le comportement (i.e. taux de croissance plus élevé dans les rivières plus chaudes ou plus productives en nourriture).

Ces affirmations n'excluent en aucun cas l'hypothèse d'une influence génétique sur les tactiques et stratégies d'utilisation du temps et de l'espace chez la truite. N'ayant pas effectué de recherches dans ce domaine, nous sommes incapables de donner un avis objectif basé sur des expériences scientifiques bien définies. Si de nombreuses études ont montré l'existence de différences génétiques (allozymes et microsattellites) entre les populations de truites présentes dans différents affluents d'un même bassin versant (Allendorf *et al.*, 1976; Krieg & Guyomard, 1983, 1985; Osinov, 1984; Skaala & Naevdal, 1989; Huusko *et al.*, 1990; Estoup *et al.*, 1998), leur éventuel effet sur une hypothétique diversité comportementale est inconnu. Par ailleurs, d'autres recherches ont montré l'absence de différences génétiques entre des truites communes « anadromes » et « sédentaires » qui se reproduisent au même moment dans un même cours d'eau (Ferguson, 1989; Hindar *et al.*, 1991; Cross *et al.*, 1992), mais il faudrait certainement étudier une plus grande partie du génome pour confirmer cette similitude génétique entre « formes ».

Toutefois, certaines études ont montré des divergences génétiques entre populations sympatriques de salmonidés:

- en Colombie Britannique, il existerait des différences génétiques (Lactate déshydrogénase, *Ldh*) entre des populations de truites arc-en-ciel qui vivent en amont ou en aval de chutes infranchissables (Northcote *et al.*, 1970). Northcote (1981) a élevé séparément (dans les mêmes conditions) la progéniture de ces deux stocks de truites arc-en-ciel et a observé que les deux descendance avaient des réponses adaptatives différentes vis-à-vis de la vitesse de courant et que la souche « amont barrage » semblait être avantagée en terme de taux de croissance et de maturité sexuelle. Notons que ces résultats sont en partie en contradiction avec nos observations sur *S. trutta* qui ont montré des croissances exceptionnellement élevés chez certains individus résidant en aval de barrages, mais pas tout à fait infranchissables (chapitre 12). Il semblerait également qu'en amont des chutes la *Ldh* soit plus performante dans la conversion de l'acide lactique, ce qui pourrait conférer une meilleure résistance à la nage aux juvéniles issus de ce stock (Tsuyuki & Williscorft, 1973, 1977 *in* Elliott, 1994). Il est donc bien probable que chez la truite arc-en-ciel, ces différences entre souche « amont » et « aval » barrage soient bien sous contrôle génétique.
- en Irlande, le lac Melvin abrite des populations de salmonidés originaires des dernières périodes glaciaires. Trois populations sympatriques de truites y vivent, appelées « gillaroo », « sonaghen » et « ferox ». Ces trois populations peuvent être distinguées par des critères morphologiques (couleur externe, taches, forme), méristiques (i.e. nombre de dents), des caractères génétiques biochimiquement déterminés et l'ADN mitochondrial. Les trois types diffèrent également par leurs préférences alimentaires. Les différences génétiques entre ces populations indiquent qu'elles sont reproductivement isolées; de plus, il semblerait qu'elles ne soient pas la conséquence d'une survie différentielle d'un

« pool » de gènes communs. Les trois formes gardent leur intégrité génétique en se reproduisant dans des habitats distincts (travaux de Ferguson & Mason, 1981; Ferguson, 1986, 1989; Cawdery & Ferguson, 1988; Mc Veigh & Ferguson, 1988).

De nouvelles recherches doivent encore être réalisées pour apporter des éléments de réponse au problème de l'influence de l'environnement, de la sélection naturelle et de la dérive génétique sur les variations comportementales et phénotypiques des populations de truite commune (*S. trutta*). Une approche novatrice intéressante serait de réaliser des analyses génétiques sur des individus radio-pistés, afin de d'essayer d'établir des relations entre la tactique ou stratégie d'utilisation de l'espace et le génotype, et non simplement entre des individus dont l'appartenance à différentes formes (« mer », « lac », « rivière ») est souvent hypothétique puisque leur passé comportemental n'est pas connu. Une des difficultés majeures dans ce genre d'étude serait probablement de déterminer quels sont les gènes susceptibles de générer des différences comportementales parfois très complexes. De plus, dans certains cas, l'environnement pourrait prendre le pas sur le génotype et inversement.

## **V.8. Applications à la gestion des populations**

Si notre recherche a avant tout une vocation fondamentale, elle permet également d'émettre des propositions en vue d'une meilleure gestion halieutique des populations de truite commune.

Notre étude souligne avant tout la nécessité de permettre la libre circulation des truites communes dans l'ensemble d'un bassin hydrographique pendant l'entièreté du cycle annuel. S'il est évident que c'est en automne que les déplacements sont les plus spectaculaires (migrations de reproduction), nos suivis par radio-pistage démontrent que *S. trutta* fait tout de même preuve d'une mobilité non négligeable le reste de l'année. De nombreux barrages et déversoirs parsèment le bassin de l'Ourthe et de l'Aisne et, à plusieurs reprises, nous avons pu quantifier dans quelle mesure ils sont susceptibles d'interférer avec la libre circulation des truites (chapitres 8 à 12).

Dans le cours principal de l'Aisne, la situation est assez favorable. En conditions de débit moyen, les nombreux déversoirs ont été souvent rapidement franchis, et dans le pire des cas, ils ont occasionné des retards de quelques heures à un ou deux jours. Par contre, dans les affluents, nous avons répertorié quelques obstacles capables de retarder fortement, voire d'empêcher, les déplacements des truites. En étiage, la situation peut devenir assez critique dans l'ensemble du bassin, mais ce type de condition se rencontre rarement plus de 15 jours d'affilée (forte pluviosité dans cette région). Un problème sérieux peut cependant se poser en cas d'automne très sec (rare mais possible). Dans la très grande majorité des cas, il n'est donc pas nécessaire de réaliser des aménagements lourds et coûteux pour rendre la situation idéale. Il s'agit simplement de modifier la structure de l'obstacle existant afin de concentrer l'écoulement d'eau sur une partie précise du déversoir lorsque les débits sont très faibles.

La situation est plus critique dans l'Ourthe car les ouvrages sont en général plus importants et la plupart nécessitent des aménagements lourds pour les rendre facilement franchissables. Nous n'avons pas pu quantifier l'impact des barrages de la basse Ourthe car très peu de radio-pistages y ont été réalisés. Par contre, dans l'Ourthe moyenne, nous avons

démontré de façon détaillée que le barrage mobile de Barvaux est un obstacle majeur aux déplacements des truites (lorsqu'il est relevé) et ce, malgré la présence d'une échelle à poissons qui s'est révélée absolument inefficace (Ovidio *et al.*, 1996). Une meilleure gestion des périodes d'ouverture de ces barrages mobiles est pourtant facilement envisageable, tout en préservant au mieux le milieu naturel et les intérêts touristiques (pratique du kayak).

Par ailleurs, il est important de ne pas perdre de vue que les truites coexistent avec d'autres espèces de poissons dont les tactiques d'utilisation des ressources et la capacité de franchissement des obstacles sont beaucoup moins connues et devront être étudiées à l'avenir. En Wallonie, des recherches ont été réalisées sur le barbeau fluviatile (Baras, 1993, 1997) et sont actuellement en cours sur l'ombre commun (Parkinson *et al.*, 1999). Ces problèmes d'aménagement éco-hydraulique sont évidemment envisagés plus en détail dans le cadre des recherches relatives au programme « Meuse Saumon 2000 » (Philippart *et al.*, 1994; Philippart *et al.*, 1999; Philippart, 1999).

La protection des sites de frai potentiels doit également être une priorité pour les gestionnaires. Nos observations indiquent que les truites se reproduisent dans l'entièreté du bassin de l'Aisne. Comme Huet (1961) et Huet & Timmermans (1979) qui ont réalisé des études dans le bassin de la Lesse (Ardenne belge), nous avons mis en évidence que les petits affluents de l'Aisne sont probablement d'une importance considérable pour le recrutement en juvéniles. Or, ces petits affluents sont principalement localisés en Haute-Belgique, dans des fonds de vallées primitivement boisées en feuillus ou maintenues en prairies et qui sont abondamment enrésinés (Huet, 1961) et débardées, deux phénomènes nuisibles à l'intérêt piscicole des eaux de la région (Huet, 1951).

Le maintien et la restauration d'une diversité élevée d'habitats dans les rivières est une nécessité pour permettre à l'espèce de rencontrer les diverses conditions requises pour l'accomplissement des cycles d'activité journaliers et annuels (cf Philippart, 1990; Baras, 1992; Dupont, 1998).

## V.9. Perspectives de recherches futures

Par l'originalité de notre approche (individuelle), la technique de récolte de données utilisée (radio-pistage) et la méthodologie employée (suivis intensifs), nous avons contribué à l'amélioration des connaissances sur certains aspects de la biologie de la truite (*Salmo trutta* L.) et sur la problématique de sa plasticité comportementale et phénotypique. Dans le prolongement de notre travail, la perspective de recherche la plus intéressante est probablement de continuer les suivis intensifs par biotéléométrie (radio ou acoustique) sur un grand nombre d'individus, dans des environnements très diversifiés de diverses régions géographiques, afin de compléter le répertoire des modes d'utilisation des ressources par l'espèce. Il s'agira de favoriser les suivis à long terme (min. 2 années) afin de tester la stabilité temporelle des stratégies et tester le homing reproducteur du même géniteur sur deux saisons consécutives. Ce travail de terrain pourrait être combiné à une approche génétique des individus pistés, afin de vérifier la part de l'environnement et de l'hérédité dans l'adoption d'une tactique ou stratégie particulière.

VI

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

## Partie VI. Références bibliographiques

- Aarestrup, K., Jepsen, N., 1998. Spawning migration of sea trout (*Salmo trutta* (L.) in a Danish river. *Hydrobiologia* **371/372**, 275-282.
- Adams, N.S., Rondorf, D.W., Evans, S.D., Kelly, J.E., 1998. Effects of surgically and gastrically implanted radio transmitters on growth and feeding behavior of juvenile Chinook salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* **127**, 128-136.
- Allan, J.D., 1978. Trout predation and the size composition of stream drift. *Limno.Oceanog.* **23**, 1231-1237.
- Allan, J. D., 1981. Determinants of diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream. *Can. J. Fish. Aqu. Sc.* **38**, 184-192.
- Allendorf, F., 1996. Genetic and demographic effects of fragmentation and isolation of fish populations. p.9 *In International Conference on Fish Migration and Fish Bypass-Channels*, 24-26 septembre 1996, Vienne, Autriche.
- Allendorf, F.W., Ryman, N., Ståhl, A., 1976. Genetic variation in Scandinavian brown trout (*Salmo trutta* L.): evidence of distinct sympatric population. *Hereditas* **83**, 73-82.
- Angradi, T. R., Griffith, J. S., 1990. Diel feeding chronology and diet selection of rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, in the Henry's Fork of the Snake River, Idaho. *Can. J. Fish. Aqu. Sc.* **70**, 355-360.
- Armitage, P. D., 1978. Catches of invertebrate drift by pump and net. *Hydrobiologia* **60**, 229-233.
- Armstrong, J.D., Herbert, N.A., 1997. Homing movements of displaced stream-dwelling brown trout. *J. Fish. Biol.* **50** (2), 445-449.
- Arignon, J., 1968. Comportement de l'espèce *Salmo trutta* dans le bassin de la Seine. *Bull. Fr. Pêche et piscic.* **229**, 117-122.
- Arnekleiv, J.V., Krabøl, M., 1996. The effects of induced floods on the upstream migration of adult brown trout, and the effects of water release on the postspawning downstream migration in a regulated Norwegian River. p. 172 *In* E. Baras & J.C. Philippart (eds.), *Underwater Biotelemetry*, Proceedings of the first conference and workshop on fish telemetry in Europe, University of Liège, Belgium.
- Bachman, R.A., 1982. A growth model for drift-feeding salmonids: a selective pressure for migration. p. 128-135 *In* E.L. Brannon & E.O. Salo (eds.) *Proceedings of salmon and trout migratory behavior symposium*. Univ. Washington, Seattle, USA.
- Bachman, R.A., 1984. Foraging of free ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* **113**, 1-32.
- Bachman R.A., Reynolds, W.W., Casterlin, M.E., 1979. Diel locomotor activity patterns of wild brown trout (*Salmo trutta*) in an electronic shuttlebox. *Hydrobiologia*. **66**, 45-47.
- Baglinière, J.L., 1991. La truite commune (*Salmo trutta* L.), son origine, son aire de répartition, ses intérêts économique et scientifique. p. 11-22 *in*: J.L. Baglinière & G. Maise (eds) *La Truite: Biologie et Ecologie*. INRA, Versailles, France.
- Baglinière, J.L., Arribé-Moutounet, D., 1985. Microrépartition des populations de truite commune (*Salmo trutta* L.), de juvéniles de saumon atlantique (*Salmo salar* L.) et des autres espèces présentes dans la partie haute du Scorff (Bretagne). *Hydrobiologia* **120**, 229-239
- Baglinière, J.L., Champigneulle, A., Nihouarn, A., 1979. La fraie du saumon atlantique (*Salmo salar*) et de la truite commune (*Salmo trutta* L.) sur le bassin du Scorff. *Cybium*, 3<sup>e</sup> série, **7**, 75-96.
- Baglinière, J.L., Maise, G. (eds), 1991. *La truite: biologie et écologie*, INRA Editions, Paris, 303 p.
- Baglinière, J.L., Maise, G., Le Bail, P., Nihouarn, A., 1989. Population dynamics of brown trout, *Salmo trutta* L., in a tributary in Brittany (France): spawning and juveniles. *J. Fish Biol.* **34**, 97-110.
- Baglinière, J.L., Maise, G., Le Bail, P.Y., Prevost, E., 1987. Dynamique de la population de truite commune (*Salmo trutta* L.) d'un ruisseau breton (France), les géniteurs migrants. *Acta oecol, oecol appl.* **8**, 201-215.
- Baltz, D.M., Vondracek, B., Brown, L.R., Moyle, P.B., 1991. Seasonal changes in microhabitat selection by rainbow trout in a small stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* **120**, 166-176.
- Baras, E., 1991. A bibliography on underwater telemetry. *Canadian Report of Fisheries and Aquatic Sciences* **1819**, 1-55.

- Baras, E., 1992. Etude des stratégies d'occupation du temps et de l'espace chez le barbeau fluviatile, *Barbus barbus* (L). *Cah. Ethol. Appl.*, **12**, 125-442
- Baras, E., 1993. A biotelemetry study of activity centres exploitation by *Barbus barbus* in the River Ourthe. *Cahiers d'Ethologie* **13**, 173-174.
- Baras, E., 1995. Seasonal activities of *Barbus barbus* (L.) - Effect of temperature on time-budgeting. *J. Fish Biol.* **46**, 816-828.
- Baras, E. 1999a. An improved electrofishing methodology for the assessment of habitat use by young-of-the-year fishes. *Archiv für Hydrobiologie* **134**, 403-415.
- Baras, E., 1995. Thermal related variations of seasonal and daily spawning periodicity in *Barbus barbus*. *J. Fish Biol.* **46**, 915-917.
- Baras, E., 1996. Photoperiod mediated variations of daily activity budgets in cultured tilapias *Oreochromis aureus*. p. 187-197 In *Underwater Biotelemetry* Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe, E. Baras and J.C. Philippart eds., University of Liège, Belgium.
- Baras, E., 1996. Commentaire à l'hypothèse de l'éternel retour de Cury: proposition d'un mécanisme fonctionnel dynamique. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **53**, 241-244
- Baras E., 1997a. Environmental determinants of residence area selection and long term utilisation in a shoaling teleost, the common barbel (*Barbus barbus* L.). *Aquatic Living Resources* **10**, 195-206.
- Baras E., 1997b. Application of telemetry techniques to remotely measure the behaviour of unrestrained cultured tilapias. *Northeast Regional Agricultural Service* **106**, 701-712.
- Baras, E., 1998. Selection of optimal positioning intervals in fish tracking: an experimental study on *Barbus barbus*. *Hydrobiologia* **371/372**, 19-28.
- Baras, E., Birtles, C., Ovidio, M., Philippart, J.C., Poncin, P. Effect of handling and surgery procedure on the behaviour and social interactions of brown trout. Submitted in the *Transactions of the American Fisheries Society*.
- Baras, E., Birtles, C., Westerloppe, L., Thoreau X., Ovidio, M., Jeandrain, D., Philippart, J.C. in press a. A critical review of surgery techniques for implanting telemetry devices into the body cavity of fish. In Y. Le Maho (ed.), Proceedings of the 5th European conference on wildlife telemetry. Strasbourg, France, 26-30 August 1996: 10 p.
- Baras, E., Jeandrain, D., Serouge, B., Philippart, J.-C., 1998. Seasonal variations of time and space utilisation by radio-tagged yellow eels *Anguilla anguilla* in a small stream. *Hydrobiologia* **371/372**, 187-198.
- Baras, E., Lagardère, J.-P., 1995. Fish telemetry in aquaculture: review and perspectives. *Aquaculture International* **3**, 77-102.
- Baras, E., Philippart, J.C., 1989. Application du radiopistage à l'étude éco-éthologique du barbeau fluviatile (*Barbus barbus*): problèmes, stratégies et premier résultats. *Cah. Ethol. Appl.* **9**, 467-794.
- Bardonnnet, A., 1993. Use of visual landmarks by young trout (*Salmo trutta*) during their diel downstream post-emergence displacement in experimental channels. *J. Fish. Biol.* **43**, 375-384.
- Beeman, J.W., Haner, P.V., Maule, A.G., 1998. Evaluation of a new miniature pressure-sensitive radio transmitter. *N. Am. J. Fish. Man.* **18**, 458-464.
- Bégout-Anras, M.L., Bodaly, R.A., McNicol, R., 1998. Use of an acoustic beam actograph to assess the effects of external tagging procedure on lake whitefish swimming activity. *Trans. Am. Fish. Soc.* **127**, 329-335.
- Behnke, R.J., 1972. The systematics of Salmonid fishes of recently glaciated lakes. *J. Fish. Res. Board Can.* **29**, 639-671.
- Beitinger, T.L., Fitzpatrick, L.C., 1979. Physiological and ecological correlates of preferred temperature in fish. *Am. Zool.* **19**, 319-329.
- Berg, O.K., Berg, M., 1987a. The seasonal pattern of growth of the sea trout (*Salmo trutta* L.) from the Vardnes river in Northern Norway. *Aquaculture* **62**, 143-152.
- Berg, O.K., Berg, M., 1987b. Migrations of sea trout, *Salmo trutta* L., from the Vardnes River in Northern Norway. *J. Fish Biol.* **31**, 113-121.
- Berg, O.K., Jonsson, B., 1990. Growth and survival rates of the anadromous trout, *Salmo trutta*, from the Vardnes River, northern Norway. *Envir. Biol. Fishes* **29**, 145-154.

- Berg, L., Northcote, T. G. 1985. Changes in territorial, gill-flaring, and feeding behaviour in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) following short-term pulses of suspended sediments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**, 1410-1417.
- Berman, C.H., Quinn, T.P., 1991. Behavioural thermoregulation and homing by spring chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* changing metabolic optima. *Trans Am. Fish. Soc.* **119**, 601-610.
- Billard, R., Fostier, A., Weil, C., Breton, B., 1982. Endocrine control of spermatogenesis in teleost fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **39**, 65-79.
- Birtles, C., 1995. Evaluation histologique et comportementale d'une méthode de marquage biotéléométrique par implantation chirurgicale chez la truite commune juvénile (*Salmo trutta* L.). Mémoire de Licence en Sciences Zoologiques, Univ. Liège, 35 p.
- Birtles, C., Baras, E., Poncin, P., Goessens, G., Philippart, J.C., 1995. A behavioural and histological assessment of post-tagging stress in brown trout *Salmo trutta* L. equipped with surgically implanted biotelemetry transmitters. p. 95 *In Abstracts of the second Benelux congress of zoology*. University of Leiden, The Netherlands.
- Bjorn, T.C., Mallet, J., 1964. Movement of planted and wild trout in an Idaho river system. *Trans. Am. Fish. Soc.* **93**, 70-76.
- Blase, C., 1989. Etude comparée des préférences pour l'habitat de l'ombre commun (*Thymallus thymallus* L.) et de la truite fario (*Salmo trutta m. fario* L.) dans une petite rivière ardennaise, l'Aisne.
- Boeuf, G., 1988. Le facteur température et la physiologie des poissons. *La pisciculture française* **91**, 15-29.
- Boisclair, D., Leggett, W.C., 1989 a. Among population variability of fish growth. I. Influence of the quantity of food consumed. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**, 457-467
- Boisclair, D., Leggett, W.C., 1989 b. Among population variability of fish growth. II. Influence of the prey type. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**, 468-482
- Boujard, T., Leatherland, J.F., 1992a. Circadian rhythms and feeding times in fishes. *Env. Biol. Fishes* **35**, 109-131.
- Bovee, K.D., 1978. The incremental method of assessing habitat potential for coolwater species, with management implications. p 340-346 in R.L. Kendall, ed. *Selected coolwater fishes of North America*. Am. Fish. Soc. spec. publ. n°11.
- Bovee, K.D., 1982. A guide to stream habitat analysis using Instream Flow Incremental Methodology. Instream Flow Information Paper n°12. FWS/OBS 82/26. Western Energy and Land Use Team, U.S. Fish and Wildlife Service, Ft. Collins, Colorado. 248 p.
- Bovee, K.D., Cochnauer, T., 1977. Development and evaluation of weighted criteria, probability-of-use curves for instream flow assessments: fisheries. Instream Flow Information Paper n°3 FWS/OBS 77-63. Western Energy and Land Use Team, U.S. Fish and Wildlife Service, Ft. Collins, Colorado. 39 p
- Breder, C.M. Jr., Rosen, D.E., 1966. *Modes of Reproduction in Fishes*. Natural History Press, New York.
- Breton, B., Fostier, A., Zohar, Y., Le Bail, P.Y., Billard, R., 1983. Gonadotropine glycoprotéique maturante et oestradiol-17 $\beta$  pendant le cycle reproducteur chez la truite fario (*Salmo trutta*) femelle. *Gen. Comp. Endocrinol.* **49**, 220-231.
- Breton, B., Maise, G., Lemenn, E., 1983. Contrôle photopériodique de la saison de reproduction en salmoniculture: une expérience pilote en Bretagne. *Bull. Fr. Pêche Pisc.*, **288**, 35-45.
- Brett, J.R., 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **21**, 1183-1226.
- Bridcutt, E. E., Giller, P. S., 1995. Diet variability and foraging strategies in brown trout (*Salmo trutta*): an analysis from subpopulations to individuals. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**, 2543-2552.
- Brittain, J. E., Eikeland, T. J. 1988. Invertebrate drift: a review. *Hydrobiologia* **166**: 77-93.
- Brown, R.S., Mackay, W.C., 1995 Spawning ecology of cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki*) in the Ram River, Alberta. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**, 983-992
- Bryan, J. E., Larkin, P. A., 1972. Food specialization by individual trout. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **29**, 1615-1624.
- Bunnell, D.B., Isely, J.J., Burrell, K.H., Van Lear, D.H., 1998. Diel movements of brown trout in a Southern Appalachian River. *Trans. Am. Fish. Soc.* **127**, 630-636.

- Bütticker, B., 1992. Electrofishing results corrected by selectivity functions in stock size estimates of brown trout (*Salmo trutta* L.) in brooks. *J. Fish Biol.* **41**, 673-684.
- Buttiker, B., Matthey, G., 1995. Migration de la truite lacustre (*Salmo trutta lacustris* L.) dans le Léman et ses affluents. *Shweiz. Z. Hydrobiol.* **48**, 153-160.
- Cada, G. F., Loar, J. M., Cox, D. K., 1987. Food and feeding preferences of rainbow and brown trout in southern Appalachian streams. *American Midland Naturalist* **117**, 374-385.
- Campbell, J.S., 1977. Spawning characteristics of brown trout and sea trout *Salmo trutta* L. in Kirk Burn, River Tweed, Scotland. *J. Fish. Biol.* **11**, 217-229.
- Carey, F.G., Lawson, D.K., 1973. Temperature regulation in free-swimming bluefin tuna. *Comp. Bioch. Physiol.* **44**, 375-392.
- Cargill, A.S., 1980. Lack of rainbow trout movement in a small stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* **109**, 484-490.
- Cawdery, S.A.H., Ferguson, A. 1988. Origins and differentiation of three sympatric species of brown trout (*Salmo trutta* L.) in Lough Melvin. *Polskie Archiwum hydrobiologii.* **35**, 267-277.
- Champigneulle, A., Buttiker, B., Durand, P., Melhaoui, M., 1991. Principales caractéristiques de la biologie de la truite (*Salmo trutta* L.) dans le Léman et ses affluents. p. 153-182 in: J.L. Baglinière et G. Maise (eds) *La Truite: Biologie et Ecologie*. INRA, Versailles, France.
- Champigneulle, A., Melhaoui, M., Gerdeaux, D., Rojas-Beltran, R., Gillet, C., Guillard, J., Moille, J., 1990. La truite commune (*Salmo trutta* L.) dans le Redon, un petit affluent du lac Léman. II. Caractéristiques des géniteurs de truite de lac (1983-1988) et premières données sur l'impact des relâchers d'alevins prégrossis. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **319**, 197-212.
- Chapman D.L., Bjornn T.C., 1969. Distribution of salmonids in streams, with special reference to food and feeding, p 153-176. In T.G Northcote (ed) *Symposium on Salmon and trout in streams*. University of British Columbia, Vancouver B.C.
- Chaston, I., 1968. Influence of light on activity of brown trout. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **25**, 1285-1289.
- Chaston, I., 1969. Seasonal activity and feeding pattern of brown trout in a dartmoor stream in relation to availability of food. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **26**, 2165-2171.
- Clapp, D.F., Clark, R.D., Diana, J.S., 1990. Range, activity and habitat of large, free-ranging brown trout in a Michigan Stream. *Trans. Am. Fish. Soc.* **119**, 1022-1034.
- Coutant, C, 1987. Thermal preference: when does an asset become a liability. *Env. Biol. Fishes* **18**, 161-172.
- Craig, J.F., 1982. A note on growth and mortality of trout (*Salmo trutta* L.) in afferent streams of Windermere. *J.fish.Biol.* **20**, 423-429.
- Crisp, D.T., 1993. Populations densities of juvenile trout (*Salmo trutta*) in five uplands stream and their effects upon growth, survival and dispersal. *Journal of Applied Ecology.* **30**, 759-771
- Crisp, D.T., Carling, P.A., 1982. The relationship between flow and young salmonids. p 7-16 In *Proceeding of the 12 th annual study course*, Institute of Fisheries Management, University of Durham, England.
- Crisp, D.T., Carling, P.A., 1982. Observations on siting, dimensions and structure of salmonid reeds. *J Fish Biol* **34**, 119-134.
- Cross, T.F., Mills, C.P.R., DeCourcy Williams, M., 1992. An intensive study of allozyme variation in freshwater resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L., in western ireland, *J. Fish. Biol.* **40**, 25-32.
- Crozier, W.W., 1983. Population biology of Lough Neagh brown trout (*Salmo trutta* L.). Ph. D. Thesis, The Queen's University, Belfast, 478 p.
- Crumpton, J. E., 1982. Effects of dummy radio transmitters on the behavior of largemouth bass. Proceedings of the Annual Conference of South East Association of Game and Fish Wildlife Agencies 36:351-357.
- Cury, P., 1994. Obstinate nature: an ecology of individuals. Thoughts on reproductive behavior and diversity. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **51**, 1664-1673.
- de Sélys-Longchamps, E., 1842. Faune Belge. Première partie. Indication méthodique des mammifères, oiseaux, reptiles et poissons observés jusqu'ici en Belgique, ed. Dessain, Liège, 310 p.
- Diana, J.S., 1980. Diel activity pattern and swimming speeds of Northern pike, *Esox lucius*, in Lake Ste Anne, Alberta, Canada. *Can. J. Fish. Aquat. Sci* **37**, 1454-1458.
- Dizon, A.E, Brill, R.W., 1979. Thermoregulation in tunas. *Am. Zool.* **19**, 249-265.

- Douglas P. L., Forrester, G. E., Cooper, S. D., 1992. Effect of trout on the diel periodicity of drifting in baetid mayflies. *Oecologia* **98**, 48-56.
- Dumont, B., Suard, G., Le Coarer, Y., Carrel, G., Rivier, B., 1996. Towards the notion of trophic value, concepts and approaches: the brown trout example. p. 283-297 *In Ecohydraulics 2000* (Leclerc, M. et al., eds), Volume B., Québec City: INRS-Eau
- Dupont, E., 1998. Entretenir les cours d'eau et l'habitat des poissons. Publication de la Division de l'eau, des cours d'eau non navigables, Centre de Recherche sur la Nature, la Forêt et le Bois (Ministère de la Région wallonne, Direction generale des Ressources Naturelles et de l'Environnement), 136 p.
- Elliott, J. M., 1967. The food of trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. *Journal of Applied Ecology* **4**, 59-71.
- Elliott, J. M., 1970. Diel changes in invertebrate drift and the food of brown trout (*Salmo trutta*). *J. Fish Biol.* **2**, 161-165.
- Elliott, J. M., 1973. The food of brown and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. *Oecologia* **12**, 329-347.
- Elliott, J.M., 1975. The growth rate of brown trout (*Salmo trutta* L.) fed on maximum ration. *J. Anim. Ecol.* **44**, 805-821.
- Elliott, J.M., 1984. Numerical changes and population regulation in a young migratory trout *Salmo trutta* in a lake District stream 1966-1983. *J. Anim. Ecol.* **53**, 327-350.
- Elliott, J.M., 1989. Growth and size variation in contrasting populations of trout *Salmo trutta*: an experimental study on the role of natural selection. *J. Anim. Ecol.* **58**, 45-58.
- Elliott, J.M., 1994. Quantitative Ecology and the Brown trout. Oxford Series in ecology and Evolution. Eds Robert M. May & Paul H. Harvey. Oxford University press, 1994, 286p.
- El-Shamy, F.M., 1978. Dynamics of feeding and growth of bluegill (*Lepomis macrochirus*) in Lake Wingra and Lake Mendota, Wisconsin, *Hydrobiologia* **60**, 113-124.
- Eriksson, L.O., 1978. Nocturnalism vs diurnalism-dualism within fish individuals. p. 69-89 *in Rhythmic activity of fishes*. Thorpe J.E. (ed.), Academic press London. 312 p.
- Estoup, A., Rousset, F., Michalakis, Y., Cornuet, J.-M., Adriamanga, M., Guyomard, R., 1998. Comparative analysis of microsatellite and allozyme markers: a case study investigating microgeographic differentiation in brown trout (*Salmo trutta*). *Molecular Ecology* **7**, 339-353.
- Euzenat, G., Fournel, F., Richard, A., 1991. La truite de mer en Normandie-Picardie. p.183-213 *In* J.L. Baglinière & G. Maisse (eds), *La truite: biologie et écologie*. INRA Editions, Paris.
- Euzenat, G., Fournel, F., 1976. Recherche sur la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans une rivière de Bretagne, le Scorff. Thèse de troisième cycle Biol. Anim. Université de Rennes I, 213 p.
- Evans, D.M., 1994. Observations on the spawning behaviour of male and female adult sea trout, *Salmo trutta* L., using radio-telemetry. *Fish. Manage. Ecol.* **1**, 91-105.
- Fausch K.D., White R.J., 1981. Competition between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) for position in a Michigan stream. *Can J Fish Aquat Sci* **38**, 1220-1227.
- Fausch, K.D, Young, M.K., 1995. Evolutionary significant units and movement of resident stream fishes: A cautionary tale. *American Fisheries Society Symposium* **17**, 360-370.
- Ferguson, A., 1986. Lough Melvin, a unique fish community. *Royal dublin Society Occasional Papers in Irish Science and Technology* **1**, 1-17.
- Ferguson, A., 1989. Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. *Freshw. Biol.* **21**, 35-46.
- Ferguson, A., Mason, F.M., 1981. Allozyme evidence for reproductively isolated sympatric populations of brown trout *Salmo trutta* L. in Lough Melvin, Ireland. *Journal of Fish Biology* **18**, 629-642.
- Flecker, A. C., 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology* **73**, 438-448.
- Forrester, G. E., Chace, J. G., McCarthy, W. 1994. Diel and density-related changes in food consumption and prey selection by brook charr in a New Hampshire stream. *Environmental Biology of Fishes* **39**, 301-311.
- Fagnoud, E., 1987. Préférences d'habitat de la truite commune (*Salmo trutta fario* L., 1758) en rivière (quelques cours d'eau du Sud-Est de la France). Thèse de Doctorat. Université Claude Bernard-Lyon I, 314 p.

- Fried, S. M., McCleave, J. D., Stred. K. A., 1976. Buoyancy compensation by Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts tagged internally with dummy telemetry transmitters. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **33**, 1377-1380.
- Frost, W.E., Brown, M.E, 1967 The trout. Collins Ed., St Jame's Place, London, 286 p.
- Gens, E., 1885. Notions sur les poissons d'eau douce de Belgique. La pisciculture, l'exploitation, l'entretien, le repeuplement des eaux. Publication du Ministère de l'Agriculture, de l'industrie et des travaux publics, Bruxelles, 102 p.
- Gerking, S.D., 1959. The restricted movement of fish populations. *Biol. Rev.* **34**, 221-242.
- Gerlier, M., Roche, P., 1998. A radio telemetry study of the migration of Atlantic Salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) in the upper Rhine. *Hydrobiologia* **371/372**, 283-293.
- Giroux, F., 1996. Etude, par biotélémetrie, de la mobilité et de l'activité saisonnière et journalière chez la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans le bassin de la Meuse. Mémoire de Licence en Sciences Zoologiques, Université de Liège, 56p.
- Giroux, F., Ovidio, M., Philippart, J.C., Baras, E. Relationship between the drift of macroinvertebrates and the activity of brown trout *Salmo trutta* (L.) in a small stream. Submitted in *J. Fish. Biol.*
- Goffaux, D., 1997. Incidence du régime thermique sur l'utilisation du temps et de l'espace par la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans une rivière salmonicole, l'Aisne. Mémoire de Licence en Sciences Biologiques, Université de Liège, 50 p.
- Gowan, C., Young M.K., Fausch K.D., Siley, S.C, 1994. Restricted movements in stream salmonids: a paradigm lost. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **51**, 2626-2637.
- Groot, C., Margolis, L. (eds), 1991. *Pacific salmon life histories*. University of British Columbia Press, Vancouver. 564 p.
- Gross, M.R., 1985. Disruptive selection for alternative life histories in Salmon. *Nature* **313** 47-48.
- Gross, M.R., 1984. Sunfish, salmon, and the evolution of alternative reproductive strategies and tactics in fishes. p 55-75 In Potts, G. & Wootton, R., eds., *Fish reproduction: strategies and tactics*. London. Academic press.
- Gunn, J., Polacheck, T., Davis, T., Sherlock, M., Betlehem, A. 1994. The development and use of archival tags for studying the migration, behaviour and physiology of southern bluefin tuna, with an assessment of the potential for transfer of the technology to groundfish research. Counc. Meet. of the Int. Counc. for the Exploration of the Sea, St. John's (Canada), 22-30 Sep 1994. Mini symposium on fish migration, COPENHAGEN-DENMARK ICES 1994 21 p.
- Guyomard, R., 1991. Diversité génétique et gestion des populations naturelles de truite commune. p. 215-235 In J.L. Baglinière & G. Maisse (eds), *La truite: biologie et écologie*. INRA Editions, Paris.
- Guyomard, R., Grevisse, G., Oury, F.W., Davaine, P., 1984. Evolution de la variabilité génétique inter et intrapopulations de Salmonidés issus de mêmes pools génétiques. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **41**, 1024-1029.
- Guyomard, R., Krieg, F., 1986. Mise en évidence d'un flux génétique entre populations naturelles de truites fario et souche de repeuplement dans deux rivières de Corse. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **303**, 134-140
- Hambrick, P.S., Hibbs, R.G., 1977. Feeding chronology and food habits of the blacktail shiner, *Notropis venesetus* (Cyprinidae) in Bayou Sara, Louisiana, Southwest. *Nature* **22**, 511-516.
- Hansen, L.P., Jonsson, B., 1991. The effect of timing of Atlantic salmon smolt and post-smolt release on the distribution of adult return. *Aquaculture* **98**, 61-71.
- Hansen, L.P., Jonsson, B., Morgan, R.I.G., Thorpe J.E., 1989. Influence of parr maturity on emigration of smolting Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aq. Sci.* **46**, 410-415.
- Harcup, M.F., Williams, R., Ellis, D.M., 1984. Movements of brown trout, *Salmo trutta* L., in the River Gwyddon, South Wales. *J. Fish Biol.* **24**, 415-426.
- Harden Jones, F.R., 1984. *Fish migration*. Edward Arnold Publ. Ltd, London.325 p.
- Hart, L.G., Summerfelt, R.C., 1973. Homing of flathead catfish *Pylodictis olivaris* (Rafinesque), tagged with ultrasonic transmitters. *Proc. Ann. conf. S.E. Assoc. Game. fish. Agencies* **27**, 520-527.
- Hart, P.J.B., 1986. Foraging in teleost fishes. p. 211-235 In T.J. Pitcher (ed.), *The behaviour of teleost fishes*. Croom Helm, London.

- Hauray, J., Ombredane, D., Baglinière J.L., 1991. L'habitat de la truite commune (*Salmo trutta* L.) en cours d'eau. p25-46 in: J.L. Baglinière et G. Maisse (eds) *La Truite: Biologie et Ecologie*. INRA, Versailles, France.
- Hayes, J.W., Jowett, I.G., 1994. Microhabitat models of large drift-feeding brown trout in three New Zealand rivers. *North Am. J. Fish. Man.* **14**, 710-725.
- Haynes, J.M., Gerber, G.P. 1989. Movements and temperatures of radiotagged salmonines in lake Ontario and comparisons with other large aquatic systems. *Journal of Freshwater Ecology* **5**(2), 197-204.
- Haynes, J. M., Gray, R. H. 1979. Effects of external and internal radio transmitters attachment on movement of adult Chinook salmon. P. 115-128 in F. M. Long, editor. *Proceedings of the Second International Conference on Wildlife Biotelemetry*. University of Wyoming Press, Laramie, Wyoming.
- Heggenes, J., 1988. Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) in riverine systems. *N. J. Fresh. Res.* **64**, 74-90.
- Heggenes, J., Bradrand, A., Saltveit, S.J., 1991. Microhabitat use by brown trout (*Salmo trutta* L.), and atlantic salmon (*Salmo salar* L.), in a stream: a comparative study of underwater and river bank observations. *J. Fish. Biol.* **38**, 259-266.
- Heggenes, J., Krog, O.M.W., Lindas, O.R., Dokk J.G., Bremnes, T., 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *J. Anim. Ecol.* **62**, 295-308.
- Heggenes, J., Saltveit, S.J., 1990. seasonal and spatial microhabitat selection and segregation in young atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and brown trout (*salmo trutta* L.) in a Norwegian river. *J. Fish. Biol.* **36**, 707-720.
- Héland, M., 1991. Organisation sociale et territorialité chez la truite commune immature au cours de l'ontogenèse. Pages 121-149 in J.-L. Baglinière, and G. Maisse, editors. *La Truite: Biologie et Ecologie*. INRA Editions, Paris.
- Helfman, G.S. 1986. Fish behaviour by day, night and twilight. p. 366-387 in T.J. Pitcher (ed.) *The Behaviour of Teleost Fishes*, Croom Helm, London, 553 p.
- Henderson, M. A., Northcote, T. G., 1985. Visual prey detection and foraging by sympatric cutthroat trout (*Salmo clarki*) and Dolly Varden (*Salvelinus malma*). *Can. J. of Fish. Aqu. Sci.* **42**, 785-790.
- Hermansen, H., Krog., C., 1984. Influence of physical factors on density of stocked Brown trout (*Salmo trutta fario* L.) in a Danish lowland stream. *Fish. Mgmt.* **15** (3), 107-115.
- Hesthagen, T., 1988. Movements of brown trout, *Salmo trutta*, and juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*, in a costal stream in northern Norway. *J. Fish Biol.* **32**, 639-653.
- Hindar, K., Jonsson, B., 1993. Ecological polymorphism without genetic determination in resident and anadromous in Artic charr. *Biol. J. Linn. Soc.* **48**, 63-74.
- Hindar, K., Ryman, N., Ståhl, G., 1991. Genetic differentiation among langlocked, resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. *Heredity* **66**, 83-91.
- Hoar, W.S., 1942. Diurnal variations in feeding activity of young salmon and trout. *J. Fish Res. Board. Can.* **6**, 60-101.
- Holm, M., Aure, J., Huse, I., 1995. The migratory behaviour of Atlantic salmon smolts (*Salmo salar*) observed by ultrasonic tracking. p. 82 in *Underwater Biotelemetry*, Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe, E. Baras and J.C. Philippart eds., University of Liège, Belgium.
- Holm, M., Huse L., Wootevik E., Doving K.B., Aure, J., 1982. Behaviour of Atlantic salmon during seaward migration. ICES CM 1982: M 7: 17pp.
- Hubert, W. A., Rhodes, H. A., 1989. Food selection by brook trout in a subalpine stream. *Hydrobiologia* **178**, 225-231.
- Huet, M. 1949. Aperçu de la relation entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweiz. Z. Hydrol.* **11**, 332-351.
- Huet, M., 1951. Nocivité des boisements en Epicéas (*Picea excelsa* Link) pour certains cours d'eau de l'Ardenne belge. *Verh. Internat. Ver. Limnol.* **11**, 189-200
- Huet, M., 1961. Reproduction et migration de la truite commune (*Salmo trutta fario* L.) dans un ruisseau salmonicole de l'Ardenne belge. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **14**, 757-762.
- Huet, M., Timmermans, J.A., 1979. Fonctionnement et rôle d'un ruisseau frayère à truites. Station de Recherches Eaux et Forêts Groenendaal-Hoeilaart. *Travaux-série D*, **48**, 31 p.

- Huusko, A., Van den Meer, O., Koljonen, M.-L., 1990. Life history patterns and genetic differences in brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Koutajoki river system. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **37**, 63-77.
- Ichihara, T., Soma, M., Yoshida, K., Suzuki, K., 1972. An ultrasonic device in biotelemetry and its application to tracking of a yellowtail. *Far Seas. Fisheries Research Laboratory Bulletin* **7**, 27-48.
- Jakson, P.D., 1980. Movement and home range of brown trout, *Salmo trutta* Linnaeus, in the Aberfeldy River, Victoria. *Aust. J. Mar. Fresh-water Res.* **31**, 837-845.
- James, G.D., Kelso, J.R.M., 1995. Movements and habitat preference of adult rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in a New Zealand montane lake. *New Zealand J. Mar. Freshw. Res.* **29**, 493-503.
- Jenkins, T.M., 1969. Night feeding of brown and rainbow trout in an experimental stream channel. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **26**, 3275-3278.
- Jenkins, W.E., Smith, T.I.J., 1990. Use of PIT tags to individually identify striped bass and red drum brood stocks. *American Fisheries Society Symposium* **7**, 341-345.
- Jensen, K.W., 1968. Sea trout (*Salmo trutta* L.) of the river Istra, western Norway. *Rep. Inst. Freshw. Drottningholm* **48**, 187-213.
- Jobling, M., 1981. Temperature tolerance and the final preferendum-rapid method for the assessment of optimum growth temperature. *Nordic. J. Fresh. Res.* **66**, 20-35
- Johnson, H.E., 1963. Observations on the life history and movement of cutthroat trout, *Salmo clarki*, in Flathead River drainage, Montana. *Proc. Mont. Acad. Sci.* **23**, 96-110.
- Jones, J.W., 1959. The Salmon. Collins, Ed., St Jame's Place, London, 192 p.
- Jones, J.W., Ball, J.N., 1954. The spawning behaviour of brown trout and salmon. *J. Anim. Behav.* **2**, 103-104.
- Jonsson, B., 1982. Diadromous and resident trout *Salmo trutta*: is there differences due to genetics? *Oikos* **38**, 297-300.
- Jonsson, B., 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* **114**, 182-194.
- Jonsson, B., 1989. Life history and habitat use of Norwegian brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Biol.* **21**, 71-86.
- Jonsson, N., 1991. Influence of water flow, water temperature and light on fish migration in rivers. *Nordic J. Freshw. Res.* **66**, 20-35.
- Jonsson, B., Gravem, F., 1985. Use of space and food by resident and migrant brown trout, *Salmo trutta*. *Envir. Biol. Fishes* **14**, 281-293.
- Jonsson, B., Jonsson, N., 1993. Partial niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **3**, 348-365.
- Jowett, I.G., 1990. Factors related to the distribution and abundance of brown and rainbow trout in New Zealand clear-water rivers. *N. Z. J. Mar. Fresh. Res.* **24**, 429-440.
- Jowett, I.G., 1992. Models of the abundance of large brown trout in New-Zealand rivers. *N. Am. J. Fish. Manag.* **12**, 417-432.
- Kalleberg, H., 1958. Observation in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* and *Salmo trutta* L.). *Report of the Freshwater Research Institute of Drottningholm* **39**, 55-98.
- Kaseloo, P.A., Weatherley, A.H., Lotimer, J., Farina, M.D. 1992. A biotelemetry system recording fish activity. *J. Fish Biol.* **40**, 165-179.
- Kennedy, G.J.A., Pitcher, T.J., 1975. Experiments on homing shoals of the European minnow (*Phoxinus phoxinus*). *Trans. Am. Fish. Soc.* **104**, 454-457.
- Kennedy, G.J.A., Strange C.D., 1982. The distribution of salmonid in upland streams in relation to depth and gradient. *J. Fish Biol.* **20**, 579-591.
- Klein, W.D., 1974. Special regulations and elimination of stocking: influence on fishermen and the trout population of the Cache la Poudre River, Colorado. *Wild. Tech. Publ.* **30**. Colorado Division of Wildlife, Denver, CO. 57 p.
- Knights, B.C., Lasee, B.A., 1996. Effects of implanted transmitters on adult bluegills at two temperatures. *Trans. Am. Fish. Soc.* **125**, 440-449.

- Krebs, J.R., McCleery, R.H., 1984. Optimization in behavioural ecology. p. 91-121 in: Krebs J.R. et N.B. Davies (eds) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*, Blackwell, Oxford, U.K.
- Krieg, F., 1984. Recherche d'une différenciation génétique entre populations de *Salmo trutta*. Thèse 3è cycle, Université de Paris-Sud, Orsay, 92 p.
- Krieg, F., Guyomard, R., 1983. Mise en évidence électrophorétique d'une forte différenciation génétique entre population de la truite fario en Corse. *C.R. Acad. Sci. Paris* **296**, 1084-1089.
- Krieg, F., Guyomard, R., 1985. Population genetics of French brown trout (*Salmo trutta* L.): large geographic differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. *Gen. Sel. Evol.* **17**, 225-242.
- L'Abée-Lund, J.H., Jonsson, B., Jensen, A.J., Sættem, L.M., Heggberget, T.G., Johnsen B.O., Næsje, T.F., 1989. Latitudinal variation in life-history characteristics of sea-run migrant brown trout (*Salmo trutta* L.). *J. An. Ecol.* **58**, 525-542.
- L'Abée-Lund, J.H., Vollestad, L.A., 1985. Homing precision of roach *Rutilus rutilus* in lake Arungen, Norway. *Env. Biol. Fish.* **13**(3), 235-239.
- Lacroix, G.L., McCurdy, P., 1996. Migratory behaviour of post-smolt Atlantic salmon during initial stages of seaward migration. *J. Fish. Biol.* **49**, 1086-1101.
- Laffineur, B., 1982. Interprétations des résultats et analyses physico-chimiques et biologiques d'une rivière ardennaise, l'Aisne (influence des campings). Mémoire d'Agronomie, faculté agronomique de Gembloux.
- Lagardère, J.-P., Bégout-Anras, M.-L., Buchet, V., 1996. The acoustic positioning system as a valuable tool for estimating the well-being of fishes in aquaculture. p. 177-186 In *Underwater Biotelemetry Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe*, Liège, Belgium.
- Langford, T.E., 1979. Observations on sonic-tagged coarse fish in rivers. p. 106-114 in *Proc. 1st; British Freshwater Fisheries Conference*, Liverpool, 10-12 April, 1979.
- Langford, T.E., 1981. The movement and distribution of sonic-tagged coarse fish in two British rivers System, using ultrasonic tagging techniques. Central Electricity Research Laboratories RD/L/N51/77, 16p.
- Larinier, M., Porcher, F., Travade, F., Gosset, C., 1995. Passes à poissons. Expertise et conception des ouvrages de franchissement. Collection 'Mise au point'. Conseil Supérieur de la Pêche, Paris, France, 336 p.
- La voie, W.J., Hubert, W.A., 1994. Use of drifting invertebrates by young-of-the-year brown trout in stream-margin habitat. *J. freshw. Ecol.* **9**, 37-43.
- Lauters, F. 1995. Impacts sur l'écosystème aquatique de la gestion par éclusées des ouvrages hydroélectriques. Thèse de doctorat. Université Paul Sabatier de Toulouse, 188 p.
- Lebbar, M.F., 1997. Approche méthodologique relative aux critères de caractérisation de l'anadromie de la truite commune *Salmo trutta* L. Mémoire de Maîtrise en Océanologie. Université de Liège, 75 p.
- Leclerc, M., Capra, H., Valentin, S., Boudreault, A., Côté, Y. (eds), 1996. Proceedings of the Second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics, Ecohydraulics 2000, published by INRS-Eau, Québec (Canada), Vol. A: 893 pp, Vol. B: 995 pp.
- Lecren, E.D., 1985. The Biology of the sea trout. *Atlantic Salmon trust*, Pitlochry, 42p.
- Legendre, V., 1980. Les âges géologiques et quelques uns de leurs survivants d'après les fossiles. M.L.C.P., *Service de l'Aménagement et de l'exploitation de la Faune*, Montréal, Province du Québec, 1p.
- Lelek, A., 1980. Les poissons d'eau douce menacé en Europe. Conseil de l'Europe, Strasbourg. *Sauvegarde de la nature* **18**, 277 p.
- Lewis, A. E., Muntz, W. R. A. 1984. The effects of external ultrasonic tagging on the swimming performance of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.* **25**, 577-585.
- Libosvarsky, J., 1976. On the ecology of spawning migration of brown trout. *Zool. Listy.* **25**, 175-182.
- Liebig, H. 1994. Etude préliminaire de la population de truite commune *Salmo trutta fario* sur l'Oriege. Influence des éclusées. Rapport de DEA. Université Paul Sabatier de Toulouse. 42 p.
- Liebig, H., Lim, P., Belaud, A., Lek, S., 1996. Study of the juvenile community in the brown trout (*Salmo trutta fario* L., 1758) in hydropeaking situations. p. 673-684 In M. Leclerc et al. (eds), *Ecohydraulics 2000*, Proceedings of the Second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics. INRS-Eau, Vol A.

- Lien, L., 1978. The energy budget of the brown trout population of Øvre Heimdalsvatn. *Holarct. Ecol.* **1**, 279-300.
- Lobon-Cervia, J., Montañes, C., de Sostoa, A., 1986. Reproductive ecology and growth of a population of brown trout (*Salmo trutta* L.) in an aquifer-fed stream of Old Castile (Spain). *Hydrobiologia* **135**, 81-94.
- Lomnicki, A., 1988. *Population Ecology of Individuals*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Lucas, M.C., 1989. Effects of implanted dummy transmitters on mortality, growth and tissue reaction in rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *J. Fish Biol.*, **35**, 577-587.
- Lucas, M.C. in press. Recent advances in the use of telemetry and tracking applied to freshwater fishes. 12 pages in Y. Le Maho, editor. *Proceedings of the 5th European Conference on Wildlife Telemetry*. CNRS, Strasbourg, France.
- Lucas, M.C., Batley, E., 1996. Seasonal movements and behaviour of adult barbel *Barbus barbus*, a riverine cyprinid fish: implications for river management. *J. Appl. Ecol.* **33**, 1345-1358.
- Lundqvist H., Eriksson, T., Økland, F., Wiklund, B.S., Heggberget, T.G., 1996. The migratory pattern of wild salmon (*Salmo salar*) and sea trout (*Salmo trutta*) during spawning run in a small river in Northern Sweden. p. 106 In: E. Baras, J.C. Philippart (eds), *Underwater Biotelemetry*, Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe, Liège, Belgium.
- Mac Crimmon, H.R., Marshall, T.L., 1968. World distribution of Brown trout, *Salmo trutta* L. *J. Fish. Res. Board Can.* **25**, 2527-2548.
- Magnuson, J.J., Crowder, L.B, Medvick, P.A., 1979. Temperature as an Ecological Ressource. *Amer. Zool.* **19**, 331-343.
- Maisse, G., Baglinière, J.L., 1991. Biologie de la truite commune. p. 25-45 In J.L. Baglinière et G. Maisse (ed.). *La truite: biologie et écologie*. INRA Publ., Paris
- Malavoi, J.R., 1989. Typologie des facies d'écoulement ou unités morpho-dynamiques des cours d'eau à haute énergie. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **315**, 189-210.
- Malinin, L.K., 1970. Use of ultrasonic transmitters for tagging bream and pike. Report 1: reaction of fish to net webbing. (in Russian). Translated in *Fish. Res. Board Can. Transl. Ser.*, **1818**, 8p.
- Malinin, L.K., 1971. Home range and actual paths of fish in the river pool of the Rybinsk reservoir (in Russian). Translated in *Fish. Res. Board Can. Transl. Ser.*, **2282**, 26p.
- Malmqvist, B., 1988. Downstream drift in Madeiran Levadas: test of hypotheses relating to the influence of predators on the drift of insects. *Aquatic Insects* **10**, 141-152.
- Manns, R.E., 1981. Behavior variations associated with the ultrasonic tagging and underwater observation of Guadalupe bass in Lake Travis, Texas. Master's thesis, University of San Marcos, Texas.
- Manns, R E., Whiteside B.G., 1979. Behavioral variations associated with ultrasonic tagging of Guadalupe bass in Lake Travis, Texas. *Underwater Telemetry Newsletter* **9** (2), 4-9.
- Mann R.H.K., Mills, C.A., Crisp, D.T., 1984. Geographical variation in the life-history tactics of some freshwater fish. p. 171-186 in: G.W. Potts et R.J. Wootton (eds.) *Fish Reproduction : Strategies and Tactics*. Academic Press, London.
- Margalef, R., 1963. On certain unifying principles in ecology. *Am. Naturalist* **97**, 357-374.
- Marmulla, G., Ingendahl, D., 1996. Preliminary results of a radio telemetry study of returning Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and sea trout (*Salmo trutta trutta* L.) in River Sieg, tributary of River Rhine in Germany. p. 109-117. In E. Baras & J.C. Philippart (eds.), *Underwater Biotelemetry*, Proceedings of the first conference and workshop on fish telemetry in Europe, University of Liège, Belgium.
- Martinelli, T.L., Hansel, H.S., Shively, R.S. 1998. Growth and physiological responses to surgical and gastric radio transmitter implantation techniques in subyearling Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Hydrobiologia* **371/372**, 79-87.
- 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. *Trans. Am. Fish. Soc.* **123**, 549-564.
- McArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA.
- McIntosh, A.R., Townsend, C.R., 1995. Contrasting predation risks presented by introduced brown trout and native common river galaxias in New Zealand streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **52**, 1821-1833.

- McVeigh, H., Ferguson, A., 1988. The application of mitochondrial DNA analysis in the study of the population biology of the brown trout *Salmo trutta* L. *Polskie Archiwum Hydrobiologii* **35**, 287-294.
- Meien, V.A., 1939. On the annual cycle of ovarian changes in teleosts. *Izv. ASR*, **3**.
- Mellas, E. J., Haynes, J.M. 1985. Swimming performance and behavior of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and white perch (*Morone americana*): effects of attaching telemetry transmitters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci* **42**, 488-493.
- Mesing, C.L., Wicker, A.M., 1986. Home range, spawning migration and homing of radio-tagged Florida largemouth bass in two central Florida lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* **115** (2), 286-295.
- Meyers, L.S., Thuemler, T.F., Kornely, G.W., 1992. Seasonal movements of brown trout in Northeast Wisconsin. *N. Am. J. Fish. Management* **12**, 433-441.
- Miller, R.B., 1957. Permanence and size of home territory in stream-dwelling cutthroat trout. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **14** (5), 687-691.
- Moog, O. 1993. Quantification of daily peak hydropower effects on aquatic fauna and management to minimize environmental impacts. *Regul. Riv.: Res. & Manage.* **8**, 5-14
- Moore, A., Potter, E.C.E., 1994. The movement of wild sea trout, *Salmo trutta* L. smolts through a river estuary. *Fish. Man. and Eco.* **1**
- Moore, A., Russell, I.C., Potter, E.C.E., 1990. The effects of intraperitoneally implanted dummy acoustic transmitters on the behaviour and physiology of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.* **37**, 713-721.
- Moore, A., Scott, A., 1988. Observations of recently emerged sea trout, *Salmo trutta* L., fry in a chalk stream, using a low-light underwater camera. *J. fish. Biol.* **33**, 959-960.
- Mortensen, E., Geertz-Hansen, P., Marcus, E., 1988. The significance of temperature and food as factors affecting the growth of brown trout, *Salmo trutta* L., in four Danish streams. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **35**, 533-544.
- Moser, M.L., Olson, A.F., Quinn, T. P. 1990. Effects of dummy ultrasonic transmitters on juvenile coho salmon. *American Fisheries Society Symposium* **7**, 353-356.
- Munro, W.R, Balman, K.H., 1956. Observations on the spawning runs of brown trout in the South Queich, Loch Leven. *Freshwat. Salm. Fish. Res.* **13**, 17 p.
- Murray, R.W., 1971. Temperature receptors. p 121-133 in *Fish Physiology*, vol. 5, Hoar & Randall eds, Academic press.
- Nettles, D.C., Haynes, J.M., Olson, R.A., Winter, J.D. 1987. Seasonal movements and habitats of brown trout (*Salmo trutta*) in Southcentral lake Ontario. *J. Great Lakes Res.* **13**(2):168-177.
- Neveu, A., 1991. Stratégie alimentaire de la truite commune (*Salmo trutta* L.) en eaux courantes. p 97-120 in: J.L. Baglinière et G. Maisse (eds) *La Truite: Biologie et Ecologie*. INRA, Versailles, France.
- Neveu, A., Echaubard, M., 1975. La dérive estivale des invertébrés aquatiques et terrestres dans un ruisseau du Massif Central: la Couze Pavin. *Annales d'Hydrobiologie* **6**, 1-26.
- Neveu, A., Thibault, M., 1977. Comportement alimentaire d'une population sauvage de truite fario (*Salmo trutta* L.) dans un ruisseau des Pyrénées atlantiques, le Lissuraga. *Annales d'Hydrobiologie* **8**, 111-128.
- Newman, R.M., 1993. A conceptual model for examining density dependence in the growth of stream trout. *Ecol. freshw. Fish* **2**, 121-131.
- Nielsen, J. L., 1992. Microhabitat-specific foraging behavior, diet, and growth of juvenile coho salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.* **121**, 617-634.
- Nihouarn, A., 1983. Etude de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans le bassin du Scorff (Morbihan): démographie, reproduction, migration. Thèse de doctorat 3<sup>e</sup> cycle, Biol. Anim. Fac. Univ. Rennes, 73 p.
- Northcote, T.G., 1967. The relation of movements and migration to production in freshwater fish, p. 315-344. In Gerking S.B. (Ed.). *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*, Blackwell, Oxford .
- Northcote, T.G., 1969. Patterns and mechanisms in the lakeward migratory behaviour of juvenile trout. p. 183-203 In Northcote, T.G., ed. *Symposium on Salmon and trout in streams*. Vancouver: Univ. British Columbia. MacMillan Lectures in Fisheries.
- Northcote, T.G., 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes. p.326-359 In S.D. Gerking (ed), *Ecology of freshwater fish production*. Blackwell, Oxford.

- Northcote, T.G., 1981. Juvenile current response, growth and maturity of above and below waterfall stocks of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *Journal of Fish Biology* **18**, 741-751.
- Northcote, T.G., Willisicorft, S.N., Tsuyuki, H., 1970. Meristic and Lactate dehydrogenase genotype differences in stream populations of rainbow trout below and above waterfall. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, **27**, 1987-95.
- Oisinov, A.G., 1984. Geographical origins of brown trout, *Salmo trutta* (Salmonidae): data from biochemical genetic markers. *J. Ichtyol.* **24**, 10-23.
- Økland, F., Jensen, J.A., Johnsen, B.O., 1996. Winter habitat and seaward migration of a Norwegian brown trout population. p. 161-171 In E. Baras & J.C. Philippart (eds.), *Underwater Biotelemetry*, Proceedings of the first conference and workshop on fish telemetry in Europe, University of Liège, Belgium
- Oswald, R.L., 1978. The use of telemetry to study light synchronisation with feeding and gill ventilation rates in *Salmo trutta*. *J. Fish. Biol.* **13**, 729-739.
- Otis, K.J., Weber, J.J., 1982. Movements of carp in the Lake Winnebago system as determined by radiotelemetry. Wisconsin Department of Natural Resources, *Technical Bulletin* **134**, 16 p.
- Ovidio, M., 1999. Annual activity cycle of adult brown trout (*Salmo trutta* L.): a radio-telemetry study in a small stream of the Belgian Ardenne. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **352**, 1-18
- Ovidio, M., Baras, E., Goffaux, D., Birtles, C., Philippart, J.C., 1998. Environmental unpredictability rules the autumn migrations of trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes. *Hydrobiologia*, **371/372**, 262-273.
- Ovidio, M., Birtles, C., Baras, E., Philippart, J.C., 1996. A preliminary telemetry investigation on the obstacles to anadromous Salmonids migration in spawning streams of the Belgian Ardennes (river Meuse basin). p. 83-88 In M. Leclerc *et al.* (eds), *Ecohydraulics 2000, Proceedings of the Second IAHR Symposium on Habitat Hydraulics*. INRS-Eau, Vol A.
- Ovidio, M., Birtles, C., Baras, E., Philippart, J.C., Giroux, F., in press. Daily and seasonal movements of radio-tagged brown trout (*Salmo trutta*) in the Belgian Ardennes: mobility versus residency. In Y. Le Maho (ed.), *Proceedings of the Fifth European Conference on Wildlife Telemetry in Europe*. Strasbourg (France), 25-30 August 1996.
- Palmer, J.D., 1976. An introduction to biological rhythm. Academic press, London, 375 p.
- Parkinson, D., 1998. Etude des relations entre la dynamique fluviale et la production des larves de poissons pondeurs lithophiles. Le cas de l'ombre commun (*Thymallus thymallus*) et du barbeau fluviatile (*Barbus barbus*) dans le bassin de la Meuse. Rapport d'activités de recherche doctorale (1 ère bourse, 1ère année) au FRIA, Université de Liège, Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture, 8 pages (août 1998).
- Parkinson, D., Philippart, J.C., Baras, E., 1999 (in press). A preliminary investigation of spawning migrations of grayling in a small stream as determined by radio-tracking. *J. Fish. Biol.*, 11 p.
- Peake, S., McKinley, R.S., Beddow, T.A., 1997a. New procedure for radio transmitter attachment: oviduct insertion. *N. Am. J. Fish. Man.* **17**, 757-762.
- Peake S., McKinley, R.S., Scruton, D. A. and Moccia, R. 1997b. Influence of transmitter attachment procedures on swimming performance of wild and hatchery-reared Atlantic salmon smolts. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **126**, 707-714.
- Peter, A., 1996. Migration activity of free-ranging brown trout (*Salmo trutta fario*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Alpine Rhine River and its tributaries as determined with radio tracking. p. 107-108 In: E. Baras, J.C. Philippart (eds), *Underwater Biotelemetry*, Proceedings of the First Conference and Workshop on Fish Telemetry in Europe, Liège, Belgium.
- Peterson, D.C., 1975. Ultrasonic tracking of three species of black basses, *Micropertrus* sp. in Centerhill Reservoir, Tennessee. M.S. Thesis, Tennessee Technological University, Cookeville, Tenn., 129 p.
- Pemberton, R., 1976. Sea trout in North Argyll Sea lochs: 2. Diet. *J. Fish Biol.* **9**, 195-208.
- Petit, F., Piroton, M., Philippart, J.C., Lejeune, A., 1999. Planning of the river ourthe in wallonia, Belgium. p. 401-513. In: Urena, J.M. (scientific ed.). *River design and environmental protection in Europe*. Universidad de Cantabria (Espagne), 788 p.
- Philippart, J.C., 1975. Dynamique des populations de poissons non exploités, p. 291-394 In Lamotte M. et F. Bourlière (Ed.). *Problèmes d'écologie. Dynamique des populations de vertébrés*, Masson, Paris, 443 p.

- Philippart, J.C., 1976. Contribution à l'hydrobiologie de l'Ourthe. dynamique des populations et production de quatre espèces de *Cyprinidae*: *Barbus barbus* (L.), *Leuciscus cephalus* (L.), *Chondrostoma nasus* (L.) et *Leuciscus leuciscus* (L.). Thèse de Doctorat, Université de Liège, 225 p.
- Philippart, J.C., 1977. contribution à l'étude de l'écosystème " rivière à barbeau supérieure ": Densité, biomasse et production des populations de poissons dans l'Ourthe. p. 551-567 In Duvigneaud, P. & Kestemont (eds), *Productivité Biologique en Belgique*, Duculot, Gembloux, Paris, 617 p.
- Philippart, J.C., 1983. Note sur la découverte de " truites de mer " dans un affluent de la Meuse Liégeoise en 1983. *Cah. Ethol. Appl.* **3** (1), 105-114.
- Philippart, J.C., 1985. Histoire des salmonidés migrateurs-saumon de l'atlantique et truite de mer-dans la Meuse.p. 5-47. In *Compte-rendu du colloque sur la réintroduction du saumon atlantique dans le bassin de la Meuse*, Namur, 28 Mars 1985. Service de la Pêche, Région Wallone.
- Philippart, J.C., 1987. Histoire de l'extinction et de la problématique de la restauration des salmonidés migrateurs. p. 125-137 In M. Thibault et R. Billard (eds), *La restauration des rivières à saumons*, INRA, Paris, France.
- Philippart, J.C., 1989. Ecologie des populations de poisson et caractéristiques physiques et chimiques des rivières dans le bassin de la Meuse belge. *Bulletin de la Société Géographique de Liège* **25**, 175-198.
- Philippart, J.C., 1990. Le repeuplement en barbeaux fluviatiles (*Barbus barbus*) d'élevage dans les cours d'eau en wallonie. Analyse approfondie des résultats obtenus dans la Meuse et la Meuse liégeoise en 1983-1990. *Cah. Ethol. Appl.* **10** (3-4), 451-548.
- Philippart, J.C., 1998. Ecologie de la truite commune *Salmo trutta* L.dans les rivières de Wallonie. **3.** répartition géographique, densité des populations, habitat et importance dans les ichtyocénoses. Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture. Université de Liège, 54 pages (version provisoire de janvier 1998).
- Philippart, J.C., 1998. Ecologie de la truite commune *Salmo trutta* L.dans les rivières de Wallonie. **5.** Démographie et Dynamique de population. Laboratoire de Démographie des Poissons et d'Aquaculture. Université de Liège, 54 pages (version provisoire de janvier 1998).
- Philippart, J.C., Baras E., 1996. Comparaison of tagging and tracking studies to estimate mobility patterns and home range in *Barbus barbus*. p. 3-12 In E. Baras & J.C. Philippart (eds.), *Underwater Biotelemetry*, Proceedings of the first conference and workshop on fish telemetry in Europe, University of Liège, Belgium.
- Philippart, J.C., Gillet, A., Micha, J.C., 1988. Fish and their environment in large European river ecosystems. The River Meuse. *Sciences de l'Eau* **7**, 115-154.
- Philippart, J.C., Micha, J.C., Baras, E., Prignon, C., Gillet, A., Joris, S., 1994. The Belgian project "Meuse Salmon 2000". First results, problems and future prospects. *Water Sci. Technol.* **29**, 315-317.
- Philippart, J.C., Rimbaud, G., Poncin, P., Baras, E., Blase, C., Micha, J.C., Gillet, A., Jardon, A.P., 1988. Convention d'étude pour le suivi scientifique de la réintroduction du Saumon atlantique dans le bassin de la Meuse. Projet "Meuse Saumon 2000". Rapport pour le Ministère de la Région Wallonne. 99p.
- Philippart, J.C., Rimbaud, G., Birtles C., Ovidio, M., Giroux, F., Goffaux, D., Jendrain, D., Baras, E., 1997. Convention d'étude pour le suivi scientifique de la réintroduction du Saumon atlantique dans le bassin de la Meuse. Projet "Meuse Saumon 2000". Rapport pour le Ministère de la Région Wallonne (DGRNE) pour la période février 1996-janvier 1997, 112 pp. + annexes.
- Philippart, J.C., Rimbaud, G., Baras, E., Ovidio, M., Parkinson, D. Convention d'étude pour le suivi scientifique de la réintroduction du Saumon Atlantique dans le bassin de la Meuse. Projet "Saumon 2000". Rapport intermédiaire pour le Ministère de la région Wallonne, DGRNE, pour la période Février 1998-Janvier 1999. Janvier 1999, 89 pp. + annexes.
- Philippart, J.C., Vranken, M., 1983. Atlas des Poissons de Wallonie, distribution, écologie, éthologie, pêche, conservation. *Cah. Ethol. Appl.* **3** (supp.1-2), 395 p.
- Pratten, D.J., Shearer, W.M., 1983. The migrations of North Esk sea trout. *Fisheries and Management* **14**, 99-113.
- Priede, I. G., Swift, S.M., editors. 1992. Wildlife biotelemetry: remote monitoring and tracking of animals. Ellis Horwood, Chichester.
- Pyke, G. H., 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Reviews of Ecology and Systematics* **15**, 523-575.

- Raleigh, R.F., Zuckerman, L.D., Nelson, P.C., 1984. Habitat suitability index models and instreams flow suitability curves: brown trout, FWS/OBS-82/10-71, 71 p.
- Rayner, H.J., 1942. The spawning migration of rainbow trout at Skaneateles Lake, New York. *Trans. Am. Fish. Soc.* **71**, 180-183.
- Regal, G., 1992. Range of movement and daily activity of wild brown trout in the South Branch of the Au Sable River. Michigan Department of Natural Resources, *Fisheries Research Report* 1998. Ann. Arbor.
- Reinberg, A., 1957. Les rythmes biologiques. Presses Universitaires de France, coll. " *que sais-je* " **734**, 127 p.
- Ringler, N. H., 1983. Variations in foraging tactic of fishes, p. 159-171 *In Predators and Prey in Fishes* (Noakes, D. L.G., Lindquist, D. G., Helfman, G. S. & Ward, J. A., eds.) The Hague: Dr. W. Junk.
- Robinson, F. W., Tasch, J. C., 1979. Feeding by Arizona trout (*Salmo apache*) and brown trout (*Salmo trutta*) at different light intensities. *Environmental Biology of Fishes* **4**, 363-368.
- Rounsefell, G.A., 1958. Anadromy in North American Salmonidae. *Fisheries Bull. Fish Wildl. Serv. U.S.* **58**, 171-185.
- Roussel, J.M., Bardonnet, A., 1995. Activité nyctémérale et utilisation de la séquence radier-profond par les truitelles d'un an (*Salmo trutta* L.). *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **337/338/339**, 221-230.
- Ross, M.J., McCormick, J.H., 1981. Effects of external radio transmitters on fish. *Progressive Fish-Culturist* **43**, 67-72.
- Ryman, N., Allendorf, F.W, Stahl, G., 1979. Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric population of brown trout (*Salmo trutta*). *Genetics* **92**, 247-262.
- Sambrook, H., 1983. Homing of sea trout in the river Fowey catchment, Cornwall. p. 30-40 *In Proceedings of the 3rd British Freshwater Fish Conference*. University of Liverpool, Liverpool.
- Schaffer, W.M., 1979. The theory of life-history evolution and its application to Atlantic salmon. *Symp. Zool. Soc. Lond.* **44**, 307-326.
- Schöffmann, J., 1993. Autochtone Forellen (*Salmo trutta* L.) in Nordafrika. *Öster. Fish.* **46**, 164-169.
- Schuck, H.A. 1945. Survival, population, density, growth, and movement of wild brown trout in crystal Creek. *Trans. Am. Fish. Soc.* **73**, 209-230
- Schulz U., Berg, R., 1992. Movements of ultrasonic tagged brown trout (*Salmo trutta* L.) in lake Constance. *J. Fish Biol.* **40**, 909-917.
- Scholz, A.T., Cooper, J.C., Horall, R.M., Hasler, A.D., 1978. Homing of morpholine imprinted brown trout (*Salmo trutta* L.). *Fish. Bull.* **76**, 293-295.
- Sharpe, C.S., Thompson, D.A., Blankenship, H.L., Schreck, C. B, 1998. Effects of routine handling stress and tagging procedures on physiological stress responses in juvenile Chinook salmon. *Progressive Fish-Culturist* **60**, 81-87.
- Shetter, D.S., 1968. Observations on movements of wild trout in two Michigan stream drainages. *Trans. Am. Fish. Soc.* **97**, 472-480.
- Shirvell, C.S., Dungey, R.G., 1983. Microhabitats chosen by brown trout for feeding and spawning in rivers. *Trans. Am. Fish. Soc.* **112**, 355-367.
- Shuler, S.W., Nehring, R.B., Fausch, K.D., 1994. Diel habitat selection by brown trout in the rio Grande River, Colorado, after placement of boulder structures. *N. Am. J. Fish. Man.* **14**, 99-111.
- Skaala, O., Naevdal, G., 1989. Genetic differentiation between resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta*, within watercourses. *J. Fish. Biol.* **34**, 597-605.
- Skrochowska, S., 1969. Migrations of the sea trout (*Salmo trutta* L.), brown trout (*Salmo trutta m. fario* L.) and their crosses. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **16**, 125-192.
- Slobodkin, L.B., Rapoport, A., 1974. An optimal theory of evolution. *Q. Rev. Biol.* **49**, 181-200
- Smith, R.J.F., 1985. The control of Fish Migration. *Zoophysiology* **17**.
- Smith, G.R., Stearley, R.F., 1988. The classification and scientific names of Rainbow and Cutthroat trouts. *Fisheries* **14**, 4-10.
- Snuccins, E.J., Gunn, J.M., 1995. Coping with a warm environment: behavioural thermoregulation by lake trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* **124**, 118-123

- Solomon, D.J., 1982. Tracking fish with radio-tags p. 95-105 in C.L. Cheaseman & R.B. Mitson (eds.). *Telemetric Studies of Vertebrates, Symposium Zool. Soc. London* **49**, Academic press, London, 368 p.
- Solomon, D.J., Storeton-West, T. J., 1983. Radio tracking of migratory salmonids in rivers: development of an effective system. Ministry of Agriculture, Food and Fisheries, *Fisheries Technical Report* **75**, 11 p.
- Solomon, D.J., Templeton, R.G., 1976. Movements of brown trout in a chalk stream. *J. Fish Biol.* **9**, 411-423.
- Stabell, O.B., 1984. Homing and olfaction in Salmonids : a critical review with special reference to the Atlantic salmon. *Biol. Rev.* **59**, 333-388
- Stasko, A.B., Pincock, D.G., 1977. Review of underwater biotelemetry, with emphasis on ultrasonic tracking. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **34**, 1261-1285.
- Staurnes, M., Lysfjord, G., Berg, O.K., 1992. Parr-smolts transformations of a non anadromous population of atlantic salmon (*Salmo salar* ) in Norway. *Can. J. Zool.* **70**, 97-109.
- Stearns, S.C., 1983. The evolution of life-history in mosquito fish since their introduction to Hawaii in 1905: rates of evolution, heritabilities and developmental plasticity. *Am. Zool.* **23**, 65-75.
- Stephens, D. W., Krebs, J. R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press.
- Stott, B., Edson, J.W.V., Johnston, J.A.A., 1963. Homing behaviour of gudgeon (*Gobio gobio* L.) in the river Mole. *Anim. Behav.* **11**, 93-96.
- Stuart, T.A., 1953. Spawning migration, reproduction and young stages of loch trout (*Salmo trutta* L.). *Sci. Invest. Freshwater Salm. Fish. Res. Scotl.* **5**, 39 p.
- Stuart, T.A., 1957. The migration and homing behaviour of brown trout (*Salmo trutta* ). *Fresh. Salm. Fish. Res.* **18**, 1-27.
- Summerfelt, R.C., Smith, L.S., 1990. Anesthesia, surgery, and related techniques. P. 213-272 in C.B. Schreck, and P.B. Moyle, editors. *Methods for Fish Biology*. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Svärdson, G., Fageström, A., 1982. Adaptative differences in the long-distance migration of some trout (*Salmo trutta* L.) stocks. *Rep. Inst. freshwater res. drottningholm* **60**, 51-80.
- Swanberg, T.R., 1997. Movements of and habitat use by fluvial bull trout in the Blackfoot River, Montana. *Transactions of the American Fisheries Society* **126**, 735-746
- Swanberg, T.R., Geist, D.R., 1997. Effects of intraperitoneam transmitters of the social interaction of rainbow trout. *North American Journal of Fisheries Management* **17**, 178-181.
- Swift, D.R., 1962. Activity cycles in brown trout (*Salmo trutta* L. ), fish feeding naturally. *Hydrobiologia* **20** (3), 241-247.
- Swift, D.R., 1964. Activity cycles in brown trout (*Salmo trutta* L.), fish artificially fed. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **21**, 133-138.
- Tanaka, H., 1970. On the nocturnal feeding activity of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in streams. *Bulletin of the Freshwater Fisheries Laboratory (Tokyo)* **20**, 73-82.
- Tappel, P.D., Bjornn, T.C., 1983. A new method of relating size of spawning gravel to salmonid embryo survival. *N. am. J. Fish. Manage.* **3**, 123-135.
- Tchernavin, V., 1939. The origin of Salmon. *Salmon Trout Mag.* **95**, 120-140.
- Thoreau, X., Baras, E., 1997. Evaluation of surgery procedures for implanting telemetry transmitters into the body cavity of blue tilapia *Oreochromis aureus*. *Aquatic Living Resources* **10**, 207-211.
- Thorpe, J.E. (ed.), 1978. Rhythmic activity in Fishes. Academic press Inc. (London) LTD.
- Thorpe, J.E., 1988. Salmon migration. *Sci Prog, Oxf* **72**, 345-370.
- Tilzey, R.D.J., 1977. Repeat homing of brown trout (*Salmo trutta* L.) in lake Eucumbene, New South Wales Australia. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **34**, 1085-1094.
- Timmermans, J.A., 1972. La territorialité de la truite fario. *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts Groenendaal, Sér D*, **42**, 15 p.
- Timmermans, J.A., 1976. Attachement et retour de la truite fario (*Salmo trutta fario* L.) à son habitat. *Trav. Stat. Rech. Eaux et Forêts Groenendaal, Sér D*, **45**, 19 p.
- Tissier, J., 1990. Les casaniers et les aventurières. *Saumons* **72** (1), 24-25.
- Trefethen, P.S., 1956. Sonic equipment for tracking individual fish. U.S. Fish. Wildlife Serv., *Spec. Sci. Rep. Fish.*, **179**, 11 p.

- Tsuyuki, H., Williscorft, S.N., 1973. The pH activity relations of two LDH homotetramers from trout liver and their physiological significance. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **30**, 1023-1026
- Tsuyuki, H., Williscorft, S.N., 1977. Swimming stamina differences between genotypically distinct form of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) and steelhead trout. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **34**, 996-1003
- Tuffery, G., Verneaux, J., 1967. Méthode zoologique de détermination de la qualité biologique des eaux courantes; Indices biotiques. *Ann. Scient. Univ; besançon Zool.*, **3**, 73-90.
- Tuffery, G., Verneaux, J., 1968. Méthode de détermination de la qualité biologique des eaux courantes. Exploitation codifiée des inventaires de la faune du fond. Ministère de l'Agriculture (France), Centre Régional d'Etudes techniques et de recherche technologique pour l'agriculture, les forêts, et l'équipement rural " C.E.R.A.F.E.R. ", Station Pêche et Pisciculture, 23 p.
- Tusa, I., 1968. On the feeding biology of brown trout (*Salmo trutta* L.) in the Loucka Creek. *Zoologica Listy* **17**, 379-395.
- Tyler, J.A., Rose, K.A., 1994. Individual variability and spatial heterogeneity in fish population models. *Rev. Fish Biol. Fish.*, **4**, 91-123.
- Tytler P., Thorpe J.E., Shearer W.M., 1978. Ultrasonic tracking of the movements of salmon smolts (*Salmo salar*) in the estuaries of two Scottish rivers. *J. Fish Biol.* **25**, 617-623.
- Valentin, S., 1995. Variabilité artificielle des conditions d'habitat et conséquence sur les peuplements aquatiques: effets écologiques des éclusées hydroélectrique en rivière. Thèse de doctorat. Université Claude Bernard de Lyon 1. 275 p.
- Vassen, F., 1998. Etude de la compétition interspécifique entre les juvéniles de la truite commune (*Salmo trutta* L.) et du saumon atlantique (*Salmo salar*) en rivière. Thèse de Doctorat, Facultés Universitaires Notre-Dame de la Paix de Namur, Namur 240 p.
- Vibert, R., 1960. Bases rationnelles de la gestion piscicole. Les truites sont-elles migratrices ou sédentaires? *Bull. Fr. Pêche Piscic.* **196**, 107-110.
- Ware, D. M., 1972. Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density, and prey size. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **29**, 1193-1201.
- Whelan, K.F., 1993. Decline of sea trout in the west of Ireland: an indication of forthcoming marine problems for salmon ? p. 171-183 In D. Mills (ed.) *Salmon in the sea and new enhancement strategies*. Fishing News Books, London, UK.
- Whelan, G.E., Marod, S., Taylor, W.W., 1988. Fisheries Report, E.L.F. communications system ecological monitoring program. U.S. Navy Electronics Systems Command, Technical Report E06548-8, Washington, D.C.
- Winter, J. D., 1996. Advances in underwater biotelemetry. P. 555-590 in B. R. Murphy, and D. W. Willis, editors. Fisheries techniques, second edition. *American Fisheries Society*, Bethesda, Maryland.
- Winter, J.D., Kuechle, V.B., Siniff, D.B., Tester, J.R., 1978. Equipment and methods for radio-tracking freshwater fish. University of Minnesota, Inst. Agr., Misc. Rep. **152**, 45 p.
- Wilzbach, M. A., Cummins, K. W., Hall, J. D., 1986. Influence of habitat manipulations on interactions between cutthroat trout and invertebrate drift. *Ecology* **67**, 898-911.
- Wootton, R.J., 1985. Energetics of reproduction. p 231-254 In *Fish Energetics New perspectives* (P. Tyler & P. Calow eds). Croom Helm, London.
- Wootton, R.J., 1990. Ecology of Teleost. Chapman & Hall Ltd, London. 392 p.
- Young, M.K., 1994. Mobility of brown trout in south-central Wyoming streams. *Can. J. Zool.* **72**, 2078-2083.
- Young, M.K., 1995. Telemetry-determined diurnal positions of brown trout (*Salmo trutta*) in two central Wyoming streams. *American Midland Naturalist* **133**, 264-273.
- Young, M.K., 1996. Summer movements and habitat use by Colorado River Cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki*) in a small montane stream. *Can. J. fish. Aquat. sci.* **53**, 1403-1408.
- Young, M. K., Rader, R. B. & Belish, T. A., 1997. Influence of macroinvertebrate drift and light on the activity and movement of Colorado River cutthroat trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* **126**, 428-437
- Zimmermann, F., 1980. Effet de la fixation d'émetteurs chez le poisson. Utilisation de la méthode de tracking en éco-éthologie. *Cybiurn* (Ser. 3) **10**, 21-23.

