



HAL
open science

Sélection des ressources et déplacements chez les poissons : causes et conséquences populationnelles

Jean-Marc Roussel

► **To cite this version:**

Jean-Marc Roussel. Sélection des ressources et déplacements chez les poissons : causes et conséquences populationnelles. Sciences du Vivant [q-bio]. Université de Rennes 1, 2009. tel-04185250

HAL Id: tel-04185250

<https://hal.inrae.fr/tel-04185250v1>

Submitted on 22 Aug 2023

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Sélection des ressources et déplacements chez les poissons : causes et conséquences populationnelles

Dossier de candidature pour l'obtention de l'Habilitation à Diriger des Recherches

présenté par

Jean-Marc Roussel

Juillet 2009

UMR 985 INRA-Agrocampus Ouest
Ecologie et Santé des Ecosystèmes
Equipe Ecologie et Préservation des Espèces et Habitats Aquatiques
65, rue de Saint-Brieuc
35042 Rennes cedex

Sommaire :

A- Identification du candidat

A.1- Curriculum vitae	4
A.2- Liste détaillée des travaux	6
A.2.1- <i>Articles publiés dans des revues internationales</i>	6
A.2.2- <i>Communications en congrès</i>	8
A.2.3- <i>Rapports de recherches</i>	11
A.2.4- <i>Instruments pour la communauté scientifique</i>	12
A.2.5- <i>Travaux destinés aux utilisateurs de la recherche</i>	12
A.2.6- <i>Enseignement et produits destinés à un public large</i>	12
A.2.7- <i>Animation de la recherche</i>	13
A.2.8- <i>Encadrement d'étudiants et comités de thèse</i>	15
A.2.9- <i>Evaluation, expertise</i>	16
A.3.10- <i>Réponses à appel d'offre et contrats de recherche</i>	16
A.3.11- <i>Séjours dans des laboratoires à l'étranger</i>	18
A.3- Lettre de motivation	19

B- Dossier de synthèse

B.1- Activités scientifiques	21
B.1.1- <i>Résumé de la thématique</i>	21
B.1.2- <i>Introduction</i>	22
B.1.3- <i>Méthodes et développements méthodologiques</i>	26
B.1.4- <i>Sélection des ressources et déplacements à échelles fines</i>	27
B.1.5- <i>Sélection sous contraintes environnementales fortes</i>	29
B.1.6- <i>Sélection des ressources et migrations ontogéniques</i>	32
B.1.7- <i>Conséquences populationnelles des migrations</i>	36
B.1.8- <i>Perspectives</i>	40
B.2- Activités d'encadrement	43
B.3- Activités d'animation	46

Références bibliographiques	48
-----------------------------	----

A- Identification du candidat

A.1- Curriculum vitae

Jean-Marc ROUSSEL



Poste actuel

Depuis le 1/09/2000 Chargé de recherche 1^{ère} classe à l'INRA, Unité Mixte de Recherche Ecologie et Santé des Ecosystèmes (UMR ESE 985, Centre de Rennes).
Incidences des perturbations anthropiques sur les habitats aquatiques et l'ichtyofaune

Postes précédents

2000 Chargé de projet, Laboratoire d'Ecologie Aquatique, INRA (Rennes)
Modélisation de la fonctionnalité d'habitat de la truite commune (*Salmo trutta*) en rivières.

1999 Post-doctorat, Department of Biology, University of New Brunswick (Canada), dans l'équipe de R.A. Cunjak
Modifications anthropiques des cours d'eau à salmonidés : étude des conditions d'habitat extrêmes du juvénile de saumon atlantique (*Salmo salar*) en rivières canadiennes.

1996-98 Doctorant, Laboratoire d'Ecologie Aquatique, INRA (Rennes), sous la direction d'A. Bardonnnet et J-L. Baglinière
Utilisation de l'espace par la truite commune (*Salmo trutta* L.) au cours du nyctémère.

1995 Service National au titre de l'Environnement
Station de comptage des salmonidés migrateurs (Pont-Scorff, Morbihan).

Formation

- ✓ Diplôme d'Ecole Vétérinaire 'Expérimentation Animale Niveau 1' (2003).
Ecole Nationale Vétérinaire de Nantes. Formation du 13 au 23 janvier 2003, ENV de Nantes.
- ✓ Doctorat de l'Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes, Sciences de l'Environnement (1998), mention très honorable avec félicitations du Jury.
- ✓ DEA de Biologie des Populations et Eco-Ethologie (1994). Université Rennes I, mention assez bien.
- ✓ Maîtrise de Biologie des Eaux Douces (1993). Université Clermont II, mention bien.
- ✓ Licence de Biologie Cellulaire et Physiologie (1992). Université Clermont II, mention assez bien.
- ✓ DEUG de Biologie Cellulaire et Physiologie (1991). Université Clermont II, mention assez bien.
- ✓ Baccalauréat option Biologie (1989). Académie de Clermont-Ferrand, mention assez bien.

Communications scientifiques

depuis 1995 23 articles publiés dans des journaux internationaux à comité de lecture (+ 2 sous presse).
28 communications orales ou affichées en congrès internationaux.

Programmes de recherche

depuis 1999 Coordination et responsabilité principale de 10 programmes de recherche (montant total : 436 k€). Sources de financement : INRA (projets innovants, bourses de thèse), ONEMA (Accord Cadre INRA-ONEMA), Conseil Régional de Basse Normandie (bourses de thèse), Conseil Régional de Bretagne (bourse post-doctorale), DIREN Bretagne (contrat R&D), Syndicat intercommunal de Vallée du Scorff (contrat R&D).
Contribution à d'autres projets, notamment : GICC-II (Gestion des Incidences du Changement Climatique, MEDAD), ECOGER PAPIER (Paysages Agricoles, Polluants, Impact Ecologique en Rivière, INRA) et AQUAE (Gestion des bassins versants sur les transferts particuliers et dissous et la qualité des eaux en zone d'élevage, INRA – CEMAGREF), CLIMASTER (Changements climatiques, systèmes agricoles, ressources naturelles et développement territorial, programme PSDR INRA-Région Poitou-Charentes).

Missions de collaboration et d'expertise à l'étranger (hors congrès)

depuis 2001 11 déplacements au Canada, Finlande, Norvège, Allemagne et Belgique, soit 4 mois passés à l'étranger. Quatre conférences invitées au cours de ces missions.

Animation, encadrements et expertises

depuis 1999 Arbitrage de 22 articles scientifiques pour des revues internationales.
depuis 2003 Encadrement et co-encadrement de 5 étudiants en Master et 3 doctorants. Participation au comité de pilotage de 9 thèses.
depuis 2004 animateur de l'équipe Ecologie et Préservation des Espèces et des Habitats Aquatiques (UMR ESE, Agrocampus Ouest – INRA Ecologie des Forêts, Prairies et Milieux Aquatiques).
depuis 2005 Organisateur d'un atelier de travail international et co-organisateur d'une école chercheur INRA.
2009 Co-responsable du groupe « Salmonidés Migrateurs » du GIS Amphihalins GRISAM.

Mémoires diplômants

1998. Roussel J-M. Utilisation de l'espace par la truite commune (*Salmo trutta* L.) au cours du nyctémère : un exemple du rôle fonctionnel de l'habitat en ruisseau. Thèse de doctorat en sciences de l'environnement, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes. 186 p.
1994. Roussel J-M. Occupation de l'espace par la communauté pisciaire à l'échelle du nyctémère : approche en milieu naturel et expérimental. Mémoire technique de DEA "Biologie des Populations et Eco-Ethologie", Université de Rennes. 28 p.
1994. Roussel J-M. Les relations habitat-poisson : problèmes méthodologiques liés à l'échantillonnage. Mémoire bibliographique de DEA "Biologie des Populations et Eco-Ethologie", Université de Rennes. 16 p.
1993. Roussel J-M. Les relations habitat-poisson : problèmes de changements de faciès pendant les pêches électriques. Mémoire de Maîtrise "Biologie des Eaux Douces", Université de Clermont-Ferrand. 18 p.

Informations complémentaires

- ✓ Membre du Canadian Rivers Institute depuis 2002.
- ✓ Membre du comité scientifique de la revue Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems.

A.2- Liste détaillée des travaux

A.2.1- Articles publiés dans des revues internationales de rang A

En juin 2009, je totalisais 23 articles de rang A parus et 2 articles sous presse. Selon ISI Web of Knowledge (2008), le nombre moyen de citation par article est de 10 (h-index : 9).

Journal *	Facteur d'impact	Discipline (et quartile de la revue dans cette discipline)	Nombre d'articles
<i>Oecologia</i>	3.01	Ecology (2 ^{ème})	1
<i>Freshwater Biology</i>	2.70	Marine & Freshwater Biology (1 ^{er})	1
<i>Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences</i>	2.28	Fisheries (1 ^{er})	2
<i>River Research & Applications</i>	1.96	Water Resource (1 ^{er})	1
<i>Ecology of Freshwater Fish</i>	1.81	Marine & Freshwater Biology (2 ^{ème})	4
<i>Marine & Freshwater Research</i>	1.50	Marine & Freshwater Biology (2 ^{ème})	1
<i>Hydrobiologia</i>	1.45	Marine & Freshwater Biology (2 ^{ème})	1
<i>Fisheries Research</i>	1.43	Fisheries (2 ^{ème})	2
<i>Archiv Fur Hydrobiologie</i>	1.29	Marine & Freshwater Biology (2 ^{ème})	1
<i>Environmental Biology of Fishes</i>	1.13	Marine & Freshwater Biology (3 ^{ème})	1
<i>Wildlife Research</i>	1.11	Zoology (3 ^{ème})	1
<i>North American Journal of Fisheries Management</i>	0.81	Fisheries (3 ^{ème})	1
<i>Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems (formerly Bulletin Français Pêche & Pisciculture)</i>	0.52	Fisheries (4 ^{ème})	4
<i>Folia Zoologica</i>	0.52	Zoology (4 ^{ème})	1
<i>Cybium</i>	0.40	Zoology (4 ^{ème})	1

* source : ISI web of Knowledge 2008

La liste chronologique suivante reprend les articles parus et à paraître. Le nom de l'étudiant encadré est souligné le cas échéant :

- [25] Jardine T.D., Roussel J-M., Mitchell S.C., Cunjak R.A. (*in press*). Detecting Marine nutrient and organic matter inputs into multiple trophic levels in streams of Atlantic Canada and France. *American Fisheries Society Symposium* 69.
- [24] Rivot E., Porcher J.-P., Riera P., Perrier C., Jouanin C., Baglinière J.-L., Roussel J-M. (*in press*). Climate change may have affected growth and life history of Atlantic salmon juveniles over the past 30 years. *American Fisheries Society Symposium* 69.
- [23] Cucherousset J., Paillisson J-M., Cuzol A., Roussel J-M. (2009). Spatial behaviour of young-of-the-year northern pike (*Esox lucius* L.) in a temporarily flooded nursery area. *Ecology of Freshwater Fish*: 18: 314-322
- [22] Cucherousset J., Marty P., Pelozuelo L., Roussel J-M. (2008). Portable PIT detector as a new tool for non-disruptively locating individually tagged amphibians in the field: a case study with Pyrenean brook salamanders (*Calotriton asper*). *Wildlife Research* 35: 780-787.

- [21] Acolas M-L., Roussel J-M., Baglinière J-L. (2008). Linking migratory patterns and diet to reproductive traits in female brown trout (*Salmo trutta* L.) by means of stable isotope analysis on ova. *Ecology of Freshwater Fish* 17: 382-393.
- [20] Acolas M-L., Roussel J-M., Lebel J.-M., Baglinière J-L. (2007). Laboratory experiment on survival, growth and tag retention following PIT injection into the body cavity of juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Fisheries Research* 86: 280-284.
- [19] Roussel J-M. (2007). Carry-over effect in brown trout (*Salmo trutta*): hypoxia on embryos impairs predation avoidance by alevins in experimental channels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 786-792.
- [18] Cucherousset J., Paillisson J-M., Roussel J-M. (2007). Using PIT-telemetry to study the fate of hatchery-reared YOY northern pike released into shallow vegetated areas. *Fisheries Research* 85: 159-164.
- [17] Linnansaari T., Roussel J-M., Cunjak R.A., Halleraker J.H. (2007). Efficacy and accuracy of portable PIT-antennae when tracking juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) in ice covered streams. *Hydrobiologia* 582:281-287.
- [16] Bardonnnet A., Poncin P., Roussel J-M. (2006). Brown trout fry move inshore at night: a choice for water depth or velocity? *Ecology of Freshwater Fish* 15, 309-314
- [15] Charles K., Roussel J-M., Lebel J-M., Baglinière J-L., Ombredane D. (2006). Genetic differentiation between anadromous and freshwater resident brown trout (*Salmo trutta* L.): insights obtained from stable isotope analysis. *Ecology of Freshwater Fish* 15, 255-263.
- [14] Vilizzi L., Copp G.H., Roussel J-M. (2005). Assessing temporal variation and autocorrelation in fish habitat use. *Folia Zoologica* 54: 432-442.
- [13] Cunjak R.A., Roussel J-M., Gray M.A., Dietrich J.P., Cartwright D.F., Munckittrick K.R., Jardine T.D. (2005). Using stable isotope analysis with telemetry or mark-recapture data to identify fish movement and foraging. *Oecologia* 144: 636-646.
- [12] Cucherousset J., Roussel J-M., Keeler R., Cunjak R.A., Stump R. (2005). The use of two new portable 12-mm PIT-tag detectors to track small fish in shallow streams. *North American Journal of Fisheries Management* 25: 270-274.
- [11] Vilizzi L., Copp G.H., Roussel J-M. (2004). Assessing variation in suitability curves and electivity profiles in temporal studies of fish habitat use. *River Research and Applications* 20: 605-618.
- [10] Roussel J-M., Cunjak R.A., Newbury R., Caissie D., Haro A. (2004). Movements and habitat use by PIT-tagged Atlantic salmon parr in early winter: the influence of anchor ice. *Freshwater Biology* 49: 1026-1035.
- [9] Charles K., Roussel J-M., Cunjak R.A. (2004). Estimating the contribution of sympatric anadromous and freshwater-resident brown trout to juvenile production. *Marine and Freshwater Research* 55: 185-191.
- [8] Roussel J-M., Bardonnnet A. (2002). Habitat de la truite commune (*Salmo trutta* L.) pendant la période juvénile en ruisseau : préférences, mouvements, variations journalières et saisonnières. Synthèse bibliographique. *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture* 364: 1-20.
- [7] Roussel J-M., Haro A., Cunjak R.A. (2000). Field-test of a new method for tracking small fishes in rivers using Passive Integrated Transponder (PIT) technology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 1326-1329.
- [6] Roussel J-M., Bardonnnet A., Claude A. (1999). Microhabitats of brown trout when feeding on drift and when resting in a lowland salmonid brook: effects on Weighted Usable Area. *Archiv für Hydrobiologie* 146: 413-429.
- [5] Roussel J-M., Bardonnnet A. (1999). Ontogeny of diel pattern of stream-margin habitat use by emerging brown trout (*Salmo trutta* L.) in experimental channels: influence of food and presence of predators. *Environmental Biology of Fishes* 56: 253-262.
- [4] Roussel J-M., Bardonnnet A., Haury J., Baglinière J-L., Prévost E. (1998). Végétation aquatique et peuplement pisciaire : approche expérimentale de l'enlèvement des macrophytes dans les radiers d'un cours d'eau breton. *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture* 350/351: 693-709.

- [3] Roussel J-M., Bardonnnet A. (1997). Diel and seasonal patterns of habitat use by fish in a natural salmonid brook: an approach to the functional role of the riffle-pool sequence. *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture* 346: 573-588.
- [2] Roussel J-M., Bardonnnet A. (1996). Changements d'habitat de la truite (*Salmo trutta* L.) et du chabot (*Cottus gobio* L.) au cours du nyctémère : approche multivariée à différentes échelles spatiales. *Cybiurn* 20 (3 suppl.): 41-51.
- [1] Roussel J-M., Bardonnnet A. (1995). Activité nyctémérale et utilisation de la séquence radier-profond par les truitelles d'un an (*Salmo trutta* L.). *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture* 337/338/339: 221-230.

Articles soumis et en préparation :

- [26] KostECKI C., Le Loc'h F., Roussel J-M., Desroy N., Huteau D., Riera P., Le Bris H., Le Pape O. (accepted, in revision). The dynamic of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea* L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research*
- [27] Roussel J-M., Lequillec P., Clergeau P. (soumis). Stable isotope analysis to examine possible diet-morphology relationships among Red-whiskered Bulbuls introduced on Reunion Island. *Ostrich*
- [28] Acolas M-L., Labonne J., Baglinière J-L, Roussel J-M. Partial migration in salmonid fish: does juvenile body size really matter?
- [29] Acolas M-L., Roussel J-M. Effect of egg size on embryo and juvenile development under contrasted environments: laboratory tests with brown trout (*Salmo trutta*) eggs subjected to hypoxia.
- [30] Cucherousset J., Paillisson J-M., Roussel J-M. Since I can't stay, when should I go: determinants of juvenile dispersal from spatially-varying environments.
- [31] Roussel J-M., Riera P., Perrier C., Huteau D., Erkinaro J., Cunjak R.A. Long-term impacts of anthropogenic N inputs on freshwater ecosystem functioning: what can $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ on archived fish scales tell us?

A.2.2 Communications en congrès

Depuis 1995, j'ai effectué 28 communications orales et affichées dans des congrès internationaux :

- 2007. Acolas M.L., Roussel J.M., Labonne J., Baglinière J.L. Assessing influence of individual growth and spatial behaviour on life history tactics in a brown trout population by means of PIT telemetry tools. 7th Conference on Fish Telemetry Held in Europe (Silkeborg, Danemark), 17-21 June 2007. Communication orale.
- 2007. Rivot E., Perrier C., Jouanin C., Roussel J-M., Riera P., Porcher J-P., Baglinière J-L. Climate change may have affected growth and life history of Atlantic salmon juveniles over the last 30 years. Challenges for Diadromous Fishes in a Dynamic Global Environment (Halifax, Nova Scotia, Canada), 17-24 June 2007. Poster.
- 2007. Rivot, E., Perrier C., Roussel J.M., Porcher J.P., Prévost E., Baglinière, J.L. Changements à long terme de l'âge moyen à smoltification chez le Saumon atlantique (*Salmo salar*). 8ème Forum halieumétrique. Changements réversibles et irréversibles dans les ressources et leurs usages (La Rochelle), 19-21 juin 2007. Communication orale.
- 2006. Acolas M.L., Roussel J-M., Baglinière J.L. Combining Stable Isotope Analysis and mark-recapture experiments to study juvenile brown trout (*Salmo trutta*, L.) life history variants. 25th International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies, Queens University (Belfast, Northern Ireland) 13-18 August 2006. Poster.
- 2006. Acolas M.L., Roussel J-M., Baglinière J.L. Linking migratory patterns of females to ova traits in brown trout (*Salmo trutta*, L.) by means of stable isotope analysis. 25th International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies, Queens University (Belfast, Northern Ireland) 13-18 August 2006. Communication orale.

2006. Acolas M-L., Roussel J-M., Baglinière J-L. Tailles des oeufs chez la truite commune *Salmo trutta* L.: étude des effets maternels et apports des isotopes stables. Société Française d'Ichtyologie, troisièmes Rencontres de l'Ichtyologie en France (Paris), 28-30 mars 2006. Communication orale.
2006. Cucherousset J., Paillisson J.M., Roussel J.-M. Ontogenetic shifts in trophic position and habitat use by juvenile northern pike (*Esox lucius*) revealed by stable isotope and mark-recapture analyses. 25th International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies, Queens University (Belfast, Northern Ireland) 13-18 August 2006. Communication orale.
2006. Cunjak R.A., Jardine T.D., Mitchell S., McWilliam-Hughes S., Roussel J.-M. Marine nutrient inputs and uptake in food webs of Atlantic coast rivers: bottleneck to freshwater productivity? 25th International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies, Queens University Belfast (Northern Ireland), 13-18 August 2006. Poster.
2006. Roussel J-M., Caquet T., Cunjak R.A., Haury J., Jardine T.D. Identifying N inputs in river food webs: can $\delta^{15}\text{N}$ be used when streams are heavily impacted by agriculture? 25th International Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies, Queens University (Belfast, Northern Ireland), 13-18 August 2006. Communication orale.
2005. Acolas M-L., Roussel J-M., Baglinière J-L. Linking habitat use and movements to individual growth and survival: preliminary results of a PIT experiment on juvenile brown trout. First International Workshop on PIT Telemetry (Rennes, France), 8-9 novembre 2005. Communication orale, disponible sur <http://w3.rennes.inra.fr/PIT/>
2005. Acolas M-L., Tremblay J., Huteau D., Quéméneur A., Marchand F., Ollitrault M., Baglinière J-L., Roussel J-M. Tag retention and effects of PIT-tagging on survival and growth of *Salmo trutta*: preliminary results. First International Workshop on PIT Telemetry (Rennes, France), 8-9 novembre 2005. Communication orale, disponible sur <http://w3.rennes.inra.fr/PIT/>
2005. Charles K., Roussel J-M., Baglinière J-L., Guyomard R., Ombredane D.. Using genetic with stable isotope analyses to investigate hybridization between Atlantic salmon, sea-run and stream resident brown trout in a small stream. DiadFish : les poissons migrateurs amphihalins d'Europe (Bordeaux, France), 29 mars - 1 avril 2005. Communication orale.
2005. Cucherousset J., Paillisson J-M., Roussel J-M. PIT-telemetry to study YOY northern pike in temporary wetlands. First International Workshop on PIT Telemetry (Rennes, France), 8-9 novembre 2005. Communication orale, disponible sur <http://w3.rennes.inra.fr/PIT/>
2005. Cucherousset J., Roussel J-M. A new portable 12mm PIT tag detector to track small fish in shallow streams. First International Workshop on PIT Telemetry (Rennes, France), 8-9 novembre 2005. Communication orale, disponible sur <http://w3.rennes.inra.fr/PIT/>
2005. Cunjak R.A., Roussel J-M., Linnansaari T., Jardine T.D. Distinguishing seasonal foraging and refuge-seeking movement patterns of individual Atlantic salmon parr in a river-tributary complex. American Fisheries Society Symposium (Anchorage, Alaska, USA), 11-15 September 2005. Communication orale.
2005. Jardine T., Roussel J-M., Gray M., Mitchell S., Cunjak R.A.. Quantifying the Importance of Marine-derived Nutrients in Atlantic Coast Streams Using Stable Isotopes: Prospects and Challenges. North American Benthological Society Symposium Annual Meeting (New Orleans, Louisiana, USA), 22-27 May 2005. *Eos. Trans. AGU*, 86(18), *Jt. Assem. Suppl.*, abstract NB13B-05. Communication orale.
2005. Linnansaari T., Halleraker J.H., Fjeldstad H-P., Alfredsen K., Förster H., Cunjak R.A., Roussel J-M. Design and performance of portable and stationary PIT-antennae systems for tracking and monitoring of juvenile salmonids in wadable streams. First International Workshop on PIT Telemetry (Rennes, France), 8-9 novembre 2005. Communication orale, disponible sur <http://w3.rennes.inra.fr/PIT/>
2005. Roussel J-M., R.A. Cunjak. The use of PIT technology to study fish behaviour and ecology: a review. First International Workshop on PIT Telemetry (Rennes, France), 8-9 novembre 2005. Communication orale, disponible sur <http://w3.rennes.inra.fr/PIT/>
2004. Charles K., Roussel J-M., Guyomard R., Baglinière J-L., Ombredane O. The use of genetic and stable isotopes analyses to discriminate between progeny of anadromous and freshwater resident brown trout (*Salmo trutta*). First International Sea Trout Symposium (Cardiff, Wales, UK), 6-8 July 2004. Communication orale.
2004. Cunjak R.A., Roussel J-M., Gray M.A., Dietrich J.P., Cartwright D.F, Jardine T.D. Using stable isotope analysis and biotelemetry to study fish movement and foraging. Forth International

Conference on Applications of Stable Isotope Techniques to Ecological Studies (Wellington, New Zealand), 19-23 April 2004. Communication orale.

2003. Charles K., Roussel J-M., Cunjak R.A. Localisation des zones de reproduction des formes résidente et anadrome de truite commune (*Salmo trutta* L.), et abondance respective de leur progéniture : approche isotopique. Société Française d'Ichtyologie, deuxième Rencontres de l'Ichtyologie en France (Paris), 25-28 mars 2003. Communication orale.
2003. Cunjak R.A., Roussel J-M. Passive and active monitoring of stream fishes: when size does matter. Advances in the use of PIT-tags in small streams, American Fisheries Society Symposium (Quebec City, Québec, Canada), 10-14 August 2003. Communication orale.
2003. Roussel J-M. Effet de stress hypoxiques sur l'embryogenèse et l'émergence des alevins de truites communes (*Salmo trutta*). Société Française d'Ichtyologie, deuxième Rencontres de l'Ichtyologie en France (Paris), 25-28 mars 2003. Communication orale.
2003. Roussel J-M., Bardonnet A. Visual isolation furthers access to drift-feeding positions for subordinate juvenile brown trout (*Salmo trutta*) in dominance hierarchies. Fish as models of behaviour, Fisheries Society of the British Isles Symposium (Norwich, UK), 30 June- 4 July 2003. Poster, résumé publié dans *Journal of Fish Biology* 63 (Suppl. A): 255.
2003. Roussel J-M., Cunjak R.A., Newbury R., Caissie D., Haro A. Fine-scale movements and habitat selection by PIT-tagged Atlantic salmon parr in Catamaran Brook (New Brunswick) at the onset of winter: the influence of anchor ice. Fifth Conference on Fish Telemetry Held in Europe (Ustica, Palermo, Italy), 9-13 June 2003. Communication orale.
2001. Cunjak R.A., Roussel J-M. Small scale studies of juvenile salmon behavior: insight from PIT technology. 27th annual meeting of the Atlantic International Chapter of the American Fisheries Society, Geneva Point Center, Lake Winnepesaukee (NH, USA), 23-25 September 2001. Communication orale.
2000. Roussel J-M., Haro A., Cunjak R.A.. Field-test of a new method for tracking small fishes in rivers using Passive Integrated Transponder (PIT) technology. Canadian Conference for Fisheries Research (Fredericton, New Brunswick, Canada), 6-8 January 2000. Communication orale.
1999. Roussel J-M., Poncin P., Bardonnet A.. Importance des paramètres vitesse et hauteur d'eau dans le placement journalier des alevins de truite (*Salmo trutta*). 4ème congrès de Limnologie et Océanographie : variabilités temporelles au sein des hydrosystèmes (Bordeaux, France), 7-10 septembre 1999. Communication orale.
1997. Roussel J-M., Bardonnet A.. Diel pattern of stream-margin habitat use by emerging brown trout (*Salmo trutta* L.) in experimental channels. First workshop of the Fish Ontogeny Network in Europe (Bratislava, Slovakia), 1-4 September 1997. Communication orale.
1997. Roussel J-M., Bardonnet A., Haury J., Baglinière J-L., Prévost E.. Impact de la végétalisation des radiers à saumons sur la composition du peuplement ichthyologique en rivières bretonnes. Premier colloque de l'IFR 43 : Facteurs de l'Environnement et Biologie des Poissons (Rennes, France), 23-25 septembre 1997. Communication orale.
1996. Roussel J-M., Bardonnet A.. Spatiotemporal use of the riffle-pool unit by fish in a brittany brook. Second international IAHR symposium on habitat hydraulics Ecohydraulic 2000 (Québec City, Québec, Canada), 11-14 June 1996. Communication orale, Proceedings of the second IAHR Symposium on Habitats Hydraulics, Ecohydraulics 2000 (Leclerc M. et al., eds), Volume B: 341-352.
1995. Roussel J-M., Bardonnet A. Observations en plongée et étude des préférences d'habitat de la truite (*Salmo trutta* L.) et du chabot (*Cottus gobio* L.) en ruisseau : approche à différentes échelles spatiales. Journées annuelles de la Société Française d'Ichtyologie (Rennes, France), 4-5 mai 1995. Communication orale.
1994. Roussel J-M., Bardonnet A. Utilisation spatio-temporelle de la séquence radier/profond par les truitelles d'un an (*Salmo trutta* L.) au cours du nyctémère. Symposium international sur les relations entre le poisson et son habitat (Lyon-Villeurbanne, France), 6-8 décembre 1994. Poster.

A.2.3- Rapports de recherches

2008. Baglinière J-L., Rivot E., Roussel J-M. Changements à l'échelle locale et globale des caractéristiques biologiques des populations de saumon Atlantique (*Salmo salar*). Rapport d'étape 1^{ère} année, contrat avec le MEDAD sur la Gestion des Incidences des Changements Climatiques (GICC 2). 3 p.
2007. Roussel J-M., Huteau D., Jeannot N. Opérations de restauration-entretien de cours d'eau et abondance des juvéniles de truite *Salmo trutta* sur les affluents du Scorff. Rapport d'étape 1^{ère} année, contrat avec le Syndicat de Vallée du Scorff (RPSIB 30000168). 14 p.
2005. Acolas M-L., Roussel J-M., Baglinière J-L., Lebel J-M. Déterminisme des stratégies d'histoires de vie chez la truite commune (*Salmo trutta*): Influences maternelles - Rôle de l'habitat et des conditions environnementales. Rapport d'avancement des travaux de thèse pour le Conseil Régional de Basse Normandie, décembre 2005. 8 p.
2005. Haury J., Coudreuse J., Roucaute M., Caquet T., Druart J.-C., Huteau D., Ollitrault M., Prévost E., Roussel J-M. Evaluation de l'impact des activités humaines sur le Scorff – Année 2004 et comparaison avec les années antérieures. UMR INRA-Agrocampus Rennes EQHC, Agence de l'Eau Loire-Bretagne, DIREN Bretagne, Conseil Général du Morbihan et Syndicat du Scorff, Rennes : 75 p.
2005. Haury J., Coudreuse J., Caquet T., Druart J.-C., Huteau D., Prévost E., Roussel J-M. Evaluation de l'impact des activités humaines sur le Scorff – Année 2003. UMR INRA-Agrocampus Rennes EQHC, Syndicat du Scorff, Rennes : 53 p.
2004. Roussel J-M., Huteau D., Richard A., Gallet O. Mise au point et validation d'une méthode simple pour estimer l'abondance des juvéniles de truite en cours d'eau. Rapport de fin de contrat, convention INRA/DIREN n° B3940. 19 p.
2003. Roussel J-M. Effets de stress hypoxiques sur l'embryogenèse et l'émergence des alevins de truite commune (*Salmo trutta*). Rapport final, travaux réalisés dans le cadre de l'action structurante AQUAE (INRA-CEMAGREF). 10 p.
2002. Roussel J-M. Mise au point et validation d'une méthode simple pour estimer l'abondance des juvéniles de truite en cours d'eau. Rapport d'avancement des travaux, convention INRA/DIREN n° B3940. 9 p.
2002. Roussel J-M. Qualité des substrats en rivière : effets de stress hypoxiques sur la survie, le développement embryonnaire, l'émergence et la vulnérabilité des alevins de truite commune (*Salmo trutta*) aux prédateurs. Rapport d'avancement, travaux réalisés dans le cadre de l'action structurante AQUAE (INRA-CEMAGREF). 7 p.
1999. Roussel J-M., Bardonnet A. L'habitat de la truite commune (*Salmo trutta* L.) durant la période juvénile en ruisseau. Bilan de 4 années de recherche sur le sujet. Rapport de fin de contrat, convention INRA/CSP n° 99265. 17 p.
1999. Roussel J-M. Utilisation des habitats par la truite commune *Salmo trutta* L. : de la biologie du poisson à la gestion des milieux aquatiques. Document servant de base à la réalisation d'un CD-ROM sur le thème. Rapport de fin de contrat, convention INRA/CSP n° 99265. Volume 1 texte, 10 p ; volume 2 illustrations, 37 p.
1999. Roussel J-M. Modifications anthropiques des cours d'eau à salmonidés. Application de la technique du micromarquage magnétique individuel à l'étude des conditions d'habitat extrêmes du juvénile de saumon atlantique (*Salmo salar*) en rivières canadiennes. Rapport de fin de contrat, programme n°690, Conseil Régional de Bretagne. 35 p.
1997. Roussel J-M., Bardonnet A.. Utilisation nyctémérale de l'espace par le peuplement de poissons en rivière à salmonidés. Rapport d'avancement des travaux n° 3, convention INRA/CSP n° 95372. 22 p.
1996. Roussel J-M., Bardonnet A.. Utilisation nyctémérale de l'espace par le peuplement de poissons en rivière à salmonidés : le rôle fonctionnel de la séquence radier/profond. Rapport d'avancement des travaux n° 2, convention INRA/CSP n° 95372. 18 p.
1995. Roussel J-M., Bardonnet A. Utilisation nyctémérale de l'espace par le peuplement de poissons en rivière à salmonidés. Rapport d'avancement des travaux n° 1, convention INRA/CSP n° 95372. 11 p.

A.2.4- Instruments pour la communauté scientifique

- 2004-2005. Roussel J-M., Huteau D. Conception, réalisation et tests de prototypes pour la détection automatique de PIT (Passive Integrated Transponder), puces électroniques servant au suivi spatial et temporel d'animaux dans le cadre d'étude de type marquage-recapture. Expertises internationales et conseils auprès des scientifiques dans le cadre de programmes de recherche.
2005. Roussel J-M., Acolas ML. International Workshop on PIT Telemetry, Rennes (France), 8-9 novembre 2005. Site web de l'atelier sur <http://w3.rennes.inra.fr/PIT/> (2006, responsable de publication JM. Roussel, administrateur du site S. Azam). Mise à disposition de la communauté scientifique des principales avancées technologiques dans le domaine.

A.2.5- Travaux destinés aux utilisateurs de la recherche

2009. Roussel J-M. Déclaration d'invention à l'INPI et procédure de dépôt d'une marque désignant une méthode simple et rapide pour estimer l'abondance des juvéniles de truite en cours, en vue de diffuser des licences sur la marque accompagnées d'une formation auprès des utilisateurs.
2008. Roussel J-M., Ovidio M. Travaux récents sur l'habitat de la truite au cours de son cycle biologique. Forum régional sur la truite en Bretagne, Société de pêche de Saint-Brieuc – Quintin - Binic, Ploufragan (Cote d'Armor), 24 février 2008. Conférence invitée.
2007. Roussel J-M. Recherches récentes sur les habitats de la truite. Colloque La truite 50 ans après, quoi de neuf ? Organisé par le Centre de Recherche sur la Nature, la Forêt et le Bois à l'occasion des 50 ans de la Station Biologique de Groendaal-Hoeilaart créée dans les Ardennes Belges par M. Huet et J.A Timmermans. Namur, 21-22 Novembre 2007. Conférence invitée.
2006. Roussel J-M. Déplacements des poissons et sélection des habitats trophiques. Séminaire PIREN Seine : « Relations entre le paysage aquatique et son état écologique : comment aborder les problèmes de connectivité fonctionnelle dans les écosystèmes d'eau courante ? », Cémagref Antony, 26 octobre 2006. Conférence invitée.
2005. Baglinière J-L., Roussel J-M. Changements climatiques et changements d'utilisation des terres : impacts sur les écosystèmes continentaux aquatiques. Communication orale dans le cadre d'une réunion d'information avec les chefs de services de la DIREN, Rennes, 15 février 2005.
2004. Roussel J-M., Caquet T., Haury J., Roucaute M., Huteau D. Pont-Houarn, un ruisseau à truite en zone d'élevage. Conférence réalisée pour la société de pêche de Guéméné (Morbihan) dans le cadre des recherches réalisées en partenariat, Guéméné sur Scorff, 3 mars 2004.
2003. Roussel J-M., Caquet T., Haury J., Roucaute M., Huteau D. Pont-Houarn, un ruisseau à truite en zone d'élevage. Conférence réalisée pour la société de pêche de Plouay (Morbihan) dans le cadre des recherches réalisées en partenariat, Pont-Scorff, 6 novembre 2003.
2001. Roussel J-M., Haury J. Incidences de la végétation aquatique sur les poissons et leur habitat. Conférence réalisée pour la société de pêche de Plouay (Morbihan) dans le cadre des recherches réalisées en partenariat, Pont-Scorff, 28 février 2001.
1998. Roussel J-M. Bilan des travaux sur l'habitat de la truite commune. Conférence réalisée pour la société de pêche de Plouay (Morbihan) dans le cadre des recherches réalisées en partenariat, Pont-Scorff, 5 mars 1998.

A.2.6- Enseignement et produits destinés à un public large

- 2004-2009. Roussel J-M. Le comportement chez les poissons : prise en compte dans le cadre de l'expérimentation animale. Cours de 2 heures à l'Ecole Vétérinaire de Nantes dans le cadre de la formation à l'expérimentation animale.
- 2004-2009. Roussel J-M. Comportement chez les poissons et utilisation des habitats en rivière. Cours de 3 heures à Agrocampus-Ouest dans le cadre du Master 2 Génie de l'Environnement option Hydrosystèmes.
- 2005-2009. Roussel J-M. Apports des isotopes stables à l'étude des réseaux trophiques et des migrations animales en milieu aquatique. Cours de 2 heures et 3 heures à Agrocampus-Ouest dans le cadre du Master 2 Génie de l'Environnement option Hydrosystèmes et du Master 2 Halieutique.

- 2008-2009. Roussel J-M. Etude des interactions trophiques au sein des écosystèmes à l'aide des isotopes stables
2007. Roussel J-M. Le point sur : le chabot, mangeur d'œufs de saumon ? Article de sensibilisation édité dans le bulletin « Moulin des Princes Info » (semestriel d'information de la Station de comptage des poissons migrateurs sur le Scorff), n°19, septembre 2007.
2007. Roussel J-M. Anadromous salmonid populations in small coastal streams of Brittany, Northwest France. University of New Brunswick, Biology Seminar Series, Fredericton (NB, Canada), 20 April 2007. Conférence invitée.
2006. Consultant scientifique pour l'exposition de l'Association Française des Petits Débrouillards « Développement durable : l'avenir a un future ! ». Participation au comité scientifique de rédaction et de relecture. 14 affiches.
1998. Salon International de l'Agriculture de Paris "Les défis de l'Environnement". Animation du stand de l'INRA sur ce thème.
1998. Consultant scientifique pour la réalisation de la BD : "Opération Diatomée". Editions INRA, Collection Okisé.
1997. Roussel J-M. La Science en fête. Exposé grand public sur le thème : « Biologie et écologie de la truite commune », Pont-Scorff (56).

A.2.7- Animation de la recherche

- 2004-2009. Animateur de l'équipe Ecologie et Préservation des Espèces et des Habitats Aquatiques de l'UMR ESE.
2009. Co-responsable du groupe « salmonidés migrateurs » du GIS Amphihalins GRISAM. Ce GIS regroupe quatre organismes : CEMAGREF, ONEMA, IFREMER et INRA. Son objectif est d'assurer une politique nationale de recherche-développement sur les poissons amphihalins.
2008. Co-organisateur de l'Ecole Chercheur "Utilisation des Isotopes Stables en Ecologie" (mai 2008 à Laxou, Nancy).
2005. Organisateur de l'atelier international sur l'utilisation de la technologie PIT en écologie (novembre 2005 à Rennes). <http://w3.rennes.inra.fr/PIT/>

L'animation représente une part importante de mon activité, donnant lieu à des productions écrites et présentations orales dont la liste est la suivante :

2008. Baglinière J-L., Rivot E., Roussel J-M. (2008). Changements à l'échelle locale et globale des caractéristiques biologiques des populations de saumon Atlantique (*Salmo salar*). Réunion d'avancement des recherches du contrat avec le MEDAD sur la Gestion des Incidences des Changements Climatiques (GICC 2). 20 p.
2008. Roussel J-M., Marchand F. ORE PFC : Synthèse et propositions pour la mise en place des nouveaux protocoles de pêche électrique sur le site Oir (Manche) de l'ORE PFC. (Juillet 2008). 8 p.
2008. Roussel J-M., Plantegenest M., Bardonnnet A. Cycle biologique et migrations. Ecole Chercheurs « Utilisation des Isotopes Stables en Ecologie ». Nancy-Laxou, 13-16 mai 2008. 36 p.
2008. Roussel J-M., Prévost E. Compte rendu de la réunion du groupe Salmonidés du Département EFPA (5-6 février 2008, Rennes). 5 p.
2007. Bastien C., Roussel J-M. Compte rendu et synthèse de l'atelier : Effets des changements climatiques sur les écosystèmes. Journées du Champ Thématique 3 du département EFPA, Super-Besse (63), 9-11 mai 2007. 2 p.
2007. Roussel J-M. INRA in a nutshell and current research in stream ecology at Rennes, Brittany. Norden Nordforks seminar on fish ecology research (Oulu, Finland), 19-21 September 2007. Conférence invitée.
2006. Acolas M-L., Roussel J-M. Effets immédiats et différés de l'hypoxie sur les jeunes stades de truite commune (*Salmo trutta*). Réunion du groupe de travail ECOGER PAPIER, Rennes, 20 juin 2006. Communication orale.

2006. Ombredane D., Grimaldi C., Azam D., Baudry J., Bernez I., Gascuel C., Haury J., Lefrançois J., Macary F., Marmonier P., Roussel J.M. Relations entre structures paysagères, transferts hydriques et particulaires et état écologique des milieux aquatiques. Séminaire Eau et Territoire, Lyon 9-10 Janvier 2006. Poster.
2006. Roussel J-M. Equipe Ecologie et Gestion des Habitats Aquatiques (EGHA) : Bilan d'activité de l'équipe sur la période 2003-2006, et perspectives pour 2007-2011. Document rédigé pour l'évaluation de l'UMR ESE (décembre 2006). 37 p.
2006. Prévost E, Roussel J-M. Compte rendu de la réunion du groupe Salmonidés du Département EFPA (18-19 mai 2006, Saint-Pée sur Nivelle, Pyrénées Atlantiques). 8 p.
2005. Roussel J-M., Charles K. Hybridation truite/saumon : apports des isotopes stables. Réunion du Groupe Salmonidés du Département EFPA, Pont-Scorff, 15-16 mars 2005. Communication orale.
2005. Roussel J-M., Cunjak R.A. The use of PIT technology in fish research: a review. Deux communications orales réalisées dans le cadre d'une mission d'expertise sur la technologie PIT. Finnish Game and Fisheries Research Institute (Finland), Patalmo, Oulu, 24-28 novembre 2005. Conférences invitées.
2005. Roussel J-M., Prévost E. Compte rendu de la réunion du groupe Salmonidés du Département EFPA (15-16 mars 2005, Pont-Scorff, Morbihan). 6 p.
2004. Roussel J-M. Apports des isotopes stables à l'étude des migrations de poissons et des réseaux trophiques en rivière. AMEDEV « Atelier Méthodes d'Etude de la Dynamique des Exploitations haliEutiques », ENSAR-IFREMER, Rennes, 27 janvier 2004. Communication orale.
2004. Roussel J-M. Distribution Idéale Libre : concepts et quelques exemples. Réunion du réseau comportement du Département EFPA, Saint-Pée sur Nivelle, 2 décembre 2004. Communication orale.
2004. Roussel J-M. Ecologie et Gestion des Habitats Aquatiques. Présentation de l'Equipe et de ses orientations pour la période 2004-2007. Document rédigé pour l'évaluation de l'UMR EQHC. 3 p.
2004. Roussel J-M. Sélection de l'habitat et croissance. TDH 2, séminaire « La truite Dans tous ses Habitats » (CEMAGREF). Communication orale, Saint-Flour, 19-23 janvier 2004.
2004. Roussel J-M., Huteau D., Richard A., Gallet O. Standardisation et validation d'une méthode simple pour estimer l'abondance des juvéniles de truite en rivière. TDH 2, séminaire « la Truite Dans tous ses Habitats » (CEMAGREF), Saint-Flour, 19-23 janvier 2004. Communication orale.
2003. Roussel J-M. Effet de stress hypoxiques sur l'embryogenèse et l'émergence des alevins de truite commune. AQUAE (INRA-CEMAGREF), réunion de restitution des résultats, Rennes, 7 novembre 2003. Communication orale.
2003. Roussel J-M. Passive Integrated Transponder technology: a mechanistic approach to fish population functioning. COST 626 (European Aquatic Modelling Network). Communication orale. Aix-en-Provence, 29-31 octobre 2003. Conférence invitée.
2003. Roussel J-M. Utilisation des ressources spatiales et trophiques par les poissons en rivière : quelques résultats en cours. INRA Saint-Pée (UMR ECOBIOP). Communication orale réalisée dans le cadre d'un déplacement de travail.
2003. Roussel J-M., Caquet T., Haury J., Roucaute M., Huteau D. Application des isotopes stables à l'écologie fonctionnelle des cours d'eau : premiers résultats. ACI Ecologie Quantitative, réunion « utilisation des biomarqueurs et isotopes stables dans l'étude des réseaux trophiques en milieux aquatiques ». Communication orale, Besse en Chandesse, 27 février 2003.
2003. Roussel J-M., Cunjak R.A. Movements of PIT-tagged Atlantic salmon parr at the onset of winter, and new developments in PIT technology. Communication orale, dans le cadre d'une mission d'experts sur la technologie Passive Integrated Transponder. SINTEF (Foundation for Scientific and Industrial Research at the Norwegian Institute of Technology), Trondheim, 21 September 2003. Conférence invitée.
2002. Roussel J-M. Analyse des formes isotopiques de l'N pour mesurer l'effet des activités humaines sur les écosystèmes aquatiques. 3 p.
2000. Roussel J-M., Bardonnnet A. Utilisation de l'habitat par la truite durant la période juvénile. TDH 1, séminaire « La truite Dans tous ses Habitats » (CEMAGREF), Saint-Flour, 24-28 janvier 2000. Communication orale.

1998. Roussel J-M., Bardonnnet A., Haury J., Baglinière J-L., Prévost E. Peuplement pisciaire et végétaux aquatiques : approche expérimentale de l'enlèvement des macrophytes dans les radiers du Scorff. GIS GRISAM, Groupe de recherche d'intérêt scientifique sur les poissons amphihalins, réunion du groupe salmonidés migrateurs sur le thème « habitat », Rennes, 9 juin 1998. Communication orale.
1998. Roussel J-M., Bardonnnet A. Apport des courbes journalières d'utilisation de l'habitat chez la truite dans l'évaluation de la capacité d'accueil en rivière. GIS GRISAM, Groupe de recherche d'intérêt scientifique sur les poissons amphihalins, réunion du groupe salmonidés migrateurs sur le thème « habitat », Rennes, 9 juin 1998. Communication orale.
1998. Roussel J-M., Bardonnnet A. Estimation de la capacité d'accueil d'une station en juvéniles de truite : apports des observations en plongée et incidences des variations journalières de préférences d'habitat. Réunion des utilisateurs du logiciel EvHa (Evaluation de l'Habitat, CEMAGREF), Lyon, 26 mai 1998. Communication orale.
1996. Roussel J-M., Bardonnnet A. Changements d'habitat au cours du nyctémère. Atelier AIP INRA « stratégies d'utilisation de l'espace par les jeunes stades de poissons », Saint-Pée sur Nivelle, 26-27 novembre 1996. Communication orale.

A.2.8- Encadrement d'étudiants et comités de thèse

Depuis 2003, j'ai encadré et co-encadré 5 étudiants en Master et 3 doctorants. La liste des étudiants encadrés et les taux de co-encadrement sont indiqués ; le cas échéant, les numéros entre crochets renvoient à la liste des publications.

Martignac F. (2009). Evolution de la qualité des habitats aquatiques sur la rivière Oir. Master 2 Gestion des Habitats et des Bassins Versants, UFR S.V.E., Université de Rennes 1. En cours. Co-encadrement (50%) avec J-L. Baglinière.

Marie-Orléach L. (2009). Stratégie de reproduction et résistance à un stress environnemental / le cas du saumon atlantique *Salmo salar*. Master 2 Ecologie Comportementale, Fonctionnelle et Evolutive, UFR S.V.E., Université de Rennes 1. Co-encadrement (40%) avec G. Evanno et Dominique Ombredane.

Lanshere J. (2009). Les nourriceries côtières et estuariennes de la sole commune, *Solea solea* : approche comparée par analyse des contenus stomacaux et des teneurs en isotopes stables. M2 Environnement - Spécialité Biodiversité et Ecosystèmes Continentaux et Marins, Université Lille 1, Université du Littoral Côte d'Opale. Co-encadrement (20%) avec Olivier Le Pape, Caroline Kosteckí, N. Desroy et H. Le Bris.

Acolas M-L. (2008). Déterminisme des tactiques de vie chez la truite commune *Salmo trutta* : influences maternelles et environnementales sur le comportement migratoire des juvéniles. Thèse de doctorat, Ecole Doctorale Normande Chimie-Biologie, Université de Caen / Basse-Normandie, 239 p. Publications n° [20] et [21]¹. Co-encadrement (80%) avec J-L. Baglinière.

Beaufour A. (2007). Utilisation d'œufs de truite commune (*Salmo trutta*) en tant qu'indicateur biologique : étude de l'impact des facteurs physico-chimiques du milieu et de l'origine maternelle des œufs sur le développement embryonnaire. Master 2 Ethologie, Ecologie et Evolution, UFR S.V.E., Université de Rennes 1, 48 p. Co-encadrement (30%) avec D. Ombredane et P. Marmonier.

Perrier C. (2006). Modification de la croissance en eau douce du saumon atlantique (*Salmo salar*) durant les trente dernières années (1970 à 2005) sur la rivière Scorff : influence du réchauffement climatique et des activités agricoles. Master 1 Gestion intégrée des bassins versants, UFR S.V.E., Université de Rennes 1. Prolongation du stage à 5 mois. *Encadrement non officiel sur documents universitaires mais attesté par publication n° [24]*. Co-encadrement (30%) avec J-L. Baglinière.

Cucherousset J. (2006). Rôle fonctionnel des milieux temporairement inondés pour l'ichtyofaune dans les écosystèmes sous contraintes anthropiques : approches communautaire, populationnelle et individuelle. Thèse de doctorat, Ecole Doctorale Vie-Agro-Santé, UFR S.V.E., Université de Rennes 1, 267p. Co-encadrement (10%) avec M-C. Eybert, J-M. Paillison, A. Carpentier. *Co-encadrement non officiel sur documents universitaires mais attesté par publications n° [18] et [23]*.

Charles K. (2005). Relations entre les formes migratrices marines et résidentes de la truite commune (*Salmo trutta* L.) : approches génétique et écologique. Thèse de doctorat, Ecole Doctorale Normande Chimie-Biologie, Université de Caen / Basse-Normandie, 181 p. Co-encadrement (40%) avec J-L.

¹ Les numéros entre crochets [] renvoient à la liste des publications en pages 6, 7 et 8.

Baglinière, D. Ombredane, R. Guyomard. *Co-encadrement non officiel sur documents universitaires mais attesté par publications n° [9] et [15]*.

J'ai également participé à 9 comités de thèse sur la même période, pour les étudiants suivants :

Katia Charles (2003-2005, INRA UMR ESE)

Julien Cucherousset (2004-2006, Université Rennes 1 UMR ECOBIO)

Marion Delon (2004-2005, INRA UR Comportement et Ecologie de la Faune Sauvage)

Marie-Laure Acolas (2005-2007, INRA UMR ESE)

David Grimardias (2006-2008, INRA UMR ECOBIOP)

Gauthier Schaal (2007-2009, Université Pierre et Marie Curie -CNRS UMR Adaptation et Diversité en Milieu Marin, Station Biologique de Roscoff)

Thomas Reigner (2008-2010, INRA UMR ECOBIOP)

Caroline Kostecky (2008-2010, Agrocampus-Ouest UMR ESE)

Nicolas Hette (2009-2011 CEMAGREF UR Hydrosystèmes et Bioprocédés du groupement d'Antony)

A.3.9- Evaluation, expertises

Depuis 1999, j'ai arbitré 22 projets d'articles soumis pour publication dans des journaux internationaux. J'ai aussi participé à des jurys de recrutement et fait des expertises de projets nationaux et internationaux. La liste des travaux d'évaluation d'articles internationaux, de candidats au recrutement et d'expertise de projets de recherche est la suivante :

2009. Jury de thèse de David Grimardias, Université de Pau et des Pays de l'Adour (examineur).

2008. 2 articles pour : *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* (2 p), *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* (5 p).

2007. 4 articles pour : *Functional Ecology* (2 p), *Ecology of Freshwater Fishes* (3 p), *River Research and Applications* (2 p), *Transactions of the American Fisheries Society* (2 p).

Expertise de projet de recherche pour le Research Council of Norway (6 p).

Jury de concours pour l'attribution de bourses de thèse, Ecole Doctorale VAS (Université Rennes 1).

Evaluation de dossiers de recrutement pour le Fond de la Recherche Scientifique (Belgique) (3 p).

2006. 2 articles pour : *Transactions of the American Fisheries Society* (1 p), *Folia Zoologica* (3 p).

Jury de concours d'ingénieur d'étude pour l'INRA.

2005. 5 articles pour : *Proceedings of the Royal Society of London* (2 p), *Hydrobiologia* (5 p), *Fisheries Research* (3 p), *Environmental Biology of Fishes* (3 p), *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture* (6 p).

2002. 3 articles pour : *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture* (6 p), *Environmental Biology of Fishes* (5 p), *Journal of Fish Biology*. (5 p).

2001. 2 articles pour : *Archiv fur Hydrobiologie* (5 p), *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture* (5 p).

2000. 3 articles pour : *Environmental Biology of Fishes* (4 p) et *Bulletin Français de Pêche et Pisciculture* (3 p et 5 p).

Expertise d'un rapport de fin de contrat pour l'INRA (8 p).

1999. 1 article pour : *North American Journal of Fisheries Management* (3 p).

A.3.10- Réponse à appels d'offre et contrats de recherche

Depuis 1999, j'ai coordonné et eu la responsabilité principale de 10 programmes de recherche, pour un montant total de 436 k€. La liste de ces programmes est la suivante :

2009-2011. Accord Cadre INRA-ONEMA. Coordinateur du groupe d'action ORE Petits Fleuves Côtiers : changements globaux et ingénierie écologique. Au total, 8 programmes de recherche répartis sur 3

Unités INRA engagés (UMR ESE Rennes, UMR ECOBIOP Saint-Pée sur Nivelles, Unité Expérimentale U3E Rennes) pour un montant perçu de l'ONEMA en 2009 : 296 k€.

2008. Apports de la microchimie des otolithes pour l'étude de la métapopulation de saumon Atlantique en Baie du Mont Saint-Michel. Allocation du Département EFPA (INRA) sur projet innovant. Montant perçu de l'INRA : 9 k€.
- 2007-2009. Réalisation de la mise en place d'une méthodologie appelée Indicateur d'Abondance Truite pour le Contrat Restauration Entretien (CRE) de rivière. Responsable INRA de la convention n° 30000168 avec le Syndicat de Vallée du Scorff (Morbihan). Montant perçu du Syndicat de Vallée du Scorff : 14 k€.
- 2004-2007. Déterminisme environnemental des stratégies d'histoires de vie chez la truite commune (*Salmo trutta*). Responsable INRA de la convention n°B05691 avec le Conseil Régional de Basse Normandie. Cofinancement du salaire de la thèse de M-L. Acolas. Montant perçu du CRBN : 35 k€.
- 2004-2007. Déterminisme environnemental des stratégies d'histoires de vie chez la truite commune (*Salmo trutta*). Responsable scientifique de l'allocation de thèse du Département EFPA. Cofinancement du salaire de la thèse de M-L. Acolas. Montant perçu de l'INRA : 35 k€.
- 2002-2003. Mise au point et validation d'une méthode simple pour estimer l'abondance des juvéniles de truite en cours d'eau. Responsable INRA de la convention n° B3940 avec la DIREN Bretagne. Montant perçu de la DIREN Bretagne : 20 k€.
2003. Utilisation croisée des outils de génétique moléculaire et de traçage isotopique pour discriminer les formes écologiques migratrice marine et résidente chez la truite commune. Allocation du Département HYFS (INRA) sur projet innovant. Montant perçu de l'INRA : 4 k€.
2002. Incidence des apports azotés d'origine agricole sur les chaînes trophiques en rivière à salmonidés. Allocation du Département HYFS (INRA) sur projet innovant. Montant perçu de l'INRA : 4 k€.
1999. Modifications anthropiques des cours d'eau à salmonidés : application de la technique du micromarquage magnétique individuel à l'étude des conditions d'habitat extrêmes du juvénile de saumon atlantique (*Salmo salar*) en rivières canadiennes. Responsable du programme n°98CBW1-690 du Conseil Régional de Bretagne. Montant perçu du CRB : 14 k€.
1999. L'habitat de la truite commune (*Salmo trutta*) durant la période juvénile en ruisseau : bilan de 4 années de recherche sur le sujet. Responsable INRA de la convention n° 99265 avec le Conseil Supérieur de la Pêche. Montant perçu du CSP : 5 k€.

En parallèle, je participe ou j'ai participé aux programmes suivants (dont 2 projets actuellement soumis) :

2009. AARC (Atlantic Aquatic Resource Conservation). Consortium de partenaires Européens (coordination Dylan Bright, Westcountry River Trust, UK). Contribution au WP1 Ingénierie Ecologique « The delivery of freshwater habitat restoration according to best practice methods » Soumis à une demande de financement Interreg « Atlantic Area » Europe sur 3 ans. Statut : en attente.
- 2009 ANR « 6th extinction » : « Premiers stades de la colonisation des rivières vierges des Îles Kerguelen par la truite commune (*Salmo trutta*) » (coordination Ph. Gaudin, UMR ECOBIOP INRA-UPPA Saint-Pée sur Nivelles). Responsable scientifique du WP5 : Pathway of marine nutrients and organic matter into river food webs: effects of anadromy on productivity and colonization of freshwater resident trout populations. Statut : en attente.
- 2009-2011. PROPRES (PROduction piscicole responsable et durable dans un environnement PREservé), programme financé par le CASDAR (Compte d'Affectation Spéciale pour le Développement Agricole et Rural, Ministère de l'Agriculture et de la Pêche (Coordination Tristan Guenec, Comité Interprofessionnel des Produits de l'Aquaculture). Co-responsable avec H. Le Bris (UMR ESE) du projet « Matière organique et réseaux trophiques : réponses des milieux dulçaquicole et marin littoral soumis aux rejets de pisciculture intensive ».
- 2009-2011. CLIMASTER (Changements climatiques, systèmes agricoles, ressources naturelles et développement territorial), programme PSDR INRA-Région Poitou-Charentes (coordination Philippe Mérot, INRA). Co-responsable avec Jean-Luc Baglinière (UMR ESE) du sous-projet : Evolution de la qualité des habitats aquatiques sur la rivière Oir.
- 2007-2009. GICC-II (Gestion des Incidences du Changement Climatique) MEDAD. « Changement global et stratégies démographiques des populations piscicoles » (coordination Didier Pont, CNRS).

Responsable du sous-projet : étude rétrospective du statut écologique du Scorff (Morbihan, 1974-2005) par analyse isotopique d'une collection d'écaillés de saumon Atlantique.

2006-2008. ECOGER PAPIER, Paysages Agricoles, flux de Polluants, Impact Ecologique en Rivière (AIP INRA – CEMAGREF n° 295, coordination B. Montuelle et C. Grimaldi). Responsable du sous-projet : Etude expérimentale des effets de la désoxygénation des frayères sur les embryons et alevins de truite.

2001-2003. AQUAE, Effets de la gestion des bassins versants sur les transferts particulaires et dissous et sur la qualité biologique des eaux de surface en zone d'élevage (AIP INRA – CEMAGREF n° 282, coordination J-M. Dorioz et D. Ombredane). Responsable du sous-projet : Etude des Effet de stress hypoxiques sur l'embryogénèse et l'émergence des alevins de truite commune (*Salmo trutta*).

A.3.9- Séjours dans des laboratoires étrangers

Depuis 2001, j'ai réalisé une dizaine de déplacements à l'étranger (hors congrès internationaux), soit près de 4 mois entiers passés en visite de travail dans des laboratoires d'accueil. Au cours de ces séjours, j'ai donné 4 conférences invitées.

2009. University of New Brunswick, Canadian Rivers Institute, Fredericton (CAN) du 15 au 17 juin, puis Université Laval à Québec le 17 juin (4 jours).

2007. Centre de Recherche sur la Nature, la Forêt et le Bois, Namur (BEL) du 20 au 23 novembre (4 jours).

2007. Finnish Game and Fisheries Research Institute, Oulu (FIN) du 18 au 23 septembre (6 jours)

2007. University of New Brunswick, Canadian Rivers Institute, Fredericton (CAN) du 18 au 26 avril (9 jours).

2007. Université de Berlin, Berlin (GER) du 28 janvier au 31 janvier (4 jours).

2005. Finnish Game and Fisheries Research Institute, Patalmo (FIN) du 22 au 28 octobre (7 jours).

2005. University of New Brunswick, Canadian Rivers Institute, Fredericton (CAN) du 26 mai au 9 juin (15 jours).

2003. SINTEF (Foundation for Scientific and Industrial Research at the Norwegian Institute of Technology), Trondheim (NOR) du 19 au 25 septembre (7 jours).

2003. University of New Brunswick, Canadian Rivers Institute, Fredericton (CAN) du 13 mai au 23 mai (11 jours).

2002. University of New Brunswick, Canadian Rivers Institute, Fredericton (CAN) du 27 mai au 11 juin (16 jours).

2001. University of New Brunswick, Canadian Rivers Institute, Fredericton (CAN) du 17 mai au 14 juin (29 jours).

A.3- Lettre de motivation

D'un point de vue collectif, j'anime depuis 2004 l'équipe rennaise Ecologie et Préservation des Espèces et des Habitats Aquatiques de l'UMR INRA - Agrocampus Ouest Ecologie et Santé des Ecosystèmes. Cette équipe comprend actuellement neuf titulaires ; elle est à effectif constant mais s'est significativement rajeunie depuis cinq ans suite à des départs en retraite. On n'y compte plus que deux détenteurs de l'HDR, dont un qui prendra sa retraite dans les trois ans qui viennent. Ce faible nombre d'HDR dans l'équipe devient un frein à l'accueil de doctorants.

J'ai eu personnellement l'expérience de trois co-encadrements de doctorants depuis ma titularisation à l'INRA en 2002. Deux des étudiants étaient inscrits à l'Université de Caen pour des raisons géographiques (recherches menées sur le site normand de l'ORE Petits Fleuves Côtiers) et administratives (financement par le Région BN, inscription à l'Université de Caen obligatoire). Le troisième étudiant a soutenu sa thèse à l'Université de Rennes 1 (UFR SVE). Bien que dans deux cas sur trois, cet encadrement n'a pas été officialisé sur les documents académiques, mon implication s'est à chaque fois concrétisée par des publications avec les futurs docteurs. Compte tenu des nouveaux projets de recherche que nous développons dans l'équipe, la possibilité d'encadrer directement des doctorants devient nécessaire.

Les trois jeunes docteurs co-encadrés poursuivent actuellement une carrière dans la recherche. Deux d'entre eux sont ingénieurs de recherche sous contrat au CEMAGREF. Le troisième effectue un post-doctorat en Angleterre grâce à un financement européen Marie Curie.

En 2009, j'ai co-encadré trois étudiants en Master 2, dont deux de l'Université de Rennes 1 (UFR SVE). Parallèlement, je suis co-porteur de deux sujets de thèse proposés à l'Ecole Doctorale VAS en 2009, dont un se place dans la continuité d'un stage de Master Ecologie Comportementale Fonctionnelle et Evolutive (Université Rennes 1). Ces deux sujets ont reçu une bourse ministérielle et une bourse de la Région Bretagne lors du récent concours VAS (juillet 2009). L'implication de mes recherches et celles de notre équipe dans l'Ecole Doctorale m'incite à poser ma candidature à l'HDR à l'Université de Rennes 1.

Pour ces raisons, je sollicite l'attention de la Commission Scientifique de l'Université de Rennes 1 à l'égard de ma candidature à l'HDR.

B- Dossier de synthèse

B.1- Activité scientifique

B.1.1- Résumé de la thématique

Sélection des ressources et déplacements chez les poissons : causes et conséquences populationnelles

Le cadre général de mes recherches concerne l'étude des interactions entre les animaux aquatiques, plus précisément les poissons d'eau douce, et leur habitat. Il s'agit de comprendre le rôle de l'environnement dans l'expression des comportements et des phénotypes dont les conséquences sur les cycles de vie et le fonctionnement des populations sont significatives. Les organismes choisis et l'analyse de leurs réponses permettent d'aborder les problématiques liées aux modifications anthropiques des milieux naturels et des biocénoses aquatiques (changements globaux). La démarche expérimentale que je mets en œuvre procède du couplage de méthodes : observations comportementales, marquage individuel, traceurs isotopiques, génétiques et microchimiques. Les travaux sont pour partie réalisés sur les sites ateliers de l'ORE PFC (Petits Fleuves Côtiers) et en laboratoire (systèmes d'incubation, chenaux contrôlés, unités d'élevage).

La première partie de mes activités a été consacrée à l'étude de la sélection de l'habitat chez les salmonidés (thèse en France et post-doctorat au Canada). J'ai réalisé plus de 300 heures d'observation directe du comportement de la truite commune en rivière par plongée. Des compléments d'observation en milieu contrôlé (rivière artificielle, chenaux expérimentaux) m'ont également permis d'identifier certains mécanismes mis en jeu dans les comportements de choix de l'habitat par la truite. L'ensemble du travail a conduit à de nouvelles connaissances sur l'espèce, notamment en ce qui concerne sa remarquable plasticité d'utilisation des habitats aquatiques durant la période juvénile.

Les travaux sur le saumon atlantique ont porté sur les conditions d'habitat extrêmes rencontrées par les juvéniles en rivière. Il s'agissait notamment de décrire les comportements jusqu'alors inconnus des juvéniles lors de la prise en glace des cours d'eau. Pour y parvenir, j'ai notamment mis au point une nouvelle méthode de suivi des déplacements individuels basée sur la technologie PIT (Passive Integrated Transponder). Cette méthode est désormais largement utilisée à l'échelle internationale sur des modèles vertébrés et invertébrés, aquatiques ou terrestres, ainsi que dans des disciplines autres que celle de l'écologie (géologie et sédimentologie notamment).

Les cinq dernières années ont été particulièrement consacrées à l'étude du déterminisme des déplacements chez les poissons, en diversifiant les modèles d'étude. Je me suis d'abord approprié les concepts et méthodes d'analyse des isotopes stables afin de les utiliser en tant que traceurs naturels pour identifier les orientations trophiques des individus et leurs déplacements. L'originalité et la puissance du couplage des analyses isotopiques avec des marquages individuels PIT ou des analyses génétiques (microsatellites) ont été à l'origine de 3 thèses dont j'ai été l'encadrant principal ou le co-encadrant. Les résultats portent notamment sur l'utilisation des habitats instables tels que les milieux temporairement inondés et le rôle des facteurs génétiques et environnementaux dans l'expression de l'anadromie. Les conséquences sur la fitness des individus, les stratégies de vie et le fonctionnement des populations ont été étudiées en particulier sur le modèle truite commune.

Sous l'impulsion de ces travaux, la mise en place d'un plateau technique dédié aux préparations isotopiques a conduit à une large utilisation de ces méthodes au sein de l'UMR ESE. Très récemment, le couplage des méthodes de traçage microchimique sur otolithes (LA-ICPMS) et d'analyses génétiques (microsatellites) a été testé pour la première fois dans le but d'étudier la dispersion des gènes et des individus au sein d'une métapopulation chez le saumon Atlantique. Ces méthodes paraissent prometteuses pour les recherches futures sur la sélection des ressources et les déplacements chez les poissons.

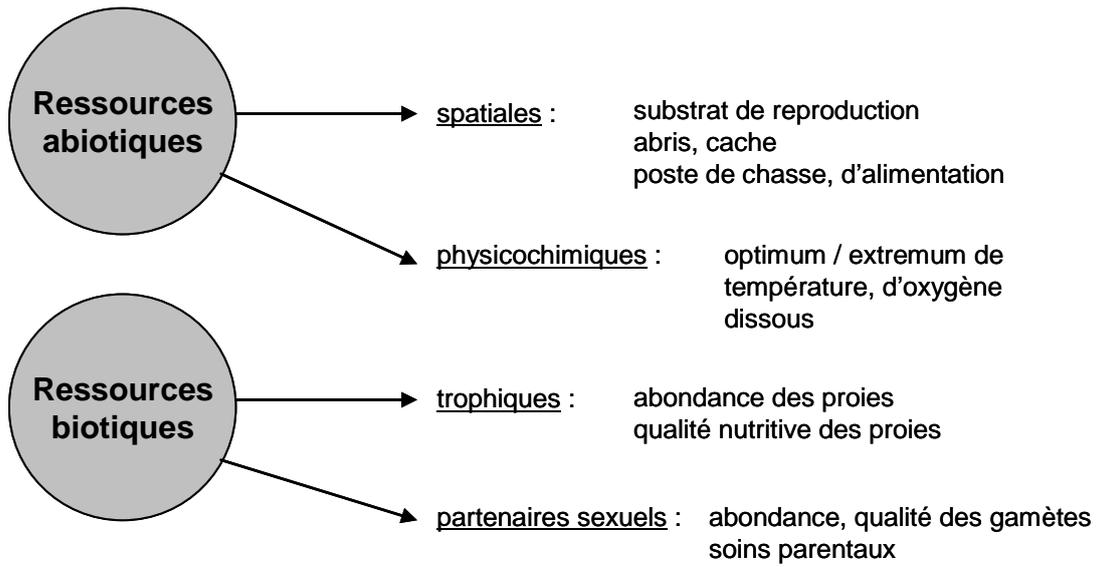


Figure 1. Classement des ressources pouvant présenter un caractère limitant pour le poisson, et exemples de paramètres associés étudiés au cours de ce travail (liste non exhaustive).

Actuellement, ma problématique de recherche s'oriente plus distinctement sur le thème de l'écologie trophique. Plusieurs programmes en cours concernent la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques aquatiques dulçaquicoles et marins, les mécanismes de compétition trophique notamment dans le cadre des invasions biologiques, l'origine naturelle ou anthropique d'énergie et son transfert au sein des écosystèmes, entre écosystèmes, ou entre agrosystèmes et écosystèmes. Ils ne seront néanmoins abordés qu'en perspectives du présent mémoire.

B.1.2- Introduction

La faune des poissons d'eau douce, saumâtre ou marine présente une forte diversité d'espèces dotées de performances et de styles de vie multiples. On retrouve notamment des modes de reproduction et d'alimentation très variés, souvent déclinés en guildes (Balon 1975, Gerking 1994). Cette diversité est à mettre en relation avec la très large gamme d'environnements aquatiques disponibles, tant sur le plan de la physico-chimie de l'eau (oxygène, température, turbidité, ph, charge nutritive) que de la structuration spatiale et physique du milieu (éclairage, topographie et hétérogénéité des substrats, hydraulique).

Adaptés à ces conditions environnementales très variées, les poissons sont doués de capacités de perception sensorielle souvent exceptionnelles pour ce qui concerne la vision, l'audition et la perception des vibrations et la chémoréception notamment (Levine et al. 1980, Hawkins 1986, Huntingford et Torricelli 1993). La perception de l'environnement immédiat, aussi appelé habitat, concerne à la fois les facteurs biotiques (proies, prédateurs, compétiteurs, partenaires) et abiotiques (physicochimie, hydraulique, substrat). Son rôle est central car elle permet à l'individu d'opérer un ajustement en fonction de facteurs internes propres à son état (réserves d'énergie, maladie, situation hormonale) et à ses besoins physiologiques (métabolisme basal, croissance, reproduction). L'ajustement entre facteurs internes (état et besoins) et facteurs externes liés aux contraintes de l'habitat (biotiques et abiotiques) se manifeste notamment par la mise en place de comportements appropriés, au rang desquels le déplacement tient l'un des tous premiers rôles.

Ressources et déplacements

Les mouvements des poissons sont d'ampleur très inégale selon les espèces et le stade de développement au cours du cycle biologique. Sur de longues durées et de longues distances, ils peuvent traverser des habitats très contrastés au sein des hydrosystèmes continentaux (ruisseaux de tête de bassin versant, rivières, fleuves, lac, marais), des zones littorales estuariennes, voir même traverser différents biomes dans le cas des espèces diadromes. Cependant, par la forte hétérogénéité des habitats qui caractérise l'environnement aquatique dulçaquicole et marin, même des déplacements de courte amplitude peuvent les conduire à expérimenter des conditions environnementales très contrastées.

Par essence, l'existence d'habitats aquatiques diversifiés offre des ressources variées et implique de multiples possibilités en termes d'exploitation. A l'échelle d'un organisme, la ressource se définit par rapport à un ou à des besoins liés à l'état de l'individu (sa physiologie notamment). Elle fait souvent l'objet d'une compétition, plus ou moins aiguë selon son abondance. On peut classer les ressources en deux catégories, selon que leur caractère limitant se décline en critères abiotiques ou biotiques (*Figure 1*). Les ressources abiotiques sont liées aux spécificités du milieu concerné, et correspondent à des paramètres physicochimiques (par exemple, la température et l'oxygène dissous) ou physiques (par exemple, la profondeur, les vitesses de courant, le type de substrat) ; les ressources biotiques sont quant à elles typiquement liées à la nourriture et aux partenaires sexuels.

Une ressource se décline en un critère de qualité (adéquation avec les besoins de l'organisme) mais également en temps que grandeur, ces deux notions étant nécessaires à l'accomplissement du cycle de vie d'une part, et au renouvellement générationnel d'autre part. D'un point de vue populationnel, il est souvent admis que l'abondance des ressources conditionne celle de la

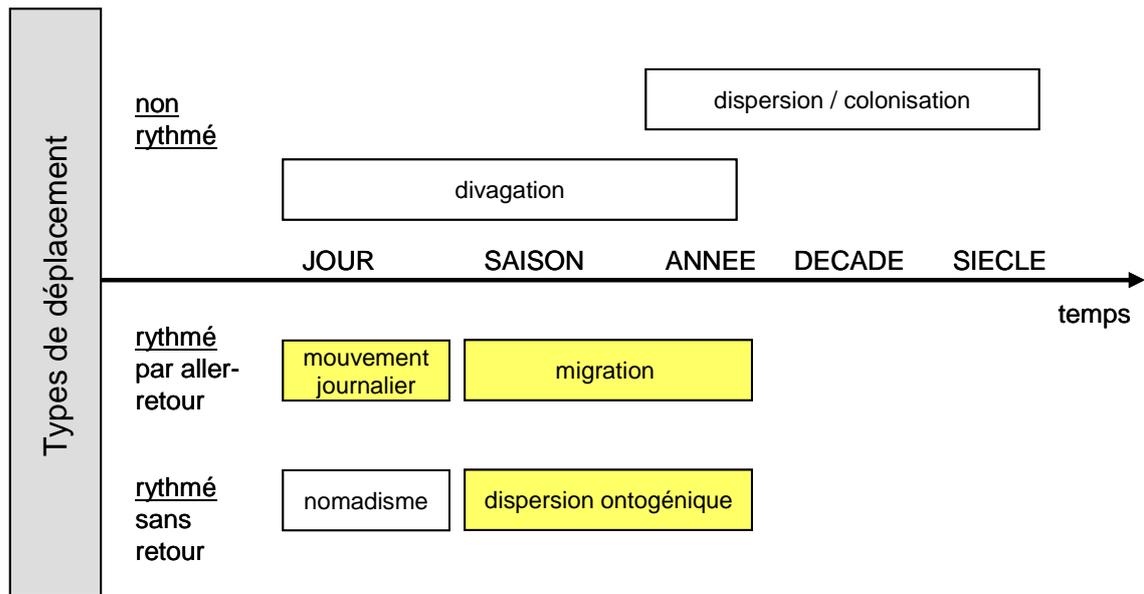


Figure 2. Différents types de déplacement chez les poissons et définition des termes employés dans ce travail, en fonction de la rythmicité des comportements et selon l'échelle de temps où ils se déroulent. Les déplacements qui ont été étudiés dans ce travail sont repérés en jaune.

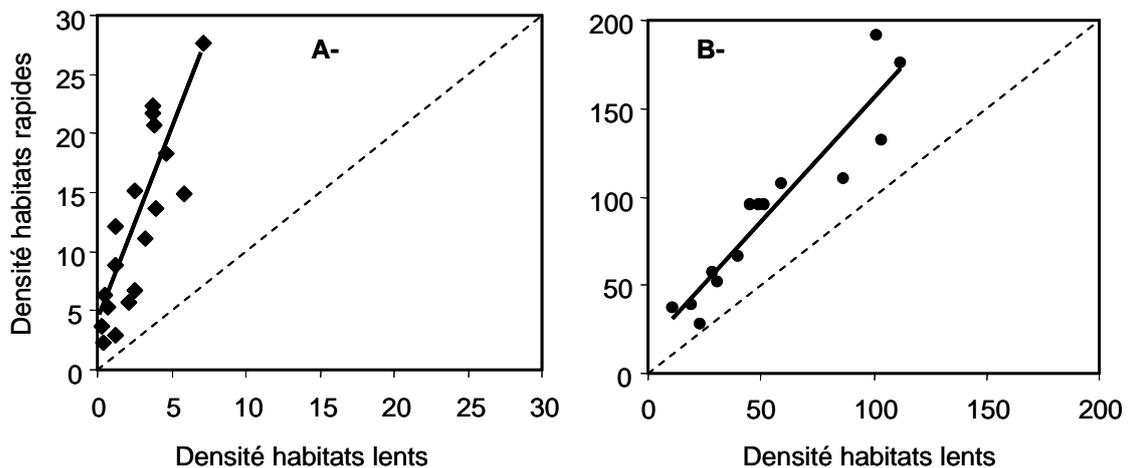


Figure 3. Exemple d'application de la méthode des isodars pour décrire l'équilibre des densités de juvéniles de saumon *Salmo salar* dans des habitats aux vitesses de courants fortes ou faibles, dans une rivière française (A) et canadienne (B). Chaque point représente un inventaire d'abondance réalisé à l'automne au cours des 15 dernières années, les densités étant exprimées en nombre d'individus pour 100 m². Les différences de pente des 2 modèles à régulation divergente indiquent une saturation plus rapide de la capacité d'accueil en habitats lents dans la rivière française, expliquée par le manque de caches dans le substrat. Données non publiées (Roussel J.M., Cunjak R.A., Baglinière J.L.).

population, définissant la capacité d'un habitat à accueillir un nombre fini d'individus (Mduma et al 1999, White 2001). L'abondance des individus d'une espèce, dans une portion d'espace et à une période donnée, est souvent le résultat de phénomènes multiples mettant en jeu l'abondance des ressources nécessaires à l'espèce, la compétition intra- et interspécifique pour ces ressources, et la contrainte d'un risque éventuellement lié à leur exploitation, la prédation par exemple (Pullian 1988, Murdoch 1994, Moody et al. 1996, Rodenhouse et al. 1997).

Lorsque les différentes ressources nécessaires à l'individu sont spatialement distantes, le déplacement devient nécessaire. Certes des déplacements de grandes amplitudes, trans-biomes le long d'un continuum terre-mer par exemple, sont remarquables pour les mécanismes physiologiques et certaines conséquences immédiates qu'ils impliquent (McDowall 2009). Cependant, les enjeux liés au déplacement concernent aussi des espèces au mode de vie plus sédentaire, pour lesquelles un déplacement court tel que quitter un habitat d'abri peut être fatal. En fait il existe plusieurs types de déplacements que l'on peut regrouper en fonction de leurs significations écologiques. Un schéma de synthèse est proposé, selon le pas de temps et la rythmicité auxquels les déplacements s'expriment (*Figure 2*). Il permet de préciser les définitions des termes qui seront employés dans ce mémoire.

Dans le cas d'une rythmicité temporelle, les mouvements journaliers de l'individu correspondent à la recherche de nourriture et d'un gîte, souvent sous forme d'aller-retour au sein du territoire ou du domaine vital (home range). On préfère le terme de migration lorsque les déplacements aller-retour suivent des rythmes saisonniers ou annuels, et on parle notamment de migration ontogénique si le retour s'effectue à un stade de développement ultérieur. A l'inverse en l'absence de retour, les déplacements ne sont plus géographiquement bordés. A l'échelle journalière on parle de nomadisme, alors qu'à des échelles temporelles plus longues (saison, année), c'est le terme de dispersion qui est préférée, par exemple la dispersion des stades larvaires et juvéniles. Dans ce cas on emploiera le terme de dispersion ontogénique, pour marquer la différence avec le phénomène plutôt arythmique qui se déroule à des échelles temporelles longues (année, décennie, siècle) et fait référence au mécanisme de colonisation de nouveaux milieux par les populations. A noter que la migration et la dispersion ontogénique sont généralement des déplacements en direction d'une ressource, et que par conséquent ils concernent un grand nombre d'individus dans un phénomène de masse, ce qui n'est pas toujours le cas pour les déplacements de type dispersion-colonisation (*Figure 2*).

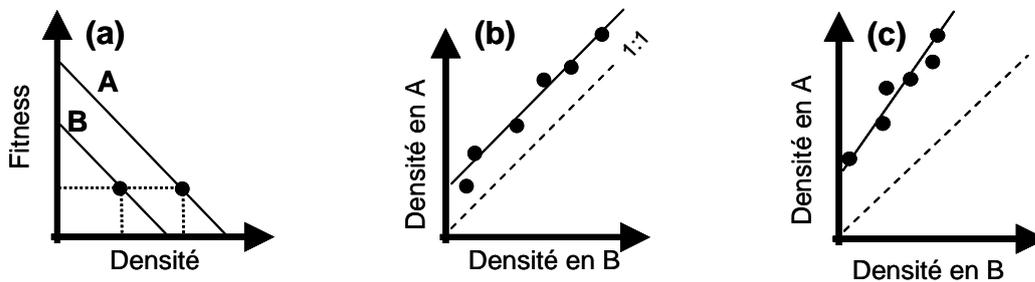
La sélection des ressources

L'utilisation différentielle des ressources disponibles dans un écosystème ou entre écosystèmes distants est l'un des fondements de la coexistence des espèces (Rosenzweig 1981). Il est généralement admis que les espèces, ou les différents stades de développement d'une même espèce, sélectionnent les ressources qui sont les plus appropriées pour satisfaire à leurs besoins. Un raccourci pratique et souvent utilisé amène à considérer que les ressources les plus utilisées sont celles de meilleure qualité pour l'espèce ou le stade de développement considéré. La comparaison entre ressources utilisées et ressources disponibles permet de mesurer la sélection et son intensité. D'une manière générale, le terme de sélection fait référence au choix d'une ressource par l'individu, alors que le terme de préférence correspond à la probabilité qu'une ressource soit sélectionnée plutôt qu'une autre présentant pourtant le même niveau de disponibilité (Johnson 1980). D'après Mainly et al. (2002, page 9), le plus ancien travail sur le sujet a été réalisé en 1920 par Scott et concernait la sélection des proies dans le régime alimentaire des poissons. De nombreux indices de sélectivité visant à quantifier l'intensité de la sélection par les animaux ont été proposés et étendus à la sélection de ressources abiotiques par la suite (Mainly et al. 2002).

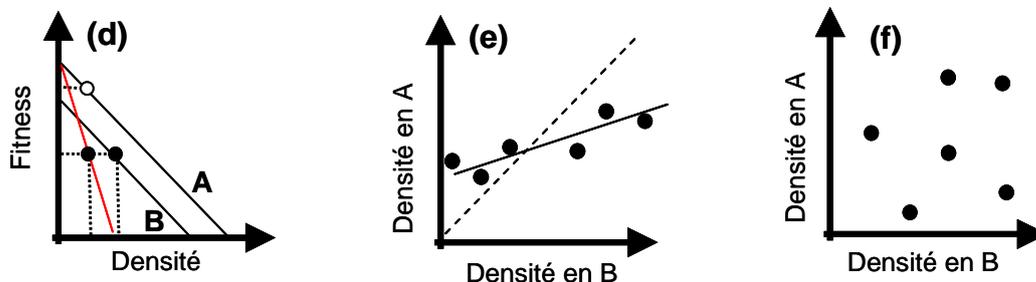
La théorie de la recherche optimale de nourriture (optimal foraging theory, OFT) propose que le choix des ressources est réalisé par l'individu pour parvenir à un gain d'énergie maximale, ce qui correspond *in fine* à une optimisation du succès reproducteur durant la vie de l'animal, appelé fitness (Pyke 1984, revue dans Gerking 1994). Selon l'OFT, la recherche des proies et leur consommation sont des comportements pour lesquels la prise de décision individuelle se fonde sur l'analyse des coûts et bénéfices en termes énergétiques. Bien que les mesures caloriques

Encadré n°1 : distribution libre, distribution despotique, densité et fitness

Dans le cadre de la théorie de la distribution idéale libre (IFD), les équilibres de fitness entre individus occupant des habitats à différents niveaux d'abondance peuvent se représenter graphiquement par la méthode des isodars. Prenons le cas de 2 habitats A et B présentant des niveaux de ressources différents. La fitness des individus diminue lorsque la densité augmente en A comme en B (a), mais la fitness des individus présents en A et B est identique pour respecter l'IFD. Ceci signifie que la densité, utilisée comme proxy du niveau de ressources disponibles (ou capacité d'accueil), est plus grande en A qu'en B, ce que montre l'isodar tracé à partir de 6 couples A et B de densités (b). Ce cas (b) est celui d'un modèle à régulation parallèle car l'écart de capacité d'accueil entre A et B reste constant quelque soit la densité totale, contrairement au modèle à régulation divergente où la capacité d'accueil en A devient toujours plus importante qu'en B (c).



Prenons maintenant le cas d'une distribution non idéale sous l'effet de la compétition par un individu dominant (d). Le dominant (point blanc) se place dans l'habitat A où les ressources lui assurent la meilleure fitness. La présence du dominant diminue fortement l'accès aux ressources et donc la fitness de l'habitat A (ligne rouge) pour les dominés (points noirs) dont les abondances s'équilibrent malgré tout entre A et B (égalisation des fitness). Ce schéma de distribution despotique amène à une régulation de type convergent (e), la capacité d'accueil devenant plus importante en B lorsque la densité augmente. Dans ce cas on trouve des faibles densités dans l'habitat à forte fitness A, alors que l'habitat le moins bon B agit comme un puits de densité (ou piège écologique). Finalement, lorsqu'aucune relation n'est trouvée (f), on peut conclure que les habitats identifiés a priori ne rendent pas compte du fonctionnement de la population sur le plan spatial, ou bien que les ressources pertinentes ont mal été identifiées.



commencent à être pratiquées pour faire de réels bilans énergétiques (Bureau du Colombier et al 2008), on utilise couramment les proxys que sont la taille des proies et leur abondance. A noter que dans certains cas, l'exercice est délicat car une ressource peut sembler quasiment infinie pour son consommateur mais présenter un aspect limitant sur certains éléments (par exemple, l'azote dans l'alimentation d'un herbivore). L'OFT doit alors être décrit à partir de l'élément imposant une contrainte réelle sur la physiologie et le comportement de l'animal.

Pour un consommateur, les contraintes peuvent être internes en lien avec sa physiologie (état nutritionnel, stress), ou externes, c'est-à-dire indépendantes de lui-même. Peuvent être considérées comme externes les contraintes qui sont de nature à modifier la valeur énergétique ou profitabilité de la ressource. Les contraintes externes sont liées aux performances de la proie (par exemple, sa capacité de fuite) et à son abondance, mais aussi aux paramètres de l'habitat comme la présence d'abris, la visibilité. Par exemple, l'OFT pour des poissons s'alimentant dans des zones à fortes vitesses de courant se traduit par le choix de postes énergétiquement favorables où le compromis entre le nombre de proies apportées par le courant d'eau (gain d'énergie) et la nage face à ce courant (perte d'énergie) est le meilleur (Fausch 1984, Hill et Grosman 1993). De plus, il peut exister des contraintes externes liées à la compétition pour la ressource convoitée, lorsque des coûts énergétiques doivent être consentis pour accéder à la ressource ou la défendre vis-à-vis de congénères (compétition intraspécifique) ou d'une autre espèce (compétition interspécifique) (Gerking 1994, Heggenes et al. 1999). Enfin, lorsque le consommateur est lui-même soumis à un risque de prédation, la probabilité de présence d'un prédateur représente une autre contrainte externe pouvant exiger une dépense énergétique supplémentaire liée à la fuite (Dill et Fraser 1984), bien que l'estimation de l'équivalence énergétique du risque de prédation ne soit pas facile (Moody et al 1996).

Les variations d'abondance au sein des habitats

L'OFT est le support théorique qui permet d'envisager les mécanismes conduisant les individus à choisir entre plusieurs ressources disponibles, les choix pouvant avoir des conséquences à l'échelle de la population. Prenons le cas d'une population vivant dans un paysage hétérogène offrant plusieurs habitats aux ressources variées qualitativement et quantitativement. Si l'on définit l'occupation de l'espace par rapport à une population d'intérêt, l'unité d'habitat pertinente correspond à un espace où l'abondance des individus est différente des habitats adjacents. Fretwell et Lucas (1970) propose une théorie selon laquelle les individus de cette population se partagent idéalement les ressources disponibles de manière à obtenir chacun la même fitness. Lorsque la population augmente dans l'habitat offrant les meilleures ressources, la fitness des individus diminue jusqu'à atteindre la même valeur que celle obtenue dans l'habitat où les ressources sont moindres, lequel par conséquent commence à être occupé. La distribution libre idéale (ideal free distribution, IFD) prédit alors que la capacité d'accueil des différents habitats peut s'estimer grâce au nombre d'individus qui s'y trouve.

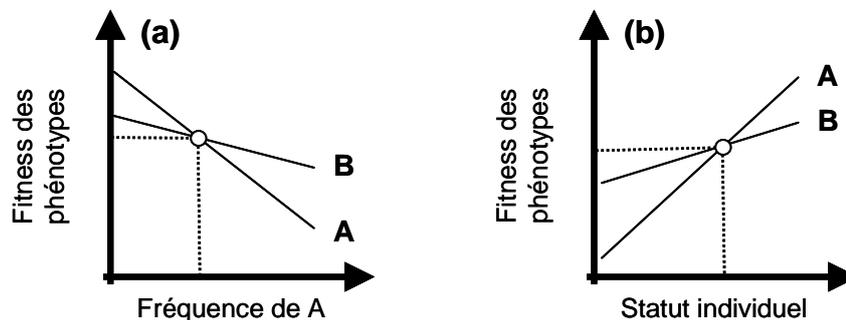
La transposition de l'IFD dans la pratique reste toutefois limitée car les populations sont souvent réparties selon des gradients et non de façon discrète dans les habitats. Cependant, la méthode des isodars proposée par Morris (1987, 1988, 2003) permet de détecter assez facilement une répartition des abondances de type IFD dans des situations naturelles (voir **encadré n°1**). En fait plusieurs études ont montré que dans certains cas ces habitats à forte valeur en terme de fitness ne sont pas ceux où les densités sont les plus fortes (Van Horne 1983, Railsback et al 2003, Shochat et al. 2005), ce qui correspond à des situations de puits de densité ou pièges écologiques. L'interprétation des isodars peut s'avérer difficile dans ces cas. Démarche souvent négligée dans les travaux sur les poissons, pourtant, l'étude de la répartition spatiale des abondances sous la théorie de l'IFD et à l'aide des isodars peut être pertinente pour détecter les facteurs de l'habitat limitant la capacité d'accueil d'une espèce. A titre d'illustration, un essai a été réalisé à partir des densités de juvéniles de saumon Atlantique dans des contextes écologiques variés (*Figure 3*). Les patrons d'isodars obtenus suggèrent que les abondances de l'espèce seraient limitées notamment par la présence de caches dans certaines modalités d'habitat.

Encadré n°2 : stratégie évolutivement stable et tactiques migratoires

Une stratégie désigne le programme génétique qui se traduit, pour un organisme, en une allocation d'énergie somatique et gonadique spécifique et choisie parmi plusieurs phénotypes alternatifs, appelés tactiques. Une tactique désigne donc le phénotype résultant d'une stratégie.

Au sein d'une population, les variants phénotypiques correspondent à des stratégies alternatives s'ils résultent d'un polymorphisme génétique (un programme génétique différent par stratégie). Plusieurs stratégies alternatives peuvent alors se maintenir dans un état stable d'un point de vue évolutif si elles présentent des fitness équivalentes. Il existe plusieurs cas documentés indiquant des différences génétiques significatives chez des poissons migrants ou résidents, notamment pour ce qui concerne les migrations anadromes, et suggérant la présence de stratégies alternatives.

Cependant, deux ou plusieurs phénotypes peuvent également se maintenir sans qu'il soit possible de les distinguer génétiquement. Dans ce cas on parle de tactiques alternatives issues d'une stratégie mixte. Dans une situation évolutivement stable, les tactiques présentent des fitness équivalentes par un mécanisme de sélection sur les phénotypes qui dépend de leur fréquence d'occurrence dans la population (a). Par exemple, un phénotype non migrant A pourrait être favorisé s'il est rare, mais défavorisé s'il devient majoritaire par rapport à un phénotype migrant B. Ce cas de stratégies mixtes ne semble pas documenté dans la littérature sur les migrations chez les poissons.



Finalement, des tactiques alternatives avec des individus génétiquement monomorphes mais de fitness inégales peuvent se maintenir d'un point de vue évolutif dans le cadre d'une stratégie conditionnelle (b). Dans ce cas, les tactiques apportent des fitness variables en fonction du statut de l'individu, ce qui signifie que les individus de faible statut obtiennent une meilleure fitness grâce à une tactique B, alors que les individus de fort statut ont une meilleure fitness avec une tactique A. Ce modèle de stratégie conditionnelle est intéressant car il offre le cadre conceptuel dans lequel un individu peut décider d'une tactique en fonction de ses capacités propres. Plusieurs exemples de migrations statut-dépendant chez les poissons existent dans la littérature, le statut de l'individu étant souvent lié à sa taille.

Les conséquences des déplacements

Les déplacements sont fondamentaux dans le cadre conceptuel défini par l'OFT et l'IFD. Aux échelles temporelles journalières et saisonnières (*cf Figure 2*), ils contribuent directement à la recherche du compromis coût-bénéfice pour l'individu (OFT). Ils sont aussi impliqués dans des processus d'ajustement liés à l'évolution des besoins de l'individu au cours de l'ontogénèse. De tels déplacements ont des conséquences au niveau populationnelle en termes d'ajustement spatial des abondances selon les ressources disponibles (IFD). A ce titre, les migrations ontogéniques sont particulièrement intéressantes de par les forts effets qu'elles peuvent entraîner en matière de fonctionnement des populations de poissons. L'ampleur géographique des déplacements fait que les individus peuvent accéder à des ressources très différentes qui vont modifier leurs traits reproducteurs de façon significative, et par conséquent leur fitness.

La migration ontogénique donne la possibilité de grandir et de se reproduire successivement dans les milieux différents. On dit de la migration qu'elle est partielle quand elle ne touche qu'une partie seulement des individus de la population. Dans ce cas, il existe plusieurs schémas permettant d'expliquer son maintien dans le cadre d'une stratégie évolutivement stable (Maynard Smith 1982, Gross 1996) (voir **encadré n°2**). Dans le cas de populations de poissons diadromes qui migrent entre eau douce et océan, la migration partielle peut être une stratégie alternative supportée par un polymorphisme génétique (Verspoor et Cole 1989, Jonsson et Jonsson 2001, Narum et al. 2004), ou bien une tactique alternative au sein d'une stratégie conditionnelle issue d'un mécanisme dépendant du statut de l'individu (Crespi et Teo 2002, Dodson et al. 2009, McCleave et Edeline 2009). Ce dernier cas reste le plus fréquemment rencontré parmi les migrations diadromes, le statut migratoire ou résident de l'individu étant lié à sa taille pour un âge donné.

Comme pour la théorie de sélection de l'habitat (OFT), le choix de migrer dépend également d'une conjugaison de facteurs internes (développement ontogénique, métabolisme) et de nombreux stimuli externes en interaction tels que la lumière, la température, la météorologie et l'hydrologie, la physicochimie, la disponibilité trophique (revue complète dans Lucas et Baras 2001). Les stimuli ont généralement une action semblable pour l'ensemble des individus partageant le même habitat, mais ils peuvent être interprétés différemment dans la décision de migrer en fonction des facteurs internes et du statut de l'individu. L'existence de ces variants phénotypiques, et migratoires en particulier, est un point central des théories de l'évolution (Bolnick et al. 2003).

Mon bilan d'activité sur le thème de la sélection des ressources et déplacements chez les poissons se place dans le cadre conceptuel ainsi défini, et s'organise de la manière suivante.

Dans un premier temps seront présentées brièvement les méthodes utilisées, en développant plus particulièrement certaines innovations méthodologiques et technologiques mises au point (B.1.3).

Ensuite, je développerai les travaux sur la sélection des ressources et les mécanismes impliqués à des échelles de temps et d'espace fines en lien avec les mouvements journaliers et l'ontogénèse (B.1.4), puis dans des cas particuliers de contraintes environnementales extrêmes (B.1.5).

Les résultats obtenus sur la question du déterminisme des migrations ontogéniques (B.1.6) seront ensuite exposés avec une référence particulière à l'anadromie chez les salmonidés, sans toutefois aborder les synchronisateurs proximaux (stimuli) des migrations.

Puis je développerai certaines des conséquences observées de l'existence de variants migratoires comme point central du fonctionnement et de l'évolution des populations anadromes, en prenant pour exemple le cas des migrations partielles chez la truite commune (B.1.7).

Enfin, les travaux en cours seront donnés en perspective (B.1.8), et replacés dans le cadre élargi des récentes orientations données à mes recherches.

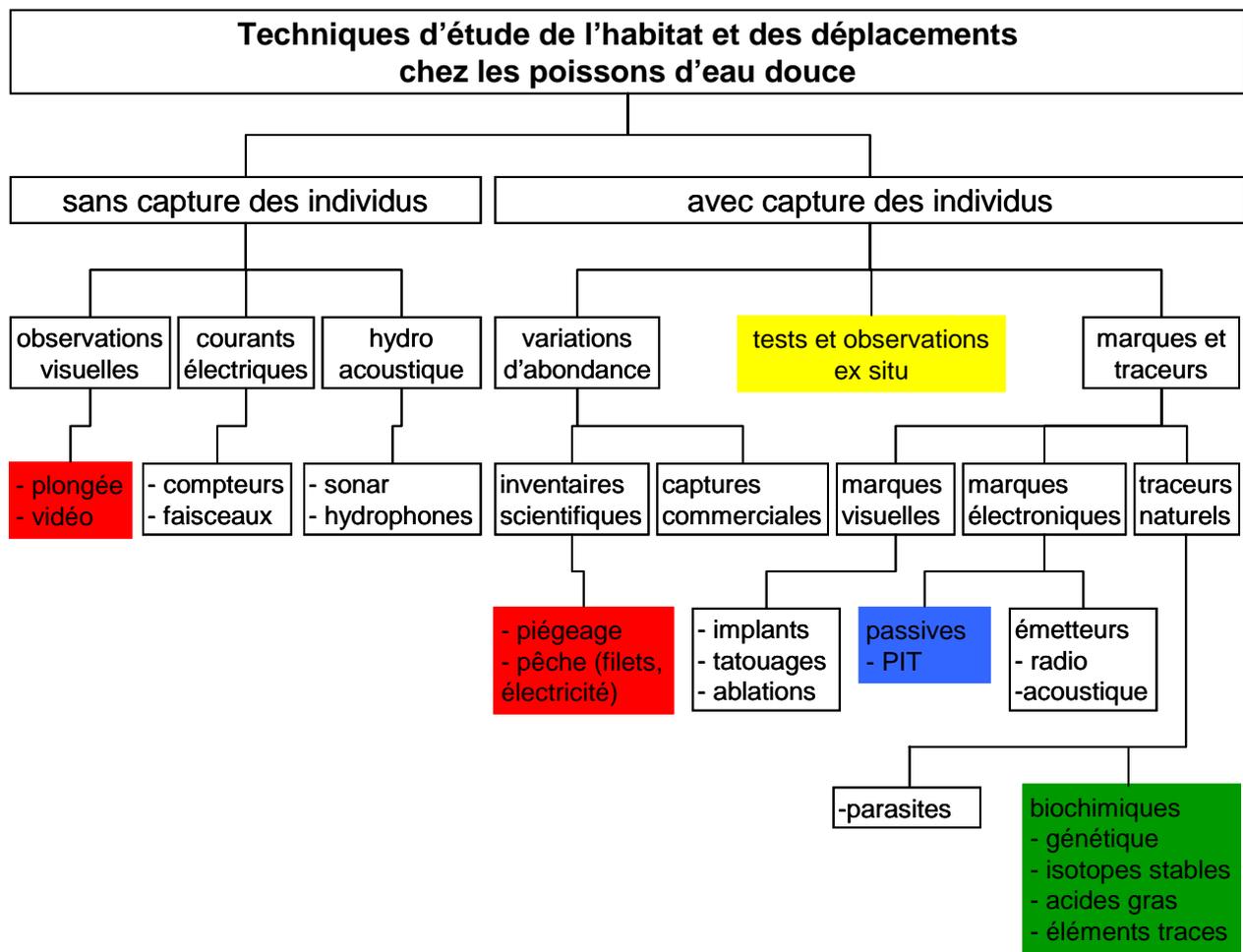


Figure 4. Diagramme représentant les différentes méthodes d'études des déplacements et de la sélection des habitats chez les poissons d'eau douce. Sont figurées en rouge les catégories utilisées durant ma thèse, en bleu durant mes études postdoctorales et en vert les plus récentes. A noter que depuis mes travaux de thèse, l'expérimentation en milieu contrôlé à partir d'animaux prélevés dans le milieu naturel (en jaune) est une démarche développée en parallèle à l'investigation *in situ* dans le but de tester certaines hypothèses de travail. Modifié d'après Lucas et Baras (2000).

B.1.3- Méthodes et développements méthodologiques

Au cours de mon activité de recherche, j'ai pu mettre en œuvre différentes méthodes pour le suivi des déplacements et l'étude de la sélection des ressources par les poissons. L'objectif de cette section du rapport est d'abord de replacer brièvement ces techniques dans la palette des méthodes existantes.

Ensuite, un exposé plus détaillé est consacré au travail de mise au point d'une nouvelle méthode pour le suivi individuel des poissons, à partir des technologies RFID (Radio Frequency Identification) et PIT (Passive Integrated Transponder). Ce travail représente une part significative de mon activité depuis mon projet postdoctoral. La nouvelle méthode a largement servi à ma propre activité de recherche depuis une dizaine d'années ; elle a donné lieu par ailleurs à de nombreuses applications dans différents domaines. J'ai également organisé à Rennes en 2005 un atelier de travail international sur l'utilisation de la technologie PIT en écologie (<http://w3.rennes.inra.fr/PIT/>). C'est pourquoi il m'apparaît important de faire état de ces travaux dans ce mémoire.

Enfin, des travaux sur les modèles statistiques de préférences d'habitat ont été faits en collaboration avec Lorenzo Vilizzi (Murray-Darling Freshwater Research Centre, Australie) et Gordon Copp (CEFAS, Angleterre). Ce travail avait pour objectif d'utiliser des analyses en composantes principales et régressions log-linéaires pour incorporer les variations temporelles d'utilisation de l'habitat par les individus dans les modèles de préférences d'habitat [11] [14]². Ma contribution rédactionnelle uniquement a consisté à présenter l'intérêt des résultats obtenus dans le cadre des travaux existant en matière de modèles d'habitat des poissons en rivière. N'émanant pas directement d'une recherche que j'ai menée, ces travaux ne seront pas dans ce mémoire.

Principales méthodes mises en œuvre

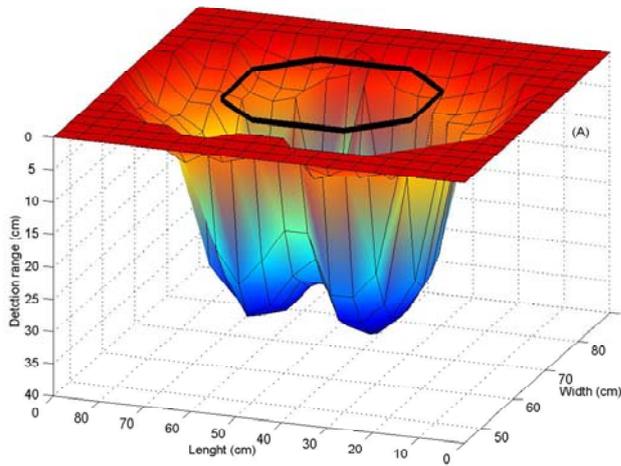
Depuis mon doctorat, j'ai utilisé différentes méthodes pour étudier les déplacements des poissons, leur placement dans l'habitat et les mécanismes de sélection des ressources d'une manière plus générale. Elles sont présentées sous forme d'un schéma reprenant l'ensemble des méthodes existantes (*Figure 4*). Les travaux *in situ* ont pour beaucoup été réalisés sur les sites ateliers de l'ORE Petits Fleuves Côtiers (INRA, Unité Expérimentale d'Ecologie et d'Ecotoxicologie Aquatiques U3E). Les approches en milieu contrôlé (systèmes d'incubation, chenaux expérimentaux, unités d'élevage) ont essentiellement été menées sur les installations expérimentales de Rennes (INRA U3E) et de Saint-Pée sur Nivelle (INRA, UMR ECOBIOP). Ces dernières ont notamment permis de valider certaines hypothèses grâce à des scénarios simples de mise en situation des espèces étudiées. Récemment enfin, le couplage des méthodes, et notamment les analyses isotopiques avec des marquages individuels PIT, des analyses génétiques (microsatellites) et microchimiques par ablation laser, ont permis d'ouvrir des perspectives de recherche nouvelles et porteuses.

Développement de prototypes d'émetteur-récepteur RFID

Depuis une vingtaine d'années, la technologie PIT (Passive Integrated Transponder) est utilisée avec succès pour le marquage individuel des poissons (Prentice et al. 1990), et sa popularité n'a cessé de grandir jusqu'à toucher une grande diversité de taxons (Gibbons and Andrews 2004). Le « transpondeur » est une marque électronique individuelle initialement développées pour des usages industriels (par exemple, les clés électroniques, la traçabilité de la marchandise, la surveillance...). Dépourvu de batterie, il doit entrer dans un champ magnétique pour être activé et transmettre par radio fréquence son code alphanumérique unique (RFID). L'absence de batterie permet de miniaturiser la marque (jusqu'à 8mm, moins d'1gr) et de suivre l'animal tout au long de sa vie, même chez des individus de petite taille. Le marquage de masse est possible grâce au faible coût des transpondeurs. La technologie PIT devient alors un outil privilégié pour les

² Les numéros entre crochets [] renvoient à la liste des publications en pages 6, 7 et 8

A. Three-dimensional representation of the magnetic field under the prototype antenna of the EID portable PIT tag detector. The black octagon represents the contour of the antenna. The maximum detection distance ranges from 30 to 36 cm, depending on whether the 12-mm PIT tag has a vertical orientation.



B. Location of PIT-tagged Atlantic salmon parr in Catamaran Brook, as determined by a portable reader. Numbers from 1 to 72 represent metres along the site, whereas the channel width is divided into five equal-sized cells. The arrow indicates the flow direction. Left: results from two consecutive tracking surveys, during daytime (open cell) and the following night (shaded cell). Numbers in cells indicate tag codes that identify and locate individuals. Right: spatial distribution of fish within the site, resulting from the six daytime (open circles) and the six nighttime (solid circles) trackings.

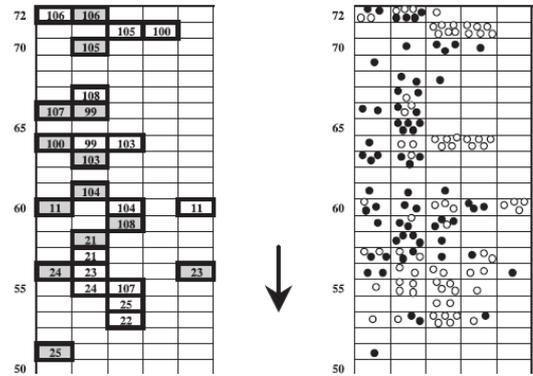


Figure 5. Tests d'efficacité des champs électromagnétiques autour d'une antenne d'émission-réception RFID, et visualisation de la distance de détection pour un transpondeur de 12 mm (A, modifié d'après [12]). Une illustration des résultats obtenus par utilisation des émetteurs-récepteurs RFID mis au point dans le cadre de suivi des déplacements individuels in situ (B, modifié d'après [7]).

recherches en écologie animale, permettant l'analyse des trajectoires individuelles d'histoire de vie (Juanes et al. 2000, Cucherousset et al. 2005a). Des antennes stationnaires ont d'abord été développées par les ichtyologistes pour la détection automatique des mouvements (Armstrong et al. 1996, Castro-Santos et al. 1996), puis une série de modèles portatifs a été produite (Roussel et al. 2000, Barbin-Zydlowski et al. 2001, Cucherousset et al. 2005b, Hill et al. 2006). Ces systèmes d'émetteurs-récepteurs sont à l'origine des méthodes de pistage par PIT, nommé communément télémétrie PIT. De tels développement ont globalement contribué à des gains de connaissances substantielles sur l'écologie et le comportement des jeunes stades de poissons (e.g. Martin-Smith et Armstrong 2002, Roussel et al. 2004, Cunjak et al. 2005).

L'innovation technologique que nous avons développée repose sur le « détournement » des systèmes existants dans le commerce (transpondeurs et unités de détection), pour concevoir plusieurs prototypes d'émetteurs-récepteurs RFID suffisamment puissants et maniables pour être utilisés lors d'opérations de repérage des animaux marqués sur le terrain (*Figure 5*). Il devient alors possible de faire des opérations de pistage *in situ* de poissons de petite taille, juvéniles notamment, pourvu qu'ils effectuent des déplacements restreints dans des habitats peu profonds [7].

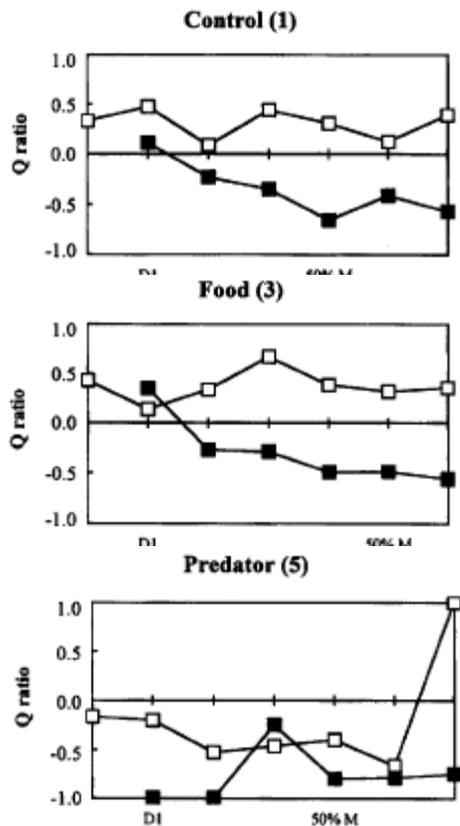
Ces travaux ont été réalisés en collaboration étroite avec avec Alex Haro (US Geological Survey) et puis Roland Stump, un électronicien recherche et développement travaillant dans une entreprise commercialisant les produits PIT (EID Aalten B.V.). De nombreuses améliorations techniques liées notamment à l'ergonomie des émetteur-récepteurs ont été apportées par Dominique Huteau (technicien INRA). Le premier prototype réalisé est basé sur la technologie « half duplex » commercialisée par Texas Instruments [7]. Utilisable avec des transpondeurs de 23 mm de long, il offre une distance de détection de l'ordre d'un mètre. Devant la nécessité de réduire encore la taille du transpondeur afin de marquer des spécimens de plus petite taille, nous avons ensuite utilisé deux autres technologies de type « full duplex », produites par Destron Fearing Corporation aux USA et EID Aalten B.V. en Hollande [12]. Les améliorations réalisées à partir de ce second produit se sont avérées particulièrement satisfaisantes, délivrant une distance de détection d'environ 35 cm pour un transpondeur de 12 mm (*Figure 5*).

Plusieurs tests *in situ* ont permis d'évaluer l'efficacité des différents prototypes mis au point [7] [12] [17]. En parallèle, les effets du marquage par PIT sur les poissons ont été étudiés au laboratoire, permettant notamment de définir la taille minimale au marquage [7] [20]. Par la suite, la méthode et les prototypes mis au point ont donné lieu à des utilisations sur d'autres modèles biologiques, par des tests auxquels j'ai directement contribué [22] ou non. De nombreuses applications ont vu le jour, tant en écologie animale (marquage-détection sur diverse espèces de poissons, amphibiens, écrevisses, mollusques bivalves et céphalopodes) que dans des disciplines plus inattendues, notamment en géologie et sédimentologie pour l'étude des mouvements de particules dans les substrats meubles.

B.1.4- Sélection des ressources et déplacements à échelles fines

Cette partie du rapport relate les principaux résultats des travaux de ma thèse sur la truite commune *Salmo trutta* réalisée sous la direction d'A. Bardonnnet et J-L. Baglinière (Roussel, 1998). Financés pour partie par le Conseil Supérieur de la Pêche (l'actuel ONEMA), il s'agissait de définir les préférences d'habitat de cette espèce qui représente un enjeu de conservation dans les cours d'eau où elle vit, et ce pour répondre à des objectifs cognitifs et appliqués. Au début de ma thèse, les connaissances sur les habitats de la truite provenaient essentiellement d'inventaires par pêche électrique, méthode ne permettant pas de connaître les liens entre l'utilisation des habitats et les fonctions biologiques qu'ils permettent au poisson d'assurer. Il n'était d'ailleurs pas certain que l'ensemble des conditions d'habitat nécessaires au développement de l'espèce était connu, notamment pour la période juvénile durant laquelle des changements rapides des besoins du poisson vis-à-vis des conditions de milieu l'habitat étaient attendus. Ainsi, les dimensions nycthémerales et saisonnières de l'utilisation de l'habitat par le

A- progressive establishment of the habitat use patterns during daylight (open squares) and at night (filled squares) through ontogeny and for each treatment in experimental channels. Q ratio values are around zero means the fish are evenly distributed between the margin and the deep habitat. The more Q ratio diverge from zero, the more fish occupied the deep habitat (Q ratio > 0) or the margin (Q ratio < 0). D1 = first day of emergence; 50% = day when half de population had left the experimental channel; M = the median of the catches distribution.



B- Spatial distribution of suitable habitats for trout that fed on the drift and rested in the upstream 50 m of the study area (stream discharge = 0.11m³/s) of the Saint-Sauveur river, a tributary of the Scorff River. The suitability of each hydraulic cell was calculated by the EVHA software: it increases from white (unsuitable) to dark shading (maximum microhabitat suitability), for fish resting (grey) and fish feeding (orange) positions.

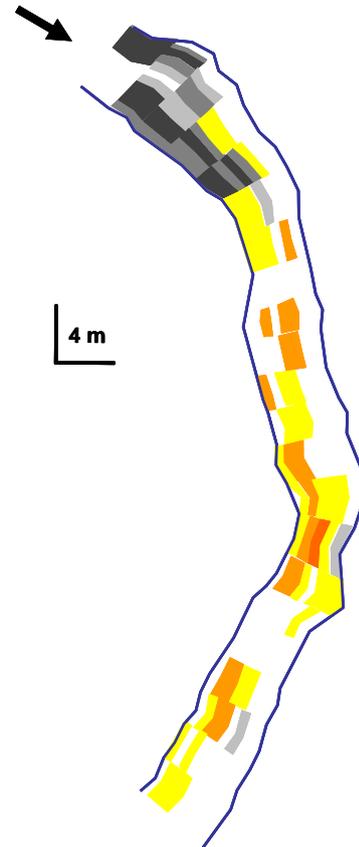


Figure 6. Exemple de patrons d'occupation de l'espace par la truite juvénile au cours du nyctémère. A : incidence de contraintes alimentaires et prédatrices sur la sélection de l'habitat par le juvénile émergent (modifié d'après [5]). B : Simulation des surfaces d'habitat favorable aux juvéniles d'1 et 2 ans pour l'alimentation diurne et le repos nocturne (modifié d'après [6]).

poisson ont-elles fait l'objet d'une attention particulière pour décrire les mécanismes comportementaux à l'origine de la sélection de l'habitat et des déplacements de la truite.

D'un point de vue appliqué, les connaissances sur l'utilisation de l'habitat par la truite étaient et restent encore aujourd'hui largement utilisées sous forme de courbes de préférences d'habitat pour estimer la capacité d'accueil en rivière, selon la méthode des microhabitats (Ginot 1995). Issue de la méthode américaine PHabSim (Bovee 1982), il s'agit de coupler un modèle hydraulique simulant les écoulements en fonction de la pente, pour une granulométrie fixée (G) et des hauteurs (H) et vitesses de courant (V) variables, avec un modèle biologique de préférence d'habitat pour H, G et V, pour des espèces et à des stades de développement donnés. La méthode permet d'estimer le débit idéal de la rivière permettant d'obtenir une capacité d'accueil maximale, sur le tronçon étudié et pour l'espèce et le stade considérés. Ainsi pendant ma thèse, il s'agissait d'évaluer la pertinence écologique des estimations de capacité d'accueil à la lumière des connaissances apportées sur les comportements d'utilisation de l'habitat par la truite, en proposant des améliorations si besoin.

Sélection de l'habitat au cours du nyctémère par les poissons en ruisseau

La séquence radier-profond (ou enchaînement d'habitats lents et profonds avec des habitats rapides et peu profonds) est une unité géomorphodynamique courante dans les cours d'eau peu pentus (<1%, Bisson et Montgomery 1996), et qui caractérisent les hydrosystèmes armoricains notamment. Dans un premier temps, une approche classique par pêche électrique nous a permis de montrer que ces séquences radier-profond représentent des éléments fortement structurants pour la communauté pisciaire en place [3]. Certaines espèces sont principalement situées dans les radiers (le chabot *Cottus gobio* par exemple), d'autres dans les profonds (le vairon *Phoxinus phoxinus* par exemple) quelques soient la saison et l'heure du jour et de la nuit. Pour ce qui concerne la truite, les juvéniles de l'année sont massivement présents dans les radiers au printemps après l'émergence des alevins du substrat, alors que les juvéniles plus âgés sont préférentiellement en profond mais leur densité augmente significativement en radier de jour.

A partir de ce premier constat, nous avons mis en œuvre une approche détaillée des comportements d'utilisation de l'habitat au cours de l'ontogenèse de la truite. Un travail en laboratoire sur les mécanismes de sélection de l'habitat (chenaux artificiels en conditions contrôlées) a d'abord permis de mettre en évidence le caractère inné et supposé adaptatif du placement nocturne des alevins contre les berges dès leur sortie des graviers ([5], Figure 6). Des tests de choix multiples ont permis de définir que les alevins sélectionnent ces habitats pour leurs faibles hauteurs d'eau [16], les mettant hors de portée des poissons prédateurs.

Par la suite, j'ai observé des juvéniles plus âgés (1 an et plus) en plongée (combinaison, masque et tuba) sur deux affluents du Scorff (ORE PFC, Morbihan) choisis pour la relative clarté de leur eau. Totalisant plus de 300 heures de plongées, de jour et de nuit au fil des saisons, nous avons pu mettre en relation les principaux comportements (alimentation, repos, cache, interactions agonistiques) avec les habitats sélectionnés à l'échelle du faciès d'écoulement et du microhabitat. Il a été montré que les juvéniles de truite, dès leur premier été, se regroupent et se posent sur le substrat dans les habitats profonds du ruisseau la nuit, alors qu'ils se répartissent dans les radiers pour s'alimenter le jour ([6], Figure 6). Ce changement de préférence à l'échelle du nyctémère correspond à une utilisation optimale de l'habitat selon laquelle le gîte nocturne offre des conditions d'habitat moins exposées aux prédateurs et ne nécessite pas de dépenses énergétiques pour nager dans le courant lorsque les conditions de captures des proies invertébrées ne sont pas favorables (Rader 1997). De jour par contre, la compétition pour les postes d'alimentation se met en place alors que les truites gagnent les habitats de radier riches en invertébrés et favorables à l'alimentation sur la dérive.

Des observations en milieu semi naturel (chambres d'observations sous-marines du ruisseau expérimental du Lapitxuri, INRA UMR ECOBIOP) nous ont également permis de préciser le rôle prépondérant des abris visuels dans les comportements d'utilisation de l'habitat. En effet, pendant les périodes d'alimentation diurne sur la dérive, les juvéniles nagent face au courant en occupant des emplacements favorables où les dépenses énergétiques sont minimales et les

apports de proies importants (Hughes et Dill 1990, Hill et Grossman 1993). Ces postes favorables sont plus nombreux en radier, mais du fait de sa territorialité et de l'agressivité de la truite envers ses congénères, l'accès au radier n'est pas possible pour les juvéniles dominés, et les ressources trophiques ne sont pas "idéalement" partagées [8]. Par des manipulations expérimentales portant sur le type d'abri disposé en radier, il a été montré qu'une distribution de type « despotique » pouvait être atténuée, sans toutefois atteindre la « distribution idéale libre », grâce à l'isolement visuel entre congénères en radier.

Implications des travaux en matière de gestion des habitats trutticoles

D'un point de vue appliqué, l'ensemble de nos travaux a permis d'attirer l'attention des utilisateurs de logiciels d'estimation de la capacité d'accueil (méthode des microhabitats) sur les risques que présente l'application des courbes de préférences d'habitat sans fonction biologique particulière. Dans le cas du juvéniles d'au moins un été, les courbes de préférences actuelles sont très larges et englobent notamment les vitesses de courant faibles et les fortes profondeurs. Nos travaux ont montré que les conditions d'habitat sont en réalité un mélange de courbes d'alimentation sur la dérive et de repos. Or, seule l'activité d'alimentation sur dérive est soumise à une forte compétition entre les congénères, et désigne la ressource limitant réellement la capacité d'accueil. Tout au plus, les courbes de repos devraient être utilisées pour identifier la présence de gîte nocturne. De plus, les simulations réalisées montrent que le regroupement des deux types de comportements sous une même courbe peut engendrer une estimation très optimiste de la capacité d'accueil à faibles débits [6]. Ceci peut avoir des conséquences fâcheuses lors des calculs de débits réservés à l'aval d'ouvrages hydroélectriques ou de pompage d'eau par exemple, en préconisant des débits trop bas pour l'alimentation de la truite. Pour la gestion des milieux à truite, une grande attention doit être accordée à la préservation de la diversité des habitats aquatiques dans ces cours d'eau [8]. La succession radier-profond s'impose comme l'unité fonctionnelle support du développement de la truite pendant la période juvénile. Or, par les processus morphodynamiques, celle-ci est très liée à la présence d'obstacles à l'écoulement dans le lit de la rivière, embâcles notamment (Montgomery et al. 1995).

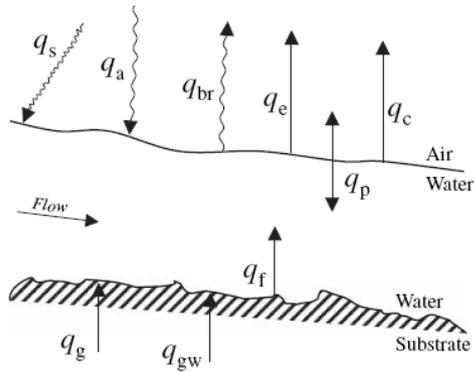
Rétrospectivement, je crois que ces résultats n'ont eu qu'assez peu d'écho auprès des gestionnaires de milieux aquatiques, et que l'utilisation des méthodes d'estimation des débits réservés (microhabitats) n'a pas évolué dans le sens préconisé. Toutefois, l'ensemble des connaissances acquises durant ce travail de thèse aura permis, quelques années plus tard, une valorisation plutôt inattendue. En effet, elles ont été à la base de la mise au point d'une méthode rapide, simple et peu coûteuse pour estimer l'abondance des juvéniles dans les cours d'eau. Cette méthode dite de l'Indice d'Abondance Truite (IAT) est un outil à destination des gestionnaires de la pêche et des milieux aquatiques, des bureaux d'étude et des communautés de communes notamment pour élaborer des diagnostics de santé des populations de truites et de celles des cours d'eau qui les hébergent. L'IAT fait actuellement l'objet d'une déclaration d'invention et d'une procédure de dépôt de marque en vue de diffuser des licences sur la marque et des formations adaptées. Ce sujet ne sera pas plus développé dans ce rapport.

B.1.5- Sélection et déplacements sous contraintes environnementales fortes

Les hydrosystèmes continentaux peuvent représenter des environnements de vie extrêmes pour les organismes aquatiques, à la faveur notamment de variations hydroclimatiques saisonnières. Bien que ces dernières soient cycliques et donc par nature prédictibles pour l'ichtyofaune, l'intensité du stress occasionné peut varier d'une année à l'autre. Les variables d'habitat concernées par ces événements extrêmes sont d'ordre hydraulique (niveau d'eau, surface en eau disponible, débit et vitesses de courant) et/ou physicochimique (température de l'eau, oxygène dissous, turbidité notamment).

L'étude des réponses d'ajustement des organismes aquatiques soumis à ces événements hydroclimatiques extrêmes revêt un intérêt particulier. Notamment, la sélection de l'habitat

A- Heat budget for flowing water in decreasing air temperature at the onset of winter. Heat is mainly gained by shortwave or solar radiation (q_s), long-wave atmospheric radiation (q_a), and lost by long-wave back radiation (q_{br}) and air/water conduction (q_c). In very shallow flows some of the back radiation component may be coming from the bed directly. Other heat transfers may also occur at the surface of open water because of evaporation / condensation (q_e) and precipitation (q_p). Principal heating sources at the streambed are fluid friction (q_f), geothermal conduction (q_g) and inflowing groundwater (q_{gw}).



B- Schematic drawing of microhabitat use by Atlantic salmon parr in riffle during the anchor ice event. The continuous loss of heat to the atmosphere (heavy vertical arrows) leads to generation of frazil ice particles (stars) that adhere to the top of larger rocks to form anchor ice. The cover created induces a low velocity pocket beneath the rock (curved arrows), and the heat flux at the substrate/water interface is reduced (dashed arrows). As a result, the water temperature slightly increases above the freezing point. Horizontal arrows indicate flow direction, heavy arrows for the swiftest velocities.

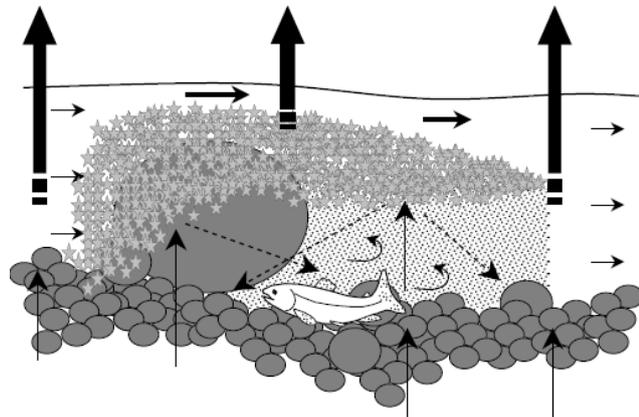


Figure 7. Bilan des échanges d'énergie sol-eau-atmosphère en rivière à l'entrée de l'hiver lorsque les températures de l'air sont très basses (A), et incidence du matelas d' "anchor ice " sur les comportements d'utilisation des micro-niches thermiques par le juvénile de saumon atlantique, révélé par télémétrie PIT. D'après [10].

relève d'enjeux immédiats en matière de survie pour l'individu. Les compromis occasionnés par ces conditions extrêmes sont particulièrement contrastés, exacerbant les situations de risque mais aussi les bénéfices potentiels. Il s'agit donc d'un cadre intéressant pour étudier les coûts et bénéfices de la sélection de l'habitat par les poissons. Ils concernent des événements extrêmes mais assez fréquemment rencontrés dans les hydrosystèmes continentaux : fortes températures et exondation de milieux temporaires en été, ou très basses températures en dessous du point de congélation et exclusion par la glace en hiver.

Ajustement aux températures extrêmes chez les juvéniles de saumon Atlantique

Ce thème de recherche que j'ai développé lors de mon projet postdoctoral avec Rick Cunjak (University of New Brunswick) est spécifique des cours d'eau de régions froides du globe, où la prise en glace des rivières est un phénomène courant. Pour les poissons qui y vivent, toute erreur de choix en matière d'habitat peut être fatal, avec un risque majeur d'être piégé dans la glace (Beltaos et al 1993). Chez le saumon Atlantique, la période hivernale engendre une mortalité importante chez les juvéniles et représente un réel goulot d'étranglement au niveau démographique (Cunjak et al 1998). Un ajustement comportemental est nécessaire avant la chute brutale des températures la nuit à l'entrée de l'hiver, lorsque la température de l'air est de plusieurs degrés en dessous du zéro Celsius.

A ce moment, alors que la température de l'eau est proche du point de congélation, les pertes de chaleur eau-air par radiation de la masse d'eau vers l'atmosphère sont bien supérieures au gain de chaleur venant des échanges sol-eau (*Figure 7*). Le "supercooling", terme qui définit un état de l'élément liquide dans lequel la température est de quelques centièmes de degrés Celsius en dessous du point de congélation, peut alors subvenir. Dans les zones à écoulements turbulents, le supercooling entraîne un phénomène spectaculaire de formation de cristaux de glaces en mouvement dans la colonne d'eau, appelés « frasil ice » (Beltaos et al 1993). Ces cristaux très collants vont s'agglomérer sur le substrat pour donner naissance à l'« anchor ice », sorte de glace pilée qui tapisse littéralement le fond des radiers, l'eau s'écoulant au dessus de la glace. Au fil des nuits, ce type de glace particulier fera place à une couverture de la glace solide de surface qui a déjà commencé à croître depuis les berges en direction du chenal.

On imagine qu'un tel phénomène d'anchor ice puisse présenter un certain stress pour un organisme vivant dans ces zones à écoulement turbulent de type radier, tel le juvénile de saumon. La littérature sur le sujet évoquent notamment un regain d'activité nocturne chez ces juvéniles, qui ainsi éviteraient les pièges de l'anchor ice (Heggenes et al 1993). Avant nos travaux cependant, il y avait de bonnes raisons de penser que les résultats exposés pouvaient souffrir de certains biais liés aux méthodes d'échantillonnage par télémétrie classique (Jakober et al 1998), et des contradictions existaient par rapport aux rares observations directes des poissons à l'entrée de l'hiver (Whalen et al 1999). En fait, aucun enregistrement du comportement du poisson face à l'anchor ice n'était disponible, et nous avons mis en place une étude basée sur la télémétrie PIT pour tenter d'apporter des réponses claires.

Contrairement aux hypothèses, les juvéniles de saumon marqués PIT dans un radier soumis à l'anchor ice n'ont pas montré de mouvement de fuite orientée vers les zones plus profondes et sans glace. Certains individus ont pu être détectés sous plusieurs centimètres d'anchor ice. De plus, des sondes thermiques très sensibles ont permis d'enregistrer une légère hausse des températures entre cette couche de glace et le substrat, phénomène expliqué par une modification des bilans énergétiques liée au « matelas » de glace recouvrant le substrat (*Figure 7*). Ainsi, certains microhabitats sous l'anchor ice présenteraient des conditions idéales car garantissant à leurs occupants un risque de prise en glace plus faible que n'importe où ailleurs dans le cours d'eau contrairement à l'hypothèse initiale.

La température de l'eau dans les rivières gelées ralentit fortement le métabolisme des poissons. Après la fonte des glaces en fin d'hiver, la reprise de l'activité alimentaire est un enjeu vital, les réserves énergétiques des poissons étant au plus bas. Cependant, c'est l'ensemble de l'écosystème qui doit se remettre en route, les ressources trophiques que représentent les macroinvertébrés benthiques pour les poissons étant basses elles aussi. Une série d'expériences

a été entreprise pour comprendre comment les juvéniles de saumon arrivent à trouver les ressources alimentaires nécessaires à la reprise de leur croissance. Les déplacements d'individus ont été suivis par télémétrie PIT, dès le début du printemps, et l'analyse des isotopes stable du C et du N dans les tissus des juvéniles a été réalisée pour identifier les habitats d'alimentation. Nous avons ainsi pu mettre en évidence l'importance des affluents de très petites tailles (un mètre de large et moins) alimentés par des sources d'eau souterraine à cette période. Les températures supérieures à zéro degré Celsius offrent alors de meilleures conditions trophiques comparativement à la rivière principale. Il y a donc une migration des juvéniles depuis la rivière principale vers ces affluents très tôt dans la saison, et par analyses isotopiques il a été montré que les poissons s'alimentent dans ces ruisseaux [13].

A l'extrême inverse, la hausse des températures estivales au dessus des seuils de tolérance physiologique peut également survenir dans les cours d'eau à salmonidés. Chez le saumon Atlantique, des températures supérieures à 20°C peuvent créer des dommages physiologiques et des mortalités (Lund et al. 2002). Lors d'épisode de canicule, néanmoins, le seuil de tolérance thermique peut être dépassé. Les réactions comportementales engendrées par ce phénomène ont été étudiées en rivières canadiennes. Par télémétrie PIT, nous avons montré que les juvéniles fuient les cours d'eau les plus chauds pour se réfugier dans les petits affluents alimentés par des sources d'eau souterraine et caractérisée par des régimes thermiques plus bas ([13]). De tels déplacements sont initiés lorsque la température dépasse le seuil de tolérance situé aux alentours de 22°C dans ce cas précis.

D'un point de vue appliqué, ces petits tributaires ne sont jamais considérés dans la gestion des hydrosystèmes et des espaces naturels. Au Canada notamment, l'exploitation forestière est un enjeu économique. Pour ce qui concerne l'impact environnemental sur les écosystèmes aquatiques en zone forestière, seuls les corridors fluviaux de taille conséquente (plus de 2 ou 3 mètres de large généralement) font l'objet, dans le meilleur des cas, d'un engagement de respect par les compagnies exploitantes. Nos résultats ont permis d'attirer l'attention sur la grande importance des tributaires même de très petites tailles pour les populations de saumon Atlantique, qui jouent des rôles de premier plan pour l'alimentation des juvéniles au sortir de l'hiver et pour le refuge thermique estival lors d'épisodes caniculaires.

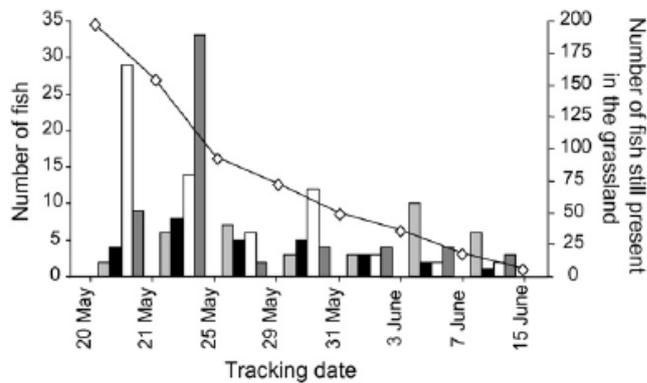
Ajustement à l'exondation par les poissons dans les milieux temporairement inondés

De nombreuses espèces de poissons des milieux lenticques ont une reproduction printanière qui se déroule dans des habitats temporairement inondés à la faveur des crues saisonnières. Les milieux temporairement inondés (MTI) hébergent alors pour un temps limité les stades œufs, larves et éventuellement juvéniles de ces espèces, parmi lesquelles notamment de nombreux cyprinidés. Les conditions y sont particulièrement favorables du fait d'une faible hauteur d'eau où la température monte rapidement au printemps et où les éléments nutritifs permettent un développement végétal rapide. Ainsi, les MTI font partie des milieux aquatiques les plus productifs connus en phyto et zooplancton, et les conditions trophiques y sont propices pour les premiers stades de vie des poissons (Williams 2006).

Toutefois, au fur et à mesure de l'exondation, ces milieux temporaires deviennent moins favorables, avec notamment des valeurs de température de l'eau et d'oxygène dissous au-delà des seuils de tolérance des espèces. Ainsi, les poissons qui y naissent et s'y développent au stade juvénile doivent nécessairement quitter les MTI pour rejoindre les habitats permanents. Il est alors probable qu'un timing optimal d'émigration existe, par lequel l'individu maximise ses chances de survie et de reproduction future en obtenant le meilleur compromis coûts – bénéfices. Les bonnes conditions trophiques et thermiques initiales confèrent des bénéfices pour la croissance, puis les coûts augmentent avec le stress physiologique lié aux contraintes imposées par le milieu. De plus, l'exposition aux prédateurs augmente quand les niveaux d'eau diminuent, de même que le risque de piégeage par déconnection entre MTI et milieu permanent (Schlosser 1987).

En plus du compromis mettant en jeu conditions trophiques, stress physiologique, risques de prédation et de piégeage, les stades précoces des espèces dans les MTI ont des besoins qui

A- Number of PIT-tagged YOY pike in the grassland throughout the survey (\diamond) and number of fish belonging to group I (\square , PIT-tagged fish trapped in the fyke net), group II (\blacksquare , PIT tags found inside or under the fyke net), group III (\square , PIT tag recovered in the grassland after the complete drying-out) and group IV (\blacksquare , PIT tag disappeared from the grassland during the survey).



B- $\delta^{15}\text{N}$ (‰) values as a function of juvenile pike fork length in the flooded grassland (left) and in the permanent habitats (right) in the Brière marsh, May-August 2005. Horizontal lines represent $\delta^{15}\text{N}$ (‰) of potential food sources in each habitat : zooplankton (dotted line), macro-invertebrates (broken line) and forage fish (full line).

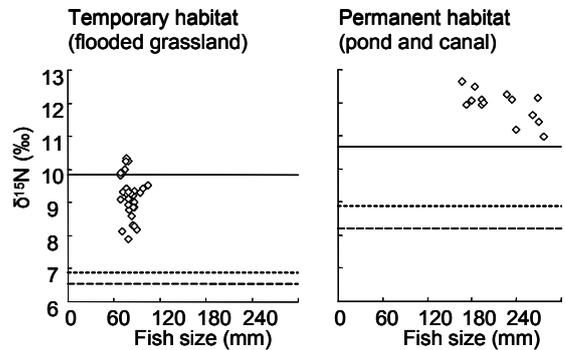


Figure 8. Utilisation de la télémétrie PIT pour caractériser les risques associés à l'utilisation des milieux temporairement inondés (MTI) par les juvéniles de brochet (A, d'après [18]), et apport des isotopes stables pour identifier le rôle du changement de niche alimentaire dans le phénomène d'émigration des MTI (B, d'après [30]).

évoluent vis-à-vis des ressources exploitées à la faveur de leur développement ontogénique. C'est par exemple le cas du brochet *Esox lucius* dont les larves sont zooplanctonophages et les juvéniles glissent d'un niveau trophique vers l'ichtyophagie (Bry et al. 1995, Skov et Koed 2004). Ce changement de régime alimentaire au cours de l'ontogenèse précoce semble dépendre de la taille de l'individu, le cannibalisme intra-cohorte donnant les premières occasions d'un passage à l'ichtyophagie (Bry et al. 1992). Pour comprendre le patron de dispersion des juvéniles de brochet dans cet environnement spatialement et temporellement changeant que représente les MTI, une expérience de marquage-recapture a été réalisée dans une prairie inondable des marais de Brière, dans le cadre de la thèse de Julien Cucherousset (Cucherousset 2006). Il s'agissait d'identifier les facteurs déclenchant le phénomène d'émigration au cours de l'ontogénèse, et notamment les causes de la variabilité intra cohorte des comportements de dispersion.

Grâce à un suivi individuel par télémétrie PIT, il a été possible d'analyser la survie, les patrons d'utilisation de l'habitat et le timing d'émigration des juvéniles dans une prairie inondée. Nous avons pour la première fois pu estimer par méthode directe le taux de prédation aviaire sur les juvéniles de brochet, qui se monte à plus de 30% dans ces milieux peu profonds et durant une période d'assèchement (*Figure 8*) [18]. Il est également montré que la distribution en patch des individus dans les habitats les plus profonds génère un risque supplémentaire de piégeage des juvéniles dans des habitats déconnectés lors de la baisse du niveau d'eau [23]. Ainsi, le séjour prolongé du juvénile dans le MTI augmente fortement le risque de mortalité associée, mais contrebalancé par un bénéfice énergétique lié à la présence de zooplancton en abondance.

Le couplage des suivis individuels par télémétrie PIT avec des analyses isotopiques (C et N) à partir de biopsies non létales répétées sur les mêmes individus nous a permis aussi de mieux comprendre le rôle du facteur trophique dans le processus d'émigration. Il est montré que les individus ayant rejoint le milieu permanent sont ichtyophages contrairement aux individus de la prairie temporairement inondée (*Figure 8*) [31]. De plus, le temps de résidence des juvéniles dans la prairie en voie d'assèchement est d'autant plus faible que leur tendance à l'ichtyophagie, estimée par l'enrichissement en $\delta^{15}\text{N}$ dans les tissus, est prononcée. Le glissement trophique vers l'ichtyophagie au cours de l'ontogenèse semble donc synchrone au changement d'habitat en direction du milieu permanent. Ainsi, après le passage du juvénile à l'ichtyophagie, il n'est plus justifié de rester dans le MTI où il s'expose à de forts risques de prédation et d'isolement par déconnection. Nos résultats permettent d'identifier le statut trophique comme principal paramètre déclenchant l'émigration vers les habitats permanents chez les juvéniles de brochet lors du processus naturel d'exondation des prairies inondées.

B.1.6- Sélection des ressources et migrations ontogéniques

On désigne du terme diadromes les poissons qui effectuent des migrations entre les eaux douces et salées à certaines périodes du cycle biologique correspondant à des stades de développement précis (Mc Dowall, 1988). Ces migrations ne sont qu'un cas particulier de déplacements, mais elles peuvent être très spectaculaires en termes de distance parcourue, atteignant des centaines voir des milliers de kilomètres dans certains cas (anguille Européenne, saumon Atlantique). De plus, elles nécessitent une capacité physiologique particulière pour survivre notamment aux différences de pression osmotique existant entre les deux types de milieux. Les migrations mettant en jeu des adultes en vue de la reproduction se classent en deux catégories, les espèces catadromes qui migrent pour se reproduire en mer et les espèces anadromes qui migrent pour ce reproduire en eau douce. A l'inverse, le terme d'amphidrome désigne les espèces chez lesquelles la migration entre eau douce et eau salée n'a pas un lien immédiat avec la reproduction.

Le cas de l'anadromie est intéressant car il s'agit d'une aptitude partagée par de nombreuses familles de poissons (Dodson et al. 2009). Chez les salmonidés notamment, l'expression du comportement migratoire présente un spectre des possibles très large, depuis des espèces strictement inféodées à l'eau douce (*Thymallus thymallus*) à des espèces pour lesquelles l'anadromie revêt un caractère plus systématique (*Salmo salar*). Entre ces deux extrêmes, un

phénomène de migration partielle peut s'exprimer au sein des populations chez nombre d'espèces. Ce terme désigne l'aptitude de certains individus seulement à migrer, la population étant ainsi constituée d'une fraction migrante et d'une fraction sédentaire (Mc Dowall, 2001). Parmi les espèces concernées, la migration anadrome partielle, ou anadromie partielle, peut toucher les deux sexes dans les genres *Salvelinus*, *Oncorhynchus* et *Salmo* (Jonsson et Jonsson 1993, Curry et al. 2002) ou plus spécifiquement les mâles chez *Salmo salar* (Fleming 1996). Des travaux récents sur le transcriptome de la truite commune et du saumon Atlantique révèlent des similarités dans l'expression des gènes chez les individus optant pour la tactique migratoire (Giger et al. 2006), indiquant plus généralement que l'on pourrait classifier les différentes trajectoires de vie des individus sur la base de l'expression de certains gènes identifiés au niveau populationnel et non spécifique à une espèce.

Les résultats exposés dans cette partie du rapport porte sur le déterminisme de l'anadromie partielle chez *Salmo trutta*. Ils correspondent aux travaux de thèse de K. Charles (Charles 2005) et M-L. Acolas (Acolas 2008).

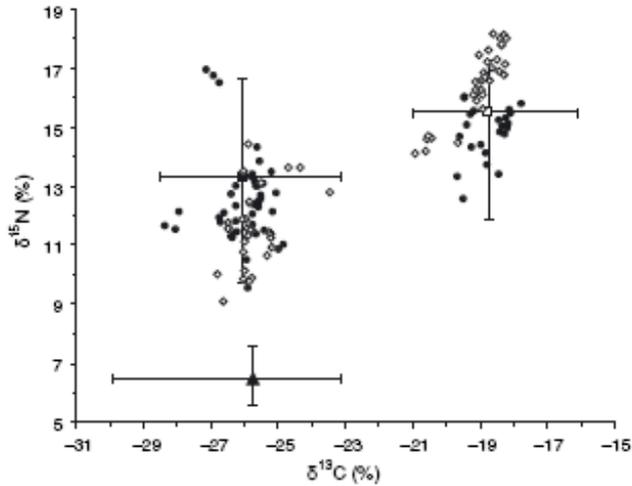
L'anadromie partielle est-elle sous contrôle génétique seul ?

Il existe plusieurs exemples montrant des différences d'ordre génétique entre les formes anadromes et non anadromes au sein d'une même population, que les analyses soient réalisées à partir de l'étude des allozymes ou des microsatellites. C'est le cas notamment chez *Oncorhynchus nerka* (Foote et al. 1989, Wood et Foote 1996). Cependant, les différences génétiques entre formes sympatriques peuvent être moins importantes que les différences entre populations de la même forme mais géographiquement éloignées. Des phénomènes de sélection sexuelle par la taille, relayés par des pressions de sélection divergentes pourraient alors accentuer la différenciation pour conduire à des populations isolées d'un point de vue reproductif. Ce polymorphisme génétique peut être le support de stratégies alternatives au sein de la population, les individus de chaque stratégie gagnant une fitness moyenne égale à l'équilibre selon le modèle théorique (Gross 1996). Ce phénomène de divergence génétique entre anadrome et non anadrome a aussi été décrit chez *Salmo salar* (Verspoor et Cole 1989, Vuorinen et Berg 1989) et *Oncorhynchus mykiss* (Taylor 1995, Narum et al. 2004), bien qu'il ne soit pas la règle sur toutes les rivières (Pascual et al. 2001). Chez *Salvelinus fontinalis*, si le phénomène de divergence génétique peut exister (Jonsson et Jonsson 2001), la plupart des populations mixtes anadromes - non anadromes appartiennent à un pool génétique non différenciable (Hindar 1986, Jones et al. 1997, Boula et al. 2002).

Pour *Salmo trutta*, les études soulignent l'existence d'une grande variabilité génétique intra- et inter-populations, y compris à de faibles distances géographiques et au sein d'un même bassin versant, et cela dans toutes les régions du monde où se trouve l'espèce (Charles, 2005). Les résultats sur les différences génétiques entre les formes anadromes et non anadromes en sympatrie sont en revanche très variables dans leurs conclusions, allant de l'absence de différenciation (Guyomard et al. 1984, Hindar et al 1991, Cross et al 1992, Pettersson et al 2001) à l'existence d'un certain degré de différenciation (Jonsson 1982, Krieg et Guyomard 1985, Skaala et Naevdal 1989). Cependant, pour identifier sans erreur des différences génétiques entre formes anadrome et non anadrome, il faut éviter la confusion liée à la divergence génétique attribuable à l'isolement géographique ou temporelle. Souvent, les formes anadromes colonisent les parties aval des têtes de bassin versants, et peuvent être isolées des formes non anadromes par des obstacles à la migration, naturels ou non. De plus, les décalages de dates d'ovulation peuvent exister (Jonsson et Jonsson, 1999), et ainsi créer une barrière temporelle à une reproduction croisée des deux formes.

Ainsi, lorsque nous avons commencé à travailler sur les déterminants génétiques de l'anadromie chez *Salmo trutta*, les différences génétiques entre les deux formes pouvaient être attribuées à l'isolement géographique et/ou aux décalages de processus de maturation. Cependant, la preuve d'un isolement reproducteur, ou au contraire d'une reproduction croisée entre les deux formes présentes sur la même zone de fraie, n'avait pas été faite en milieu naturel. Une première étude a donc eu pour objectif d'identifier, sur la base d'analyses isotopiques (C et N), les ascendances maternelles anadromes chez les alevins émergents dans un affluent frayère de Basse

A- Combined $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of emerging fry collected in La Roche Brook in March to April 2002 (closed circles) and 2003 (open diamonds). Vertical and horizontal lines show the range of isotopic values (mean, minimum and maximum) for anadromous and freshwater resident adult trout, and benthic invertebrates (closed triangle) collected in the Oir River Basin.



B- Neighbour-joining dendrogram with pairwise Cavalli-Sforza and Edwards' chord distance units for 12 emerging fry groups collected in La Roche Brook and four hatchery sample. Labels ANA indicate the progenies of anadromous females, FHW the progenies of freshwater resident females, and Fédération, Chauvet, Farcy, and Xertigny are hatchery strains. Node values are given when >10% (3000 bootstrap replicates).

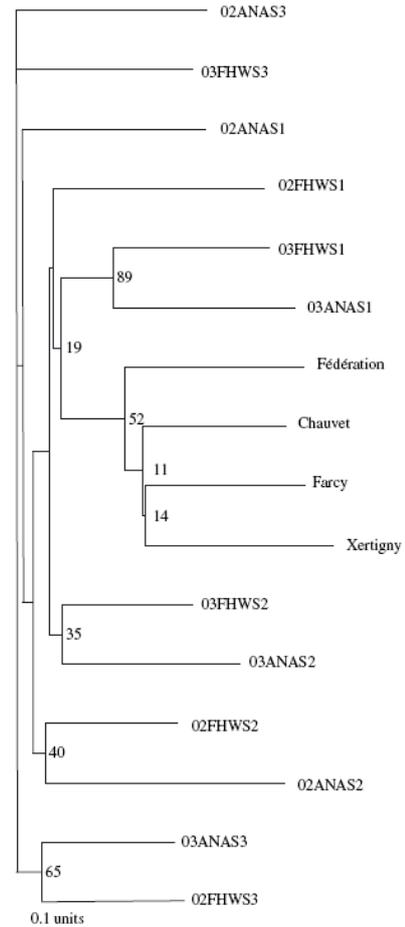


Figure 9. Utilisation combinée d'analyses isotopiques (C et N) et génétiques (6 marqueurs microsatellites) sur alevins de truite à l'émergence pour identifier les ascendances maternelles anadromes (A) et les différences génétiques entre les progénitures des femelles anadromes et résidentes (B). D'après [9] et [15].

Normandie, le ruisseau de la Roche [9] (Figure 9). Les signatures isotopiques typiquement marines d'alevins collectées sur l'ensemble du linéaire du ruisseau nous ont ainsi permis de montrer l'absence d'une ségrégation spatiale entre les frayères de femelles anadromes et non anadromes sur ce cours d'eau.

Suite à l'identification de l'ascendance maternelle des alevins émergents, nous avons réalisé des analyses microsatellites sur les mêmes alevins, c'est-à-dire en connaissant les ascendances maternelles (anadrome ou non). L'hypothèse posée était que si les deux formes en sympatrie sur les frayères ne se reproduisent pas ensemble, alors les progénitures de femelles anadromes devraient diverger génétiquement de celles des femelles non anadromes. L'absence de différence génétique significative (Figure 9) a ainsi permis de prouver que la ségrégation comportementale entre les géniteurs anadromes et non anadromes sur les mêmes sites de fraye, si elle existe, n'est pas d'ampleur suffisante pour limiter les échanges de gènes entre les deux formes [15]. Lorsque des différences génétiques entre individus de truite anadromes et non anadromes sont détectées au sein d'une population, elles sont très probablement dues à des mécanismes d'isolement spatial ou temporel.

Par ailleurs, l'existence d'un pool génétique unique dans ces populations où l'anadromie partielle est présente suggère que l'expression de l'anadromie, ou encore le choix de l'individu en faveur de la migration ou de la sédentarité, n'est pas sous seul contrôle génétique. L'absence d'un polymorphisme génétique indique que l'anadromie partielle ne relève pas de stratégies alternatives, mais qu'elle peut s'apparenter au choix entre deux tactiques alternatives au sein de stratégies mixtes (tactiques d'égal fitness) ou conditionnelles (tactiques d'inégales fitness) selon le modèle théorique de Gross (1996). De plus, le fait qu'une différenciation génétique n'est pas toujours observée entre anadromes et non anadromes suggère clairement que certaines conditions environnementales influencent l'expression des génotypes (plasticité phénotypique) en faveur des migrants. Ainsi, nos travaux indiquent que l'anadromie partielle chez *Salmo trutta* est probablement gouvernée par des interactions entre facteurs génétiques et environnementaux.

Quels sont les contrôles environnementaux de l'anadromie partielle ?

Dans l'hémisphère nord, l'anadromie permet une croissance plus favorable des sub-adultes et adultes en mer où les conditions trophiques sont meilleures (Gross et al. 1988). Notamment, l'existence d'une corrélation positive entre la taille des femelles et leur fécondité (Bagenal 1969, Jonsson 1985, Gross 1987, Morita et al. 1999) entraîne un avantage reproductif évident aux femelles anadromes, qui sont plus grandes à l'âge de la maturité. En première analyse, tout laisse supposer que l'anadromie partielle ou facultative relève d'une stratégie conditionnelle, les fitness associés aux deux tactiques anadrome ou non-anadrome étant d'inégales valeurs (Gross 1996). Les femelles sont souvent plus disposées à la migration anadrome du fait d'un investissement énergétique plus important dans la maturation des gonades par rapport aux mâles. Pour les deux sexes quoi qu'il en soit, un meilleur taux de croissance du subadulte accroît le potentiel reproducteur et peut donner un avantage compétitif lors de l'appariement sexuel sur les frayères (Fleming et Gross 1994, Dodson 1997).

Néanmoins, le coût d'une migration longue est important pour l'individu, et d'une manière générale, la migration est associée à une mortalité accrue ou à une perte d'énergie et de temps durant les déplacements (Alerstam et al. 2003). Pour les poissons anadromes, les besoins énergétiques liés à l'osmorégulation, les risques de prédation et d'infection par des pathogènes sont importants lors des migrations vers l'aval des bassins versants (Jonsson et Jonsson 1993, Bohlin et al. 2001, Kinnison et al 2001). L'augmentation de l'âge à maturité se traduit aussi par un désavantage reproductif chez les anadromes qui manquent les premiers épisodes reproductifs par rapport aux sédentaires. Selon Gross (1987), si l'on admet que les coûts induits par la migration seraient supérieurs aux coûts de la résidence, la migration partielle peut perdurer dans la population si la fitness des migrants dépasse celle des non migrants au cours de la même période de temps. D'un point de vue évolutif, l'anadromie est aussi un moyen de dispersion favorable pour la colonisation de nouveaux milieux et l'adaptation à des environnements fluctuants (Thorpe et al. 1998). Le homing, ou comportement de retour à la rivière natale, n'étant pas strict, l'anadromie permet également d'éviter la consanguinité (Vehanen et al 1999).

Dans le cadre d'une stratégie conditionnelle, l'entrée en migration d'un individu dépend de son statut, la tactique choisie (migration ou sédentarité) lui assurant la meilleure fitness (Gross 1996). D'un point de vue empirique, des études montrent que les facteurs de compétition intra-spécifique peuvent amplifier ou atténuer la transition entre résidence et migration (Morita et al. 2000, Olsson et al. 2006). On sait également que l'expression de la migration peut dépendre de l'âge, du sexe et du statut de dominance (Jonsson 1985, Elliott 1990, Ombredane et al. 1998, Cucherousset et al. 2005a). Ces paramètres sont eux-mêmes reliés plus ou moins directement à la taille des individus, qui semble alors être une composante-clé du déterminisme des tactiques (Hendry et al. 2004) et se trouve très souvent placés au centre d'hypothèses de travail sur la migration.

Les mécanismes d'action de la taille sur la migration peuvent être contradictoires néanmoins. Taille et croissance sont en lien direct avec l'abondance des ressources trophiques, dont la disponibilité pour l'individu est elle-même liée à l'intensité de la compétition en fonction des densités en place. En tout état de cause, lorsque la croissance plafonne dans l'habitat occupé, l'individu doit se déplacer en direction d'une nouvelle ressource après avoir atteint une condition suffisante pour entrer en migration. Selon cette logique, les individus migrants devraient être de taille supérieure aux non migrants. Mais le raisonnement opposé est également possible dans le cas d'espèces territoriales comme la plupart des salmonidés et en condition de forte densité : si la compétition est forte, ce sont les individus de petites tailles, généralement de statut dominé, qui devraient migrer à la recherche de nouvelles ressources.

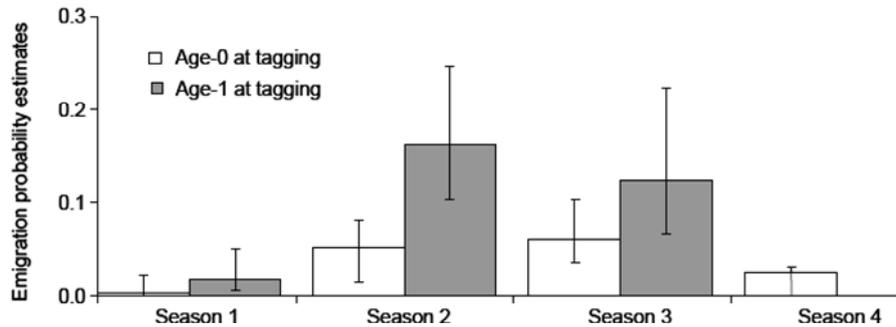
Ces deux raisonnements amènent à des situations opposées pour ce qui concerne le statut des migrants, ce qui pourrait expliquer les divergences de résultats observés dans la littérature. En effet, plusieurs travaux empiriques indiquent que taille et croissance stimulent la migration (Thorpe 1987, Okland et al. 1993, Olsson et al. 2006). En théorie, une taille plus élevée au moment de la migration devrait être favorable au migrant en augmentant sa vitesse de déplacement, son temps de transport et tous les coûts induits en matière de fitness (Hedenstrom 2003). Cependant, un bon nombre d'études montre soit la tendance inverse, à savoir que les non-migrants ont des performances de croissance meilleures (Jonsson 1985, Rikardsen et Elliott 2000, Thiéroult et Dodson 2003), soit une absence de tendance claire (Baglinière et al. 1989, Thiéroult et Dodson 2003).

Nous avons réalisé une analyse approfondie des méthodes utilisées pour mettre en avant les effets de la taille et de la croissance sur la migration, et il s'avère que certaines des conclusions avancées dans les travaux publiés nécessitent reconsidération. En effet, les différences de condition entre les individus migrants et non migrants ne devraient pas être analysées sans prendre en considération les effets d'une mortalité taille-dépendante durant la migration, ou la sélectivité taille-dépendante lors des opérations de capture. Il est facilement concevable que les poissons qui sont entrés en migration ont déjà subi une mortalité taille-dépendante. En conséquence, l'échantillon peut être biaisé en faveur des individus de grande taille, si l'on admet que ces derniers ont une meilleure survie (Sogar 1997). De même, les efficacités de capture chez les salmonidés dépendent de la taille des individus et des méthodes de capture retenues (Zalewski et Cowx, 1990). Même dans les études de type marquage-recapture (Cucherousset et al. 2005a, Ombredane et al. 1998, Olsson et al. 2006), le devenir des poissons non recapturés est inconnu. Les modèles multistrates de capture-recapture, pourtant déjà utilisés pour analyser simultanément la survie et les probabilités de capture et de migration (Pradel et al. 1990, Oro et al. 2004, Labonne et Gaudin 2005, Bradshaw et al. 2007), pourraient permettre d'éviter le piège de l'analyse partielle des données (Zabel et al. 2005).

Dans ce sens, nous avons mis en place une étude de marquage-recapture mettant en jeu plus d'un millier de juvéniles de truite marqués individuellement par PIT et suivis par télémétrie PIT et pêche électrique durant plus d'un an sur le ruisseau de la Roche (Basse Normandie). L'objectif était de tester précisément l'influence de la taille, de l'âge et de la saison sur les probabilités d'émigration des juvéniles du ruisseau, en prenant en compte de possibles différences de survie et de recapture des individus en fonction de leur taille. Un modèle multistrates a permis d'estimer les probabilités de survie et de recapture selon la méthode (pêche ou télémétrie PIT), en fonction de 3 strates de taille des juvéniles (petit, moyen, grand) et une strate correspondant à la

A- Juvenile emigration probability estimates through the study period for the selected model with season and age at tagging ($\Psi\{\text{Season} * \text{Age-at-tagging}\}$, AIC=6713, 28 parameters). **B-** Juvenile emigration probability estimates for the model with season, age at tagging and body length states ($\Psi\{\text{Season} * \text{Age-at-tagging} * \text{body length states}\}$, AIC=6747, 44 parameters). Vertical bars correspond to 95% confidence interval.

A: Model selected



B: Model not selected

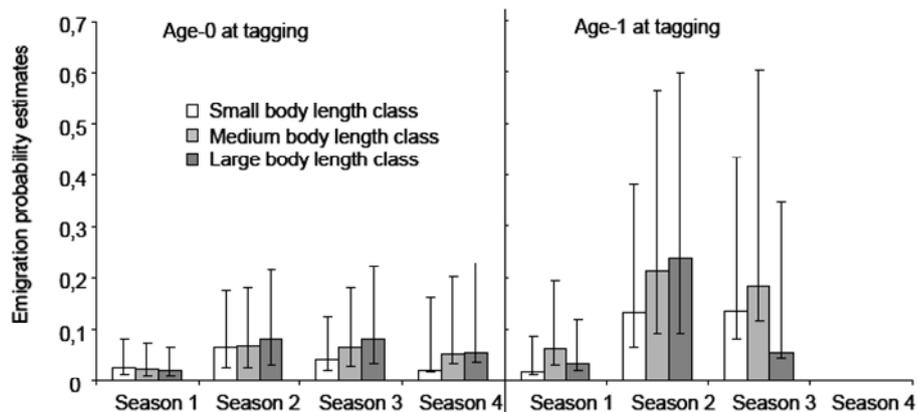


Figure 10. Modèles multistrates sur données capture-marquage-recapture issues d'un marquage massif de juvéniles de truite sur un affluent frayère. Le suivi des déplacements individuels et des trajectoires migratoires a été fait par télémétrie PIT. La prise en compte des mortalités et probabilités de recapture taille-dépendante dans les modèles amène à conclure que la taille du juvénile n'est pas un déterminant significatif pour l'entrée de l'individu en migration (modèle B rejeté). D'après [28].

migration en dehors du ruisseau (émigration). Les probabilités de transition entre les strates ont été estimées, en portant une attention particulière à la strate « émigration » [28].

Nos résultats montrent que les probabilités de survie des poissons marqués sont globalement fortes pour les juvéniles de l'année (>91%) et les juvéniles d'1 an (>73%), et sont plus basses en début d'hiver (novembre – janvier). Le meilleur modèle pour rendre compte des probabilités de migration des juvéniles tient compte de l'âge car les juvéniles d'un an migrent significativement plus, et de la saison car les migrations sont plus fortes en hiver et au printemps (*Figure 10*). Ceci est globalement en accord avec la littérature sur le sujet (Baglinière et al 1989, Carlson et Letcher 2003, Byrne et al. 2004). En revanche, aucun effet significatif de la taille n'a pu être mis en évidence. Ainsi, le risque de biais liés à l'analyse partielle des données pourrait être bien réel dans les travaux publiés, même dans le cas d'études de type marquage-recapture, si le devenir des individus non-recapturés n'est pas pris en compte dans les modèles. Ces biais pourraient être d'autant plus forts que les taux de recapture sont faibles (<10%) ce qui est généralement le cas (e.g. Olsson et al 2006).

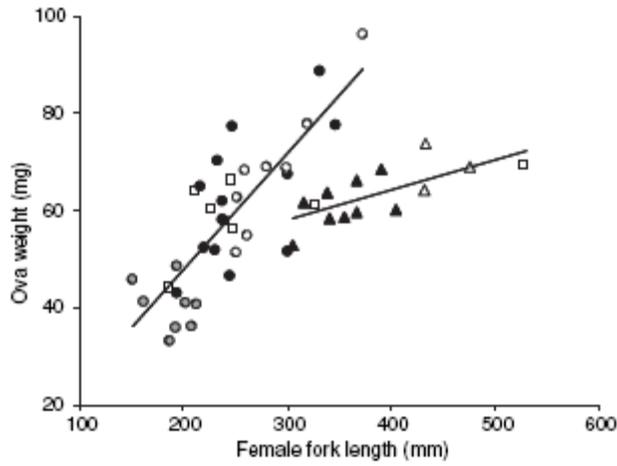
Parallèlement à l'étude des déplacements des juvéniles dans le ruisseau de la Roche, des analyses isotopiques répétées dans le temps sur les mêmes individus n'ont pas permis de révéler des différences de régime alimentaire entre les juvéniles du groupe des migrants et ceux du groupe des résidents. Au-delà du régime alimentaire, de la taille ou de la croissance des individus, c'est l'activité métabolique de l'individu qui pourrait jouer un rôle dans la décision de migrer ou non. Alvarez et Nicieza (2005) soulignent notamment que les liens entre la taille, la croissance et l'activité métabolique ne sont pas nécessairement positifs chez la truite en conditions naturelles. Des approches multidisciplinaires incluant la physiologie seraient maintenant nécessaires pour comprendre ces mécanismes de décisions de la migration (Young et al 2006).

B.1.7- Conséquences populationnelles des migrations

Les possibilités de déplacements et d'utilisation de ressources spatiales et trophiques variées engendrent un polymorphisme phénotypique intra-populationnelle qui peut avoir des conséquences populationnelles importantes. D'une manière générale, les migrations vers des habitats plus favorables à la croissance et à la reproduction concernent un large spectre d'espèces d'insectes, d'oiseaux, de poissons et de mammifères (Alerstam et al. 2003, Dingle et Drake 2007). Au sein de nombreuses populations, on observe couramment l'existence de stratégies de reproduction variées (Thompson et al. 1993, Taborsky 1994) parmi lesquelles l'accès à des habitats plus productifs façonne de fortes différences de traits reproducteurs (Gross et al 1988, Thomaz et al. 1997). De plus, entrer en migration pour atteindre et exploiter d'autres ressources énergétiques présente un enjeu différent selon le sexe, les femelles investissant une plus grande quantité d'énergie durant la vitellogenèse comparativement aux mâles.

Cependant, le déplacement vers un habitat offrant des ressources potentiellement meilleures peut demander à l'individu de satisfaire certains préalables. Des capacités d'ajustement vis-à-vis des fluctuations des conditions de vie qui seront rencontrées au cours de la migration sont souvent nécessaires (Alexander 1998, Pomeroy 2006). Ainsi, la part d'énergie devant être investie pour préparer la migration n'est plus disponible pour la reproduction *sensu stricto* (Ganter et Cooke 1996, Kinnison et al. 2003). Des reproductions immédiates ou différées (post-migration) présentent donc différents avantages pour la femelle en matière de fécondité, qu'il convient de définir en tenant compte des différences de survie pour chaque option migratoire. Ainsi, les migrations et leurs effets sur la survie et le succès reproducteur de l'individu, notamment dans le cas des femelles chez qui l'investissement est plus coûteux, peuvent-elles conduire à des schémas de reproduction très différents au sein d'une même population. Si des liens existent entre traits reproducteurs et traits migratoires, la mise à jour des mécanismes sous-jacents, d'ordre trophique notamment, reste difficile.

A- Average weight of ova per female plotted against female fork length among freshwater-resident (circles, N = 35) and anadromous trout (triangles, N = 14). Total age is represented by different symbol fillings: grey, 2 years old; black, 3 years old; and empty, 4 years old. Females of unknown age (five freshwater resident and two anadromous trout, open squares) are included in the regression analysis.



B- Female fork length plotted against nitrogen (upper panel) and carbon (lower panel) isotopic values of ova, for freshwater-resident trout (closed circles, N = 51) and anadromous trout (open circles, N = 26). Linear regression analyses are displayed when significant.

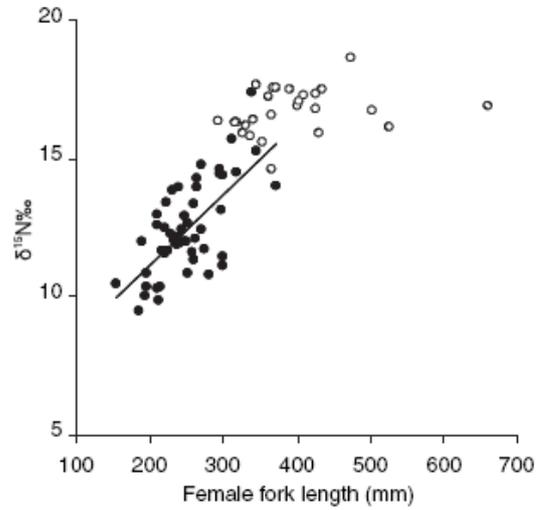


Figure 11. Analyse des caractéristiques des ovules de truite commune en fonction de la taille de la mère, de son âge et son statut migratoire anadrome ou non (A), et en fonction de son régime alimentaire estimé à partir d'analyses isotopiques sur les gonades (B). D'après [21].

Routes migratoires, régimes alimentaires et traits reproducteurs maternelles

La diversité des comportements migratoires chez les salmonidés en fait des modèles de choix pour l'étude des conséquences des migrations sur des traits reproducteurs tels que l'âge et la taille à maturité, le nombre de reproduction, la taille et l'abondance de la progéniture (Kinnison et al 2001, Einum et al. 2004, Fleming et Reynolds 2004). On sait notamment que la taille de l'adulte relève pour partie de son âge, de son histoire migratoire, et que pour les femelles la corpulence influence le nombre et la taille des œufs (Thorpe et al. 1984, Olofsson et Mosegaard 1999, Olsen et Vollestad 2003). On connaît aussi l'existence d'un compromis entre la taille et le nombre d'œufs, la taille optimale de l'œuf n'étant atteinte qu'après un certain nombre de cycles reproductifs chez les espèces itéropares (Kamler, 2005). La taille des œufs est influencée par les conditions environnementales chez les poissons (Johnston et Leggett 2002). Notamment, les ressources trophiques disponibles conditionnent fortement la taille des œufs et plus largement l'ensemble des traits reproducteurs. Cependant, il reste difficile d'identifier formellement les liens entre les patrons migratoires, les opportunités trophiques et les traits reproducteurs en général.

Le cas de la truite commune est intéressant sur cette question des relations entre patrons migratoires et traits reproducteurs. En effet, il existe une très grande variabilité des comportements de migration au sein d'une même population, depuis la résidence stricte en affluents et tête de bassin versant, à la migration avale en rivière, estuaire ou océan (Cucherousset et al 2005a), dont on peut supposer qu'ils offrent des opportunités trophiques très contrastées. Pour comprendre comment les ressources trophiques exploitées au cours des migrations peuvent structurer les principaux traits reproducteurs des femelles (notamment nombre et taille des œufs), nous avons mené une étude sur la population de truite de l'Oir (Manche, Baie du Mont Saint-Michel).

Dans un premier temps, l'analyse des traits reproducteurs de près de 700 femelles matures capturées depuis 1984 sur le cours d'eau a montré qu'environ un tiers des femelles non anadromes atteignent la première maturité dès la fin de leur seconde année (1+), ce phénomène étant très rare chez les individus anadromes [21]. La fécondité augmente en fonction de la taille de la femelle comme montré par plusieurs études (Bagenal 1969, Lobon-Cervia 1997, Jonsson et Jonsson 1999, Gregersen et al. 2006) et indépendamment de son origine migratoire. Par contre, la taille des œufs apparaît relativement stable chez les femelles anadromes et très variable chez les femelles non anadromes.

En ciblant des individus de toutes origines migratrices ou sédentaires lors de leur arrivée sur les habitats de reproduction, les analyses des isotopes stables (C et N) ont été réalisées sur prélèvements d'ovules dans le but d'identifier les orientations trophiques des femelles lors de la maturation des gonades. En effet, l'énergie investie dans les ovules reflète l'origine des proies consommées (Doucett et al 1999, Hobson et al. 2005) pendant la période de maturation des gonades. Des modèles de mélange (Phillips et Gregg 2001) ont été réalisées pour identifier les sources de nourriture pour les femelles non anadromes. Nos résultats montrent que les femelles non anadromes qui ont les œufs les plus gros sont également enrichies en $\delta^{15}\text{N}$ (Figure 11) suggérant un passage à la piscivorie lors qu'elles vieillissent et à la faveur de migrations vers l'aval sur le bassin versant. Des analyses similaires sur les ovules de femelles anadromes indiquent un niveau trophique identique quelque soit la taille de la femelle, probablement piscivore (Knutsen et al. 2001, Rikardsen et al 2007), et malgré une tendance à la migration plus loin des côtes ($\delta^{13}\text{C}$ enrichis) pour les femelles plus âgées [21].

D'autre part, il apparaît que les femelles anadromes investissent dans un nombre d'œufs plus élevé plutôt que dans des œufs plus gros, puisqu'elles font des œufs plus petits que les femelles non anadromes de corpulence identique (Figure 11). Cette apparente différence de taille optimale de l'œuf entre les deux types migratoires pourrait s'expliquer par des différences de statut énergétique. En effet, les rapports C/N utilisés comme proxy de la composition en lipides dans les tissus (Post et al. 2007) suggèrent de plus fortes teneurs lipidiques dans les ovules des femelles anadromes. Ainsi, nos résultats suggèrent que les femelles non anadromes investissent dans des œufs plus gros pour compenser un déficit énergétique par rapport aux femelles anadromes [21].

Chez les femelles non anadromes, l'investissement dans des œufs de plus en plus gros quand les individus vieillissent serait lié à un changement de niveau trophique en fonction de l'âge et

selon un continuum allant de l'insectivorie à la piscivorie, des têtes de bassin versant vers l'aval où les ressources trophiques sont plus avantageuses. A l'inverse, les femelles anadromes investissent dans un grand nombre d'œufs de taille homogènes, ce qui serait lié à la présence d'un seul niveau trophique (piscivorie), à l'abondance et à la qualité énergétique des proies en milieu océanique. Des différences d'abondance et de qualité nutritionnelle des proies en rivière et en mer pourraient alors expliquer l'existence de différences de tailles optimales des œufs entre les femelles anadromes et non anadromes. Ainsi, le succès reproducteur des femelles de truite commune serait le résultat d'un compromis entre le nombre d'œufs, leur taille et leur qualité énergétique.

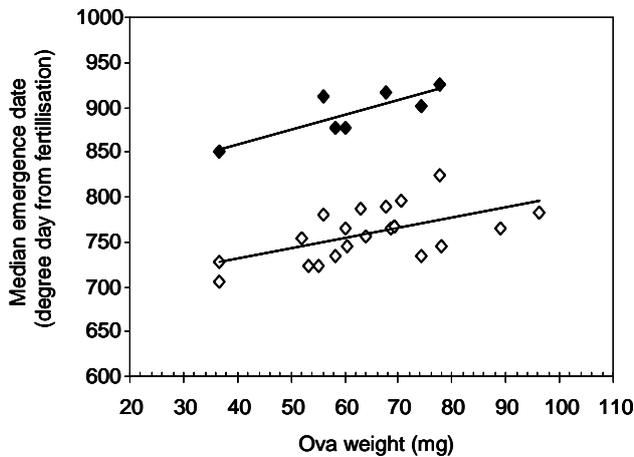
Conséquences d'un effet maternel *via* la taille des œufs

Pour Hendry et al (2001), l'existence d'une hétérogénéité de taille des œufs au sein d'une même ponte serait liée au fait que certaines tailles présentent des avantages différents en fonction des conditions environnementales fluctuantes. En d'autres termes, la taille optimale serait ajustée aux conditions environnementales standards, comme selon le modèle proposé par Smith et Fretwell (1974), et la variabilité de taille permettrait une survie minimale en cas de conditions plus exceptionnelles. Par exemple, les œufs les plus gros au sein d'une même ponte peuvent être plus ou moins sensibles à certains stress environnementaux (Hendry et al. 2001, Einum et al. 2002, Rombough 2007). De plus, les effets de la taille initiale de l'ovule peuvent perdurer au-delà du développement embryonnaire, une plus grande taille à la naissance pouvant être synonyme d'une meilleure survie du juvénile (Heath et al. 1999), de meilleures capacités de croissance et de compétition vis-à-vis des congénères (Einum et Fleming 1999, Bujold et al. 2004). Ainsi sur le plan théorique, le compromis entre le nombre d'œuf et leur taille correspond pour la mère à un compromis entre le nombre de descendants produits (c'est-à-dire le nombre de copie de ses gènes) et la fitness de chaque descendant (Einum et Fleming 2000).

La taille de l'ovule et/ou celle de la progéniture est l'un des traits maternels dont les effets, désignés sous le terme d'effets maternels, pourraient avoir une importance non négligeable dans les phénomènes évolutifs (Rasanen et Kruuk 2007). D'une manière générale, on parle d'effets maternels lorsque le phénotype de la mère modifie le phénotype de la descendance, ce phénomène venant s'ajouter aux effets directs des gènes maternels et éventuellement aux interactions gènes-environnement. Ils sont observés chez de nombreuses espèces animales (Bernardo 1996, Mousseau et Fox 1998) et concernent une très large gamme de traits maternels et de traits des descendants, par exemple la structure de la capsule chorionique et la croissance des embryons (Rasanen et al 2005), ou le choix de la plante hôte et la morphologie du parasite (Carroll et al 2001). En fait, un effet maternel peut avoir une conséquence évolutive si en modifiant le phénotype de la descendance, il accélère le processus de sélection de certains variants et amplifie la vitesse de divergence entre deux populations. Il se peut également qu'il facilite la persistance des populations dans un contexte d'environnement fluctuant en augmentant le phénomène de plasticité phénotypique.

La forte variabilité de la taille de œufs observée chez les poissons en conditions naturelles (Rombough 1985, Tyler et Sumper 1996, Einum et al 2004) est à l'origine des nombreuses hypothèses sur les effets maternels que l'on rencontre dans cette littérature. Elles sont cependant rarement étayées par des données issues de situations en conditions naturelles. Chez les salmonidés notamment, la taille initiale de l'ovule est souvent corrélée à celle des alevins à l'émergence (Beacham et al. 1985, Ojanguren et al. 1996, Einum et Fleming 2000). Les alevins les plus grands à l'émergence pouvant bénéficier d'une meilleure survie et d'une meilleure croissance (Elliott 1990, Einum et al 2002), il est couramment admis que la taille de l'œuf entraîne des différences de performances ultérieures chez le juvénile. De même, la taille de l'ovule est corrélée à la durée du développement embryonnaire (Rombough 1985). La sortie précoce des alevins de la frayère pour commencer leur vie en eau libre favorisant l'accès aux postes d'alimentation et l'établissement de la dominance chez les juvéniles (O'Connor et al. 2000, Harwood et al. 2003), il est couramment considéré que la taille de l'ovule influence la date de début de vie en eau libre (émergence) des juvéniles. Aucune validation de ces hypothèses n'est pourtant disponible.

A- Time to emergence for alevins from different ova size after incubation in normoxic (open symbols) and hypoxic (closed symbols) conditions. Linear regressions are displayed when significant.



B- Juvenile weight at emergence, and 15 and 30 days after emergence as a function of initial ova size. Juveniles were fed in experimental tanks with similar daily ration. Linear regressions are displayed when significant.

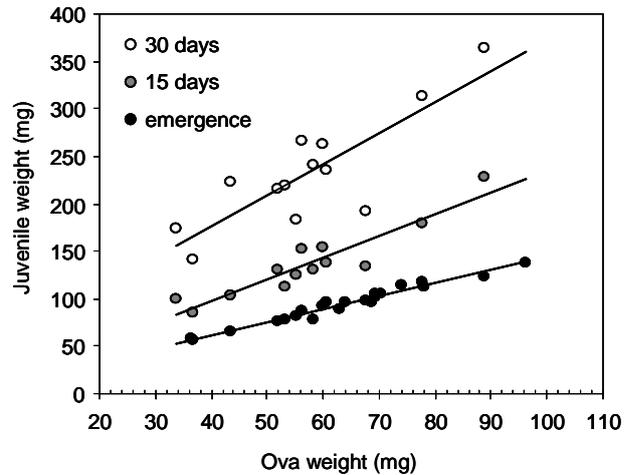
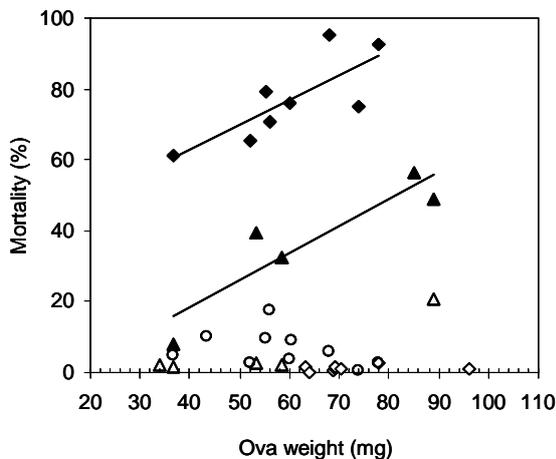


Figure 12. Importance de la taille de l'ovule de truite commune sur les performances ultérieures du juvénile, notamment pour le patron d'émergence (A) et la croissance post-émergence (B). D'après [29].

A- Survival of embryos from different ova size when incubated in normoxic (open symbols) and hypoxic conditions (closed triangles = moderate stress, closed diamonds = severe stress). Linear regressions are displayed when significant.



B- (a) Mean (\pm SD) proportion of alevins that swim in the water column, and (b) mean (\pm SD) number of alevins eaten by sculpin *Cottus gobio* in experimental channels, after being exposed to hypoxia (solid bars) or normoxia (open bars) as embryos.

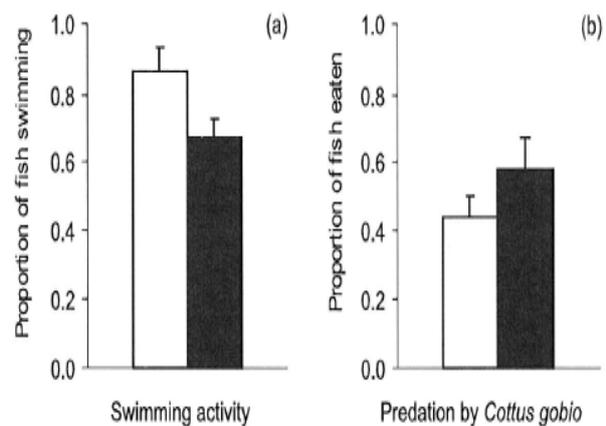


Figure 13. Incidences des conditions environnementales, ici la désoxygénation des substrats de reproduction, sur le devenir de la progéniture. Les effets immédiats sur la survie des embryons (A) dépendent de la taille de l'ovule produit par la mère. Il existe aussi des effets décalés dans le temps (B) et qui touchent le comportement et la survie au stade juvénile. D'après [19] et [29].

Nous avons donc réalisé une série d'expériences en milieu contrôlé sur la truite commune dans le but d'étudier l'hypothèse d'un effet maternel sur la survie embryonnaire et les performances des juvéniles *via* la taille initiale des ovules [29]. Pour éviter l'écueil d'une analyse partielle des mécanismes en jeu et de leurs conséquences, nous avons travaillé à deux niveaux d'oxygène dissous, normoxie et hypoxie, selon l'hypothèse qu'une interaction entre conditions environnementales et taille de l'ovule pourrait moduler l'effet maternel observé. Nos résultats sur les progénitures de plus de vingt femelles mettent en évidence que les embryons issus de petits ovules se développent plus rapidement et qu'ils émergent significativement plus tôt des graviers (*Figure 12*). Ce résultat apporte la première validation expérimentale de l'existence d'une corrélation positive entre la taille et l'ovule et la date de début de la période juvénile, les conditions hypoxiques dans la frayère pouvant fortement retarder l'émergence néanmoins [29].

Il est également apparu que la taille des ovules est fortement corrélée à celle des alevins émergents, et que l'avantage lié à la taille initiale peut perdurer au moins pendant tout le premier mois de vie du juvénile (*Figure 12*). Ainsi l'âge, la taille, les caractéristiques migratoires et les ressources trophiques utilisées par les femelles jouant sur la taille des ovules, les paramètres de vie de la mère peuvent modifier potentiellement la fitness de sa progéniture (*i.e.* la survie, la taille et la croissance initiale des alevins). Replacé dans le contexte des migrations partielles chez la truite commune, les femelles résidentes et matures précoces gagnent une année de reproduction et ainsi capitalisent le nombre de copies des gènes qu'elles dispersent au cours de leur vie, mais en sacrifiant la fitness de leur progéniture (alevins de petites tailles) à la manière de « mauvaises mères ». Par contre en grandissant, elles deviennent de « bonnes mères » en produisant des ovules de taille et qualité optimale, ce qui revient à miser sur la fitness de sa progéniture (alevins plus gros) et non son abondance. Les femelles de tactique anadrome quant à elles disséminent des alevins de taille standard et issus d'ovules de taille et de qualité optimale. Elles compensent l'impasse faite sur la reproduction précoce par une fécondité plus forte en relation avec leur taille plus grande, mais au risque d'une mortalité accrue durant la migration. L'inégalité des fitness observée chez les femelles des deux types migratoires, anadrome ou non dans le contexte de populations à migration partielles, suggère que ces deux tactiques se maintiennent dans la population sous la forme de stratégie conditionnelle selon le modèle proposé par Gross (1996). Si tel est le cas cependant, le déterminant de la migration qui doit dépendre du statut individuel au moment du départ en migration, peut être en relation avec son statut métabolique comme suggéré plus haut, reste encore à identifier.

Cependant l'histoire est certainement plus complexe. En fait, les conditions environnementales pourraient modifier les avantages donnés aux différents phénotypes maternels en relation avec le statut migratoire de la mère. Par exemple, nous avons montré qu'il existe un effet de la taille des ovules sur la survie des embryons en conditions hypoxiques, les ovules les plus gros étant plus sensibles à l'hypoxie, alors qu'aucune différence n'est visible en normoxie (*Figure 13*) [29]. De plus, le stress hypoxique, qui touche préférentiellement la progéniture des femelles produisant des ovules de grande taille, peut avoir des effets négatifs sur les juvéniles en affectant leurs capacités de nage, augmentant ainsi leur vulnérabilité à la prédation (*Figure 13*) [19]. Ce phénomène, que nous avons décrit pour la première fois chez une espèce de poisson d'eau douce sous le nom d'effet différé ou « carry over effect » (Roussel 2007), montre que des stress sub-létaux intervenant à un stade précoce durant le développement peuvent avoir des conséquences majeures sur la progéniture à des stades de développement ultérieurs. Les effets carry-over impliquant des stress environnementaux liés aux conditions d'habitat pourraient contribuer à la forte variabilité phénotypique observée dans le milieu naturel chez les juvéniles de salmonidés, et par conséquent être une source significative de variation de leur fitness [19]. Ainsi, les femelles non anadromes opteraient pour un bet-edges de type diversifié (Philippi et Seger 1989), c'est-à-dire qu'elles garderaient une possibilité d'ajustement aux conditions environnementales changeantes grâce à la production d'œufs de tailles variables. A l'inverse, la tactique des femelles anadromes est de produire des œufs de taille proche de l'optimale, c'est-à-dire particulièrement efficace dans des conditions environnementales plus stables (*Figure 14*).

Finalement, en cas de modification forte des conditions d'incubation dans les cours d'eau en lien avec l'anthropisation des habitats par colmatage des fonds, on peut penser que la tactique anadrome serait plus sévèrement touchée. Cette conclusion semble conforter l'hypothèse selon

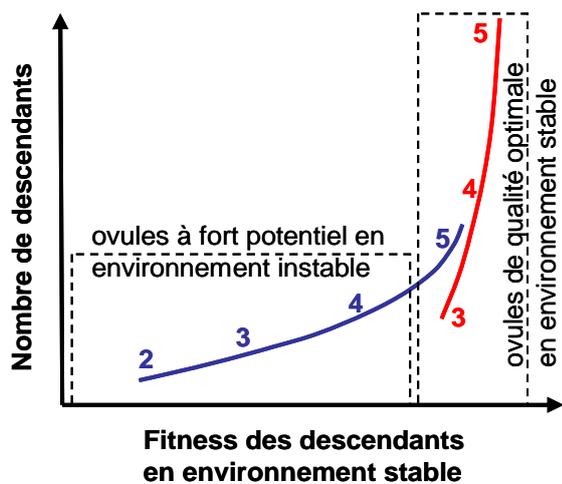


Figure 14. Compromis entre le nombre d'ovules produit par la mère et la fitness des descendants chez *Salmo trutta*. Les chiffres indiquent l'âge de la mère à partir de sa première reproduction. Malgré l'impasse sur la reproduction précoce et si elle survit aux risques associés à la migration, la truite anadrome (courbe rouge) produit une progéniture plus abondante que la truite non anadrome (courbe bleue) au même âge. Dès la première reproduction, la taille et la qualité des œufs de femelles anadromes assurent une fitness optimale aux juvéniles de sa progéniture dans des frayères et nurseries aux conditions environnementales stables. La truite non anadrome se reproduit plus jeune et produit des

ovules de tailles variables. En conditions environnementales stabilisées, ses ovules sont de taille et qualité sub-optimales lors des premières reproductions, ce qui revient à sacrifier la fitness de sa progéniture pour augmenter le nombre de copies de ses gènes dans sa descendance. Dans un contexte incertain de dégradation de la qualité des habitats dulçaquicoles cependant, les ovules de petites tailles pourraient être avantageux. L'hétérogénéité de taille des ovules chez les femelles non anadromes représente pour l'espèce un avantage face aux fluctuations de qualité des substrats de reproduction. Données non publiées (Roussel J-M. Acolas M-L.).

laquelle la truite commune aurait une origine dulçaquicole (Dodson et al 2009), l'anadromie facultative étant apparue à la faveur d'une période de stabilité des conditions de vie dans le bassin versant originel. Dans ces conditions, l'anadromie partielle confère la capacité d'expansion et de colonisation de nouveaux bassins versant, précieuse à cette espèce diadrome.

B.1.8- Perspectives

Une grande partie de mes recherches a porté sur l'étude des comportements des poissons pour comprendre les mécanismes de sélection des ressources et leurs déplacements. Au cours de mes premiers travaux, j'ai plus particulièrement privilégié une approche en écologie comportementale, en replaçant le rôle du comportement au centre de l'analyse de la survie, du succès reproducteur des individus et de la répartition de leurs abondances. Soutenus par la mise en œuvre de méthodologies innovantes (PIT, isotopes stables), ces travaux nous ont permis de mettre à jour certains mécanismes liés à la recherche des ressources trophiques, ainsi que les choix d'habitat en conditions environnementales extrêmes.

Par la suite, j'ai étendu la problématique à l'analyse des conséquences populationnelles, dans le cadre de l'expression des tactiques migratoires incluant l'anadromie. Les travaux sur la truite ont eu pour ambition de faire une lecture conjointe des traits migratoires, trophiques et reproducteurs des femelles, pour aboutir à un schéma simple décrivant les avantages de chaque tactique (*Figure 14*). Parallèlement, les travaux en écologie expérimentale ont permis d'étudier la survie et la fitness des progénitures soumises à des situations de stress réalistes par rapport aux conditions naturelles. Ces tests sont particulièrement utiles car ils donnent des indications précises sur les avantages potentiels des différents phénotypes ou tactiques face à des changements de leur milieu de vie, en lien avec les activités humaines.

Pour ce qui concerne la suite de mes recherches sur le thème de la sélection des ressources et des déplacements, un certain nombre de projets sont d'ores-et-déjà engagés ou envisagés :

1- Suite des investigations sur les effets maternelles chez la truite, un travail est prévu sur les interactions génétique – environnement et leur rôle dans l'expression des stratégies migratoires et l'adaptation des populations de saumon atlantique françaises. On assiste depuis quelques années à l'émergence d'un phénotype particulier de sédentarisation chez les espèces diadromes, avec notamment chez le saumon Atlantique des mâles qui ont la capacité d'être mature précocement, sans migrer en mer. La modification des conditions de vie en eau douce pourrait favoriser cette sédentarisation et les cycles de vie courts. Il s'agit dans un premier temps de tester l'existence ou non d'une adaptation locale au niveau des 4 grandes entités génétiques présentes en France (Bretagne Nord, Bretagne Sud, Allier, Gaves Adour) qui ont des niveaux d'abondance de mâles précoces assez contrastés. Des fécondations artificielles intra- et inter-populations, suivi de l'élevage des progénitures en conditions standard et stressantes (désoxygénation de l'eau, augmentation des températures et de la pression pathogène) sont programmés pour étudier les phénomènes adaptatifs en cours dans le cadre des changements globaux. Ce projet est le fruit d'un premier travail réalisé dans le cadre du Master 2 de L. Marie-Orléach (Université Rennes 1, M2- EFCE 2008-2009). Il bénéficiera dès l'automne 2009 d'une bourse de thèse ministérielle délivrée par l'Ecole Doctorale VAS. Il est réalisé en collaboration étroite dans l'équipe avec G. Evanno.

2- Il me semble important, une fois soulevé le problème de désoxygénation des substrats de reproduction des salmonidés dans les rivières, d'étudier plus spécifiquement les causes d'un tel phénomène pour mieux en apprécier les conséquences sur les populations. Il est ici proposé de travailler en amont des problèmes de dégradation des substrats par les matières fines, en étudiant les relations entre occupation des sols sur les bassins versants et intensité des transferts de matières particulaires vers les habitats aquatiques, responsables du colmatage des substrats et de leur désoxygénation. L'objectif est d'identifier plus spécifiquement les interactions bassins versants - hydroclimat (précipitations et débit) et leurs effets sur les quantités de matières fines dans le cours d'eau. Ce travail fait en parti l'objet du stage de Master en cours de F. Martignac

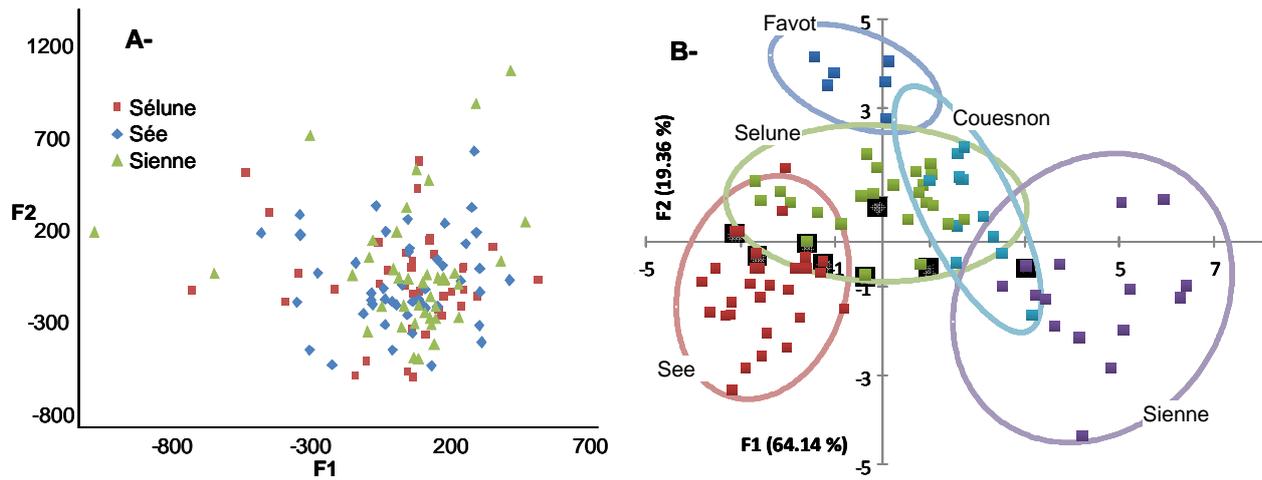


Figure 15. Etude de la population de saumon atlantique dans les principaux cours d'eau de la baie du Mont Saint-Michel, par une approche combinant analyses génétiques (A) et microchimiques sur les otolithes (B). L'analyse génétique (17 marqueurs microsatellites) ne permet pas de distinguer l'origine des poissons issus des 3 principales rivières ; les flux géniques entre les cours d'eau sont importants et les stocks ne sont pas génétiquement différents. Par analyse microchimique sur otolithe (14 éléments dont 3 éléments à 2 isotopes stables), on peut distinguer l'origine géographique des individus, et ainsi réassigner les individus migrants à leur rivière natale. Données non publiées (C. Perrier, J-M. Roussel, J-L. Baglinière).

(Université de Rennes 1, M2- GHBV, 2008-2009), et des projets sont en discussion avec C. Grimaldi et C. Gascuel de l'UMR Sol Agro-hydrosystème et Spatialisation (INRA-Agrocampus Ouest à Rennes).

3- L'analyse des éléments rares comme traceurs naturels des déplacements chez les poissons est une méthode qui se développe et sur laquelle j'ai voulu investir récemment. Elle semble une voie prometteuse alors que les coûts des analyses diminuent. Notamment, les analyses par ablation laser (LA-ICPMS) sur tissus durs (otolithe par exemple) sont particulièrement adaptées pour retracer les déplacements chez les poissons. Dans le cadre de la thèse de C. Perrier sur les populations de saumon atlantique, une étude couplant microchimie et génétique a été entreprise pour quantifier les échanges d'individus et de gènes entre les bassins versant de la baie du Mont Saint-Michel (*Figure 15*). Les résultats montrent la complémentarité des deux types d'analyse. A nouveau, le couplage des analyses microchimiques (histoire géographique), isotopiques (orientations trophiques sur C et N), et génétiques (origine et fonctionnement des populations), paraît une voie d'avenir pour les recherches sur l'écologie des populations de poisson.

En termes d'évolution de ma thématique de recherche, une part prépondérante de mes travaux s'oriente actuellement sur les thèmes de l'écologie trophique et des transferts de matière et d'énergie dans les écosystèmes aquatiques. Ces thèmes ne sont pas complètement nouveaux cependant. Dans le cadre de l'étude des migrations anadromes notamment, le rôle des apports marins (nutriments et matière organique) sur les réseaux trophiques dulçaquicoles a donné lieu à des résultats originaux sur les voies préférentielles d'assimilation [25]. Dans cette nouvelle direction, des projets sont d'ores-et-déjà engagés et d'autres sont en préparation.

4- L'analyse des transferts d'énergie de l'océan vers les cours d'eau se heurte au problème de la complexité des écosystèmes récepteurs sous nos latitudes, notamment du fait de la prépondérance de sources anthropiques d'énergie qui les traversent. Les rivières des terres australes présentent en cela les conditions idéales, c'est-à-dire absence de perturbations anthropiques. De plus, elles sont vierges de toute faune ichtyologique. Sur les îles Kerguelen, des salmonidés migrateurs ont été introduits lors des 40 dernières années. Certaines rivières ont été naturellement colonisées par la truite commune *Salmo trutta* et des populations s'y sont implantées. L'un des mécanismes pouvant expliquer ce basculement est que les truites anadromes pourraient, par transport d'énergie de l'océan vers la rivière, créer les conditions favorables à l'installation de populations résidentes en quelques générations seulement. Cette hypothèse fait l'objet d'un projet de recherche en collaboration avec Rick Cunjak (University of New Brunswick, Canada) et Thierry Caquet (UMR ESE Rennes), inclus dans un programme plus large sur les îles Kerguelen piloté par Philippe Gaudin et Jacques Labonne (UMR ECOBIOP, INRA - Université de Pau et des Pays de l'Adour). Une demande de financement à l'ANR 6^{ème} extinction est actuellement en cours.

5- Les transferts d'énergie peuvent également exister de la rivière vers l'océan, en tout cas vers la zone estuarienne et littorale. Ces habitats sont d'un intérêt fondamental pour de nombreuses espèces de poissons qui y passe une partie de leur cycle de vie, souvent la période juvénile. C'est le cas pour les nurseries de sole *Solea solea*, espèce qui présente par ailleurs un intérêt halieutique. Le travail de thèse en cours de Caroline Kosteki, en collaboration avec O. Le Pape (UMR ESE) et Nicolas Desroy (IFREMER Dinard) a notamment pour objectif d'analyser les réseaux trophiques benthiques (sources d'énergie et transfert) supports de l'espèce grâce à une approche d'écologie isotopique à laquelle je collabore tout particulièrement. Ce travail a mis en évidence le rôle des apports de matière organique d'origine terrigène modulé par les précipitations saisonnières et les débits des fleuves sur le fonctionnement de ces nurseries [26]. La matière assimilée par les soles et les niches trophiques estimées par analyses isotopiques suggèrent un comportement alimentaire plutôt ciblé et très comparable d'une nurserie à une autre, ce que doivent confirmer les investigations en cours.

6- L'analyse des effets de sources anthropiques d'énergie sur le fonctionnement du réseau trophique dans les écosystèmes récepteurs est une thématique proche et qui vient d'obtenir un co-financement de thèse INRA - Région Bretagne au concours 2009 de l'Ecole Doctorale VAS

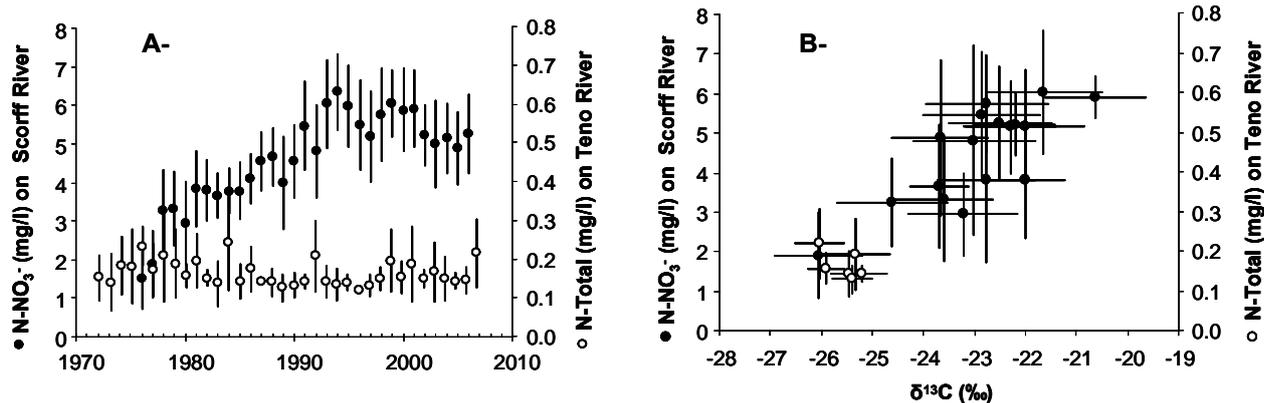


Figure 16. Evolution des teneurs en azote dissous dans l'eau des rivières Scorff (Bretagne) et Teno (Finlande) au cours des 4 dernières décades (A), et analyses des isotopes stables du carbone dans les écailles de juvéniles de saumon sur la même période (B). Les activités humaines sur le bassin versant du Scorff ont entraîné une forte augmentation des teneurs en N dissous, contrairement à la rivière Teno en Laponie. L'enrichissement en ¹³C observé sur les saumons du Scorff correspond aux années où les apports d'azote anthropique sont forts. Ce phénomène s'explique par une demande en carbone atmosphérique plus forte au niveau des producteurs primaires (algues, macrophytes) lorsque l'azote anthropique dissous augmente (eutrophisation). Il est ici détecté sur les juvéniles de saumon qui sont des prédateurs invertivores de la chaîne alimentaire de ces cours d'eau. D'après [31].

Rennes 1. En collaboration avec Hervé Le Bris (UMR ESE), il s'agit ici d'étudier les mécanismes d'assimilation et de transfert de l'énergie anthropique en provenance des fermes aquacoles dans l'édifice trophique des écosystèmes récepteurs aux zones d'impacts. L'utilisation de métriques isotopiques visant à caractériser, de manière macroscopique et synthétique, la structure et les perturbations des niches et des réseaux trophiques, sera particulièrement appropriée à cette problématique. En identifiant les phénomènes en jeu, ce travail sur les incidences environnementales des fermes aquacoles aura pour objectif finalisé de proposer des solutions visant à réduire l'emprunte environnementale de ce type d'activité, en s'appuyant sur l'analyse parallèle des bilans de biomasse (analyse des cycles de vie) dans les fermes aquacoles. Ce travail se déroulera en collaboration avec Joël Aubin (UMR SAS, INRA Rennes) et dans le cadre d'un programme financé par le Ministère de l'Agriculture et de la Pêche sur l'aquaculture durable (programme PROPRES).

7- Finalement, les effets de pollutions azotées diffuses liées aux activités à une échelle plus large sur le bassin versant, a fait l'objet d'une étude qui se termine dans le cadre d'un programme de recherche sur les changements climatiques du MEDAT (GICC 2). Grâce aux collections d'écailles archivées au niveau européen par de nombreux organismes, il est possible de faire des analyses isotopiques sur des échelles de temps et d'espace significatives. Les travaux initiés dans le cadre du Master 1 de Charles Perrier (M1- GIBV Rennes 1) et en collaboration avec Pascal Riera (Station Biologique de Roscoff) en sont un exemple. Nous avons analysé les isotopes stables du carbone et de l'azote dans des écailles de saumon Atlantique datant pour les plus anciennes d'une quarantaine d'années (*Figure 16*). Ce travail permet de retracer l'histoire récente des réseaux trophiques de deux cours d'eau présentant des situations contrastées en France et en Finlande [31]. Les travaux basés sur l'analyse des échantillons archivés (marqueurs génétiques, isotopiques, microchimiques) ouvrent une des voies de recherche privilégiée pour l'avenir.

B.2- Activité d'encadrement

C'est au cours de ma thèse que j'ai réalisé un premier travail d'encadrant. Durant l'été 1997, Anthony Claude était employé comme technicien contractuel pour l'une des expériences mises en place dans mon projet doctoral. Il s'agissait d'opérations de terrain sur la rivière Scorff (plongée, relevés comportementaux et mesures d'habitat) et de traitement de données. Ce travail sur le thème de la sélection des habitats par la truite en rivière a donné lieu à une co-publication avec Anthony et ma directrice de thèse, Agnès Bardonnnet (INRA) [6].

Par la suite, le choix d'un post-doc à l'Université du Nouveau Brunswick (CAN) a été déterminant pour ma carrière et les premiers encadrements d'étudiant réalisés. Le sujet proposé par Rick Cunjak (UNB) m'a permis d'investir un nouveau domaine de recherche basé sur l'étude des trajectoires individuelles d'histoires de vie, grâce au marquage électronique individuel PIT (Passive Integrated Transponder) et au développement de nouvelles méthodes pour la télémétrie. J'ai participé en 2002 et 2003 à l'encadrement de deux étudiants de l'UNB, Tommi Linnansaari (PhD candidate) et Rachel Keeler (undergraduate), sur des sujets méthodologiques en lien avec la télémétrie PIT. Pour Tommi qui était alors en début de thèse, il s'agissait de mettre au point une partie des protocoles utilisés dans la suite de son projet [17].

Le travail de Rachel a été réalisé parallèlement à celui de Julien Cucherousset en France en 2003. L'objectif était de mettre au point et tester de nouveaux prototypes des détecteurs PIT basés sur des technologies différentes et compatibles avec des transponders de plus petite dimension. Il s'agissait de pouvoir étudier des spécimens de taille plus petite grâce aux méthodes de télémétrie PIT. Pour Julien, alors étudiant en Master 2 (EEE, VAS Rennes). L'outil développé a été utilisé par la suite dans son programme de thèse. De plus les prototypes mis au point et testés *in situ* ont également été utilisés pour la thèse de Marie-Laure Acolas (voir plus loin). D'un point de vue valorisation, le travail de Rachel et Julien a fait l'objet d'une co-publication [12].

En 2003, je me suis impliqué dans le projet de thèse de Katia Charles, à la demande de ses co-encadrants Jean-Luc Baglinière (INRA, directeur de l'Unité) et Dominique Ombredane (Agrocampus Ouest). Le sujet de Katia était orienté sur la recherche des déterminants génétiques de l'anadromie chez la truite commune. De mon côté, j'avais commencé à utiliser les isotopes stables au cours de deux séjours au Canadian Rivers Institute en 2001 et 2002, en collaboration avec Rick Cunjak. Ayant vu l'intérêt que les isotopes stables C et N pouvaient avoir pour la problématique de recherche de Katia, j'ai proposé que nous mettions en œuvre une approche reposant sur un couplage d'analyses microsatellite et isotopique. L'objectif était d'analyser la différenciation génétique entre des progénitures d'ascendances maternelles variées, pour statuer définitivement sur l'existence de croisement des géniteurs de différents types migratoires sur les frayères. Ce travail a été le premier du genre et il a conduit à deux publications avec Katia [9] [15].

Dans la continuité de la problématique de thèse de Katia, j'ai co-encadré la thèse de Marie-Laure Acolas dès 2005 avec Jean-Luc Baglinière. Il s'agissait de rechercher les déterminants environnementaux de la migration chez la truite, grâce à une approche mêlant des opérations *in situ* et au laboratoire. Les aspects expérimentaux sur les effets maternels et la qualité du substrat ont été développés dans le cadre d'un programme national ECOGER sur les paysages agricoles et les impacts écologiques en rivière. Antoine Beaufour, étudiant co-encadré (Master 2 EEE, VAS Rennes) est également intervenu sur ce programme. En milieu naturel, Marie-Laure a d'abord mis en œuvre une approche originale pour l'étude des traits reproducteurs des femelles, basée sur l'analyse des ratios isotopiques du carbone et de l'azote dans les gonades. En utilisant également les détecteurs PIT mis au point, une analyse de la dispersion des juvéniles à l'échelle d'un affluent frayère a été entreprise par suivi télémétrique et élaboration de modèles de type marquage-recapture. Dès sa fin de thèse, Marie-Laure a été recrutée comme ingénieure de recherche au Cémagref de Bordeaux grâce notamment à ses compétences en télémétrie poisson. La valorisation de ses travaux de thèse sous forme de publications en a été retardée, les

deux articles étant parus avant la soutenance [20] [21] devant être complétés par deux manuscrits à soumettre dans les mois qui viennent [28] [30].

Les méthodes d'analyses isotopiques développées ont également servi pour l'étude des mécanismes trophiques en jeu dans la sélection des ressources par les poissons et leur déplacement. Sur ce thème en 2003, Julien Cucherousset m'a sollicité pour participer à son encadrement de thèse (Université Rennes 1). Plus particulièrement, il s'agissait de mettre en place une étude mêlant isotopie et télémétrie PIT sur juvéniles de brochet dans des situations écologiques propres aux milieux temporairement inondés (marais de Brière). Ce travail a permis d'élargir mes recherches vers d'autres types d'écosystèmes aquatiques, tout en se plaçant en continuité de travaux antérieurs sur les conditions d'habitat extrêmes. Deux premières publications ont été réalisées [18] [23], et une valorisation d'ensemble de ce travail est en cours grâce à la mise en place de modèles individus centrés (IBM, post-doc en cours de Julien à l'Université de Bornemouth, UK). Une présentation orale au 94^{ème} congrès annuel de l'Ecological Society of America (Albuquerque, New Mexico, Août 2009) sera faite par Julien sur le sujet.

Les étudiants en Master que j'ai co-encadrés ont généralement participé à différents programmes de recherches en cours dans l'équipe. Antoine Beaufour (Master 2 EEE, VAS Rennes1) a contribué au programme ECOGER par son étude sur la survie embryolaire *in situ* d'œufs de truite de différentes origines maternelles. Pour Charles Perrier (Master 1 GIBV, VAS Rennes 1), l'objectif était de faire une analyse rétrospective des teneurs isotopiques pour C et N dans des collections d'écaillés de saumon atlantique, dans le cadre du programme GICC du MEDDAD sur les changements climatiques. Ce travail avec Charles a donné lieu à une publication dans les actes du congrès 2006 de l'American Fisheries Society [24]. Un article plus complet sur l'anthropisation des cours d'eau est en préparation [32]. Par ailleurs, il correspond à l'évolution actuelle de ma problématique de recherche sur l'origine et les transferts de matière et d'énergie au sein des écosystèmes.

En 2009, j'ai co-encadré trois étudiants en Master 2. François Martignac (Master 2 GHBV, VAS Rennes 1) travaille sur l'évolution des habitats aquatiques en rivière face aux changements climatiques (programme CLIMASTER) en collaboration avec Jean-Luc Baglinière. Lucas Marie-Orléach (Master 2 ECFE, VAS Rennes 1) a travaillé sur l'adaptation du saumon atlantique aux conditions de stress environnemental en collaboration avec Guillaume Evanno (INRA Rennes) et Dominique Ombredane. Ces deux projets concernent l'évolution des habitats aquatiques en lien avec les changements globaux et les incidences sur les populations de poissons, et se placent ainsi dans une même perspective que celle développée dans des programmes précédents (GICC et ECOGER). De plus, le travail de Lucas constituait une étude préalable à la mise en place d'un sujet de thèse sur l'adaptation des poissons aux modifications environnementales à l'échelle nationale, proposé au concours VAS Rennes 1 en 2009. Ce sujet vient d'obtenir une bourse ministérielle, et les travaux débiteront dès octobre 2009.

Je collabore également au programme de thèse en cours de Charles Perrier (encadrement Guillaume Evanno et Jean-Luc Baglinière) sur la génétique des populations françaises de saumon atlantique. Ma collaboration porte sur un point particulier qui concerne les échanges d'individus entre bassins versants proches et leurs incidences sur le fonctionnement des populations. L'analyse repose sur l'utilisation de traceurs microchimiques sur les otolithes de poisson (analyse par ablation laser LA-ICPMS) pour retracer les trajectoires migratrices des individus au sein des populations. Cette méthode est actuellement en plein essor car elle permet une discrimination de plus en plus fine des origines géographiques des animaux en migration. Il s'agit d'une perspective importante pour les travaux futurs au niveau de notre UMR, un poste de maître de conférences à Agrocampus Ouest sur le thème étant en préparation.

Actuellement, une partie importante de mes recherches s'oriente plus distinctement sur le thème de l'écologie trophique. Je collabore à la thèse de Caroline Kostecky au sein de notre UMR (encadrement Olivier Le Pape Agrocampus Ouest et Nicolas Desroy IFREMER Dinard) sur les sources d'énergie et de matière dans les réseaux trophiques des nourriceries de soles (*So/ea so/ea*). Mon rôle dans l'encadrement de Caroline concerne plus particulièrement ses travaux en écologie isotopique, qui ont donné lieu à une première publication [26]. En lien avec la problématique de Caroline, j'ai co-encadré un troisième Master 2 en 2009, Julien Lanshere

(Université de Lille 1). Son sujet portait sur la comparaison des méthodes de contenus stomacaux et isotopes stables pour l'étude des comportements alimentaires des soles. Enfin, un projet de thèse sur le devenir de la matière organique d'origine anthropique et les mécanismes de transfert dans les réseaux trophiques a également été déposé au concours VAS en 2009 (collaboration Hervé Le Bris Agrocampus Ouest, co-financement INRA). Un cofinancement Région Bretagne – INRA vient de lui être attribué, et le travail de thèse débutera dès l'automne 2009.

B.3- Activité d'animation

Depuis 2004, j'anime l'équipe rennaise « Ecologie et Préservation des Espèces et Habitats aquatiques » de l'UMR Ecologie et Santé des Ecosystèmes. Suite au départ en mutation d'un chargé de recherche, le directeur d'Unité (Jean-Luc Baglinière) m'a demandé d'assurer cette fonction. L'équipe s'est progressivement organisée autour d'un thème central qui concerne les réponses des organismes et populations de vertébrés aquatiques aux fluctuations environnementales liées à l'anthropisation des milieux (pollution, sédimentation, eutrophisation) et aux changements climatiques (hydrologiques et thermiques). Trois axes de recherche sont développés, ils concernent 1) les effets de facteurs de stress environnementaux sur les comportements et les phénotypes, 2) les bases génétiques et environnementales de la structure et du fonctionnement des populations, et 3) la mise au point d'outils de diagnostic applicables à la gestion des habitats et des biocénoses associées. D'un point de vue finalisé, il s'agit de proposer des stratégies de gestion et de restauration des habitats et populations. Une place centrale est accordée aux espèces et communautés bénéficiant de statut de protection, exploitées ou non, vivant dans des habitats aquatiques remarquables (directive habitat, biodiversité, directive cadre sur l'eau).

Actuellement, l'équipe comprend 9 titulaires (1 technicien INRA, 5 CR INRA, 1 DR INRA, 1 PR Agrocampus Ouest, 1 IR Agrocampus Ouest). L'effectif est globalement constant depuis plusieurs années, les départs en retraite ayant été compensés par des recrutements. Récemment, l'équipe s'est renforcée sur les thèmes de la génétique des populations et la biologie évolutive grâce au recrutement d'un jeune chercheur et à l'arrivée d'un second par mutation. Les axes de recherche de l'équipe sont régulièrement redéfinis pour s'ajuster aux besoins nouveaux dans les programmes de recherche. Par exemple, un ingénieur INRA sera recruté prochainement sur la thématique ingénierie écologique et écologie de la restauration.

Outre la rédaction de documents collectifs de présentation de l'équipe et de synthèses d'activité pour les évaluations, la mise en place et le suivi de contrats de recherche demande un investissement de plus en plus soutenu. Depuis 2004, j'ai coordonné et eu la responsabilité principale de 5 programmes de recherche, incluant des cofinancements et du fonctionnement de thèse. En 2009 notamment, je coordonne le programme de la convention cadre INRA – ONEMA (Office National de l'Eau et des Milieux Aquatiques) sur les changements globaux et l'ingénierie écologique. Ce programme finance ou cofinance huit sujets de recherche répartis dans trois unités INRA engagées (UMR ESE Rennes, UMR ECOBIOP Saint-Pée sur Nivelle, Unité Expérimentale U3E Rennes) pour un montant perçu de l'ONEMA de près de 300k€ en 2009. De plus, je prends part aux programmes de recherche portés par d'autres chercheurs de l'équipe, un projet européen Interreg « Atlantic Area » piloté par l'équipe pour sa partie française est actuellement soumis.

Ces divers contrats de recherche permettent notamment d'accueillir actuellement dans l'équipe deux étudiants en thèse, trois ingénieurs contractuels dont deux à un niveau postdoctoral, et des étudiants de masters universitaires et d'écoles d'ingénieurs. Si le nombre de thèses dans l'équipe est plutôt bas (seulement 5 depuis 2004, hors thèses co-encadrées pour lesquelles le doctorant est rattaché principalement à une autre unité), les jeunes docteurs continuent une carrière en recherche fondamentale ou appliquée, dans des organismes publics (CEMAGREF), des entreprises privées (Rhodia Chimie), ou en post-doctorat à l'étranger. De plus, deux nouveaux doctorants que je co-encadrerai vont débiter leur travail dès l'automne 2009.

D'une manière générale, j'essaie d'inciter les doctorants à participer à des congrès internationaux (10 communications réalisées depuis 2003), leur permettant de nouer des contacts utiles pour la recherche de postes après la thèse, qu'il s'agisse d'un projet postdoctoral à l'étranger ou d'une première embauche en France.

Au sein de l'UMR ESE, les recherches touchant à l'écologie isotopique se sont significativement développées à la suite de mes premiers travaux dès 2003. Ce développement a conduit à la mise en place d'un plateau technique dédié à la préparation d'échantillons biologiques de toutes sortes. Le plateau technique géré par le technicien de notre équipe (D. Huteau) est utilisé par les quatre équipes de l'UMR, avec plus de 1000 échantillons produits en 2008. Ce plateau technique est au cœur de la vie scientifique de l'Unité, notamment au travers de l'un des thèmes d'animation transversale inter-équipes portant sur l'écologie trophique. J'ai par ailleurs été amené à co-organiser en 2008 une école chercheur sur le thème « utilisation des isotopes stables en écologie » au niveau national.

Récemment, j'ai accepté le rôle de co-animateur du groupe « salmonidés migrateurs » au sein du GIS Amphihalins GRISAM. Regroupant quatre organismes nationaux (CEMAGREF, ONEMA, IFREMER et INRA), son objectif est d'assurer une politique nationale de recherche-développement sur les poissons amphihalins.

Sur le plan international enfin, c'est surtout sur la thématique télémétrie PIT que j'ai eu un rôle d'animation. J'ai notamment été plusieurs fois invité par des équipes désirant développer cette technologie dans leur projet de recherche. J'ai aussi organisé en 2005 un atelier international sur l'utilisation de la technologie PIT en écologie.

Références bibliographiques

- Acolas M-L. 2008. Déterminisme des tactiques de vie chez la truite commune *Salmo trutta* : influences maternelles et environnementales sur le comportement migratoire des juvéniles. Thèse de doctorat, Ecole Doctorale Normande Chimie-Biologie, Université de Caen / Basse-Normandie. 239 p.
- Alerstam T., Hedenstrom A., Akesson S. 2003. Long-distance migration: evolution and determinants. *Oikos* 103: 247-260.
- Alexander R.M. 1998. When is migration worthwhile for animals that walk, swim or fly? *Journal of Avian Biology* 29: 387-394.
- Alvarez D., Nicieza A.G. 2005. Is metabolic rate a reliable predictor of growth and survival of brown trout (*Salmo trutta*) in the wild? *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences* 62: 643-649.
- Armstrong, J. D., V. A. Braithwaite, and P. Rycroft. 1996. A flat-bed passive integrated transponder antenna array for monitoring behaviour of Atlantic salmon parr and other fish. *Journal of Fish Biology* 48:539–541.
- Bagenal T.B. 1969. Relationship between egg size and fry survival in brown trout (*Salmo trutta*) *Journal of Fish Biology* 1: 349-353.
- Baglinière J.L., Maisse G., Lebaill P.Y., Nihouarn A. 1989. Population dynamics of brown trout (*Salmo trutta*) in a tributary in Brittany (France): spawning and juveniles. *Journal of Fish Biology* 34: 97-110.
- Balon EK 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 32: 821-864.
- Barbin Zydlewski G., Haro A., Whalen K.G., Mc Cormick S.D. 2001. Performance of stationary and portable passive transponder detection systems for monitoring of fish movements. *Journal of Fish Biology* 58: 1471-1475.
- Beacham T.D., Withler F.C., Morley R.B. 1985. Effect of egg size on incubation time and alevin and fry in chum salmon (*Oncorhynchus keta*) and coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Canadian Journal of Zoology* 63: 847-850.
- Beltaos S., Calkins D.J., Gatto L.W., Prowse T.D., Reedyk S., Scrimgeour G.J. & Wilkins S.P. 1993. Physical effects of river ice. In: *Environmental Aspects of the River Ice* (Eds T.D. Prowse & N.C. Gridley), pp. 3–74. NHRI science report No. 5, National Hydrology Research Institute, Environment Canada, Saskatoon.
- Bernardo J. 1996. Maternal effects in animal ecology. *American Zoology* 36: 83-105.
- Bisson P.A., Mmontgomery D.R. 1996. Valley segments, stream reaches and channel units. In *Methods in Stream Ecology* (Hauer F.R., Lamberti G.A., Eds.), 23-52. London, Academic Press.
- Bohlin T., Pettersson J., Degerman E. 2001. Population density of migratory and resident brown trout (*Salmo trutta*) in relation to altitude: evidence for a migration cost. *Journal of Animal Ecology* 70: 112-121.
- Bolnick DI, Svanback R, Fordyce JA, et al. 2003. The ecology of individuals: Incidence and implications of individual specialization. *American Naturalist* 161: 1-23.
- Boula D, Castric V, Bernatchez L, Audet C. 2002. Physiological, endocrine and genetic bases of anadromy in brook trout charr of the Laval River (Quebec, Canada). *Environmental Biology of Fishes* 64: 229-242.
- Bovee K.D. 1982. A guide to stream habitat analysis using the Instream Flow Incremental Methodology. Instream Flow Information paper 12. US Fish and Wildlife Service. FWS/OBS 82/26. 248 pp.
- Bradshaw C.J.A., Mollet H.F., Meekan M.G. 2007. Inferring population trends for the world's largest fish from mark-recapture estimates of survival. *Journal of Animal Ecology* 76: 480-489.
- Bry, C., Basset, E., Rognon, X. & Bonamy, F. 1992. Analysis of sibling cannibalism among pike, *Esox lucius*, juveniles reared under semi-natural conditions. *Environmental Biology of Fishes* 35: 75–84.
- Bry, C., Bonamy, F., Manelphe, J. & Duranthon, B. 1995. Early life characteristics of pike, *Esox lucius*, in rearing ponds: temporal survival pattern and ontogenetic diet shifts. *Journal of Fish Biology* 46: 99–113.

- Bujold V., Cunjak R.A., Dietrich J.P., Courtemanche D.A. 2004. Drifters versus residents: assessing size and age differences in Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 273-282.
- Bureau du Colombier S, Bolliet V., Lambert P., Bardonnet A. 2008. Energy and migratory behavior in glass eels. *Physiology and behavior* 92: 684-690.
- Byrne C.J., Poole R., Dilliane M., Rogan G., Whelan K.F. 2004. Temporal and environmental influences on the variation in sea trout (*Salmo trutta*) smolt migration in the Burrishoole system in the west of Ireland from 1971 to 2000. *Fisheries Research* 66: 85-94.
- Carlson S.M., Letcher B.H. 2003. Variation in brook and brown trout survival within and among seasons, species, and age classes. *Journal of fish biology*, 63 (3): 780-794.
- Carroll S.P., Dingle H., Famula T.R., Fox C.W. 2001. Genetic architecture of adaptive differentiation in evolving host races of the soapberry bug, *Jadera haematoloma*. *Genetica* 112-113: 257-272.
- Castro-Santos T., Haro A., Walk S. 1996. A passive integrated transponder (PIT) tag system for monitoring fishways. *Fisheries Research* 28: 253-261.
- Charles K. 2005. Relations entre les formes migratrices marines et résidentes de la truite commune (*Salmo trutta* L.) : approches génétique et écologique. Thèse de doctorat, Ecole Doctorale Normande Chimie-Biologie, Université de Caen / Basse-Normandie. 181 p.
- Crespi, B. J., and R. Teo. 2002. Comparative phylogenetic analysis of the evolution of semelparity and life-history in salmonid fishes. *Evolution* 56:1008-1020
- Cross T.F., Mills C.P.R., De Courcy W.M. 1992. An intensive study of allozyme variation in freshwater resident and anadromous trout *Salmo trutta* L., in western Ireland. *Journal of Fish Biology* 40: 25-32.
- Cucherousset J. 2006. Rôle fonctionnel des milieux temporairement inondés pour l'ichtyofaune dans les écosystèmes sous contraintes anthropiques : approches communautaire, populationnelle et individuelle. Thèse de doctorat, Ecole Doctorale Vie-Agro-Santé, UFR S.V.E., Université de Rennes 1. 267p.
- Cucherousset J., Ombredane O., Charles K., Marchand F. et Baglinière J.L. 2005a. A continuum of life history tactics in a brown trout (*Salmo trutta*) population. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 62: 1600-1610.
- Cucherousset J., Roussel J.M., Keeler R., Cunjak R.A., Stump R. 2005b. The use of two new portable 12-mm PIT tag detectors to track small fish in shallow water. *North American Journal of Fisheries Management*, 25(1): 270-274.
- Cunjak R.A., Prowse T.D. & Parrish D.L. 1998. Atlantic salmon (*Salmo salar*) in winter: 'the season of parr discontent'. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55 (Suppl. 1), 161-180.
- Cunjak R.A., Roussel J.M., Gray M.A., Dietrich J.P., Cartwright D.F., Munkittrick K.R., Jardine T.D. 2005. Using stable isotope analysis with telemetry or mark-recapture data to identify fish movement and foraging. *Oecologia* 144 (4): 636-646.
- Curry R.A., Sparks D., Van De Sande J. 2002. Spatial and temporal movements of a riverine brook trout population. *Transactions of the American Fisheries Society* 131: 551-561.
- Dill L.M., Fraser A.H.G. (1984). Risk of predation and the feeding behavior of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 16: 65-71.
- Dingle H., Drake V. A. 2007. What is migration? *Biosciences* 57: 113-121.
- Dodson J. J. 1997. Fish migration: an evolutionary perspective. In J.-G. Godin, editor. *Behavioural ecology of teleost fishes*. Oxford University Press, Oxford, UK. Pp 10-36.
- Dodson J.J. Laroche J. Lecomte F. 2009. Contrasting Evolutionary Pathways of Anadromy in Euteleostean Fishes. *American Fisheries Society Symposium*, *in press*.
- Doucett R.R., Booth R.K, Power G., McKinley R.S. 1999. Effects of the spawning migration on the nutritional status of anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*): insights from stable-isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 56: 2172-2180.
- Einum S., Fleming I.A. 1999. Maternal effects of egg size in brown trout (*Salmo trutta*): norms of reaction to environmental quality. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 266: 2095-2100.

- Einum S., Fleming I.A. 2000. Selection against late emergence and small offspring in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Evolution* 54: 628-639.
- Einum S., Hendry A.P., Fleming I.A. 2002. Egg-size evolution in aquatic environments: does oxygen availability constrain size? *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 269: 2325-2330.
- Einum S., Kinnison M.T., Hendry A.P. 2004. *Evolution of egg size and number*. Oxford University Press, UK. 510 p.
- Elliott J.M. 1990. Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout (*Salmo trutta*). II: Fish growth and size variation. *Journal of Animal Ecology* 59: 171-185.
- Fausch K.D. 1984. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Canadian Journal of Zoology* 62: 441-451.
- Fleming I.A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 6: 379-416.
- Fleming I.A., Gross M.R. 1994. Breeding competition in a Pacific salmon (Coho: *Oncorhynchus kisutch*): measures of natural and sexual selection. *Evolution* 48: 637-657.
- Fleming I.A., Reynolds J.D. 2004. Salmonid breeding systems. *In* Hendry A.P., Stearns S.C. (ed.), *Evolution illuminated: salmon and their relatives*. Oxford University Press, New York, 264-294.
- Foote C.J., Wood C.C., Withler R.E. 1989. Biochemical genetic comparison of sockeye salmon and kokanee, the anadromous and non-anadromous forms of *Oncorhynchus nerka*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 149-158.
- Fretwell S.D., Lucas H.L. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* 19: 16-36
- Ganter B., Cooke F. 1996. Pre-incubation feeding activities and energy budgets of Snow Geese: Can food on the breeding grounds influence fecundity? *Oecologia* 106: 153-165.
- Gerking S.D. 1994. *Feeding ecology of fish*. Academic Press.
- Gibbons, J.W., Andrews, K.M., 2004. PIT tagging: simple technology at its best. *Biosciences* 54: 447-454.
- Giger T., Excoffier L., Day P.J.R., Champigneulle A., Hansen M.M., Powell R., Largiader C.R. 2006. Life history shapes gene expression in salmonids. *Current Biology* 16: R281-R282.
- Ginot V. 1995. Un logiciel d'évaluation de l'habitat physique du poisson sous Windows. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 337/338/339: 303-308
- Gregersen F., Haugen T.O., Larsen Ø. N. 2006. Egg size differentiation among sympatric demes of brown trout: possible effects of density-dependent interactions among fry. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 237-246.
- Gross M.R. 1987. Evolution of diadromy in fishes. *American Fisheries Society Symposium* 1: 14-25.
- Gross M.R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 92-98.
- Gross M.R., Coleman R., McDowall R.M. 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science* 239: 1291-1293.
- Guyomard R., Grévisse C., Oury F.X., Davaine P. 1984. Evolution de la variabilité génétique inter et intra-population de populations de salmonidés issues de même pools géniques. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 41: 1024-1029.
- Harwood A.J., Griffiths S.W., Metcalfe N.B., Armstrong J.D. 2003. The relative influence of prior residency and dominance on the early feeding behaviour of juvenile Atlantic salmon. *Animal Behaviour* 65: 1141-1149.
- Hawkins A.D. 1986. Underwatersound and fish behaviour . *In* *Behaviour of teleost fishes* (ed. T.J. Pitcher) Croom Helm, London. Pp 114-151.
- Heath D.D., Fox C.W., Heath J.W. 1999. Maternal effects on offspring size: Variation through early development of chinook salmon. *Evolution* 53: 1605-1611.
- Hedenstrom A. 2003. Scaling migration speed in animals that run, swim and fly. *Journal of Zoology, London* 259: 155-160

- Heggenes J., Krog O.M., Lindas O.R., Dokk J.G. Bremnes T. 1993. Homeostatic behavioural responses in a changing environment: brown trout (*Salmo trutta*) become nocturnal during winter. *Journal of Animal Ecology* 62: 295–308.
- Heggenes J., Cunjak R.A., Baglinière J-L. 1999. Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish* 1999: 1-21.
- Hendry A.P., Bohlin T., Jonsson B., Berg O.K. 2004. To sea or not to sea. In: Andrew P. Hendry and Stephen C. Streamns (ed.), *Evolution illuminated. Salmon and their relatives*. Oxford University Press, New-york, 92-125.
- Hendry A.P., Day T., Cooper A.B. 2001. Optimal size and number of propagules: Allowance for discrete stages and effects of maternal size on reproductive output and offspring fitness. *American Naturalist* 157: 387-407.
- Hill M.S., Zydlewski G.B., Zydlewski J.D., Gasvoda J.M. 2006. Development and evaluation of portable PIT tag detection units: PITpacks. *Fisheries Research* 77: 102–109.
- Hill J., Grossman G.D. 1993. An energetic model of microhabitat use for rainbow trout and rosyside dace. *Ecology* 74: 685-698.
- Hindar K. 1986. Genetic differentiation among local populations and morphotypes of Arctic charr. *Biological Journal of Linnean Society* 27: 269-285.
- Hindar K., Jonsson ., Ryman N., Stahl G. 1991. Genetic relationships among landlocked, resident and anadromous brown trout. *Heredity* 66: 83-91.
- Hobson K.A., Thompson J.E., Evans M.R., Boyd S. 2005. Tracing nutrient allocation to reproduction in barrow's goldeneye. *Journal of Wildlife Management* 69: 1221-1228.
- Hughes N.F., Dill L.M. 1990. Position choice by drift-feeding salmonids: model and test for arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in subarctic mountain streams, interior Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 2039-2048.
- Huntingford FA, Torricelli P. 1993. *Behavioural ecology of fishes*. Harwood Academic Publishers.
- Jakober M.J., McMahon T.E., Thurow R.F., Clancy C.G. 1998. Role of stream ice on fall and winter movements and habitat use by bull trout an cutthroat trout in Montana headwater streams. *Transactions of the American Fisheries Society* 127: 223–235.
- Johnson D. 1980. The comparison of usage and availability measurements for evaluating resources preference. *Ecology* 61: 65-71.
- Johnston T.A., Leggett W.C. 2002. Maternal and environmental gradients in the egg size of an iteroparous fish. *Ecology* 83: 1777-1791.
- Jones M.W., Danzmann R.G., Clay D. 1997. Genetic relationships among populations of wild resident and wild and hatchery anadromous brook char. *Journal of Fish Biology* 51: 29-40.
- Jonsson B. 1982. Diadromous and resident trout *Salmo trutta* L.: is there difference due to genetics? *Oikos* 38: 297-300.
- Jonsson B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society* 114: 182-194.
- Jonsson B., Jonsson N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish biology and Fisheries* 3: 348-365.
- Jonsson B., Jonsson N. 1999. Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *Journal of Fish Biology* 55: 767-783.
- Jonsson B., Jonsson N., Brodtkorb E., Ingebrigtsen P. J. 2001. Life-history traits of brown trout vary with the size of small streams. *Functional Ecology* 15: 310-317.
- Juanes F., Letcher B.H., Gries G. 2000. Ecology of stream fish: insights gained from an individual-based approach to juvenile Atlantic salmon. *Ecology of Freshwater Fish* 9: 65–73.
- Kamler E. 2005. Parent-egg-progeny relationships in teleost fishes: an energetics perspective. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 15: 399-421.
- Kinnison M.T., Unwin M.J., Hendry A.P., Quinn T.P. 2001. Migratory costs and the evolution of egg size and number in introduced and indigenous salmon populations. *Evolution* 55: 1656-1667.

- Kinnison M.T., Unwin M.J., Quinn T.P. 2003. Migratory costs and contemporary evolution of reproductive allocation in male chinook salmon. *Journal of Evolutionary Biology* 16: 1257-1269.
- Knutsen J.A., Knutsen H., Gjøsaeter J., Jonsson B. 2001. Food of anadromous brown trout at sea. *Journal of Fish Biology* 59: 533-543.
- Krieg F., Guyomard R. 1985. Population genetics of French brown trout (*Salmo trutta* L.): large geographical differentiation of wild populations and high similarity of domesticated stocks. *Génétique Sélection et Evolution* 17: 225-242.
- Labonne J., Gaudin P. 2005. Exploring population dynamics patterns in a rare fish, *Zingel asper*, through capture-mark-recapture methods. *Conservation Biology* 19: 463-472.
- Levine J.S., Lobel P.S., MacNichol E.F. 1980. Visual communication in fishes. *In Environmental physiology of fishes* (ed M.A. Ali), Plenum, New York. Pp 447-475.
- Lobon-Cervia J., Utrilla C.G., Rincón P.A., Amezcua F. 1997. Environmentally induced spatio-temporal variations in the fecundity of brown trout (*Salmo trutta*): trade-offs between egg size and number. *Freshwater Biology* 38: 277-288.
- Lucas M.C., Baras E. 2001. Migration of freshwater fishes. Blackwell Science, Great Britain. 420 p.
- Lund SG, Caissie D, Cunjak RA, Vijayan MM, Tufts BL 2002. The effects of environmental heat stress on heat shock mRNA and protein expression in Miramichi strain Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59:1553–1562
- Mainly BFJ., McDonald LL, Thomas D.L., McDonald T.L., Erickson W.P. 2002. Resource selection by animals. Kluwer Academic Publishers. 221 p.
- Martin-Smith K. M., Armstrong J. D. 2002. Growth rates of wild stream-dwelling Atlantic salmon correlate with activity and sex but not dominance. *Journal of Animal Ecology* 71:413–423.
- Maynard Smith J. 1982. Evolution and the theory of games. Cambridge University Press.
- McCleave J.D., Edeline E. 2009 Diadromy as a conditional strategy: patterns and drivers of eel movements in continental habitats. *American Fisheries Society Symposium*, *in press*.
- McDowall R. M. 2001. Anadromy and homing: two life history traits with adaptive synergies in salmonid fishes. *Fish and Fisheries* 2:78–85.
- McDowall R.M. 1988. Diadromy in fishes. Migration between freshwater and marine environments. Timber Press, Croon Helm, London. 308p.
- McDowall R.M. 2009. Making the best of two worlds: diadromy in the evolution, ecology and conservation of aquatic organisms. *American Fisheries Society Symposium*, *in press*.
- Mduma S.A.R, Sinclair A.R.E, Hilborn R. 1999. Food regulates the Serengeti wildebeest: a 40 years record. *Journal of Animal Ecology* 68: 1101-1122.
- Montgomery D.R., Buffington J.M., Smith R.D., Schmidt K.M., Pess G. 1995. Pool spacing in forest channels. *Water Resource Research* 31: 1097-1105.
- Moody A.L., Houston A.I., McNamara J.M. 1996. Ideal free distribution under predation risk. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 38: 131-143.
- Morita K., Yamamoto S., Hoshino N. 2000. Extreme life history change of white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*) after damming. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57: 1300-1306.
- Morita K., Yamamoto S., Takashima Y., Matsuishi T., Kanno Y., Nishimura K. 1999. Effect of maternal growth history on egg number and size in wild white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 1585-1589.
- Morris D.W. 1987 Tests of density-dependent habitat selection in a patchy environment. *Ecological Monographs* 57:269–281
- Morris D.W. 1988 Habitat-dependent population regulation and community structure. *Evolutionary Ecology* 2:253–269
- Morris D.W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia* 136:1-13.
- Mousseau T.A., Fox C.W. 1998. The adaptative significance of maternal effects. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 403-407.
- Murdoch W.W. 1994. Population regulation in theory and practice. *Ecology* 75:271-287.

- Narum S.R., Contor C., Talbot A., Powell M.S. 2004. Genetic divergence of sympatric resident and anadromous forms of *Oncorhynchus mykiss* in the Walla Walla River, USA. *Journal of Fish Biology* 65: 471-488.
- O'Connor K.I., Metcalfe N.B., Taylor A.C. 2000. The effects of prior residence on behavior and growth rates in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Behavioral Ecology* 11: 13-18.
- Ojanguren A.F., Reyes-Gavilan F.G., Brana F. 1996. Effects of egg size on offspring development and fitness in brown trout, *Salmo trutta*. *Aquaculture* 147: 9-20.
- Okland et al 1993,
- Olofsson H., Mosegaard H. 1999. Larger eggs in resident brown trout living in sympatry with anadromous brown trout. *Ecology of Freshwater Fish* 8: 59-64.
- Olsen E.M., Vollestad L.A. 2003. Microgeographical variation in brown trout reproductive traits: possible effects of biotic interactions. *Oikos* 100: 483-492.
- Olsson I.C., Greenberg L.A., Bergman E., Wysujack K. 2006. Environmentally induced migration: the importance of food. *Ecology Letters* 9: 645-651.
- Ombredane D., Baglinière J.L., Marchand F. 1998. The effects of Passive Integrated Transponder tags on survival and growth of juvenile brown trout (*Salmo trutta*) and their use for studying movement in a small river. *Hydrobiologia* 371/372: 99-106.
- Oro D., Cam E., Pradel R., Martinez-Abraín A. 2004. Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 271: 387-396.
- Pascual M., Bentzen P., Rossi C.R., Mackey G., Kinnison M.T., Walker R. 2001. First documented case of anadromy in a population of introduced rainbow trout in Patagonia, Argentina. *Transactions of the American Fisheries Society* 130: 53-67.
- Pettersson J.C.E., Hansen M.M., Bohlin T. 2001. Does dispersal from landlocked trout explain the coexistence of resident and migratory trout females in a small stream? *Journal of Fish Biology* 58: 487-495.
- Philippi T., Seger J. 1989. Hedging one's evolutionary bets revisited. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 41-44.
- Phillips D.L., Gregg J.W. 2001. Uncertainty in source partitioning using stable isotopes. *Oecologia* 127: 171-179.
- Pomeroy A.C. 2006. Trade offs between food abundance and predation danger in spatial usage of a stopover site by western sandpipers, *Calidris mauri*. *Oikos* 112: 629-637.
- Post D.M., Craig A.L., Arrington D.A., Takimoto G., Quattrochi J., Montana C.G. 2007. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotopes analyses. *Oecologia* 152: 179-189.
- Pradel R., Clobert J., Lebreton J.D. 1990. Recent developments for the analysis of capture-recapture multiple data sets. An example concerning two blue tit populations. *The Ring* 13:193-204.
- Prentice, E. F., Flagg T. A., McCutcheon C. S. 1990. Feasibility of using implantable passive integrated transponder (PIT) tags in salmonids. *In* N. C. Parker, A. E. Giorgi, R. C. Heidinger, D. B. Jester, Jr., E. D. Prince, and G. A. Winans. *Fish-marking techniques*. American Fisheries Society, Symposium 7, Bethesda, Maryland. Pp 317-322.
- Pulliam, H.R. 1988. Sources, sinks, and population regulation. *American Naturalist* 132:652-661.
- Pyke G.H. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *Annual Reviews in Ecology and Systematics* 15: 523-575.
- Rader R.B. 1997. A functional classification of the drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1211-1234.
- Railsback S.F., Stauffer H.B., Harvey B.C. 2003. What can habitat preference models tell us? Tests using a virtual trout population. *Ecological Applications* 13: 1580-1594.
- Rasanen K., Kruuk L.E.B. 2007. Maternal effects and evolution at ecological time-scales. *Functional Ecology* 21: 408-421.

- Rasanen K., Laurila A., Merila J. 2005. Maternal investment in egg size: environment and population-specific effects on offspring performance. *Oecologia* 142: 546-553.
- Rikardsen A.H., Amundsen P.A., Knudsen R., Sandring S. 2006. Seasonal marine feeding and body condition of sea trout (*Salmo trutta*) at its northern distribution. *ICES Journal of Marine Science* 63: 466-475.
- Rikardsen A.H., Dempson J.B., Amundsen P.A., Bjørn P.A., Finstad B., Jensen J. 2007. Temporal variability in marine feeding of sympatric Arctic charr and sea trout. *Journal of Fish Biology* 70: 837-852.
- Rikardsen A.H., Elliott J.M. 2000. Variations in juvenile growth, energy allocation and life-history strategies of two populations of Arctic charr in North Norway. *Journal of Fish Biology* 56: 328-346.
- Rodenhouse NL, Sherry TW, Holmes RT 1997. Site-dependent regulation of population size: a new synthesis. *Ecology* 78: 2025-2042.
- Rombough P.J. 1985. Initial egg weight, time to maximum alevin weight, and optimal ponding times for Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42: 287-291.
- Rombough P.J. 2007. Oxygen as a constraining factor in egg size evolution in salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 692-699.
- Rosenzweig M.L. 1981. A theory of habitat selection. *Ecology* 62: 327-335.
- Roussel J.M., 2007. Carry-over effects in brown trout (*Salmo trutta*): hypoxia on embryos impairs predator avoidance by alevins in experimental channels. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences* 64: 786-792.
- Roussel J.M., Haro A., Cunjak R.A. 2000. Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive integrated transponder (PIT) technology. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences* 57: 1326-1329.
- Roussel J-M. 1998. Utilisation de l'espace par la truite commune (*Salmo trutta* L.) au cours du nyctémère : un exemple du rôle fonctionnel de l'habitat en ruisseau. Thèse de doctorat en sciences de l'environnement, Ecole Nationale Supérieure Agronomique de Rennes. 186 p
- Roussel J-M., Cunjak R.A., Newbury R., Caissie D., Haro A. 2004. Movements and habitat use by PIT-tagged Atlantic salmon parr in early winter: the influence of anchor ice. *Freshwater Biology* 49: 1026-1035
- Schlosser I.J. 1987. The role of predation in age- and size-related habitat use by stream fishes. *Ecology* 68: 651-659.
- Shochat E., Patten M. A., Morris D. W., Reinking D. L., Wolfe D. H. and Sherrod S. K. 2005. Ecological traps in isodars: effects of tallgrass prairie management on bird nest success. *Oikos* 111: 159-169.
- Skaala O., Naevdal G. 1989. Genetic differentiation between freshwater resident and anadromous brown trout *Salmo trutta*, within watercourses. *Journal of Fish Biology* 34: 597-605.
- Skov C., Koed A. 2004. Habitat use of 0+ year pike in experimental ponds in relation to cannibalism, zooplankton, water transparency and habitat complexity. *Journal of Fish Biology* 64: 448-459.
- Smith C.C., Fretwell D. 1974. The optimal balance between size and number of offspring. *American Naturalist* 108: 499-506.
- Sogard S.M. 1997. Size-selective mortality in the juvenile stage of teleost fishes: a review. *Bulletin of Marine Science* 60: 1129-1157.
- Taborsky M. 1994. Sneakers, satellites, and helpers- parasitic and cooperative behaviour in fish reproduction. *Advances in the Study of Behavior* 23: 1-100.
- Taylor E.B. 1995. Genetic variation at minisatellite DNA loci among north Pacific populations of steelhead and rainbow trout. *Journal of Heredity* 86: 354-363.
- Thiérault V, Dodson J.J. 2003. Body size and adoption of migratory tactic in brook charr. *Journal of Fish Biology* 63: 1144-1159.
- Thomaz D., Beall E., Burke T. 1997. Alternative reproductive tactics in Atlantic salmon: factors affecting mature parr success. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences* 264: 219-226.

- Thompson C.W., Moore I.T., Moore M. C. 1993. Social, environmental and genetic-factors in the ontogeny of phenotypic differentiation in a lizard with alternative male reproductive strategies. *Behavioural Ecology and Sociobiology* 33: 137-146
- Thorpe J.E. 1987. Smolting versus residency: developmental conflict in Salmonids. *American Fisheries Society Symposium* 1: 244-252.
- Thorpe J.E., Mangel M., Metcalfe N.B., Huntingford F.A. 1998. Modelling the proximate basis of salmonid life-history variation, with application to Atlantic salmon (*Salmo Salar*). *Evolutionary Ecology*, 12 (5): 581-599.
- Van Horne 1983,
- Thorpe J.E., Miles M.S., Keay D.S. 1984. Developmental rate, fecundity and egg size in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Aquaculture*, 43: 289-305.
- Tyler C.R., Sumpter J.P. 1996. Oocyte growth and development in teleosts. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 6 (3): 287-318.
- Van Horne B. 1983. Habitat as a misleading indicator of habitat quality. *Journal of Wildlife Management* 47:893-901.
- Vehanen T. Maki-Petays A., Aspi J., Muotka T. 1999. Intercohort competition causes spatial segregation in brown trout in experimental channels. *Journal of Fish Biology* 55: 35-46.
- Verspoor E., Cole L.J. 1989. Genetically distinct sympatric populations of resident and anadromous Atlantic salmon. *Canadian Journal of Zoology* 67: 1453-1461.
- Vuorinen J., Berg O.K. 1989. Genetic divergence of anadromous and non anadromous Atlantic salmon in the river Namsen, Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 46: 406-409.
- Whalen K.G., Parrish D.L., Mather M.E. 1999. Effect of ice formation on selection of habitats and winter distribution of post-young-of-the-year Atlantic salmon parr. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 87-96.
- White, T.C.R. 2001. Opposing paradigms: regulation or limitation of population? *Oikos* 93: 148-152.
- Williams D.D. 2006. *The biology of temporary waters*. Oxford University Press Inc. New York.
- Wood CC., Foote C.J. 1996. Evidence for sympatric genetic divergence of anadromous and non anadromous morphs of Sockeye salmon. *Evolution* 50: 1265-1279.
- Young J.L., Bornik Z.B., Marcotte M.L., Charlie K.N., Wagner G.N., Hinch S.G., Cooke S.J. 2006. Integrating physiology and life history to improve fisheries management and conservation. *Fish and Fisheries* 7: 262-283.
- Zabel R.W., Wagner T., Congleton J.L., Smith S.G., Williams J.G. 2005. Survival and selection of migrating salmon from capture-recapture models with individual traits. *Ecological Applications* 15: 1427-1439.
- Zalewski M., Cowx I.G. 1990. Factors affecting the efficiency of electric fishing. *In Fishing with electricity*, Cowx I.G. and Lamarque P. (eds); Fishing News Books, The Alden Press, Oxford (UK). pp 89-111.