



**HAL**  
open science

# Régulation densité-dépendante des juvéniles de truites *Salmo trutta* sous l'effet du repoissonnement : implications pour la gestion

Alexandre Richard

► **To cite this version:**

Alexandre Richard. Régulation densité-dépendante des juvéniles de truites *Salmo trutta* sous l'effet du repoissonnement : implications pour la gestion. *Ecologie, Environnement*. Université de Grenoble, 2014. Français. NNT : . tel-01064492

**HAL Id: tel-01064492**

**<https://theses.hal.science/tel-01064492>**

Submitted on 16 Sep 2014

**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.

## THÈSE

Pour obtenir le grade de

## DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

Spécialité : **Biodiversité, Ecologie, Environnement**

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

**Alexandre RICHARD**

Thèse dirigée par **Bernard MONTUELLE** et  
codirigée par **Franck CATTANEO**

préparée au sein de l'**Institut Terre-Nature-Environnement  
d'hepia Genève**

et du **Laboratoire INRA-UMR 0042 CARTEL**  
dans l'École Doctorale **SISEO**

## Régulation densité-dépendante des juvéniles de truites *Salmo trutta* sous l'effet du reempoissonnement : implications pour la gestion

Thèse soutenue publiquement le **8 avril 2014**,  
devant le jury composé de :

<b>Mr Armin PETER</b> (PR, EAWAG, LU, Suisse)	Rapporteur
<b>Mr Jean-Marc ROUSSEL</b> (DR, INRA, Rennes)	Rapporteur
<b>Mme Véronique GOURAUD</b> (IR, EDF, Chatou)	Examineur
<b>Mr Nicolas LAMOUREUX</b> (DR, IRSTEA, Lyon)	Examineur (Président)
<b>Mr Daniel HEFTI</b> (CE, OFEV, BE, Suisse)	Examineur
<b>Mr Franck CATTANEO</b> (PR, hepia, GE, Suisse)	Co-directeur
<b>Mr Bernard MONTUELLE</b> (DR, INRA, Thonon)	Directeur de thèse





---

## Remerciements

Je tiens d'abord à remercier mes deux directeurs de thèse, **Franck Cattaneo** et **Bernard Montuelle**, pour m'avoir fait confiance tout au long de la réalisation de ce travail de thèse et m'avoir fourni l'appui scientifique et technique nécessaire. Merci à Bernard de m'avoir accueilli au sein de l'équipe INRA de Thonon et à Franck pour son investissement dans ma formation à la rédaction scientifique, et pour avoir supporté mes sautes d'humeur. Merci également à **Jean-François Rubin**, qui fut à l'initiative de ce projet et qui a été mon superviseur au sein d'hepia pendant ces quatre années de thèse, ainsi qu'à **Yves Leuzinger**, directeur d'hepia, qui m'a assuré un statut d'assistant de recherche puis d'adjoint scientifique pour parvenir au terme de ce projet.

Ce travail a été financé par l'Office Fédéral de l'Environnement (OFEV), la HES-SO dans le cadre des programmes Realtech, la Direction Générale de l'Environnement (DGE) du canton de Vaud, la Direction Générale de la Nature et du Paysage (DGNP) du canton de Genève et la Fondation de la Maison de la Rivière. J'adresse un grand merci à ces partenaires, et plus particulièrement à **Daniel Hefti** (OFEV) qui a appuyé ce projet dès l'origine ainsi qu'à **Frédéric Hofmann**, inspecteur de la pêche du canton de Vaud, qui a largement soutenu différentes étapes clés de cette thèse.

Merci aux membres du jury, tout d'abord à **Jean-Marc Roussel** et **Armin Peter**, qui ont accepté d'être rapporteurs, ainsi qu'à **Véronique Gouraud**, **Daniel Hefti** et enfin **Nicolas Lamouroux**, qui m'a également prodigué ses conseils éclairés pour la modélisation d'habitat. Je remercie tout particulièrement **Arnaud Caudron** avec qui j'ai eu de nombreuses discussions très bénéfiques au cours de ce travail, ainsi que les autres membres de mon comité de pilotage : **Alexis Champigneulle**, **Hervé Capra**, **Colombe Siegenthaler - Le Drian**, **Peter Reichert** et **Philippe Baran**.

Je remercie chaleureusement le « trio de choc » d'hepia, à savoir **Jane O'Rourke**, **Anne-Sophie Raymond Chataigner** et **Sylvain** (« MacGyver ») **Ingold**. Tous trois se sont incroyablement investis dans la réalisation des expérimentations et ont supporté des rythmes de travail effrénés dans des conditions souvent difficiles. Merci à Sylvain de s'être autant passionné pour la technologie PIT et d'avoir versé jusqu'à son sang pour l'installation des antennes de détection et leur réparation et à Anne-Sophie pour sa constance et son opiniâtreté dans le tracking mobile réalisé parfois en nocturne... J'adresse une mention très spéciale à Jane, qui s'est rendue indispensable tout au long de ce travail, tant pour son appui technique, scientifique mais aussi pour la préparation de ses pique-niques incomparables qui ont largement contribué à la bonne humeur générale et au bon déroulement des opérations.

Faute de dispositif expérimental approprié, les expérimentations en pisciculture ont été réalisées à la pisciculture de Rives à Thonon-les-Bains. Je remercie vivement **Cyrille Chataigner** et son équipe, **Alexis** et **Gaëtan**, pour leur aide précieuse au cours des différentes expériences menées entre 2008 et 2013. Je remercie également les personnels des piscicultures de St-Pierre-en-Faucigny, Morrens, Moudon, Yverdon et Vouvry pour nous avoir assistés dans la réalisation des marquages.

---

Ce travail de thèse a nécessité de lourdes investigations de terrain, qui n'ont pu être réalisées que grâce à la participation d'un nombre important de chercheurs, techniciens, gardes-pêches, assistants, étudiants ou encore bénévoles. Merci aux gardes-pêches du canton de Vaud, en particulier **Alexandre Cavin, Jean-Michel Trolliet, Philippe Amiet, Patrick Porchet, Cédric Henry, Philippe Savary, Philippe Tavel** et **Louis Anex**, qui ont été d'une rigueur sans faille et ont permis de collecter des données de qualité. Une mention spéciale à **Antonio Biancaniello** avec qui j'ai eu un réel plaisir à travailler lors du suivi par tracking mobile. Merci également à **Patrick Patthey** et **Laurent Cavallini** pour les données fournies et l'aide à l'organisation logistique, à **Dimitri Jaquet** et aux gardes-pêches du canton de Genève pour leur contribution aux échantillonnages, ainsi qu'à la Fédération de pêche de Haute-Savoie, en particulier **Guillaume, Laure** et **Philippe**.

Je remercie chaleureusement les différents collaborateurs d'hepia qui ont participé aux relevés de terrain : **Eliane, Christiane, Valérian, Damien, Michaël, Sandra, Pierre-Alain, PAF**. Mention spéciale à **Sandrine Angélibert** pour ses relectures pertinentes dans la dernière ligne droite et les nombreuses soirées apéros sur le port de Thonon. J'adresse aussi une mention particulière à **Benjamin Bergerot** et **David Grimardias** de la « Fish team » pour les discussions très riches au Diz'eur, leur bonne humeur, et leur aide dans l'analyse statistique. Je n'oublie pas les collaborateurs de l'INRA, en particulier **Laurent Espinat** et **Emilien Lasne**, les doctorants et post-docs qui ont mouillé leur chemise sur le terrain, **Shane Vatland** et **Floriane Larras**, et les autres doctorants pour les nombreuses discussions autour d'un café ou à l'apéro en période de « flottement », en particulier **François Keck** et **Benoît Sotton**.

Merci aux étudiants qui se sont investis dans ce travail, en particulier **Irène Nègre, Florent Briand, Mathilde Dumond, Lucie Bontron** et **Stéphanie Rey**, qui m'ont supporté comme référent durant leurs stages de Bachelor ou Master et m'ont fourni un excellent appui. Je remercie les étudiants en stage pré-Lullier que Jane a supervisés de main de maître et qui ont apporté une aide précieuse sur le terrain : **Léa, Vincent, Roxane, Lucas, Céline, Coralie, Laurène, Raphaël, Amélie, Marie, Caroline**. Merci aussi aux autres étudiants qui ont contribué aux échantillonnages : **Laëtitia, Jérôme, Sébastien, Laure, Justine**. Merci également à **Kim, Walter** et **Nicolas** de la Maison de la Rivière ainsi qu'aux « Rubinettes », **Florence, Vanda, Géraldine** et **Nathalie**.

Enfin, je remercie ma famille qui m'a soutenu tout au long de ces quatre années, en particulier mes parents et ma femme **Stéphanie** qui a dû « gérer » nos deux petits monstres, **Louane** et **Hugo**, et est impatiente de me voir terminer ce projet un tantinet prenant...

*“One of the beautiful things about science is that it allows us to bumble along, getting it wrong time after time, and feel perfectly fine as long as we learn something each time.”*

Schwartz, 2008

---

## Résumé

Les salmonidés sont des poissons territoriaux en rivière, soumis à une compétition intense pour l'habitat et la ressource trophique dès les plus jeunes stades. Ces interactions exercent une influence sur la mortalité, la migration et la croissance, avec des intensités variables en fonction de l'ontogénie et des facteurs environnementaux. En Suisse, la truite *Salmo trutta* L. est l'espèce la plus prisée par les pêcheurs amateurs. La majeure partie des populations fait l'objet de rempoissonnements à partir de juvéniles « estivaux » relâchés au cours de leur premier été. L'élevage en pisciculture peut avoir des effets néfastes sur la diversité génétique et la fitness des poissons introduits dans le milieu naturel. En outre, ces individus sont susceptibles d'affecter la dynamique des populations sauvages. Certains comportements (agressivité, comportement anti-prédateur) ont été étudiés en milieu contrôlé, mais les conséquences ont rarement été mesurées en milieu naturel.

Ce travail de thèse vise à évaluer l'intensité des mécanismes biotiques ou densité-dépendants entre des truites sauvages et introduites sur la base d'expérimentations en rivière. Les interactions biotiques ont d'abord été décrites au stade juvénile dans une population naturelle résidente. Puis, des expérimentations ont été menées en milieu contrôlé et *in situ* pour évaluer l'efficacité et les limites de deux méthodes de marquages utilisables sur des jeunes stades de truites : un marquage fluorescent à détection externe utilisant la calcéine et un marquage individuel par implantation de PIT tag. Ces techniques ont été employées pour évaluer les effets de la densité et de la taille des poissons introduits sur les juvéniles sauvages, à partir d'investigations conduites *in situ* dans trois rivières contrastées. Enfin, les résultats des différentes expériences de marquage-recaptures ont été utilisés pour modéliser la mortalité apparente des poissons introduits comparativement aux poissons sauvages, et rechercher les facteurs environnementaux susceptibles d'expliquer la variabilité observée.

Les résultats montrent l'importance de la régulation densité-dépendante sur la survie apparente (ou taux de changement) et sur la taille des poissons sauvages, ainsi que les interactions entre la densité et les facteurs environnementaux, en particulier le débit. Dans les cours d'eau soumis à repeuplement, la survie des poissons sauvages est généralement bien supérieure à celle des poissons introduits, excepté dans le cours d'eau à faible pente. L'augmentation de la densité introduite n'influence pas directement la survie des poissons introduits ni celle des poissons sauvages, mais peut augmenter la dévalaison des individus des deux origines. En agglomérant les données de marquage-recaptures collectées dans sept rivières, les résultats indiquent une augmentation de la mortalité apparente initiale (dans les premiers jours suivant l'alevinage) des juvéniles introduits en fonction de la densité repeulée et de la largeur du cours d'eau. Les caractéristiques morphologiques des cours d'eau influencent également la surmortalité apparente des poissons introduits sur le long terme. Ces résultats doivent être confirmés sur la base d'expérimentations de marquage-recaptures couplés à des relevés environnementaux détaillés.

**Mots-clés :** truite, juvénile, repeuplement, densité-dépendance, marquage, survie, migration, croissance

---

## Summary

Stream-dwelling salmonids are territorial; from early-life stages they undergo intense competition for habitat and food. These interactions may affect mortality, migration and growth, at variable intensities in function of ontogeny and environmental factors. In Switzerland, brown trout *Salmo trutta* L. is the most favoured species by anglers. Most of the populations are subjected to the stocking of juveniles, released during their first summer (“summerlings”). The rearing in hatcheries of these individuals, which are the progeny of captive broodstock, can have deleterious effects on the genetic diversity as well as on the fitness of the introduced fish. In addition, these individuals are bound to affect the wild population dynamics. Some behaviours (aggression and predator avoidance) have already been studied under controlled conditions, but the consequences have rarely been measured in a natural environment.

This thesis aims to evaluate the intensity of the biotic, i.e. density-dependant, mechanisms between wild and stocked trout through a series of experiments in various rivers. The biotic interactions at the juvenile stage were first described in a natural resident population. Thereafter a series of experiments were carried out in controlled and natural environments to evaluate the efficiency and limitations of two marking techniques suitable for young trout: an externally detectable fluorescent marker (calcein) and an individual marking by implantation of a PIT tag. Both techniques were used to evaluate the effects of density and size of the stocked fish on the wild juveniles, through *in situ* investigations in three contrasted rivers. Finally the results of the various marking-recapture experiments were used to model the apparent mortality of stocked *versus* wild fish, and to find which environmental factors explain the observed variability.

The results show the importance of the density-dependant regulation on the apparent survival, i.e. rate of change, and the size of wild fish, as well as the interactions between fish density and environmental factors, especially water flow. In rivers subjected to stocking, survival is usually much greater for wild than for introduced fish, except in one of the rivers with low slope. Increasing the stocked density does not influence directly the survival of both stocked and wild fish, but can increase the downstream movement of individuals of both origins. By combining capture-recapture data collected from seven streams in this study, results show an increase of the initial apparent mortality (within a few days post-stocking) of stocked juveniles with increasing stocked density and stream width. The morphological characteristics of the rivers also affect the delayed over-mortality of the stocked fish. These results must be corroborated through supplementary marking-recapture experiments coupled with detailed environmental records.

**Keywords:** trout, juveniles, stocking, density-dependence, marking, survival, migration, growth.

---

# Sommaire

<b>LISTE DES PUBLICATIONS</b>	<b>vii</b>
<b>LISTE DES TABLEAUX</b>	<b>viii</b>
<b>LISTE DES FIGURES</b>	<b>ix</b>
<b>1. PREAMBULE</b>	<b>1</b>
<b>1.1. LA TRUITE : BIOLOGIE ET ECOLOGIE</b>	<b>1</b>
1.1.1. DISTRIBUTION	1
1.1.2. CYCLE DE VIE	1
1.1.3. HABITAT EN RIVIERE	3
1.1.4. INTERACTIONS BIOTIQUES ET SUCCES COMPETITIF	4
1.1.5. DEFINITION DE LA DENSITE-DEPENDANCE	7
<b>1.2. DIVERSITE GENETIQUE</b>	<b>9</b>
<b>1.3. L'ETAT DES POPULATIONS EN SUISSE</b>	<b>10</b>
<b>1.4. LE REPEUPLEMENT</b>	<b>12</b>
1.4.1. DIVERSITE DES PRATIQUES	12
1.4.2. LE REPEUPLEMENT EN SUISSE	14
1.4.3. IMPACTS DU REPEUPLEMENT	16
<b>1.5. LES MODELES DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS : DIVERSITE ET LACUNES</b>	<b>19</b>
1.5.1. QU'EST-CE QU'UN MODELE DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS ?	19
1.5.2. LES PRINCIPAUX MODELES DE DYNAMIQUE DES POPULATIONS	20
1.5.3. LACUNES DES PRINCIPAUX MODELES	22
<b>2. INTRODUCTION GENERALE</b>	<b>25</b>
<b>2.1. LA REGULATION AU STADE JUVENILE</b>	<b>25</b>
2.1.1. EXPRESSIONS DE LA DENSITE-DEPENDANCE	25
2.1.2. REGULATION ABIOTIQUE	29
2.1.3. INTERACTIONS ENTRE FACTEURS BIOTIQUES ET ABIOTIQUES	30
<b>2.2. EFFETS ECOLOGIQUES DE L'ALEVINAGE SUR LES 0+ SAUVAGES</b>	<b>31</b>
2.2.1. SUCCES COMPETITIF DES 0+ INTRODUIITS	31
2.2.2. REPEUPLEMENT ET DENSITE-DEPENDANCE	32
2.2.3. EVALUATION DU SUCCES DU REPEUPLEMENT	32
<b>2.3. QUESTIONNEMENTS SCIENTIFIQUES</b>	<b>33</b>
<b>3. SITES D'ETUDE ET EXPERIMENTATIONS</b>	<b>37</b>
<b>3.1. SITES D'ETUDE</b>	<b>37</b>
<b>3.2. EXPERIMENTATIONS</b>	<b>39</b>
<b>3.3. LE REPEUPLEMENT</b>	<b>40</b>
<b>4. MECANISMES DE REGULATION AU SEIN D'UNE POPULATION DE TRUITE EXEMPTEE DE REPEUPLEMENT</b>	<b>43</b>
<b>4.1. CONTEXTE DE L'ETUDE</b>	<b>43</b>
<b>4.2. RESUME</b>	<b>44</b>
<b>4.3. ARTICLE 1</b>	<b>46</b>



---

<b>4.4. CONCLUSION</b>	<b>63</b>
<b><u>5. METHODES POUR LE SUIVI DE LA CONTRIBUTION DU REPEUPLEMENT</u></b>	<b><u>65</u></b>
<b>5.1. PRINCIPALES METHODES DE MARQUAGE POUR LES 0+</b>	<b>65</b>
<b>5.2. MARQUAGE DE MASSE : TEST D'UNE METHODE DE MARQUAGE FLUORESCENT A LA CALCEINE</b>	<b>68</b>
5.2.1. CONTEXTE DE L'ETUDE	68
5.2.2. RESUME	71
5.2.3. ARTICLE 2	73
5.2.4. RESULTATS COMPLEMENTAIRES	85
5.2.5. CONCLUSION	89
<b>5.3. MARQUAGE INDIVIDUEL : EVALUATION DE L'EFFET DES MARQUAGES PIT TAG SUR LES 0+ DE TRUITE</b>	<b>91</b>
5.3.1. CONTEXTE DE L'ETUDE	91
5.3.2. RESUME	92
5.3.3. ARTICLE 3	94
5.3.4. CONCLUSION	100
<b><u>6. EFFETS DE LA DENSITE DE REPEUPLEMENT SUR LA SURVIE, LA MIGRATION ET LA CROISSANCE DES 0+</u></b>	<b><u>101</u></b>
<b>6.1. CONTEXTE DE L'ETUDE</b>	<b>101</b>
<b>6.2. RESUME</b>	<b>102</b>
<b>6.3. ARTICLE 4</b>	<b>104</b>
<b>6.4. ANALYSE DE LA CROISSANCE</b>	<b>146</b>
<b>6.5. CONCLUSION</b>	<b>147</b>
<b><u>7. MODELISATION DE LA SURVIE APRES REPEUPLEMENT ET EFFET DES FACTEURS BIOTIQUES ET ABIOTIQUES</u></b>	<b><u>149</u></b>
<b>7.1. CONTEXTE DE L'ETUDE</b>	<b>149</b>
<b>7.2. RESUME</b>	<b>151</b>
<b>7.3. ARTICLE 5</b>	<b>153</b>
<b>7.4. CONCLUSION</b>	<b>180</b>
<b><u>8. DISCUSSION GENERALE ET PERSPECTIVES</u></b>	<b><u>181</u></b>
<b>8.1. REGULATION NATURELLE AU STADE JUVENILE</b>	<b>182</b>
<b>8.2. SURVIE DES JUVENILES ISSUS DE PISCICULTURE</b>	<b>186</b>
8.2.1. METHODES DE SUIVI	186
8.2.2. MORTALITE DANS LE MILIEU NATUREL	187
8.2.3. ORIGINE DES INDIVIDUS ET CONDITIONS D'ELEVAGE	187
8.2.4. DENSITES INTRODUITES	189
8.2.5. TAILLE INITIALE	191
<b>8.3. EFFETS DES POISSONS INTRODUITS SUR LES POISSONS SAUVAGES</b>	<b>192</b>
<b>8.4. VERS UN MODELE POUR EVALUER L'EFFICACITE DU REPEUPLEMENT ?</b>	<b>193</b>
<b>8.5. PERSPECTIVES POUR LA GESTION</b>	<b>193</b>
<b><u>9. REFERENCES</u></b>	<b><u>196</u></b>

---

---

## Liste des publications

**Article 1 :** Richard, A., Cattané, F. & Rubin, J.-F. (2014). Biotic and abiotic regulation of a low-density stream-dwelling brown trout (*Salmo trutta* L.) population: effects on juvenile survival and growth. *Ecology of Freshwater Fish*. In press.

*Contribution : Participation à la collecte des données piscicoles et environnementales, scalimétrie, analyses statistiques et rédaction de l'article.*

**Article 2 :** Richard, A., O'Rourke, J. & Rubin, J. F. (2014). External fluorescence retention of calcein-marked juvenile brown trout *Salmo trutta* raised in natural and artificial environments. *Journal of Fish Biology* **84**, 73-84.

*Contribution : Mise en place du design expérimental, réalisation de l'expérience, analyse et rédaction de l'article.*

**Article 3 :** Richard, A., O'Rourke, J., Caudron, A. & Cattané, F. (2013). Effects of passive integrated transponder tagging methods on survival, tag retention and growth of age-0 brown trout. *Fisheries Research* **145**, 37-42.

*Contribution : Mise en place du design expérimental, réalisation de l'expérience, analyse et rédaction de l'article.*

**Article 4 :** Richard, A., Caudron, A., Bergerot, B., O'Rourke, J. & Cattané, F. (In prep.). Unravelling survival and dispersal in natural brown trout populations after stocking of hatchery-reared juveniles. Effects of released density and initial size. For submission in *Freshwater Biology*.

*Contribution : Mise en place du design expérimental, réalisation de l'expérience, analyse et rédaction de l'article.*

**Article 5 :** Richard A., Dumond M., Siegenthaler - Le Drian C., Reichert P., Cattané F. (In prep.). Biotic and environmental effects on mortality of hatchery-reared vs wild brown trout in natural rivers. For submission in *Aquatic sciences*.

*Contribution : Mise en place du design expérimental, réalisation des expériences sur le terrain, co-encadrement du travail de M2 de Mathilde Dumond qui a effectué les analyses, rédaction de l'article.*

---

## Liste des tableaux

**Tableau 1** : Compétition par interférence vs exploitation (d'après Kaspersson, 2010).

**Tableau 2** : Principales caractéristiques environnementales des cours d'eau d'étude. Pour chaque rivière, l'intervalle de valeurs correspond aux différents sites ( $T_m$  : température moyenne annuelle ;  $T_{max}$  : température moyenne du mois le plus chaud ;  $T_{min}$  : température moyenne du mois le plus froid).

**Tableau 3** : Pratiques de repeuplement dans les cours d'eau d'étude.

**Tableau 4** : Périodes de marquage et quantités marquées pour les différents cours d'eau.

**Tableau 5** : Bilan des principales techniques de marquage applicables sur des petits poissons (longueur totale < 100 mm) avec leur mode de détection et leur stabilité (modifié d'après Skalski *et al.*, 2009).

**Tableau 6** : Nombre et pourcentage de truites marquées présentant des écailles fluorescentes, 3 mois et 6 mois après marquage.

**Tableau 7** : Evolution du pourcentage de truites marquées puis relâchées dans la Drize, présentant des écailles fluorescentes.

**Tableau 8** : Bilan des concentrations en calcéine mesurées par HPLC-RP dans des chairs de truites (en ng par gramme de tissu) au cours du temps.

**Tableau 9** : Bilan des opérations de marquage et de suivi piscicole réalisées dans 7 cours d'eau (20 sites, dont 3 ayant fait l'objet de deux opérations de marquage sur la Drize) et intégrées dans le modèle.

**Tableau 10** : Bilan des effets de la densité introduite et de la taille initiale sur les traits (survie, croissance, migration) des poissons sauvages et introduits.

---

## Liste des figures

**Figure 1 :** Mise en évidence de la densité-dépendance. (1) Relations entre la densité de cabillauds *Gadus morhua* L. d'une année à l'année t+1 en fonction de la densité de 0+ au temps t et expression de la survie individuelle en fonction du nombre d'individus capturés (Bjornstad *et al.*, 1999). (2) Taux de perte d'une population de juvéniles de truites en fonction d'un indice de densité (Einum, 2005) (3) Relation entre le taux de changement *per capita* (rpop) d'une population de saumon de fontaine *Salvelinus fontinalis* et la densité (Grossman *et al.*, 2012).

**Figure 2 :** Les 12 hypothèses avancées pour expliquer le déclin des populations de truites en Suisse (d'après Fischnetz, 2004).

**Figure 3 :** Les deux modes de production de juvéniles de truites, le « supportive breeding » et le stock captif (Caudron, 2008).

**Figure 4 :** Evolution des quantités de truites déversées dans les cours d'eau suisses, exprimées en équivalents alevins, en fonction du stade de développement. Un poisson d'un an ou plus correspond à 20 équivalents alevins, un « estival » à 10 équivalents alevins, un « préestival » à 5 équivalents alevins (source : OFEV).

**Figure 5 :** Arbre décisionnel pour la mise en place et l'évaluation d'un programme de repeuplement (modifié d'après Cowx, 1994).

**Figure 6 :** (A) Cycle de vie de la truite utilisé pour la construction du modèle matriciel, (B) Détail de la transition adulte-juvénile (d'après Daufresne et Renault, 2006).

**Figure 7 :** Structure de la thèse.

**Figure 8 :** Les régions biogéographiques de la Suisse (Gonseth *et al.*, 2001)

**Figure 9 :** Localisation des cours d'eau.

**Figure 10 :** Périodes (premier été, premier hiver et deuxième été) et variables considérées dans l'étude. Le taux de changement, noté S, correspond au ratio entre la densité finale et la densité initiale (p. ex. pour le premier été,  $S_{sum0+} = D_{nov0+} / D_{juil0+}$ ) ; la longueur totale notée L est analysée à la fin de chaque période considérée ( $L_{nov0+}$ ,  $L_{juil1+}$ ,  $L_{nov1+}$ ), tout comme la dispersion des longueurs totales autour de la moyenne (ou coefficient de variation) notée CV ( $CV_{nov0+}$ ,  $CV_{juil1+}$ ,  $CV_{nov1+}$ ). Le débit et la température sont également intégrés sous formes de variables synthétiques définies pour la période estivale ( $Q_{sum}$ ,  $T_{sum}$ ) et hivernale ( $Q_{win}$ ,  $T_{win}$ ).

**Figure 11 :** Bilan des principaux effets biotiques (densités) et abiotiques (débit et température) observés au cours du premier été et du premier hiver des juvéniles sur le taux de changement, la longueur totale moyenne et la dispersion des tailles autour de la moyenne (CV). Le sens de la relation (+ en bleu : positive ; - en rouge : négative) et la significativité (+, - pour  $p < 0.05$  ; ++, -- pour  $p < 0.01$  ; +++, --- pour  $p < 0.001$ ) sont indiqués.

**Figure 12 :** Structure chimique de la calcéine.

**Figure 13 :** Détecteur SE-MARK utilisé pour repérer la fluorescence au niveau des nageoires et de la tête (en haut), et nageoires de truites observées sous loupe à épifluorescence (en bas), une semaine après marquage (gross. X40 ; photos A. Richard).

**Figure 14 :** Visualisation de la fluorescence dans une écaille de truite marquée à la calcéine (gross. X 40 ; photos J. O'Rourke et A. Richard).

**Figure 15 :** Taux de rétention de la fluorescence par rivière en fonction de l'origine de la calcéine (barres vides : calcéine 1 ; barres grisées : calcéine 2) et intensité moyenne ( $\pm$  écart type) de la

---

fluorescence ou Fluosum (■), 12 mois après marquages à la calcéine dans 7 rivières (dont 2 campagnes pour la Drize). L'intensité de fluorescence n'a pas été évaluée lors de la campagne Drize1.

**Figure 16** : Implantation d'un PIT tag par injection directe dans un juvénile de truite de 60 mm (Photos : J. O'Rourke).

**Figure 17** : Matériel de tracking mobile (à gauche) et antenne fixe installée sur le Nozon (à droite), avec zoom sur le boîtier de réglage placé en berge (photos A. Richard).

**Figure 18** : Comparaison des tailles initiales entre poissons sauvages et poissons introduits, au moment du marquage.

**Figure 19** : Comparaison des taux de croissance (SGR) en fonction de l'origine des 0+ pour chaque rivière.

**Figure 20** : Bilan des processus de régulation biotique (densité-dépendants ; DDP) et abiotiques observés dans une population naturelle à faible densité ( $< 1 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ ). Les flèches pleines indiquent des processus observés ; les flèches discontinues se réfèrent aux processus supposés d'après la littérature et les données collectées.

## 1. Préambule

### 1.1. La truite : biologie et écologie

#### 1.1.1. Distribution

La truite *Salmo trutta* L. est l'une des 219 espèces de salmonidés répertoriées à ce jour (Eschmeyer et Fong, 2013). Elle fait partie de la sous-famille des Salmoninae et du genre *Salmo*, qui compte 24 espèces en Europe, dont 23 sont endémiques du continent européen (Freyhof et Brooks, 2011). Outre l'Europe, la truite est endémique en Afrique du Nord ainsi qu'à l'ouest de l'Asie (MacCrimmon et Marshall, 1968). Elle a été largement introduite dans différents pays du monde depuis le milieu du XIX<sup>ème</sup> siècle (p. ex., est de la Russie 1852 ; Etats-Unis 1883 ; Amérique du sud entre 1904 et 1938) et présente à l'heure actuelle une répartition mondiale (Elliott, 1994; Klemetsen *et al.*, 2003). Considérée comme invasive dans plusieurs pays où elle a été introduite (p. ex. Nouvelle-Zélande et Etats-Unis), elle fait partie des 8 espèces de poissons répertoriées dans la liste des 100 espèces les plus invasives dans le monde (Lowe *et al.*, 2000). Introduite dans les îles Kerguelen dans les années 1950, dans des cours d'eau dépourvus de peuplements piscicoles, l'espèce a depuis colonisé près de 40% de l'archipel (Labonne *et al.*, 2013 ; Lecomte *et al.*, 2013). Les nombreuses introductions s'expliquent par la grande plasticité écologique de l'espèce, sa capacité de colonisation de nouveaux cours d'eau, la qualité de sa chair et l'intérêt qu'elle représente pour la pêche sportive (Klemetsen *et al.*, 2003).

#### 1.1.2. Cycle de vie

La truite fait partie des espèces à caractère diadrome facultatif, c'est-à-dire susceptible de réaliser une partie de son cycle de vie en mer avant d'effectuer une migration anadrome pour atteindre ses sites de reproduction en rivière. L'espèce est polymorphe et présente des stratégies d'histoire de vie variées, allant de la résidence stricte (intégralité du cycle de vie dans la même section de rivière) jusqu'à différents niveaux de migration pour assurer sa reproduction au sein de systèmes mer-affluents, lac-affluents ou rivière principale-affluents. En Europe, la truite fraie en début d'hiver dans des cours d'eau bien oxygénés, bien que des exemples de reproduction en lacs aient été répertoriés au niveau de résurgences d'eau souterraine (Brabrand *et al.*, 2002). Espèce lithophile, la femelle creuse son nid dans un substrat grossier, constitué de graviers et galets de 8 à 128 mm (Armstrong *et al.*, 2003), d'une profondeur variable en fonction de sa taille (de 4 cm pour les petits individus résidents à 17 cm pour les grosses truites de mer,

d'après Elliott (1984)). Elle y dépose ses œufs, fécondés ensuite par un à plusieurs mâles (un mâle dominant et éventuellement plusieurs mâles subordonnés ou satellites), puis elle recouvre sa ponte. Le nombre d'œufs est étroitement lié à la taille de la femelle ; il oscille entre une centaine pour une petite femelle résidente à plusieurs milliers pour les plus grosses femelles migratrices (Elliott, 1995). Une femelle réalise plusieurs pontes, en creusant un nouveau nid généralement en amont du précédent. Elle laisse ensuite ses œufs et quitte la frayère, alors que les mâles restent actifs, attendant d'autres femelles matures.

La période d'incubation des œufs sous gravier est de durée variable (de un à plusieurs mois) en fonction de la température de l'eau. Selon Crisp (1981), la date médiane d'éclosion ( $D_2$ ) peut être modélisée en fonction de la température moyenne de l'eau durant la période d'incubation. Il faut environ 91.5 jours d'incubation à une température moyenne de 5°C, pour 41.3 jours seulement à 10°C. La date d'émergence ( $D_3$ ) dépend en général de  $D_2$  selon la relation simplifiée  $D_3 = 1.7 * D_2$  (Crisp, 1988). L'émergence se produit en moyenne entre fin février et mi-mars dans les régions tempérées de l'hémisphère nord. Outre la température de l'eau, la survie embryonnaire dépend également de la concentration en oxygène dans l'eau interstitielle (Massa *et al.*, 2000) et de la teneur en particule fines (Chapman, 1988).

La terminologie relative aux périodes de développement ontogénique des poissons a été définie par Balon (1975). Après la fécondation, la période embryonnaire a lieu dans le substrat et se caractérise par une nutrition endogène à partir des réserves vitellines. Chez les salmonidés, le développement est direct, il n'y a pas de période larvaire. Après l'émergence débute directement la période juvénile. Le terme alevin désigne la première phase de la période juvénile, correspondant à la fin de résorption vitelline, l'apprentissage de la nage, ainsi qu'au début de l'alimentation exogène. L'émergence se produit généralement de manière synchrone entre individus d'une même frayère et en cours de nuit (Bardonnnet *et al.*, 1993), ce qui augmente la probabilité de survie du fait d'une prédation moindre. Les alevins commencent à s'alimenter généralement à proximité de la frayère, bien que certains effectuent d'abord une dévalaison nocturne avant d'établir leur territoire (Héland, 1980). La majorité des alevins ne s'éloigne pas de plus d'une centaine de mètres du lieu de reproduction (Armstrong et Nislow, 2006). Les jeunes alevins post-émergents sont agressifs et sont en compétition pour la ressource trophique (Héland, 1999). Cette période définie comme critique par Elliott (1994) engendre une forte mortalité des individus incapables de se nourrir.

Quelques semaines après l'émergence, les juvéniles de truites sont parfois appelés « parr » et arborent des points rouges ainsi que des bandes sombres caractéristiques. Les individus

migrants vivent d'abord en rivière pendant une durée variable de 1 à 3 ans (généralement 2 ans, Milner *et al.*, 2003), avant de subir des changements physiologiques les préparant à la vie marine. Ils prennent alors le nom de « smolts » et entament leur migration (en général en mars-avril). La smoltification se produit également chez les formes lacustres. Les poissons résidents sont pour leur part relativement sédentaires, leurs mouvements n'excédant généralement pas 200 mètres, bien que la quantification des déplacements soit souvent sous-estimée (Bohlin *et al.*, 2002). La résidence est généralement associée à une maturation plus précoce des mâles (Jonsson, 1985 ; Dellefors et Faremo, 1988) au stade 1+, c'est-à-dire en cours de deuxième année de vie. Ces jeunes mâles adoptent souvent une stratégie de reproduction alternative, consistant à s'immiscer entre la femelle et le mâle dominant pour assurer la fécondation d'une partie des œufs, en particulier dans les populations sympatriques d'individus résidents et migrateurs (Jonsson et Jonsson, 1993). Le taux de maturation des mâles au stade 1+ varie selon les années (44 à 77%) et est positivement corrélé à la taille moyenne des 0+ l'automne précédent (Maisse *et al.*, 1987). La majorité des femelles mature pour la première fois au stade 2+ (Baglinière et Maisse, 2002), bien que la contribution des 1+ soit dans certains cours d'eau non négligeable (Maisse *et al.*, 1987).

### 1.1.3. Habitat en rivière

La disponibilité en habitat est un paramètre limitant pour les salmonidés résidents, qui réalisent l'intégralité de leur cycle de vie en rivière (Chapman, 1966). Elle définit la capacité d'accueil du milieu et constitue le moteur de mécanismes de compétition intenses entre individus. L'habitat local est principalement caractérisé par la hauteur d'eau, la vitesse d'écoulement, la composition du substrat, la présence de structures ou caches dans le cours d'eau (blocs, bois morts,...) ou au niveau des rives (racines, sous-berges), bien que la hauteur d'eau soit généralement considérée comme la variable d'habitat la plus importante pour la truite (Heggenes *et al.*, 1999).

Après l'émergence, les alevins se réfugient de préférence dans des zones calmes et peu profondes situées près des berges et adoptent un rythme nyctéméral. Ils s'éloignent des berges en cours de journée pour défendre de petits territoires ( $\approx 0.1-0.2 \text{ m}^2$ , Grant *et al.*, 1998) et se nourrir d'organismes entraînés par le courant (Gaudin *et al.*, 1995). Ils rejoignent les rives pendant la nuit, qui constituent des sites de repos et de protection vis-à-vis des prédateurs (Roussel et Bardonnnet, 1999). Ils se positionnent généralement derrière de gros graviers ou galets qui leur procurent des abris à faible vitesse de courant, leur permettent de limiter les interactions intra-cohortes et leur offrent une protection contre les prédateurs (Heggenes,



1988). Les alevins présentent des comportements agonistiques vis-à-vis de leurs congénères et une compétition accrue pour la nourriture s'engage. Celle-ci entraîne une hiérarchie d'individus dominants et subalternes et une mortalité des individus incapables de se nourrir (Elliott, 1994). Cette phase d'acquisition du territoire, qui dure pendant 1 à 2 mois après l'émergence, est une période critique durant laquelle la mortalité est forte et densité dépendante (Elliott, 1985 ; Einum et Nislow, 2005). Les plus gros individus sont généralement dominants et présentent un avantage compétitif pour la défense du territoire et la prise de nourriture ; toutefois, ils peuvent être désavantagés à densité élevée, étant donné les coûts énergétiques associés à cette même défense (Elliott, 1990 ; Armstrong et Nislow, 2006). En outre, durant cette période critique, les jeunes alevins sont très vulnérables aux brusques augmentations de débit (Crisp, 1991 ; Daufresne *et al.*, 2005) pouvant entraîner un taux de dévalaison important (Ottaway et Clarke, 1981).

Au cours de la période juvénile, les truites ont un comportement alimentaire focalisé essentiellement sur la dérive (LaVoie et Hubert, 1994 ; Glova et Field-Dodgson, 1995 ; Roussel et Bardonnnet, 2002). Au fur et à mesure de leur croissance, ils investissent des habitats à la fois plus courants et plus profonds de jour et tendent à abandonner progressivement les habitats de bordure la nuit, une fois la taille de 50 mm (LF) atteinte (LaVoie et Hubert, 1996). Toutefois, les juvéniles gardent un comportement nyctéméral d'utilisation de l'habitat, se positionnant plutôt dans les profonds (ou mouilles) de nuit, et favorisant les zones de radier en journée (Roussel et Bardonnnet, 2002).

La distribution spatiale des individus plus âgés ( $\geq 2+$ ) s'oriente plutôt vers des habitats profonds à faible vitesse d'écoulement (Heggenes, 2002). Ils présentent une certaine flexibilité liée à la disponibilité des habitats mais aussi à l'heure du jour, favorisant plutôt les mouilles durant la nuit. La diversité d'utilisation de l'habitat au cours du développement ontogénique souligne l'importance de l'hétérogénéité de l'habitat dans les cours d'eau à truite.

#### 1.1.4. Interactions biotiques et succès compétitif

Les populations de truites sont structurées en classes d'âge et de taille, qui affichent des préférences d'habitat et de ressource trophique différents. Ainsi, les individus plus âgés privilégient les zones profondes, chassant à l'affût, alors que les juvéniles se concentrent dans les habitats littoraux et les abris hydrauliques situés dans les radiers peu courants pour attraper des organismes dans la dérive. Cette répartition spatiale n'est en réalité pas le simple fait de préférences ontogéniques différentes, mais est également régie par des mécanismes

d'interactions biotiques entre individus. Ainsi Kaspersson *et al.* (2012) ont mis en évidence une occupation de l'habitat différente des 0+ en présence ou non des cohortes plus âgées. En l'absence des classes d'âge  $\geq 1+$ , les 0+ colonisent davantage les milieux plus profonds et s'éloignent des habitats de grossissement traditionnellement utilisés (bordures et radiers).

Au sein d'une population, la ressource n'est pas partagée de manière homogène entre individus mais varie en fonction du succès compétitif individuel. Ce succès dépend de plusieurs facteurs (Kaspersson, 2010) : la taille individuelle, le taux métabolique, la durée de résidence dans un habitat (« prior residence ») et l'expérience sociale (« prior social experience »). La taille individuelle détermine dans de nombreux cas l'issue d'interactions compétitives, les poissons de plus grande taille étant souvent plus aptes à combattre. Jenkins (1969) a ainsi observé une nette propension à la victoire des gros individus sur les plus petits dans plus de 85% des conflits. Le taux métabolique standard (SMR) est également un bon prédicteur de l'agressivité et est positivement corrélé au succès compétitif (ou probabilité d'être dominant) chez les jeunes saumons (Metcalf *et al.*, 1995) et les jeunes truites (Lahti *et al.*, 2002). Cela signifie que les individus dominants ont besoin de davantage de nourriture que leurs subordonnés pour maintenir leur poids. Ils ont en outre davantage d'interactions agonistiques avec leurs congénères pour défendre leur territoire, ce qui implique des coûts plus importants et des besoins énergétiques plus élevés (Lans, 2012). Toutefois, cet avantage compétitif devient un net désavantage en cas de pénurie de la ressource trophique. Les individus à plus faible métabolisme peuvent alors devenir plus compétitifs, et la hiérarchie de dominance peut être modifiée.

Le succès compétitif est en outre lié au degré d'expérience des individus, à la fois dans leur connaissance de leur environnement (« prior residence » ; Rhodes et Quinn, 1998) et dans leurs relations avec leurs congénères. Les individus présents en premier sur un territoire sont supposés l'avoir sélectionné pour sa valeur (en termes d'abris et/ou de ressource) après avoir prospecté les alentours et sont davantage enclin à le défendre contre les intrus (Johnsson *et al.*, 2000). Toutefois, l'avantage de la « prior residence » est contrebalancé par la taille des agresseurs. Johnsson *et al.* (1999) ont montré que les alevins de truites résidents gagnaient 85% de leurs conflits avec des individus introduits de même taille, mais perdaient lorsque les intrus étaient 30% plus gros. Le degré de connaissance du succès compétitif des individus *via* l'expérience antérieure d'un conflit avec le même individu ou *via* l'observation d'interactions entre congénères est également un paramètre important pour la réduction des coûts associés aux interactions (Johnsson, 1997 ; Johnsson et ÅKerman, 1998). Des expérimentations menées sur des juvéniles de truites arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* ont ainsi démontré que les individus

ajustent leur comportement agonistique en fonction de leurs expériences de conflit direct avec leur congénères et de leurs observations, en réduisant notamment le temps à la décision pour s'engager dans un nouveau conflit (Johnsson et ÅKerman, 1998).

Les interférences entre individus peuvent être classées en deux catégories : directes ou indirectes (**Tableau 1**). Les interférences directes concernent les situations dans lesquelles les individus sont en compétition et interagissent par le biais d'attaques frontales, pour la défense d'un territoire par exemple, ou de menaces plus subtiles (Keddy, 2001). Ce type d'interférence favorise généralement les individus âgés, de grande taille et socialement expérimentés, capables de monopoliser les habitats les plus profitables. Les compétitions indirectes se réfèrent à l'exploitation de la ressource trophique. Cette exploitation s'effectue le plus souvent sans contact visuel entre individus. Elle favorise les individus capables de capter le plus de nourriture, en particulier lorsque celle-ci se fait rare.

**Tableau 1 : Compétition par interférence vs exploitation (d'après Kaspersson, 2010)**

	<b>Compétition par interférence</b>	<b>Compétition par exploitation</b>
<b>Définition (Keddy, 2001)</b>	Compétition par interaction directe entre individu	Compétition pour des ressources communes, en l'absence d'interactions directes
<b>Modes d'expression</b>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. territorialité et exclusion de l'habitat</li> <li>2. intimidation</li> <li>3. compétition pour l'accouplement</li> <li>4. "filtering interference", pour les prises alimentaires</li> <li>5. cleptoparasitisme (vol de nourriture)</li> <li>6. cannibalisme</li> </ol>	<ol style="list-style-type: none"> <li>1. "scramble": les individus se voient et ajustent leur comportement (Milinski et Parker, 1991)</li> <li>2. exploitation au sens strict, sans contact visuel entre individus</li> </ol>

Les compétitions par interférence et pour la ressource trophique coexistent le plus souvent dans les populations naturelles, même si l'un des deux mécanismes prédomine généralement en fonction de la quantité de nourriture disponible, de la distribution de cette ressource dans le temps et dans l'espace, de la densité et de la qualité des compétiteurs (Kaspersson, 2010). L'existence d'interactions fortes entre individus pour la défense du territoire et l'accès à la ressource sont à l'origine de mécanismes de régulations densité-dépendants au sein des populations de salmonidés.

### 1.1.5. Définition de la densité-dépendance

Depuis plus de deux siècles, les scientifiques ont admis que les populations naturelles ne peuvent croître de manière exponentielle sur le long terme (Malthus, 1798 ; Turchin, 2003), en particulier à cause de la limitation de la ressource. La régulation des populations est un thème central en écologie, qui a suscité de nombreux débats depuis le début de l'écologie des populations. La densité-dépendance peut être définie comme la relation fonctionnelle entre le taux de changement d'une population défini *per capita*, et la densité de population (Murdoch, 1994 ; Turchin, 2003). Cette définition est une propriété générale des systèmes dynamiques qui ne présuppose pas des mécanismes écologiques sous-jacents.

A l'inverse des mammifères et des oiseaux qui investissent de l'énergie dans la promulgation de soins à un nombre limité de descendants (stratégie K ; Pianka, 1970), la plupart des espèces de poissons produisent un nombre d'œufs important qui, rapporté au nombre d'alevins après éclosion, dépasserait la capacité d'accueil du milieu (Sinclair, 1989). Chez les poissons, trois stratégies démographiques sont identifiées (Winemiller, 1992) : opportuniste, périodique ou équilibrée. La stratégie opportuniste caractérise les petites espèces à maturation précoce pouvant se reproduire en continu et recoloniser rapidement des habitats après perturbation. La stratégie périodique caractérise les espèces qui retardent davantage leur maturation et produisent de grosses pontes lorsque les conditions environnementales sont favorables. Enfin, la stratégie équilibrée ou d'équilibre se retrouve chez les espèces de petite ou moyenne taille, ayant une fécondité relative faible, un nombre restreint de cycles reproducteurs, de gros œufs et qui procurent des soins parentaux. Les salmonidés présentent plutôt une stratégie d'équilibre (Winemiller, 1992 ; Pont *et al.*, 1995 ; Vila-Gispert et Moreno-Amich, 2002). Cette stratégie, qui se rapproche de la stratégie K (Winemiller, 1992) se retrouve dans des environnements à ressources limitées et dans des populations régulées essentiellement par des processus densité-dépendants (Pianka, 1970).

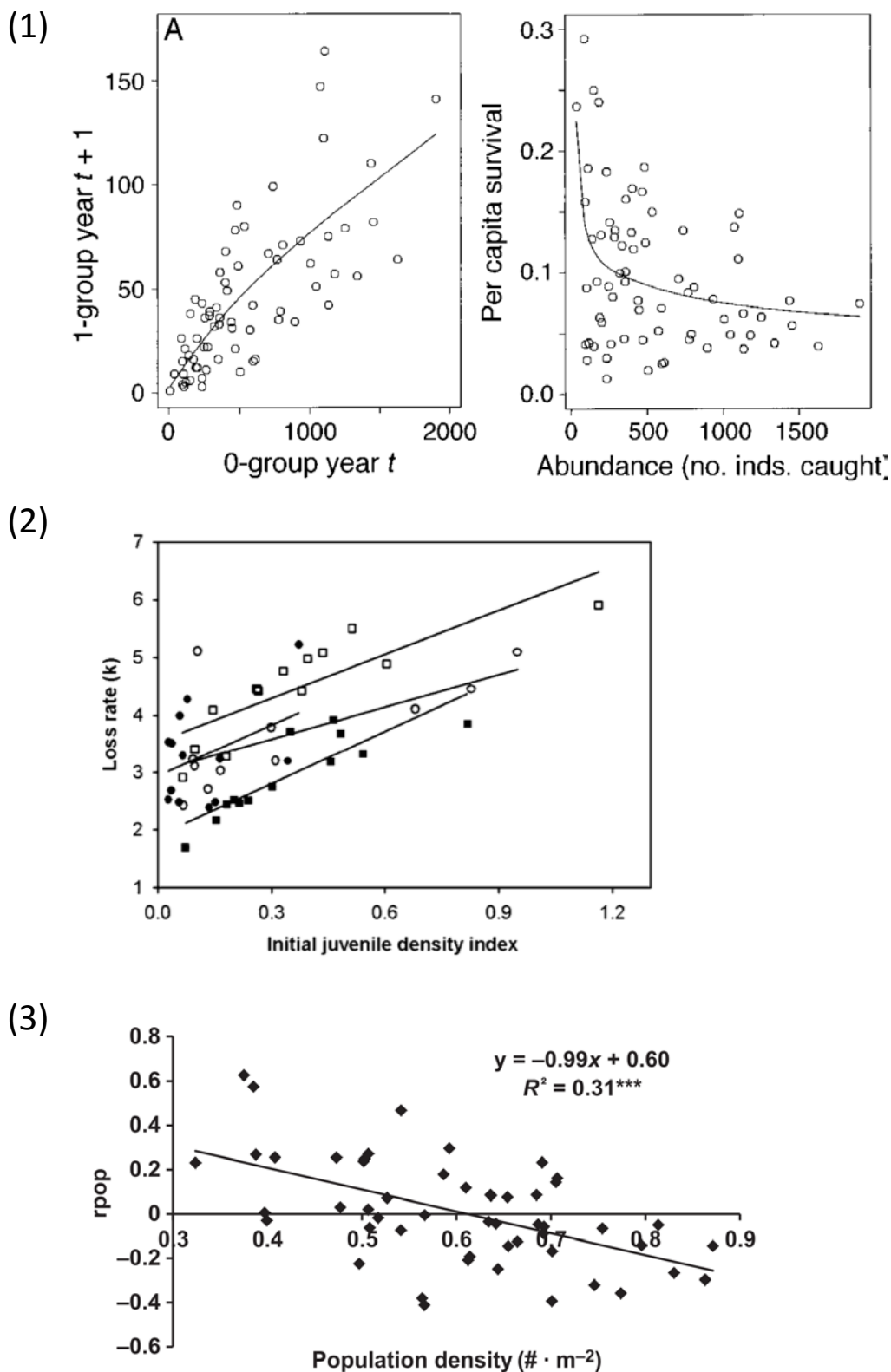


Figure 1 : Mise en évidence de la densité-dépendance. (1) Relations entre la densité de cabillauds *Gadus morhua* L. d'une année à l'année  $t+1$  en fonction de la densité de 0+ au temps  $t$  et expression de la survie individuelle en fonction du nombre d'individus capturés (Bjornstad *et al.*, 1999). (2) Taux de perte d'une population de juvéniles de truites en fonction d'un indice de densité (Einum, 2005) (3) Relation entre le taux de changement *per capita* ( $r_{pop}$ ) d'une population de saumoneau de fontaine *Salvelinus fontinalis* et la densité (Grossman *et al.*, 2012).

Différentes représentations peuvent être utilisées pour visualiser l'existence de régulations densité-dépendantes, avec comme variables dépendantes la densité au temps  $t+1$ , la survie individuelle ou la mortalité (**Figure 1 (1) et (2)**). D'après la définition stricte (Turchin, 2003), la densité-dépendance se manifeste au travers d'une relation négative entre le taux de changement d'une population (par exemple le ratio entre la densité au temps  $t+1$  et la densité au temps  $t$ ) et la densité. Grossman et al. (2012) ont par exemple reporté une relation de ce type dans une population de saumon de fontaine (**Figure 1 (3)**).

## 1.2. Diversité génétique

A la fin de la dernière glaciation du Würm (-13'000 ans), une large partie de l'Europe du nord était encore recouverte de glace. Avec le retrait des glaciers, différents évènements de recolonisation des cours d'eau se sont produits à partir d'ancêtres migrants. Au sein de son aire naturelle de répartition, cinq grandes lignées de truites (les lignées atlantique, méditerranéenne, adriatique, *marmoratus* et danubienne ; Bernatchez, 2001) ont évolué en isolement géographique pendant le Pléistocène (époque géologique couvrant toutes les récentes glaciations) et sont restées largement allopatriques. Une sixième lignée (Duero) a été plus récemment identifiée dans la péninsule ibérique (Suárez *et al.*, 2001).

La truite est l'une des espèces de vertébrés présentant le plus grand nombre de subdivisions naturelles et de populations génétiquement distinctes, ainsi qu'une grande plasticité phénotypique (Laikre (Ed.), 1999). Cette diversité a conduit à la description d'une cinquantaine d'espèces depuis le milieu du XVIIIème siècle, alors qu'il ne s'agissait que de variations autour d'une même espèce (Ferguson, 1989). La variabilité phénotypique reflète la variabilité génétique et la variabilité environnementale, et le plus souvent une combinaison des deux. Ainsi des morphotypes très différents peuvent ne présenter que de faibles différences génétiques. En outre, la diversité génétique n'est pas liée à la distance géographique (Crozier et Ferguson, 1986). Des différences génétiques importantes ont ainsi été observées à des échelles micro-géographiques (Bouza *et al.*, 1999 ; Stelkens *et al.*, 2012). L'hétérogénéité génétique est souvent associée à la présence de barrières physiques limitant les brassages entre populations, toutefois des différences importantes peuvent subsister sans ces barrières. Sur une section de 40 km de la rivière Aare (Suisse), Stelkens *et al.* (2012) ont identifié une forte divergence génétique et phénotypique naturelle entre populations, en l'absence d'effet significatif du repeuplement, démontrant ainsi que de petites populations en affluents peuvent largement contribuer à la diversité génétique régionale.

Chez la truite, comme chez d'autres espèces de salmonidés, des populations sympatriques de truites migratrices et résidentes sont couramment observées (Guyomard, 1989). Des divergences génétiques ont été relevées dans le cas de ségrégation temporelle de la reproduction liée à une maturation plus tardive des femelles résidentes (Jonsson et Jonsson, 1999), d'isolement géographique des sites de reproduction par la distance (Carlsson et Nilsson, 2000) ou par la présence d'ouvrages infranchissables (Hindar *et al.*, 1991). Toutefois, lorsque la reproduction est synchrone et s'effectue sur les mêmes sites de frai, les analyses génétiques montrent peu de divergences entre les deux formes (Guyomard, 1989 ; Hindar *et al.*, 1991 ; Charles *et al.*, 2005 ; Charles *et al.*, 2006a), indiquant un flux de gènes lors de la reproduction et l'absence de barrière reproductive comportementale (Jonsson, 1985 ; Charles *et al.*, 2006a).

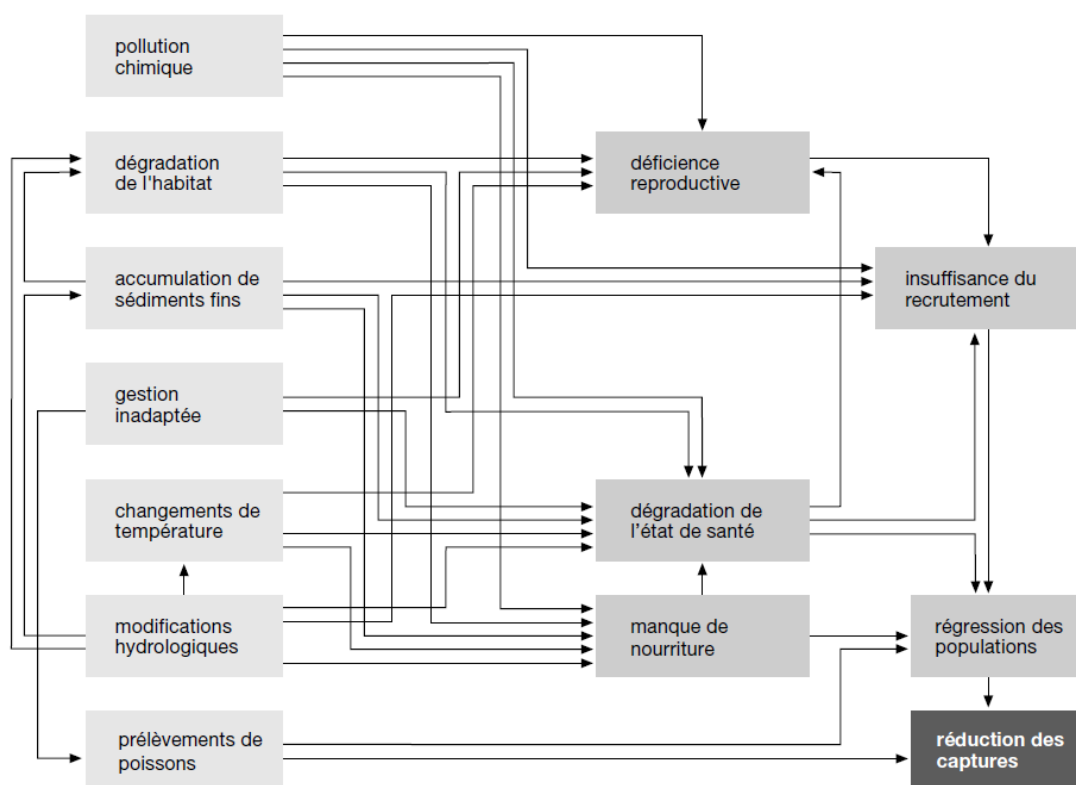
La Suisse, malgré son petit territoire (41'290 km<sup>2</sup>), se situe au carrefour de plusieurs grandes unités hydrographiques ayant eu des histoires de colonisation différentes. Son réseau hydrographique est réparti dans cinq bassins versants : Adige, Danube, Pô, Rhin et Rhône. Des brassages génétiques importants ont été observés au sein des populations de truites. Ainsi, au niveau du bassin lémanique, il apparaît des fréquences importantes d'allèles atlantiques ( $f > 0.8$ ), alors que des populations méditerranéennes étaient attendues (Largiadèr *et al.*, 1996). Bien qu'une colonisation naturelle à partir du bassin versant du Rhin ne soit pas à écarter étant donné les probables connexions après la dernière glaciation, l'hypothèse d'une introduction massive d'allèles atlantiques par le biais du repeuplement est très probable. De la même manière, les populations natives adriatiques des cantons du Valais et du Tessin ont été largement introgressées par des allèles d'origine atlantiques (Largiadèr et Scholl, 1995). Toutefois, la structure phylogénétique des populations suisses n'a pas été totalement gommée par les rempoissonnements successifs. De fortes différences génétiques régionales ont persisté ; les principales lignées sont toujours identifiables, malgré la présence forte d'allèles non-indigènes (Keller *et al.*, 2011).

### **1.3. L'état des populations en Suisse**

La truite ne présente pas de statut de protection au niveau européen (statut LC ou « Least Concern » ; Freyhof et Brooks, 2011) ni en France (statut LC ; UICN-France *et al.*, 2010). En Suisse, la forme strictement résidente présente un statut « potentiellement menacé », alors que la forme migratrice (communément dénommée « lacustre ») est considérée « en danger » (Kirchhofer *et al.*, 2007). La question de l'accès aux sites de reproduction pour les géniteurs migrants suscite une attention particulière en raison du nombre important d'obstacles à la

migration (seuils, barrages,...) présents dans les cours d'eau suisses. Pour la forme résidente, le statut de protection est lié à une volonté de conservation du patrimoine génétique de l'espèce. Les pratiques d'alevinage (ou repeuplement) non différenciées pendant de nombreuses années ont conduit à une perte de diversité génétique (Largiader *et al.*, 1996). Une gestion patrimoniale tenant compte des souches locales est actuellement privilégiée (Kirchhofer *et al.*, 2007).

Initié à la fin des années 90, le projet Fischnetz est parti du constat d'un net recul des captures de truites par la pêche amateur dans 20 des 26 cantons suisses interrogés, essentiellement au niveau du plateau suisse (région située entre le massif du Jura et les contreforts des Alpes). L'enquête préliminaire s'est également inquiétée d'une dégradation de l'état sanitaire des poissons capturés dans plusieurs bassins versants. Une première analyse des statistiques de captures a été publiée en 1999 par l'Office fédéral de l'environnement, des forêts et du paysage (Friedl, 1999). En 1980, les captures s'élevaient à 1.2 millions de truites sur le territoire suisse ; en 2001, environ 400'000 captures ont été enregistrées. Cette baisse s'est accompagnée d'une diminution du nombre de permis de pêche délivrés chaque année, mais une étude détaillée des captures par unité d'effort (par sortie de pêche ou par pêcheur) ont confirmé ce recul (Fischnetz, 2004).



**Figure 2 : Les 12 hypothèses avancées pour expliquer le déclin des populations de truites en Suisse (d'après Fischnetz, 2004)**



Suite à ce travail préliminaire, 12 hypothèses ont été avancées pour expliquer les causes du déclin (**Figure 2**), allant de déficits liés à la reproduction, à la qualité de l'habitat, à la pression de pêche ou de prédation, à l'état sanitaire des poissons ou à des contraintes climatiques. Parmi ces hypothèses, la forte mortalité occasionnée par la Maladie Rénale Proliférative (MRP), aggravée par le réchauffement climatique, semble être une des causes majeures de la diminution des stocks dans les cours d'eau échantillonnés au cours de cette étude (Burkhardt-Holm et Scheurer, 2007 ; Schager *et al.*, 2007). D'autre part, la pollution de l'eau (en particulier la teneur en composés azotés en aval des restitutions de stations d'épuration) ainsi que les dégradations d'habitat ont été identifiées comme des facteurs susceptibles de contribuer à la baisse de recrutement et de l'abondance des populations de truites. Une combinaison de facteurs est généralement requise pour observer le déclin des populations en place, l'espèce étant capable de compenser certaines dégradations si les autres conditions nécessaires à son développement sont acceptables (Burkhardt-Holm et Scheurer, 2007).

#### **1.4. Le repeuplement**

Le repeuplement peut être défini comme l'apport répété de poissons d'une espèce, dans un écosystème où l'espèce est déjà présente, à partir d'individus extérieurs à cet écosystème. L'espèce peut être native dans le cours d'eau récepteur, ou bien non indigène mais introduite antérieurement (Cowx (Ed.), 1998). L'objectif principal est le renforcement des stocks, en particulier lorsque la production est inférieure à la capacité d'accueil théorique du milieu (Cowx, 1994). Le repeuplement peut aussi être utilisé comme mesure compensatoire lors d'atteintes importantes à l'habitat aquatique (travaux dans le lit mineur), mesure de restauration après réduction d'un facteur limitant (par exemple, mise en place d'une station d'épuration), mesure de conservation d'une espèce menacée, ou encore pour l'introduction de nouvelles espèces, bien que cette dernière mesure soit largement controversée (Cowx, 1994 ; Aprahamian *et al.*, 2003).

##### 1.4.1. Diversité des pratiques

Les pratiques d'élevage en pisciculture sont diverses. Elles se distinguent par l'origine du stock de géniteurs (sauvage ou captif), la durée d'élevage en pisciculture avant le relâcher, les conditions d'élevage (auges, bassins circulaires, rivière artificielle, étang,...), les densités ou encore par le type de nourriture utilisée.

On distingue deux modes de production : le « supportive breeding » ou la constitution d'un stock de géniteurs captifs. Historiquement la plupart des piscicultures produisant des salmonidés fonctionnaient sur la base d'un stock de géniteurs captifs, originaire ou non de la région dans laquelle le repeuplement était destiné. Le stock captif est constitué de géniteurs prélevés dans le milieu naturel et maintenus en pisciculture pendant plusieurs semaines jusqu'à maturation des gonades. La fécondation est généralement réalisée artificiellement, par prélèvement de gamètes sur un échantillon de reproducteurs des deux sexes. La génération issue de cette reproduction, nommée F1, constitue le stock de géniteurs captifs. La descendance de ce stock (génération F2) est utilisée pour l'alevinage, et une partie de cette descendance est éventuellement utilisée pour renouveler le stock de géniteurs captifs (**Figure 3**). Cette pratique présente l'avantage de pouvoir produire un nombre important d'individus une fois le stock captif constitué. Toutefois, elle sélectionne les individus les plus aptes à la survie en pisciculture, le plus souvent les individus à croissance rapide, présentant une forte agressivité (Metcalf *et al.*, 2003). Les processus de sélection ne sont pas les mêmes que dans l'environnement naturel, conduisant à une domestication des stocks captifs après quelques générations seulement (Ford *et al.*, 2008), c'est-à-dire la sélection de traits qui seraient contre-sélectionnés dans un environnement naturel.

Le « supportive breeding » est un concept plus récent, largement défendu dans les années 90 (Ryman et Laikre, 1991 ; Laikre (ed.), 1999). Il consiste à utiliser directement les juvéniles de première génération (F1). Un stock de géniteurs sauvages est prélevé chaque année pour le prélèvement des gamètes. Les œufs sont incubés en pisciculture puis l'intégralité de la descendance est relâchée. Cette approche présente l'avantage de réduire le processus de domestication observé notamment dans les stocks de géniteurs captifs, après plusieurs générations élevées en pisciculture (Huntingford, 2004). Toutefois, cette pratique n'est pas sans conséquences sur la population réceptrice. La quantité de géniteurs prélevés doit être importante sous peine d'une diminution de la taille effective de la population (Hansen *et al.*, 2000). Les individus élevés en pisciculture présentent en effet une survie embryo-larvaire nettement supérieure à celle des poissons sauvages, et le patrimoine génétique des quelques individus prélevés peut être surreprésentés dans la population, pouvant conduire à des risques de dérive génétique si ce mode de fonctionnement est reconduit annuellement (Ryman et Laikre, 1991).

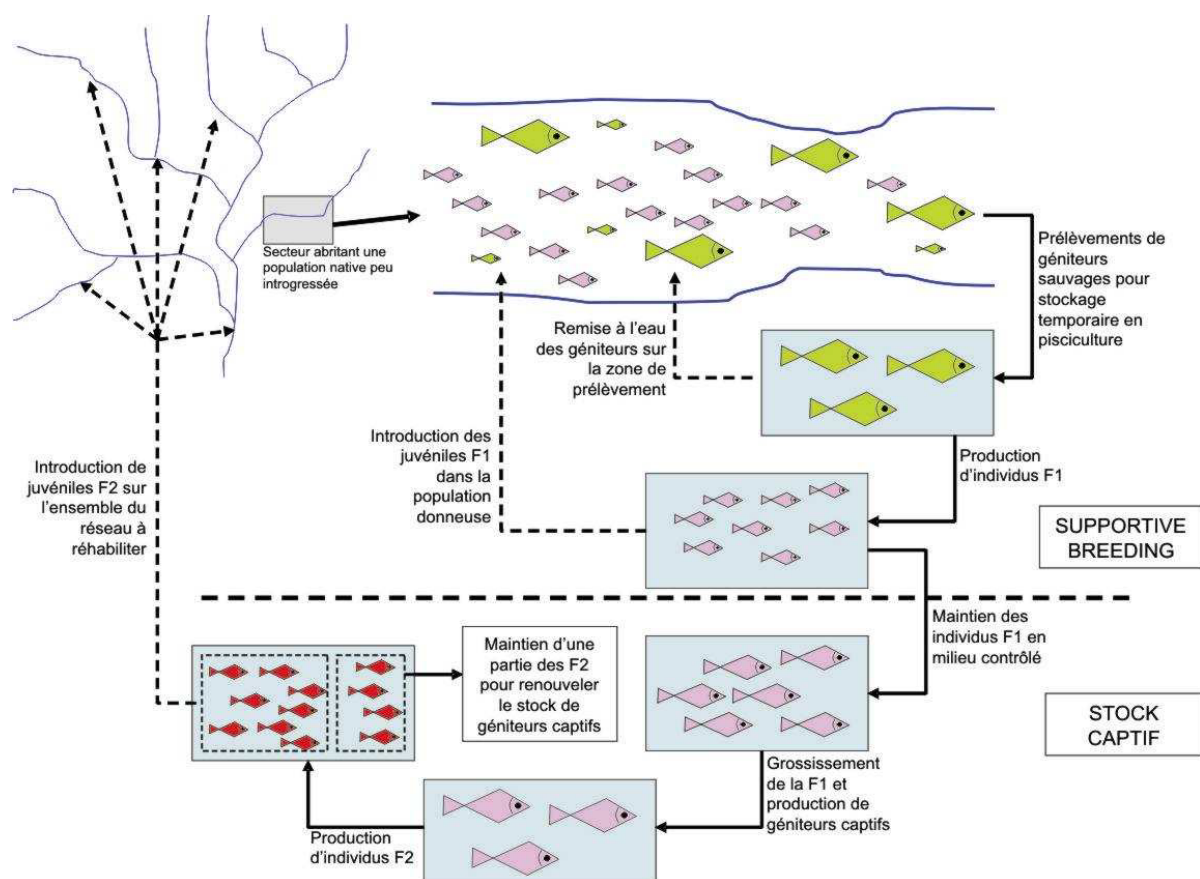


Figure 3 : Les deux modes de production de juvéniles de truites, le « supportive breeding » et le stock captif (Caudron, 2008).

#### 1.4.2. Le repeuplement en Suisse

La truite est relativement peu exploitée par la pêche professionnelle ; à l'inverse elle représente l'espèce la plus importante pour la pêche récréative. L'élevage de la truite en pisciculture est une pratique ancienne qui constitue une réponse à une forte demande des associations de pêcheurs. Des politiques de repoponnements intensifs ont été mises en place dès la fin du XIX<sup>ème</sup> siècle, à l'origine pour augmenter la production de truites. En 1890, plus de 3 millions de truites étaient produites dans différentes piscicultures pour le repeuplement des rivières et des lacs (Largiadèr *et al.*, 1996). Les quantités de truites produites n'ont cessé d'augmenter jusqu'au début des années 80, avec l'utilisation de stocks étrangers provenant notamment du Danemark, et des introductions de poissons provenant d'autres bassins versants. Le repeuplement est une activité très largement répandue dans la plupart des cours d'eau de Suisse, si bien qu'il est difficile de trouver des cours d'eau non impactés par ces apports allochtones (Schager *et al.*, 2007). Ces dernières années, ce sont près de 40 à 50 millions d'unités alevins qui ont été produites pour le repeuplement (**Figure 4**), même si la tendance est nettement en baisse depuis

le début des années 80. Le stade de relâcher privilégié correspond aux juvéniles « estivaux », c'est-à-dire les 0+ déversés en rivière en cours d'été, qui représentent en moyenne 65% des déversements en cours d'eau, exprimés en équivalents alevins. Cette unité affecte un facteur de conversion à chaque stade en fonction du taux de mortalité moyen estimé depuis le stade « alevins nourris » (1 à 2 semaines d'alimentation en pisciculture après la résorption de vésicule). Les juvéniles « préestivaux » (relâchés en tout début d'été) correspondent à 5 unités alevins, les juvéniles « estivaux » à 10 équivalents alevins, et les poissons âgés d'une année ou plus correspondent à 20 équivalents alevins. Ces facteurs de conversion restent définis de manière empirique et s'appuient sur des taux de mortalité moyens observés en pisciculture.

En Suisse, les modes de production de juvéniles en pisciculture font encore largement appel à des stocks de géniteurs captifs. Bien qu'historiquement des souches non locales aient été introduites, la tendance actuelle vise à utiliser les souches locales et une gestion différenciée par grand bassin versant est favorisée. Sur le canton de Vaud, la majeure partie des juvéniles introduits en rivières est issue de la génération F2 (descendants d'individus élevés en pisciculture et dont les parents étaient des géniteurs sauvages de populations locales). Pour les affluents du lac Léman, le repoissonnement est réalisé à partir de descendants de géniteurs sauvages provenant du lac, qui sont capturés en rivière peu avant leur reproduction (« supportive breeding »).

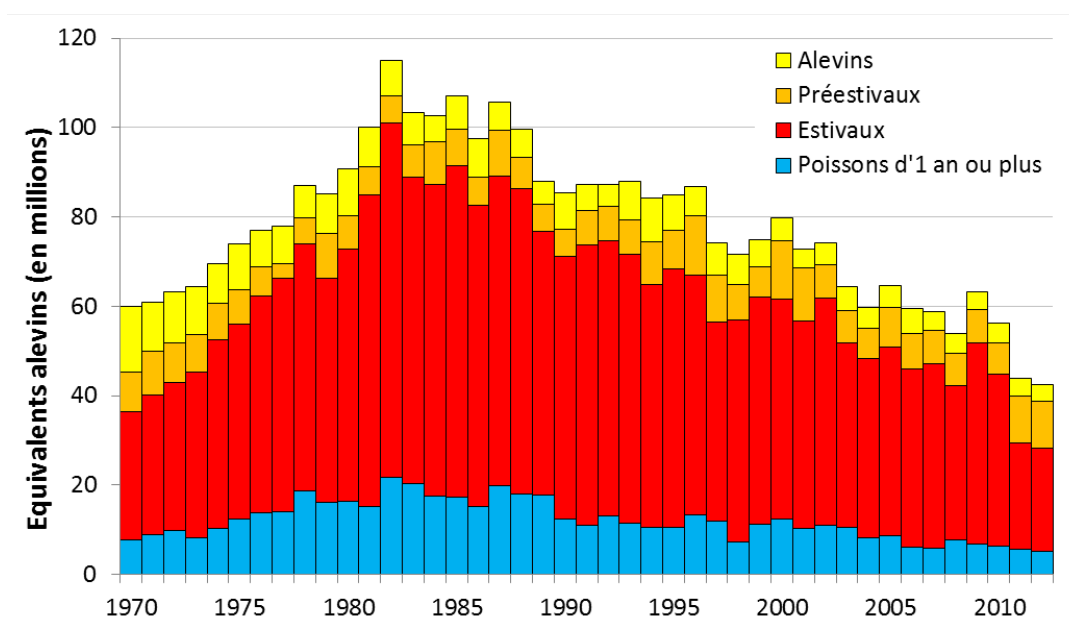


Figure 4 : Evolution des quantités de truites déversées dans les cours d'eau suisses, exprimées en équivalents alevins, en fonction du stade de développement. Un poisson d'un an ou plus correspond à 20 équivalents alevins, un « estival » à 10 équivalents alevins, un « préestival » à 5 équivalents alevins (source : OFEV).

### 1.4.3. Impacts du repeuplement

Le repeuplement peut présenter des conséquences néfastes pour les populations sauvages (Cowx, 1999) : une perte de diversité génétique, la réduction de la fitness (ou succès reproductif) des populations, le transfert de maladies, des interactions intra- et interspécifiques et des effets sur la dynamique trophique de l'écosystème. En Suisse comme dans le reste de l'Europe, de nombreux cours d'eau ont fait l'objet de rempoissonnements depuis des décennies. Ces pratiques ont conduit à une perte importante de la diversité génétique (Ferguson, 1989 ; Kohout *et al.*, 2012), étant donné la faible diversité génétique des stocks généralement utilisés (Krieg et Guyomard, 1985). L'effet de la domestication est en partie réduit en privilégiant le « supportive breeding » au stock de géniteurs captifs. Le « supportive breeding » reste la meilleure option pour le repeuplement, à condition d'utiliser un nombre important de géniteurs et de procéder à un monitoring de la diversité génétique, afin d'identifier d'éventuels impacts sur le long terme (Ryman et Laikre, 1991 ; Hansen *et al.*, 2000 ; Ward, 2006). Malgré tout, des variations phénotypiques et génétiques ont été détectées sur des descendants de saumons sauvages élevés quelques mois seulement en captivité, par rapport aux individus sauvages (Blanchet *et al.*, 2008). Le flux de gènes provenant des poissons de pisciculture ont tendance à homogénéiser la structure génétique des populations sauvages (Eldrige *et al.*, 2009) et à réduire la capacité des populations naturelles à s'adapter aux changements de conditions environnementales (McGinnity *et al.*, 2009). La conservation de la variabilité génétique des populations implique des pratiques de repeuplement raisonnées en fonction des objectifs de gestion, des caractéristiques de l'habitat et des facteurs limitants (**Figure 5**).

Des effets négatifs de l'élevage artificiel sur la fitness des individus ont également été rapportés dans un nombre important d'études sur différentes espèces de poissons et d'invertébrés [voir la revue d'Araki et Schmid (2010) portant sur 266 études publiées]. Une diminution de 37.5% de la fitness reproductrice (exprimée par le succès reproductif relatif) des truites arc-en-ciel a ainsi été mise en évidence à chaque génération élevée en pisciculture (Araki *et al.*, 2007). A l'inverse, deux études sur la truite n'ont pas reporté de différences significatives dans la survie des descendants de géniteurs élevés en pisciculture par rapport aux descendants de géniteurs sauvages (Dannewitz *et al.*, 2004; Dahl *et al.*, 2006). Toutefois, les géniteurs sauvages considérés dans ces études étaient issus de populations ayant fait l'objet de rempoissonnements pendant plusieurs générations, donc vraisemblablement peu différentes des individus élevés en pisciculture (Araki *et al.*, 2008). La meilleure hypothèse expliquant la baisse rapide de fitness en seulement une ou deux génération semble être la sélection de domestication, qui favorise les

individus les plus aptes à l'élevage en captivité (Araki *et al.*, 2008 ; Christie *et al.*, 2012). En outre la baisse de fitness est un trait héritable. Les individus nés dans le milieu naturel et issus de deux parents élevés en pisciculture ont une fitness moyenne correspondant à 37% de celle des individus issus de deux parents sauvages (Araki *et al.*, 2009).

La transmission de maladies par des poissons d'élevage aux populations sauvages a été moins étudiée chez la truite que chez les autres salmonidés (Ferguson, 2006). En Suisse, la MRP a été identifiée comme une des principales causes du déclin piscicole observé ces dernières années (Burkhardt-Holm, 2008). La maladie, causée par l'endoparasite *Tetracapsuloides bryosalmonae*, est présente dans de nombreuses piscicultures du Royaume-Uni, où les pertes ont été chiffrées à 2.5 millions de Livres chaque année (Ferguson, 2006). De récentes études montrent une expansion de la maladie, en particulier dans le cours aval des rivières présentant des températures élevées et des charges importantes en nutriments (Zimmerli *et al.*, 2007 ; Okamura *et al.*, 2011), ainsi que dans plusieurs piscicultures (Wahli *et al.*, 2002). La transmission d'autres types de pathogènes (bactéries, virus) aux populations sauvages a été encore peu étudiée.

Le gain écologique de l'alevinage reste délicat à évaluer. L'efficacité du repoissonnement est parfois estimée en observant la contribution des poissons introduits par rapport aux poissons sauvages. Toutefois, le fait que certains individus introduits survivent ne sous-tend pas que ces individus ont contribué à augmenter la population en place (Ferguson, 2006). Dans une expérience impliquant des saumons atlantiques élevés en pisciculture, sauvages et hybrides, McGinnity *et al.* (2003) ont montré que des parrs sauvages étaient délocalisés par des individus issus d'élevage ou bien hybrides, plus gros et à croissance plus rapide. Fleming *et al.* (2000) ont montré que la production de smolts de saumon par des femelles sauvages était diminuée en moyenne de 31% en présence de femelles issues de pisciculture. L'introduction de poissons de pisciculture est une cause majeure de perturbations écologiques dans des populations anadromes de saumon et de truite arc-en-ciel (Kostow, 2009). Ces individus peuvent ainsi réduire la productivité des populations sauvages, même lorsque des risques génétiques sont a priori écartés (Kostow *et al.*, 2003; Kostow et Zhou, 2006). Les bénéfices pour la pêche associée au repeuplement sont souvent limités ou inexistantes (Young, 2013), et ne compensent pas les dommages infligés aux populations naturelles (Young, 2013 ; Araki et Schmid, 2010).

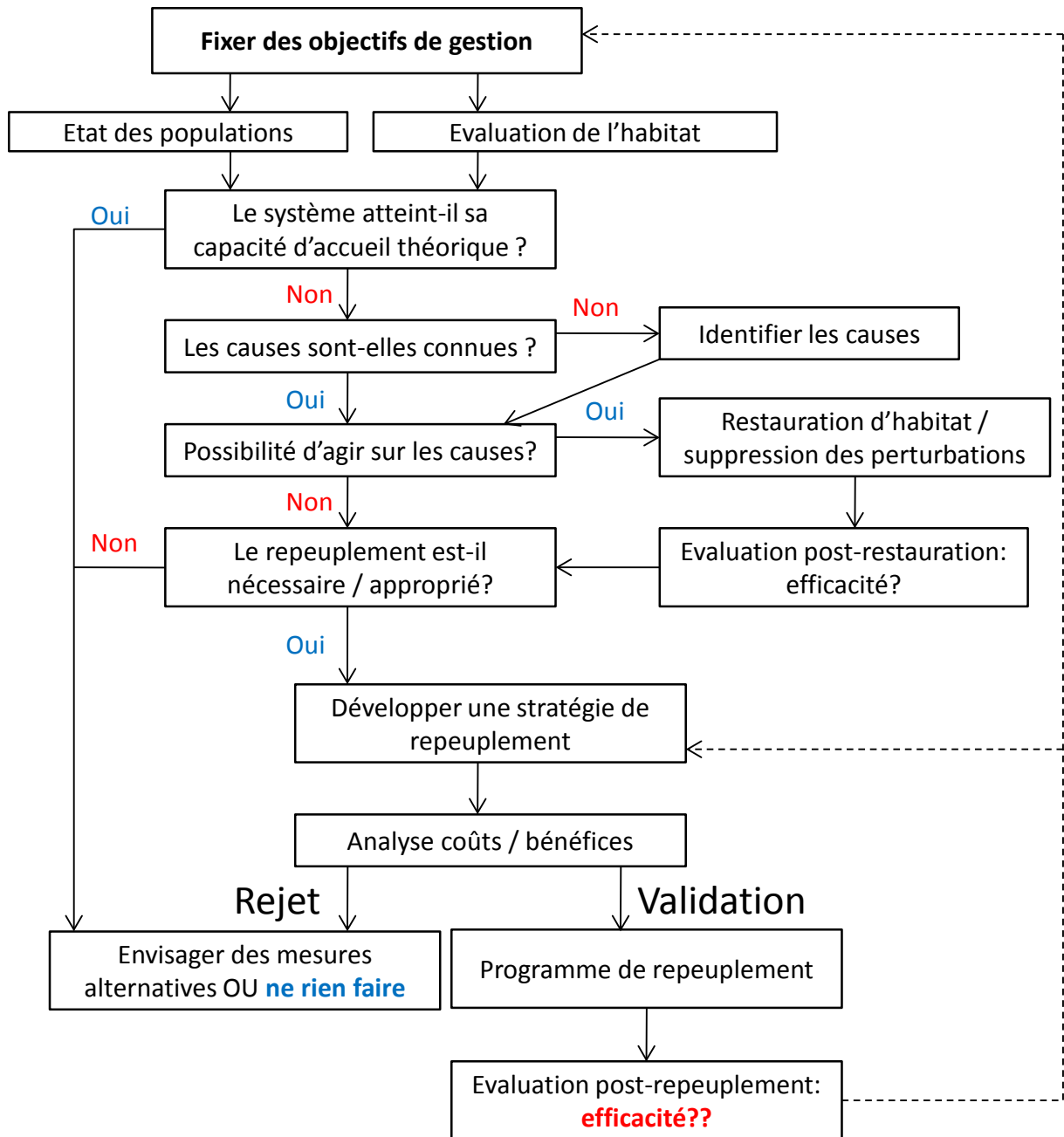


Figure 5 : Arbre décisionnel pour la mise en place et l'évaluation d'un programme de repeuplement (modifié d'après Cowx, 1994).

## 1.5. Les modèles de dynamique des populations : diversité et lacunes

### 1.5.1. Qu'est-ce qu'un modèle de dynamique des populations ?

La gestion piscicole des cours d'eau requiert l'utilisation d'outils pour analyser l'influence des caractéristiques environnementales et/ou anthropiques sur l'abondance des poissons (Baran *et al.*, 1996), et évaluer *a priori* l'effet des mesures de restauration sur les populations. Or, ces outils font encore défaut dans la plupart des pratiques de gestion, bien que la modélisation ait connu un véritable essor en écologie depuis le début des années 70 (Jørgensen, 2008), notamment dans le domaine de la gestion et de la conservation des espèces piscicoles d'eau douce. Des modèles écologiques ont été développés pour prédire l'abondance et le taux de croissance de populations, mais aussi pour évaluer la structure génétique des populations et les flux de gènes, la qualité de l'habitat, ou encore la distribution d'espèces à large échelle (Frank *et al.*, 2011).

Les premiers modèles de distribution des populations de truites ont été mis au point dans les années 80 (Bovee, 1982). Ils visaient à expliquer les préférences d'habitat d'une espèce, pour évaluer ensuite sa distribution spatiale. Les modèles d'habitat hydraulique couplent ainsi un modèle hydraulique avec un modèle de préférence d'habitat de l'espèce considérée. Ces modèles permettent de prendre en compte la dimension temporelle, et ainsi d'identifier par exemple les périodes d'habitat limitant, en fonction du stade de développement ontogénique (Capra *et al.*, 1995) et des comportements journaliers vitaux (Roussel *et al.*, 1999).

La dynamique des populations est l'étude des mécanismes et des causes de la variabilité des populations dans le temps et dans l'espace (Turchin, 2003). Les modèles de dynamique des populations peuvent avoir divers objectifs :

- expliquer la variabilité temporelle de la structure d'une population ;
- prédire l'évolution d'une population à court ou long terme (effectif, risque d'extinction,...) ;
- quantifier l'effet de la variabilité d'un paramètre-clé (température, débit,...) sur la dynamique de la population : par exemple, estimer l'effet du changement climatique sur une population d'ombre commun (Charles *et al.*, 2006b) ;
- tester des scénarii de gestion (Sabaton *et al.*, 1997).



### 1.5.2. Les principaux modèles de dynamique des populations

Les modèles de dynamique des populations se classent en deux catégories : les modèles mathématiques et les modèles statistiques. Les modèles mathématiques sont déterministes : ils décrivent les changements de population dans le temps et l'espace mais le plus souvent n'intègrent pas de composante aléatoire (stochastique). A l'inverse, les modèles statistiques sont stochastiques et intègrent davantage de variabilité dans les paramètres pris en compte, qui suivent des lois de probabilité.

Parmi les modèles mathématiques, les modèles de stock-recrutement (Ricker, 1954 ; Beverton et Holt, 1957 ; Cushing, 1973) décrivent la relation entre le recrutement (nombre de juvéniles susceptibles de survivre) et le stock parental, exprimé par le nombre d'œufs pondus par les femelles. Après avoir testé six principaux modèles de stock-recrutement, Elliott (1994) a mis en évidence un meilleur ajustement du modèle de Ricker sur les données collectées dans le Black Brows Beck (Angleterre). Le modèle a ensuite été amélioré en incorporant une variabilité temporelle (Bell *et al.*, 2000).

Les principaux modèles déterministes utilisés dans la littérature sont des modèles matriciels de population (Caswell, 2001). La plupart de ces modèles font appel à une matrice dite de Leslie (1945), qui subdivise la population en classes d'âge. Toutefois, la structuration interne de la population peut aussi être définie par classes de taille ou stade de développement ontogénique. Plusieurs paramètres vitaux, caractérisant le passage d'un stade à un autre, sont définis au sein de cette structuration : les fonctions de survie entre stades et les fonctions de fécondité, définies pour les femelles chez les espèces sexuées. Ce type de modèle permet par exemple d'intégrer l'augmentation de la fécondité moyenne des femelles avec l'âge (Charles *et al.*, 2006b). Ces modèles sont basés sur des relations de causalité, et ne font pas appel aux calculs des probabilités. Daufresne et Renault (2006) ont développé un modèle de type matrice de Leslie. La population a été scindée en 3 classes d'âge et les taux de survie et de recrutement ont été déterminés d'après la bibliographie (**Figure 6**). Le recrutement (quantité de 0+ en automne) est présenté comme une fonction du débit et de la densité. Ce modèle est déterministe, mais intègre une part de variabilité stochastique dans les composantes des relations stock-recrutement.

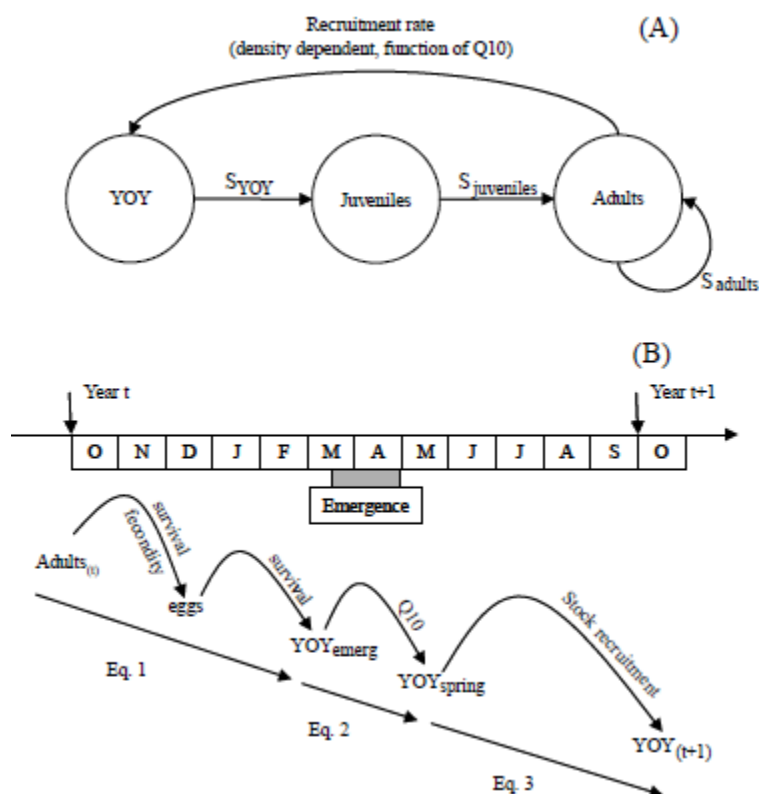


Figure 6 : (A) Cycle de vie de la truite utilisé pour la construction du modèle matriciel, (B) Détail de la transition adulte-juvénile (d'après Daufresne et Renault, 2006)

En France, l'un des modèles matriciels de dynamique des populations de truite le plus utilisé est le modèle MODYPOP (Sabaton *et al.*, 1997 ; Gouraud *et al.*, 2001). Le modèle biologique a été couplé à un modèle physique, dérivé de la méthodologie IFIM (Instream Flow Incremental Methodology, Bovee, 1982), permettant d'estimer les conditions d'habitat pour les différents stades du cycle de vie de la truite (Sabaton *et al.*, 1997). A l'origine, ce modèle a été construit pour déterminer l'impact des facteurs biotiques et abiotiques sur les populations de truites. Mais l'objectif sous-jacent était surtout de pouvoir évaluer l'évolution à long terme d'une population soumise à différents scénarii de gestion, en particulier dans le cas de cours d'eau impactés par des ouvrages hydroélectriques (Capra *et al.*, 2003; Gouraud *et al.*, 2004 ; Gouraud *et al.*, 2008). A l'heure actuelle, ces modèles restent perfectibles notamment pour déterminer la capacité d'accueil réelle, qui dépend d'un grand nombre de paramètres (Gouraud *et al.*, 2004), et pour augmenter la capacité prédictive de la cohorte 0+, qui reste encore faible.

Parmi les modèles statistiques, les réseaux bayésiens se sont développés ces dix dernières années (Borsuk *et al.*, 2004, 2006). Ces modèles se présentent sous la forme d'une chaîne de causalités regroupant un ensemble d'actions et de résultats liés par des relations conditionnelles. Chacune de ces relations peut être quantifiée indépendamment au sein d'un

sous-modèle adapté au type et à l'échelle de la donnée disponible. Ainsi, des informations quantitatives peuvent être intégrées au modèle (taux de survie, croissance,...) mais aussi des informations plus qualitatives, comme par exemple des avis d'experts. Cette approche convient particulièrement pour des modèles écologiques prédictifs, qui prennent en compte un nombre important de facteurs agissant à différentes échelles et nécessitent différents types de modélisation. Le modèle bayésien développé par Borsuk *et al.* (2006) a intégré les connaissances émanant en partie du projet Fischnetz (voir § 1.3), mais également des données issues de la littérature et le cas échéant, des avis d'experts lorsque les connaissances étaient lacunaires. Le cœur du réseau est une représentation assez classique du cycle de vie de l'espèce, prenant en compte la structuration en âges de la population, et intégrant l'effet de facteurs naturels et/ou anthropiques.

Les modèles individu-centré (Individual-Based Models ou IBM) ont vu le jour vers la fin des années 70. Ce sont par définition des modèles stochastiques, s'intéressant aux différences entre individus. Ils sont devenus des outils largement répandus non seulement en écologie (Van Winkle *et al.*, 1998), mais aussi dans d'autres disciplines traitant des systèmes complexes composés d'entités autonomes, telles les sciences sociales, l'économie ou la démographie (Grimm *et al.*, 2006).

Les modèles de dynamique des populations sont souvent utilisés à une échelle locale (cours d'eau ou système « rivière-affluents »). Peu d'études sont conduites à une plus large échelle, ce qui permettrait par exemple d'intégrer la structure arborescente d'un réseau hydrographique (Charles *et al.*, 1998). Il faudrait pour cela connaître la structure spatiale des populations et les taux de migration entre compartiments du réseau. Enfin, des approches plus globales, considérant la variabilité entre grandes unités biogéographiques seraient souhaitables (Gouraud *et al.*, 2008).

### 1.5.3. Lacunes des principaux modèles

Le premier constat, récurrent dans plusieurs modèles (p. ex. Baran *et al.*, 1993 ; Gouraud *et al.*, 2004), est la faible capacité de prédiction de la taille de la cohorte 0+. Les densités de 0+ dépendent d'une multitude de facteurs biotiques et abiotiques : survie embryo-larvaire, capacité d'accueil et densité-dépendance (relation stock-recrutement), repeuplement, effet des maladies (p. ex., maladie rénale proliférative), crues printanières, prédation par les oiseaux piscivores, compétition interspécifique,... La difficulté majeure réside donc dans la prise en compte de ces phénomènes, pour lesquels les informations peuvent être très lacunaires. Nous insisterons plus

particulièrement sur trois processus, qui nous paraissent fondamentaux à intégrer dans de futurs modèles :

i. Effets du repeuplement

Le succès du repeuplement est très variable selon les cours d'eau (Gmünder, 2002). Pour cette raison, il est nécessaire d'évaluer les résultats de ces pratiques dans des milieux très différents, et de relever en parallèles des paramètres d'habitat et de physico-chimie. Pour être en mesure d'identifier les poissons introduits, des marquages de masse doivent être réalisés, à partir de méthodes ne nécessitant pas le sacrifice des individus.

ii. Régulation biotique

Les mécanismes de régulation doivent être identifiés sur la base de suivis piscicoles à long terme (Elliott, 1994 ; Milner *et al.*, 2003), afin d'isoler la composante biotique (densité-dépendante) des composantes environnementales (Lobón-Cerviá et Rincón, 2004). La question centrale est d'identifier comment est régulée une cohorte de 0+ surdensitaire dans le milieu naturel, en particulier après repeuplement. La transcription des processus densité-dépendants sur les individus (taux de croissance, mortalité, migration) et sur la cohorte (densité) devront être étudiés.

iii. Effet des migrations

L'incidence des migrations est un paramètre mal connu et rarement pris en compte dans les modèles (Charles *et al.*, 1998) : par défaut, elle est considérée comme étant nulle (Van Winkle *et al.*, 1998). Le degré de connectivité entre les différents compartiments d'un réseau hydrographique est pourtant un élément essentiel de la dynamique des populations de poissons (Charles *et al.*, 1998). Les modèles occultant les fractions migrantes sont susceptibles de surestimer la mortalité, en particulier au cours des jeunes stades.



## 2. Introduction générale

Chez les vertébrés à durée de vie longue, l'augmentation de la densité a pour première conséquence une augmentation de la mortalité des juvéniles (Eberhardt, 2002). Les organismes à fécondité élevée, tels que les poissons, présentent des variations importantes d'abondance, à la fois spatiales et temporelles. Ces variations ont des effets sur la survie des individus, mais aussi sur leur dispersion et leur croissance, en particulier au stade juvénile (Sinclair, 1989). Chez les salmonidés, l'existence d'une régulation forte de la survie des jeunes stades en fonction de la densité a été établie pour de nombreuses espèces, en particulier la truite et le saumon (Armstrong et Nislow, 2006). En ce sens, le stade juvénile constitue un « bottleneck » ; la fraction survivante détermine d'une part le futur stock de géniteurs, mais également l'intensité des mécanismes de régulation aux stades ultérieurs. En outre, les opérations d'alevinage sont généralement réalisées à partir de juvéniles de moins d'une année (0+) qui sont susceptibles d'interagir avec les individus sauvages et de modifier la dynamique de la population en place.

### 2.1. La régulation au stade juvénile

Les populations de salmonidés en rivière sont sous l'influence de deux types de mécanismes : densité-dépendants (biotiques) et densité-indépendants (abiotiques). Les mécanismes densité-dépendants régulent l'abondance et la distribution spatiale des populations en fonction de la quantité d'habitat et de nourriture exploitable (p. ex. Milner *et al.*, 2003). Les paramètres densité-indépendants (ou environnementaux) déterminent la qualité et la quantité d'habitat à un temps donné et agissent directement sur la survie. Par exemple, l'effet de l'hydrologie pendant la phase de développement embryo-larvaire et en période d'émergence explique une part importante de la variabilité dans les taux de recrutement des populations (Cattanéo *et al.*, 2002 ; Unfer *et al.*, 2011). Les fluctuations naturelles des variables environnementales font varier la capacité d'accueil du cours d'eau, ce qui se répercute sur l'intensité des interactions entre individus (Solomon, 1985). Pour cette raison, il est souvent difficile de séparer l'action respective des mécanismes densité-dépendants et densité-indépendants dans le milieu naturel.

#### 2.1.1. Expressions de la densité-dépendance

La densité-dépendance est le reflet des interactions compétitives entre individus. L'effet de la densité peut agir sur le taux de mortalité (ou réciproquement le taux de survie), mais également

sur le déplacement d'individus ou encore sur leur croissance. Ces modalités d'expression dépendent principalement du stade de développement ontogénique (Einum *et al.*, 2006), des densités d'individus, de la capacité d'accueil du milieu et de la nourriture disponible.

#### - *Survie*

Chez les salmonidés, les mécanismes de régulation densité-dépendante s'expriment très tôt au cours du développement ontogénique. Lorsque les jeunes alevins commencent l'alimentation exogène, une compétition forte pour la ressource trophique opère, conduisant à une mortalité importante. Pour cette raison, cette période a été définie comme période critique (« critical period » ; Elliott, 1994), ou encore « Early Critical Period » (ECP, Armstrong et Nislow, 2006). Sa durée, variable selon les cohortes (33-70 jours d'après Elliott, 1994), est négativement corrélée au stock d'œufs pondus. D'après Elliott (1994), la proportion de poissons non recapturés (ou « loss rate ») au cours de cette période est densité-dépendante et peut atteindre 90%. La période critique correspond ainsi à un goulet d'étranglement ou « bottleneck » au sein de la cohorte juvénile.

Après cette période, la survie n'est pas ou peu liée à la densité (Elliott, 1994) et la taille de la population est fortement déterminée par la quantité d'alevins ayant survécu (Lobón-Cerviá, 2005). Toutefois, une mortalité densité-dépendante a été identifiée à d'autres périodes du cycle. Armstrong et Griffiths (2001) ont montré que la proportion de juvénile de saumons atlantiques trouvant refuge dans les abris est densité-dépendante. Or, les abris fournissent une protection face aux prédateurs, en particulier en période hivernale lorsque les juvéniles s'alimentent peu (Valdimarsson et Metcalfe, 1998) et n'ont que peu de réserves énergétiques. Huusko *et al.* (2007) ont ainsi reporté l'existence d'un second goulet d'étranglement, en partie lié à des processus densité-dépendants (mortalité consécutive à la compétition pour les abris ou à la prédation par les oiseaux piscivores) chez les salmonidés en période hivernale. A l'aide de marquages individuels sur des truites âgées de 1 et 2 ans dans la rivière Ulvåa, Vøllestad et Olsen (2008) ont montré la relation positive entre densité et taux de mortalité, en particulier dans des conditions environnementales stables, en l'absence d'étiage sévère. Carline (2006) a montré un effet similaire de la densité sur la mortalité de truitelles 1+ au sein d'une population non exploitée. Plus tard dans le développement, une mortalité densité-dépendante affectant les truites adultes a été mise en évidence dans des cours d'eau du bassin du Rio Esva au nord-ouest de l'Espagne (Lobón-Cerviá, 2012). La mise en évidence d'une régulation densité-dépendante sur la mortalité après la période critique apparaît largement contexte-dépendante et doit être

analysée à une échelle locale en fonction des caractéristiques biotiques et abiotiques du cours d'eau.

#### - Migration

Les mouvements des salmonidés résidents en rivière ont longtemps été considérés limités (Gerking, 1959 ; Bachman, 1984). Toutefois, plusieurs études ont montré que des mouvements substantiels d'individus peuvent se produire (Gowan *et al.*, 1994 ; Gowan et Fausch, 1996 ; Nordwall *et al.*, 2001). Chez la truite, la décision de migrer est fortement influencée par l'environnement (Olsson *et al.*, 2006), en particulier par la densité d'individus et la quantité de nourriture. La probabilité de migration augmente dans les populations à forte densité et lorsque la quantité de nourriture devient limitante. Les individus présentant une forte croissance et une forte demande énergétique sont davantage enclins à migrer (Forseth *et al.*, 1999), tout comme ceux dont la taille dépasse un certain seuil (Økland *et al.*, 1993). Toutefois, la croissance apparaît comme un meilleur prédicteur de la probabilité de migration, alors que la taille semble davantage influencer sur la probabilité de survie (Acolas *et al.*, 2012). Au stade juvénile, des travaux récents se sont penchés sur les mécanismes à l'origine des mouvements individuels et la quantification de ces mouvements, le plus souvent au stade 1+ (Ovidio *et al.*, 2007 ; Acolas *et al.*, 2012 ; Bowerman et Budy, 2012 ; Roy *et al.*, 2013). La migration des juvéniles en milieu naturel reste délicate à évaluer ; elle nécessite des systèmes de recapture (trappes, nasses) et/ou de détection à distance (technologie PIT tag) pour déterminer le pourcentage de migrants. Peu d'études se sont consacrées aux patterns de migration des 0+ et aux effets de la densité (voir cependant Tatara *et al.*, 2011). La capacité de dispersion augmente au cours de l'ontogénie, en particulier à cause des coûts énergétiques associés (Roff, 1991 ; Einum *et al.*, 2006). Einum *et al.* (2006) ont montré que la dispersion de jeunes parrs de saumons est positivement corrélée avec la densité, sans effet sur la mortalité. Lund *et al.* (2003) ont suggéré qu'il existe dans les petits cours d'eau à salmonidés résidents des sites fonctionnant comme des sources ou bien comme des récepteurs de juvéniles ; les juvéniles se déplaceraient ainsi au cours de leur première année depuis des zones « nursery » vers des habitats moins densément peuplés. La dispersion des 0+ s'effectue généralement vers l'aval (Crisp, 1995 ; Vøllestad *et al.*, 2012), bien que Foldvik *et al.* (2012) aient constaté une tendance à la remontée des jeunes saumons sur de courtes distances (25 à 75 m), entre les stades 0+ et 1+.



### - Croissance

Taille et croissance sont deux métriques souvent confondues dans la littérature, si bien que la première est souvent considérée comme un proxy de la seconde (p. ex. Ombredanne *et al.*, 1998), ce qui peut être faux notamment en cas de dates d'éclosion différentes ou de variabilité importante des tailles à la naissances au sein d'une même cohorte (Acolas *et al.*, 2012). La taille est généralement plus simple à mesurer *in situ* ; à l'inverse, mesurer précisément la croissance sous-entend d'avoir recours à des méthodes de marquage individuelles puis à des recaptures répétées, plus lourdes à mettre en œuvre.

Les compétitions inter- et intracohortes affectent la croissance (ou la taille) des individus. Plusieurs études ont montré la relation négative entre le taux de croissance individuel et la densité chez la truite (Crisp, 1993 ; Jenkins *et al.*, 1999 ; Nordwall *et al.*, 2001 ; Bohlin *et al.*, 2002 ; Vøllestad *et al.*, 2002 ; Lobón-Cerviá, 2007 et 2010), la truite marbrée *Salmo marmoratus* (Vincenzi *et al.*, 2007 et 2012) ou encore le saumon atlantique (Imre *et al.*, 2005 et 2010). Dans une méta-analyse portant sur 19 populations issues de 16 études sur 6 espèces de salmonidés dont la truite et le saumon, Grant et Imre (2005) ont montré une croissance densité-dépendante dans 15 populations, avec une baisse de croissance plus marquée pour les gammes de densités inférieures à 1 ind.m<sup>-2</sup>. La difficulté à détecter l'effet de la densité sur la croissance des populations de truites résidentes provient de la multiplicité de facteurs pouvant affecter la croissance, en particulier la température de l'eau et la disponibilité en nourriture (Elliott, 1994). Les raisons avancées pour expliquer la diminution de la croissance ou de la taille moyenne avec l'augmentation de densité sont la compétition pour l'exploitation de la ressource trophique (Jenkins *et al.*, 1999 ; Imre *et al.*, 2005), en majeure partie la dérive, mais aussi la compétition par interférences entre individus (pour la défense du territoire) (Ward *et al.*, 2007). Imre *et al.* (2005) ont suggéré que les populations de salmonidés sont régulées par compétition pour la ressource à faible densité, affectant directement la croissance des individus, et par interférence à densité élevés, affectant alors la mortalité. Cette théorie est en accord avec Elliott (1994) qui a mis en évidence une forte mortalité densité-dépendante pendant la période critique dans les populations à forte densité du Black Brows Beck, en l'absence de densité-dépendance sur la croissance. Toutefois, Ward *et al.* (2007) et Lobón-Cerviá (2007) ont émis l'hypothèse d'une compétition par interférence à faible densité, dans la mesure où les individus plus faibles et moins compétitifs sont relégués à des habitats à faible potentiel de ressource trophique (voir la théorie du « site quality model », Newman, 1993). Lobón-Cerviá (2007) conclût que les processus de mortalité et de croissance densité-dépendants s'exercent en continu tout au long de la vie.

Dans les cohortes à fort recrutement, la densité-dépendance opère simultanément sur la mortalité et la croissance ; les cohortes à faible recrutement subissent peu ou pas de mortalité pendant les premiers mois, mais la croissance est densité-dépendante. Les modalités d'expression de la densité-dépendance sur la croissance et la mortalité doivent faire l'objet d'études complémentaires afin de comprendre la nature des processus sous-jacents (compétition pour la ressource ou l'habitat) (Einum *et al.*, 2006 ; Ward *et al.*, 2007 ; Kaspersson, 2010).

Les variations de la taille moyenne des individus peuvent avoir des conséquences importantes sur la structure et la dynamique des populations. En effet, la taille des individus est associée à différentes métriques de fitness telles que la fécondité, la taille des œufs et la survie (Vincenzi *et al.*, 2012). La croissance des individus influe également sur l'âge à la maturité (Hutchings et Jones, 1998). L'effet de la densité sur la croissance est par conséquent un mécanisme clé de régulation des populations piscicoles qui doit être pris en compte dans les modèles de gestion (Lorenzen et Enberg, 2002).

### 2.1.2. Régulation abiotique

#### - *Température*

La température affecte positivement la croissance des truites (p. ex. Vøllestad *et al.*, 2002). Cette relation est attendue en particulier dans les cours d'eau frais, la température étant l'un des principaux facteurs agissant sur le métabolisme et l'activité des truites (Lobón-Cerviá et Rincón, 1998 ; Elliott et Hurley, 1999 ; Jensen *et al.*, 2000). La température a généralement un effet plus important sur la croissance des 0+ que sur celle des poissons plus âgés (Parra *et al.*, 2012). Cela peut s'expliquer en prenant en compte le rôle de la température d'incubation qui influence directement la date d'émergence (Crisp, 1988 ; Ojanguren et Braña, 2003), pouvant conduire à des variations importantes dans la taille des individus en fin de premier été. En outre les cours d'eau plus chauds sont généralement plus productifs en macroinvertébrés et donc en proies disponibles. Dans la plupart des cours d'eau à truite des régions tempérées, les températures estivales n'excèdent pas la température de croissance optimale (13-14°C) (Elliott et Hurley, 2001). Toutefois, dans certains cours d'eau méditerranéens, les températures très élevées deviennent un facteur limitant et ont des effets néfastes sur la croissance des juvéniles de truite (Parra *et al.*, 2012). Les poissons plus âgés ne sont pas ou peu affectés, probablement du fait de leur capacité de migration plus importante et de leur aptitude à rechercher des refuges

thermiques, comme l'indiquent de récentes études sur le saumon atlantique (Breau *et al.*, 2011 ; Cunjak *et al.*, 2013). Par ailleurs, Cunjak et Power (1987) ont suggéré l'existence d'un déficit métabolique des alevins lors de l'acclimatation à la baisse rapide des températures en début d'hiver, pouvant induire une augmentation de la mortalité. D'après cette hypothèse, l'énergie assimilée par les 0+ ne serait pas suffisante pour couvrir le coût lié à l'acclimatation. Toutefois, dans d'autres populations, les taux de survie restent constants durant cette période malgré les variations thermiques enregistrées (Lund *et al.*, 2003).

#### - Débit

La prise en compte du débit (et de sa variabilité) est essentielle pour la compréhension des processus dynamiques chez les salmonidés et son effet est typiquement stade-spécifique (Nislow et Armstrong, 2012). Ainsi, les crues printanières en période d'émergence sont responsables d'une mortalité importante des alevins au sein des populations de truites résidentes, expliquant une part importante de la variabilité interannuelle du recrutement (Cattanéo *et al.*, 2002 ; Lobón-Cerviá et Rincón, 2004 ; Unfer *et al.*, 2011). Par la suite, les parrs sont nettement moins enclins à subir une mortalité directe consécutive à de fortes crues (Lobón-Cerviá, 1996). A l'inverse, des débits très faibles en période estivale pendant une durée prolongée peuvent être critiques pour leur survie (Elliott *et al.*, 1997 ; Nicola *et al.*, 2009). En comparant l'effet des faibles débits sur des juvéniles de truite, de saumon et d'ombre (*Thymallus thymallus*), Riley *et al.* (2009) n'ont pas observé de mouvements de dévalaison consécutifs à l'introduction de faibles débits, mais une augmentation des taux de mortalité pour les trois espèces. Le débit peut également affecter la croissance des juvéniles. Les faibles débits estivaux, souvent associés à des températures élevées, constituent des périodes de stress qui ont des implications majeures pour la survie et la croissance des 0+ (Cunjak *et al.*, 2013).

#### 2.1.3. Interactions entre facteurs biotiques et abiotiques

Plusieurs études récentes se sont intéressées aux effets conjoints des facteurs biotiques et abiotiques (p. ex. Bal *et al.*, 2011 ; Parra *et al.*, 2012 ; Bærum *et al.*, 2013 ; Cunjak *et al.*, 2013). Einum et Nislow (2005) ont montré que les facteurs environnementaux interagissent avec la densité, et qu'une analyse combinée de ces facteurs peut aboutir à une meilleure compréhension des mécanismes de la densité-dépendance, qui sont essentiels en écologie prédictive. Bærum *et al.* (2013) ont analysé les effets interactifs de la température et de la densité sur la croissance d'une population sauvage de truites et ont relevé une influence positive de la température sur la croissance, plus prononcée à forte densité. De la même manière, Cunjak

*et al.* (2013) ont détaillé les interactions entre débit et densité de saumon atlantique pour les différents stades du cycle de vie sur la base de 22 années de suivi hydrologique et piscicole. Lebreton et Gimenez (2013) indiquent que des suivis populationnels à long terme ( $\approx 30$  ans) sont nécessaires pour analyser l'effet de la densité-dépendance. Ce type de chronique étant encore peu courant, des analyses multi-sites et multi-années couplant données environnementales et démographiques peuvent être utilisées pour analyser les processus déterminant la dynamique des populations (p. ex. Parra *et al.*, 2012).

## **2.2. Effets écologiques de l'alevinage sur les 0+ sauvages**

### 2.2.1. Succès compétitif des 0+ introduits

Outre la réduction de la diversité génétique et de la fitness, consécutives aux opérations d'alevinage répétées, l'introduction d'individus dans un système est susceptible d'induire une compétition entre les poissons sauvages et les poissons introduits (Einum et Fleming, 2001). Ces interactions ont fait l'objet d'une revue détaillée concernant les salmonidés (Weber et Fausch, 2003). La capacité compétitive des poissons issus de pisciculture et relâchés en rivière est généralement moindre par rapport aux poissons sauvages, ce qui se traduit par une plus faible survie (Mortensen, 1977 ; Bachman, 1984). Les poissons élevés en pisciculture n'ont pas subi les mêmes processus de sélection après l'émergence ; leur survie est généralement bien plus élevée au cours des premiers stades du cycle de vie que dans le milieu naturel, et les individus à forte croissance sont généralement favorisés. La domestication affecte directement la capacité adaptative de ces individus dans l'environnement naturel. Toutefois, en conséquence de leur plus grande taille, les poissons introduits peuvent dans certains cas supplanter les poissons sauvages (Rhodes et Quinn 1998 ; Berejikian *et al.*, 1999).

Les poissons issus de pisciculture sont généralement plus agressifs que les poissons sauvages. Fleming *et al.* (2002) ont démontré que la sélection de poissons à forte croissance en pisciculture correspondait avec des taux d'hormone de croissance plus forts, ce qui est directement lié au comportement agressif. Toutefois, ce comportement agonistique est parfois infructueux. Il est associé à une dépense énergétique excessive et reste peu efficace face aux congénères sauvages, meilleurs compétiteurs (Deverill *et al.*, 1999). Les poissons introduits sont en outre moins efficaces pour capturer des proies vivantes dans l'environnement naturel (Olla *et al.*, 1998) et sont plus vulnérables face aux attaques des prédateurs en raison de leur manque d'expérience (Álvarez et Nicieza, 2003; Huntingford, 2004). Au final, l'issue des compétitions

entre poissons sauvages et introduits est incertaine : les poissons sauvages sont généralement plus petits et moins agressifs que les poissons introduits, mais ils ont plus d'expérience locale et un avantage de « prior résidence » (Metcalfé *et al.*, 2003).

### 2.2.2. Repeuplement et densité-dépendance

L'alevinage (ou repeuplement) des cours d'eau consiste généralement à relâcher des densités importantes d'individus sachant, a priori, la forte mortalité dont ils sont victimes suite au stress engendré par le transport, le changement d'environnement, mais aussi du fait de leur faible succès compétitif. De plus, la capacité d'accueil peut dans certains cas être dépassée. Dans ce contexte, la survie et la croissance des poissons introduits sont inversement corrélés à la densité introduite (Mortensen, 1977 ; Weber et Fausch, 2003 ; Sundström *et al.*, 2004). Dans une étude portant sur l'effet des densités introduites sur les populations sauvages, Bohlin *et al.* (2002) ont montré que la croissance des individus sauvages est négativement corrélée à la densité introduite. Sundström *et al.* (2004) ont alors suggéré que le repeuplement à partir de truitelles issues de pisciculture dans des populations naturelles pouvait augmenter le nombre d'individus mais pas nécessairement la biomasse totale.

### 2.2.3. Evaluation du succès du repeuplement

La comparaison des caractéristiques des poissons sauvages et introduits dépend de trois facteurs : l'origine génétique des individus, l'environnement d'élevage et l'environnement au sein duquel l'étude est conduite (Weber et Fausch, 2003). L'environnement de l'étude est généralement considéré comme un facteur de nuisance, puisque le résultat des interactions est contexte-dépendant. Les études en laboratoire, pisciculture ou en canaux expérimentaux visent à contrôler cette variabilité naturelle. Toutefois, les différences entre poissons de pisciculture et poissons sauvages sont susceptibles de s'exprimer différemment dans des expérimentations en laboratoire et en milieu naturel, d'où l'utilité des deux approches.

Le succès du repeuplement peut s'apprécier par deux critères : le taux de survie des poissons déversés et la proportion de poissons de repeuplement par rapport à la population locale du même âge (intra-cohorte). Le taux de survie est calculé en fonction de la quantité de poissons initialement immergés. Ce taux est peu représentatif et dépend fortement des facteurs environnementaux (crues, sécheresses) qui influencent également les populations naturelles. La contribution des poissons repeuplés au recrutement futur est davantage représentative du

succès réel de l'alevinage. Toutefois, cette valeur est biaisée car elle ne tient pas compte de l'effet induit par les individus repeuplés sur les populations sauvages (Kostow, 2009).

### 2.3. Questionnements scientifiques

Ce travail de thèse vise à analyser les mécanismes de régulation des juvéniles de truites dans des cours d'eau soumis ou non à des reempoisonnements, en mettant l'accent sur les facteurs biotiques. Il s'appuie sur des données collectées dans le cadre de suivis piscicoles, mais aussi sur la mise en œuvre d'expérimentation *in situ* (**Figure 7**).

En Suisse, la majeure partie des cours d'eau piscicoles fait l'objet d'alevinages depuis des décennies. Le Boiron-de-Morges est un affluent du lac Léman qui présente des populations naturelles de truites et ne fait l'objet d'aucun repeuplement depuis plus de 10 ans. Ce cours d'eau présente en outre une population résidente au-dessus d'une chute infranchissable, et une population constituée d'individus résidents et migrants au-dessous de cette ouvrage. Des inventaires piscicoles ont été réalisés depuis plus de 10 ans sur différentes stations réparties le long du cours principal et des principaux affluents (Rubin et Richard, 2011). Dans un premier volet, nous nous intéresserons aux facteurs de régulation densité-dépendants et densité-indépendants (et leurs principales interactions) agissant sur la survie apparente (taux de changement) et la croissance des juvéniles dans cette population (**Article 1**). La distinction entre survie réelle et migration ne sera pas envisagée dans ce volet, qui sera basé sur des données de recapture au niveau des stations d'étude.

L'analyse approfondie de la croissance et de la migration des 0+ nécessite la mise en place d'expériences de marquage – recapture. Nous avons retenu une technique de marquage de masse utilisant un marqueur chimique fluorescent (la calcéine) et une technique de marquage individuel (PIT tag). Le second volet de cette thèse se focalisera sur la réalisation de tests permettant d'évaluer les limites et les précautions d'usage liées à ces deux méthodes. Pour les marquages de masse, des résultats d'expériences menées en pisciculture ainsi qu'en milieu naturel seront analysés, différents traitements seront comparés et la rétention sur le long terme sera évaluée (**Article 2**). Parallèlement, des tests menés en pisciculture sur les modalités d'implantation de transpondeurs PIT tag 12 mm (« Half duplex ») seront présentés. Les effets respectifs de l'opérateur, de la technique d'implantation et de la taille des individus seront évalués au niveau de la survie, la croissance et la rétention de la marque (**Article 3**).

Les effets des densités de 0+ introduites sur les 0+ sauvages ayant été peu documentés *in situ* à l'échelle individuelle, nous analyserons les interactions écologiques entre les juvéniles des deux

origines dans un troisième volet. Pour cette étude, trois cours d'eau présentant des caractéristiques physiques contrastées ont fait l'objet de l'introduction de différentes densités de 0+ « estivaux » marqués par PIT tag. La survie, la migration et la croissance des individus seront analysées (**Article 4**), en utilisant notamment un modèle de capture-marquage-recapture (CMR).

La survie des 0+ issus de pisciculture et introduits dans le milieu naturel dépend de facteurs biotiques et environnementaux. Dans un dernier volet, nous essaierons d'abord de modéliser la mortalité de ces 0+ en utilisant le modèle stochastique récemment développé par Siegenthaler - Le Drian *et al.* (2012) et en cours de publication sous sa version finalisée (Siegenthaler – Le Drian *et al.*, *subm.*). Pour cela, nous utiliserons les données de marquage – recapture collectées au cours de cette thèse dans sept cours d'eau (**Article 5**). Le modèle a pour objectif d'évaluer la surmortalité des poissons introduits par rapport à leurs congénères sauvages, c'est-à-dire le ratio des taux de mortalité entre poissons introduits et poissons sauvages. Les marquages individuels réalisés dans trois de ces cours d'eau permettront de tester la sensibilité du modèle à la prise en compte de la migration. Les paramètres de sortie du modèle seront ensuite mis en relation avec les caractéristiques environnementales des stations d'étude.

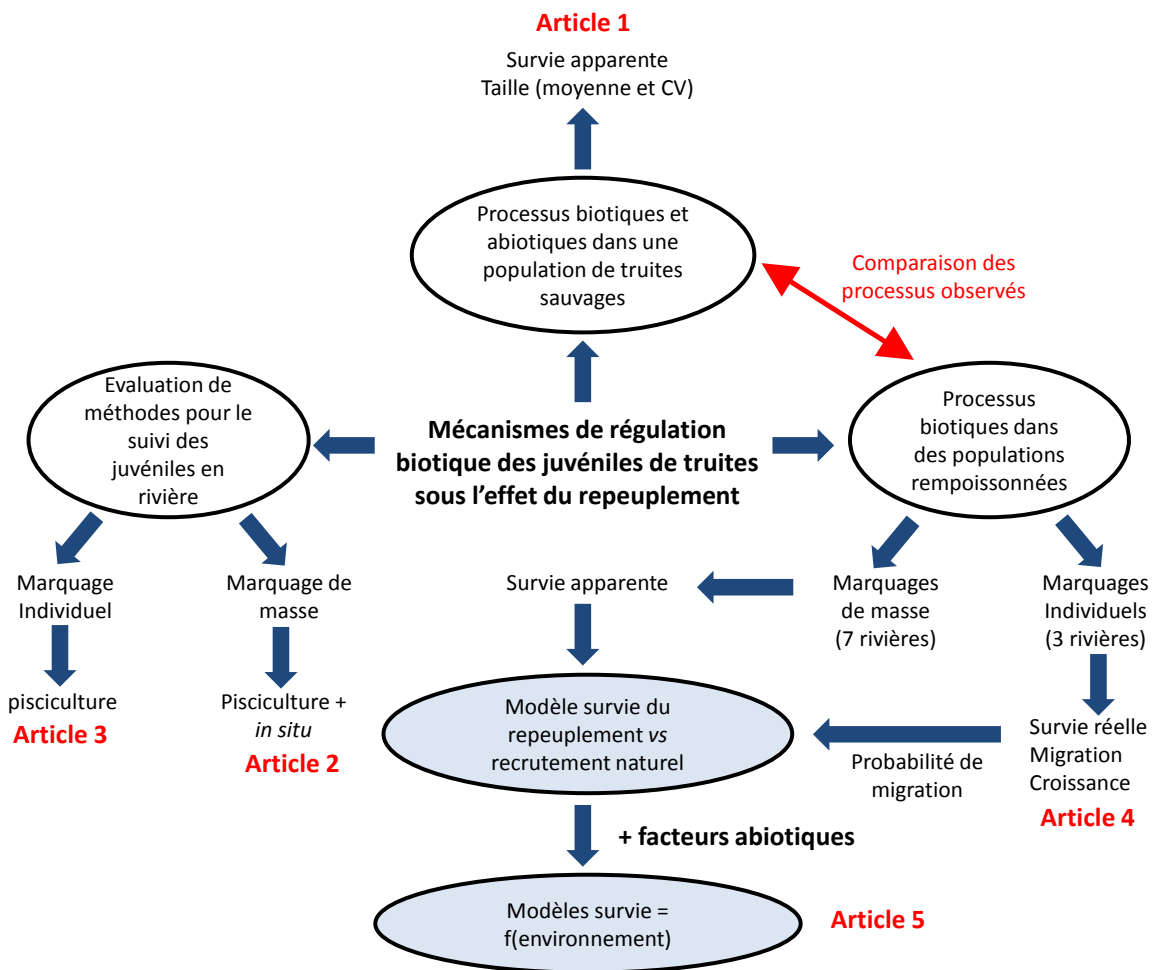


Figure 7 : Structure de la thèse

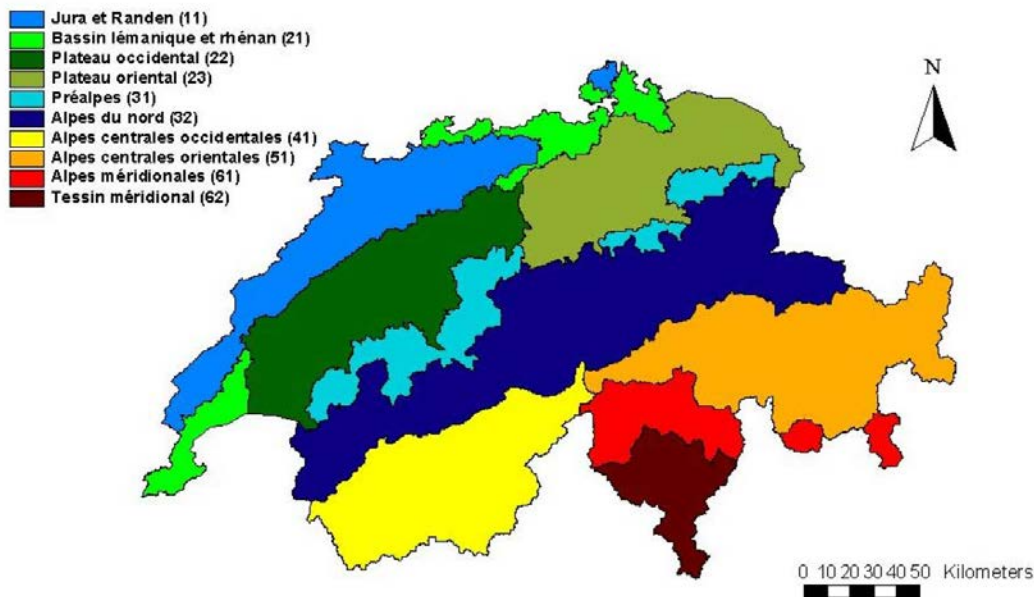




### 3. Sites d'étude et expérimentations

#### 3.1. Sites d'étude

Les expérimentations *in situ* ont été effectuées dans 8 rivières (photos en **Annexe**). Ces cours d'eau, géographiquement proches, sont situés dans des régions biogéographiques distinctes. En Suisse, six grandes régions biogéographiques ont été identifiées : le Jura, le plateau, le versant nord des Alpes, les Alpes centrales occidentales, les Alpes centrales orientales et le versant sud des Alpes. Ces régions ont été établies sur la base de modèles de répartition floristique et faunistique (Gonseth *et al.*, 2001). La **figure 8** présente une version plus détaillée de cette subdivision. L'essentiel des cours d'eau retenus dans le cadre de cette étude fait partie du plateau (Ruisseaux des Vaux et de Seigneux, Flon de Carrouge et Brine). Le Boiron de Morges et la Drize font partie du bassin lémanique, pouvant être assimilé au plateau, alors que le secteur d'étude du Nozon se situe dans le Jura. Enfin, l'Overan fait partie du massif alpin.



**Figure 8** : Les régions biogéographiques de la Suisse (Gonseth *et al.*, 2001)

Cinq cours d'eau font partie du bassin rhéan : les ruisseaux des Vaux et de Seigneux, le Flon de Carrouge, le Nozon et la Brine. Les trois autres font partie du bassin du Rhône (**Figure 9**). Les principales caractéristiques des cours d'eau sont récapitulées dans le **tableau 2**.

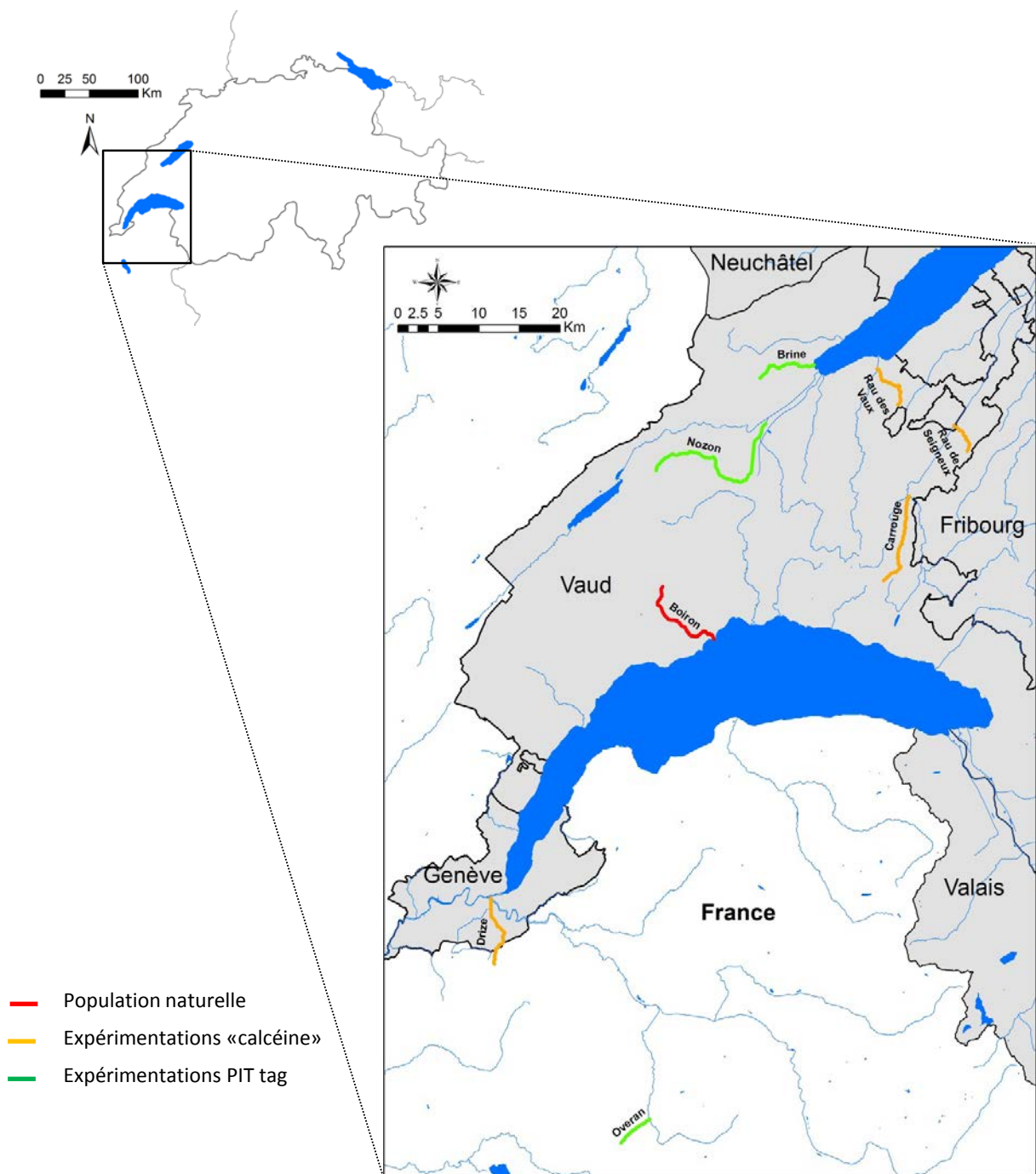


Figure 9 : Localisation des cours d'eau

**Tableau 2 : Principales caractéristiques environnementales des cours d'eau d'étude. Pour chaque rivière, l'intervalle de valeurs correspond aux différents sites ( $T_m$  : température moyenne annuelle ;  $T_{max}$  : température moyenne du mois le plus chaud ;  $T_{min}$  : température moyenne du mois le plus froid).**

	Boiron	Drize	Seigneux	Vaux	Carrouge	Brine	Nozon	Overan
Expérimentation	1	2	2	2	2	3	3	3
Radier (%)	-	42-77	75-85	15-55	40-80	30-50	45-90	90-95
Mouille (%)	-	23-42	5	15	10-40	25-60	5-40	5-10
Plat (%)	-	0-13	10-20	30-70	0-30	5-25	0	0
Chenal lotique (%)	-	0-3	0	0	0	0	5-15	0
Largeur (m)	1.0-4.3	2.85-4.70	2.24-2.85	1.38-2.59	3.45-5.00	2.49-2.93	3.80-4.90	3.11-3.24
Conductivité ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	491-612	626-713	530-587	622-675	444-464	673	481	339
pH	7.9-8.5	8.3-8.5	8.5-8.6	8.4-8.5	8.3-8.7	8.2	8.4	8.5
$T_m$ (°C)	7.8-11.1	13.8	11.3	10.7	8.5	10.0	9.4	7.9
$T_{max}$ (°C)	12.8-17.8	16.2	16.4	15.4	18.9	16.4	12.2	11.9
$T_{min}$ (°C)	1.5-4.2	4.8	5.0	5.0	2.2	1.3	4.9	1.5
Pente (%)	0.16-5.2	1.1-1.9	3.7-5.4	0.9-2.1	0.7-1.3	0.9	2.8	6.5
Altitude (m)	372-665	396-444	503-687	637-675	680-723	478	545	803
Bassin versant ( $\text{km}^2$ )	31.6	22.32	6.38	4.60	9.27	23.45	29.14	8.74
Débit moyen ( $\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ )	0.27	0.14-0.27	-	-	-	0.114	0.527	0.220

### 3.2. Expérimentations

Trois expérimentations ont été menées dans ces cours d'eau (**Figure 9**):

1. Evaluation des processus densité-dépendants et densité indépendants dans une population naturelle de truites, non soumise à repeuplement (**partie 4**). Pour cette partie, les suivis piscicoles réalisés pendant 10 ans dans le Boiron de Morges (en rouge) ont été exploités.
2. Validation d'une méthode de marquage de masse utilisant la calcéine (**partie 5**). Quatre cours d'eau (en orange sur la carte) ont été retenus pour la réalisation de ces tests *in situ* : le ruisseau des Vaux, le ruisseau de Seigneux, le Flon de Carrouge et la Drize. Ces quatre rivières ont été sélectionnées en collaboration avec les gestionnaires de la pêche. Il s'agit de cours d'eau rempoissonnés annuellement, et pour lesquels l'efficacité de ces pratiques doit être vérifiée.
3. Etude des mécanismes de régulation au sein de populations soumises à rempoissonnement (**partie 6**). Pour cette étude, trois cours d'eau (en vert) ont été retenus : la Brine, le Nozon et l'Overan.

En outre, les résultats des parties 5 et 6 seront compilés dans la **partie 7**, afin de modéliser la mortalité des individus issus du repeuplement et d'analyser les facteurs environnementaux susceptibles d'influencer cette mortalité.

### 3.3. Le repeuplement

Les pratiques d'alevinage sont diverses dans les différents cours d'eau étudiés (**Tableau 3**). Il est possible de les regrouper dans trois catégories :

- stock de géniteurs captifs : dans la Drize, le repeuplement est effectué à partir d'individus issus de plusieurs générations en captivité, avec un renouvellement partiel du stock. La souche d'origine provient d'affluents du Rhône en amont du Léman (Fossau, Vièze), probablement d'origine atlantique ou hybride ;
- stock captif et repeuplement avec la génération F2 : c'est la pratique employée dans cinq cours d'eau (Brine, Nozon, Rau des Vaux, Rau de Seigneux, Flon de Carrouge). Des géniteurs sont capturés chaque année dans l'Orbe et ses affluents (souche atlantique, bassin du Rhin) et leur descendance constitue le stock de géniteurs (F1) élevé en pisciculture. La descendance de ce stock est utilisée pour l'alevinage ;
- « supportive breeding » : c'est le cas de l'Overan, petit torrent alpin qui se jette dans le Borne. Des géniteurs du Borne ont été capturés et stabulés en pisciculture. Leur descendance (génération F1) a été utilisée pour le repeuplement de l'Overan. Le Borne, au niveau de sa confluence avec l'Overan présente des populations natives méditerranéennes pratiquement pures (Caudron *et al.*, 2009), tout comme l'Overan dans sa partie aval (A. Caudron, comm. pers.). Dans l'Overan, l'alevinage a été stoppé en 2007. Pour cette étude, des alevins initialement destinés au repeuplement du Borne ont été utilisés.

Sur la Brine, des repeuplements complémentaires à partir d'alevins nourris issus de géniteurs sauvages lacustres (capturés dans la rivière Arnon) sont régulièrement introduits dans la partie amont de la rivière et dans ses affluents. En moyenne, 6'000 alevins sont introduits chaque année, excepté pendant la réalisation de cette étude.

**Tableau 3 : Pratiques de repeuplement dans les cours d'eau d'étude**

	Drize (2008)	Drize (2010)	Seigneux	Vaux	Carrouge	Brine	Nozon	Overan
<b>Confluence</b>	Aire, puis Arve		Broye	Mentue	Broye	Lac de Neûchâtel	Orbe	Borne
<b>stock</b>	captif	captif	captif (issus de sauvages)	captif (issus de sauvages)	captif (issus de sauvages)	captif (issus de sauvages)	captif (issus de sauvages)	sauvage
<b>souche</b>	affluents Haut-Rhône (Valais)	affluents Haut-Rhône (Valais)	Orbe (ATL)	Orbe (ATL)	Orbe (ATL)	Orbe (ATL)	Orbe (ATL)	Borne (MED)
<b>fécondation</b>	artificielle	artificielle	artificielle	artificielle	artificielle	artificielle	artificielle	artificielle
<b>pisciculture d'incubation</b>	Vouvry (VS)	Val d'Illiez (VS)	Vallorbe	Vallorbe	Vallorbe	Vallorbe	Vallorbe	St-Pierre-en-Faucigny
<b>pisciculture de grossissement</b>	Vouvry (VS)	Val d'Illiez (VS)	Yverdon	Yverdon	Moudon	Moudon	Moudon	St-Pierre-en-Faucigny
<b>Condition d'élevage</b>	Auges	Auges	Canal	Canal	Canal	Canal	Canal	Auges
<b>contingent mis à l'eau (/ an)</b>	5'000 pré-estivaux	5'000 pré-estivaux	1'000 pré-estivaux	1'000 pré-estivaux	5'000 estivaux	500 pré-estivaux	5'000 estivaux	0 (depuis 2007)

ATL: souche atlantique; MED: souche méditerranéenne

Les expériences de marquage réalisées au cours de cette thèse s'appuient sur les pratiques locales de repeuplement, définies dans le **tableau 3**. Le détail des opérations de marquage est fourni dans la **partie 5**. Le **tableau 4** récapitule les dates de marquage pour chacune des rivières, les techniques de marquage utilisées, les caractéristiques des individus marqués et les linéaires alevinés.

**Tableau 4 : Périodes de marquage et quantités marquées pour les différents cours d'eau**

	Drize (2008)	Drize (2010)	Seigneux	Vaux	Carrouge	Brine	Nozon	Overan
<b>Date marquage</b>	16.07.2008	13.07.2010	09.07.2009	09.07.2009	27.08.2009	09.08.2011	09-12-23.08.2011	19.08.2011
<b>Effectif</b>	5200	4060	1120	1060	4108	520	1400	389
<b>Poids moyen (g)</b>	1.8	2	1	1	4.2	3	3.2	2.3
<b>Taille moyenne (mm)</b>	NA	NA	NA	NA	NA	65.1 ± 7.0	67.6 ± 7.7	63.1 ± 5.6
<b>Technique de marquage</b>	calcéine	calcéine	calcéine	calcéine	calcéine	calcéine + PIT tag	calcéine + PIT tag	calcéine + PIT tag
<b>Date alevinage</b>	28.08.2008	27.07.2010	13.07.2009	13.07.2009	01.09.2009	12.08.2011	26.08.2011	25.08.2011
<b>Linéaire aleviné (m)</b>	2'000	2'000	2'700	1'700	4'500	548	542	546



## 4. Mécanismes de régulation au sein d'une population de truite exempte de repeuplement

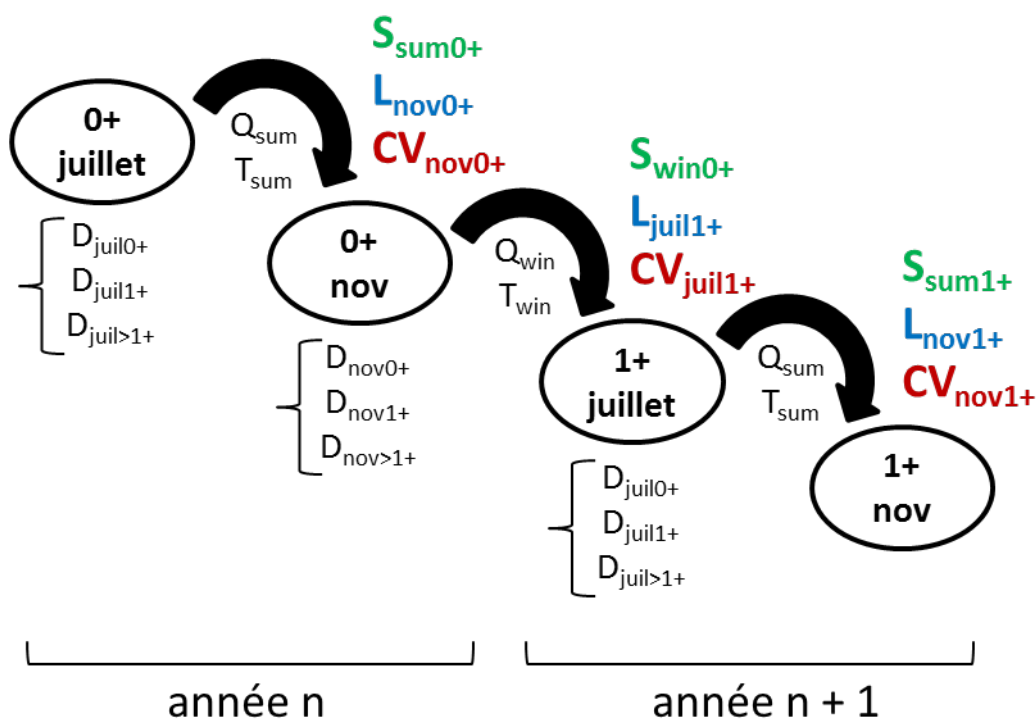
### 4.1. Contexte de l'étude

De nombreux travaux se sont focalisés sur l'étude des facteurs de régulation des populations naturelles. Certains ont montré une régulation intrinsèque liée à la densité de population intra- ou inter-cohortes (p. ex., Nordwall *et al.*, 2001 ; Lobón-Cerviá, 2007). D'autres ont davantage mis en évidence une régulation de type environnementale, le plus souvent liée à l'hydrologie (Cattanéo *et al.*, 2002 ; Unfer *et al.*, 2011). Mais plus rarement les analyses ont porté sur les interactions entre les différents facteurs, en particulier au stade juvénile (voir cependant Vøllestad et Olsen, 2008). Cette approche est fondamentale pour mieux comprendre comment sont régulées la survie et la croissance des individus dans le milieu naturel.

La plupart des rivières abritant des populations de truites font l'objet de rempoissonnements, en particulier en Suisse romande, si bien qu'il est difficile de trouver des cours d'eau présentant des populations de truites naturelles. Le Boiron-de-Morges est un affluent du lac Léman situé sur la rive vaudoise, qui prend sa source au pied du Jura. Non repeuplé depuis plus d'une dizaine d'années (arrêt du repeuplement en 1999), les populations de truites se reproduisent et évoluent naturellement. Des analyses réalisées en 2002 et 2003 ont montré une similarité génétique des truites du Boiron-de-Morges (très proche génétiquement des truites de la rivière Aubonne utilisées pour le repeuplement) le long du gradient longitudinal malgré les différents obstacles à la migration ; ceci est une conséquence probable des opérations d'alevinages menées antérieurement (ATL, 2004). Le cours d'eau a été renaturé dans sa partie aval entre 1997 et 2006, au travers d'aménagements de passes à poissons, de restauration de berges, ou de création de milieux aquatiques annexes. Le seul obstacle majeur totalement infranchissable pour les truites migratrices reste la chute de Lussy, située à 5.4 km du lac ; au-dessus de cet obstacle les populations de truites sont donc résidentes, et n'ont pas été influencées par les aménagements réalisés en aval. Les populations de truites font l'objet d'un suivi bi-annuel depuis novembre 2001 par pêches électriques (une campagne en début d'été et une en fin d'automne) sur 19 stations réparties dans le cours principal, depuis les sources jusqu'à l'embouchure, et dans les principaux affluents. Ces stations sont représentatives de secteurs homogènes du point de vue de leur pente, leur écomorphologie et de leur écoulement ; leur emplacement tient également compte de la présence d'obstacles et de rejets (Schager et Peter,



2004). Dans cette étude, 11 stations ont été retenues ; les 6 stations en connexion directe avec le lac ont été retirées, tout comme deux stations jugées trop dégradées (section canalisée ou qualité d'eau altérée). Sur ces 11 stations, 9 présentent des populations de truites résidentes, et deux stations situées en aval de la chute de Lussy présentent des populations mixtes constituées d'individus résidents et migrateurs. L'étude vise à analyser les données piscicoles (densité et taille des individus) couplées aux données de débit (Q) et de température (T), afin de mettre en évidence les processus de régulation intrinsèques et environnementaux agissant sur le taux de changement (estival et hivernal), appelé également « survie apparente », et la taille des truites au stade juvénile (**Figure 10**).



**Figure 10 :** Périodes (premier été, premier hiver et deuxième été) et variables considérées dans l'étude. Le taux de changement, noté S, correspond au ratio entre la densité finale et la densité initiale (p. ex. pour le premier été,  $S_{sum0+} = D_{nov0+} / D_{juil0+}$ ) ; la longueur totale notée L est analysée à la fin de chaque période considérée ( $L_{nov0+}$ ,  $L_{juil1+}$ ,  $L_{nov1+}$ ), tout comme la dispersion des longueurs totales autour de la moyenne (ou coefficient de variation) notée CV ( $CV_{nov0+}$ ,  $CV_{juil1+}$ ,  $CV_{nov1+}$ ). Le débit et la température sont également intégrés sous formes de variables synthétiques définies pour la période estivale ( $Q_{sum}$ ,  $T_{sum}$ ) et hivernale ( $Q_{win}$ ,  $T_{win}$ ).

#### 4.2. Résumé

Les effets des facteurs biotiques (densités intra- et inter-cohortes) et abiotiques (débit et température) sur la survie apparente (ou taux de changement), la longueur moyenne, ainsi que sur le coefficient de variation de la longueur (noté CV) des truites ont été analysés au stade

juvénile, depuis le premier été jusqu'à la fin de la deuxième année. Douze années de suivis piscicoles réalisés sur 11 stations ont servi de base à cette étude. Trois périodes ont été analysées : le premier été, le premier hiver, et le deuxième été.

Il ressort que la survie apparente, analysée pour chacune des périodes, est négativement corrélée à la densité de la cohorte étudiée, indiquant une relation densité-dépendante. Une interaction significative entre la densité d'alevins ( $D_{0+}$ ) et le débit est mise en évidence le premier été. Lorsque le débit est faible, la densité-dépendance est forte ; inversement, pour les valeurs de débit élevées, il n'y a plus de densité-dépendance. Ces relations ont été confirmées en simulant l'incertitude commise dans l'estimation des densités par pêches électriques à deux passages.

D'autre part, la longueur moyenne des individus dépend à la fois de facteurs biotiques et abiotiques, ceci pour les 3 périodes étudiées. La relation négative entre la taille moyenne et la densité intra-cohorte est très significative pour les trois périodes. Une relation similaire apparaît avec la densité de 1+ ( $D_{1+}$ ), indiquant une régulation inter-cohortes. La température exerce un effet positif sur la taille moyenne des individus, en particulier au cours du premier été. On constate également un effet positif du débit pendant l'été sur la taille moyenne des individus (0+ et 1+). Des analyses similaires sur le CV ont montré une relation positive avec  $D_{0+}$ , à la fois à la fin du premier été et à la fin du premier hiver.

Les résultats mettent en évidence une action concomitante des facteurs biotiques et abiotiques sur la survie apparente et la taille des juvéniles de truites, avec toutefois un effet prédominant des processus biotiques, au travers d'une régulation densité-dépendante intra et inter-cohortes. Ces mécanismes régulateurs présentent un rôle majeur dans la dynamique des populations. Ils agissent sur les cohortes abondantes *via* une réduction de la survie apparente et une diminution de la taille. A l'inverse, les cohortes réduites présentent une meilleure survie apparente et une croissance plus forte, augmentant de ce fait la résilience (i.e., la capacité à retrouver un état d'équilibre dynamique) des populations après des évènements catastrophiques.

## 4.3. Article 1

*Ecology of Freshwater Fish* 2013

© 2013 John Wiley &amp; Sons A/S. Published by John Wiley &amp; Sons Ltd

ECOLOGY OF  
FRESHWATER FISH

# Biotic and abiotic regulation of a low-density stream-dwelling brown trout (*Salmo trutta* L.) population: effects on juvenile survival and growth

Alexandre Richard<sup>1,2</sup>, Franck Cattaneo<sup>1</sup>, Jean-François Rubin<sup>1,3</sup>

<sup>1</sup>hepia, Geneva Technology, Architecture and Landscape, University of Applied Sciences Western Switzerland, Jussy (GE), Switzerland

<sup>2</sup>UMR 0042 Carrtel, INRA, Thonon, France

<sup>3</sup>Maison de la Rivière, Tolochenaz, Switzerland

Accepted for publication November 1, 2013

**Abstract** – The effects of biotic (density-dependent) and environmental (flow and temperature) factors on the apparent survival, mean length and size variation of a low-density brown trout population in the juvenile stage, that is, from their first summer (0+) to the end of the second year (1+), were determined. Apparent survival was negatively related to the age class density during the three periods (first summer, first winter and second summer). A significant interaction between the mean flow and 0+ density highlighted a gradient towards strong density dependence acting on fish loss (i.e., mortality or migration) with decreasing summer flow. Conversely, no density dependence was reported at higher mean flows. The mean length was determined by density-dependent and density-independent (temperature and flow) factors throughout the study period. The negative relationship between fish length and intracohort density was highly significant during the three periods. The yearling (1+) density was negatively related to 0+ fish length measured after the first summer, suggesting intercohort effects. A positive effect of temperature on fish length was observed. Mean length after the summer seasons (0+ and 1+ fish) was also positively related to mean flow. Fish size variation around the mean measured with the coefficient of variation (CV) increased with increasing 0+ densities, both at the end of the first summer and the first winter. Results suggested that density-dependent and density-independent factors acted jointly on apparent survival and growth with a predominance of biotic processes. We discussed the potential implications of density-dependent regulations on growth and survival for population resilience after catastrophic events.

**Key words:** Density dependence; abiotic factors; juvenile; *Salmo trutta*; survival; growth

## Introduction

Density-dependent demographic processes contribute to the regulation of natural populations of a wide range of invertebrate, vertebrate and plant species (Brook & Bradshaw 2006). Stream-dwelling salmonids are relevant biological models to study such processes because they inhabit a variety of streams, where they compete for territory *via* interference and/or for food *via* exploitative competition (Keeley 2001). Density-dependent processes in wild salmonid

populations have been extensively studied (e.g., Grant & Kramer 1990; Crisp 1993; Elliott 1994) and may be expressed either by mortality, dispersal or an impaired growth rate. Whether one of these modes of regulation prevails over the others primarily depends on the ontogenetic stage and population density.

Density-dependent effects on individual survival have been reported at early life stages from emergence to 30–70 days postemergence when young-of-the-year (YOY) start to compete for food and

*Correspondence:* Alexandre Richard, hepia, Geneva Technology, Architecture and Landscape, Earth-Nature-Environment Institute, University of Applied Sciences Western Switzerland, Route de Presinge 150, 1254 Jussy (GE), Switzerland. E-mail: alexandre.richard@hesge.ch

doi: 10.1111/eff.12116

1

**Richard et al.**

territory (e.g., Elliott 1994; Jonsson et al. 1998; Einum & Nislow 2005). Thereafter, as fish grow and increase their fat reserves, survival remains relatively constant and density-independent (Elliott 1985), at least during the first year. Meanwhile, YOY dispersal abilities increase with size, and some fish (presumably in poorer condition and/or hierarchically subordinate individuals) tend to move from high density to low-density patches (Crisp 1993; Einum et al. 2006).

A high fish density may also involve *per capita* food limitation. This limitation results in a decrease in growth rate (commonly expressed by mean weight, length, or instantaneous growth rate) that is generally observed at the end of the growing season of 0+ fish (Grant & Imre 2005). The relationship between growth and density has been investigated both in well-designed experimental studies in artificial channels (Jenkins et al. 1999; Keeley 2001) and *in situ*, by means of medium- to long-term (i.e., from eight to 14 cohorts) monitoring of natural populations (Atlantic salmon *Salmo salar* L., Imre et al. 2005, 2010; brown trout, Lobón-Cervía 2005; marble trout *Salmo marmoratus* Cuvier, 1829, Vincenzi et al. 2007). Most often, growth–density relationships were best fitted by negative power curves; this implies that density dependence is best observed at low densities, even though Lobón-Cervía (2007a) concluded that this process operated both at high and low densities. In a meta-analysis of 16 different studies on six species of resident salmonids, Grant & Imre (2005) presented evidence for a density-dependent growth in 75% of the referred populations. The inability to relate growth to density could be either due to a narrow density range or to the observed high mean density for which density-dependent effects become negligible (Jenkins et al. 1999; Lobón-Cervía 2007a).

According to the site profitability hypothesis, as density increases, the number of slow-growing fish also increases because the best feeding sites are already occupied, thus relegating additional individuals to lower quality sites (Newman 1993). Consequently, a higher coefficient of variation in size (CV) should be observed with increasing density. The size variation around the mean has been positively related to the YOY cohort strength in brown trout populations (Newman 1993; Jenkins et al. 1999; Nordwall et al. 2001; Lobón-Cervía 2010). Conversely, Imre et al. (2010) did not observe a significant effect of Atlantic salmon density on size variation expressed by the standard deviation. Mean size and size variation are site-specific and depend on several factors (e.g., temperature, flow, food abundance, interspecific competition), other than intraspecific relationships only. Therefore, multiple years of monitoring data on multiple sites displaying a large span of densities may help elucidate the biotic and abiotic

factors that govern the observed inter-annual growth variations.

The relative importance of abiotic factors on juvenile salmonid survival and growth, such as temperature (e.g., Elliott & Elliott 1995; Jensen et al. 2000; Logez & Pont 2011), flow (e.g., Cattaneo et al. 2002; Unfer et al. 2011; Nislow & Armstrong 2012), habitat availability (Armstrong et al. 2003) or a combination of these factors (Clews et al. 2010), has been intensively investigated. Several studies focused on the joint effects of fish density and temperature (Crozier et al. 2010; Bal et al. 2011; Parra et al. 2012; Bærum et al. 2013) or densities and flow (Lobón-Cervía 2004; Lobón-Cervía 2007b; Teichert et al. 2010; Cunjak et al. 2013), but only a few have addressed the combined effects of cohort densities (intra- and intercohort relationships) and environmental features (temperature and flow; but see Carline 2006; Vøllestad & Olsen 2008; Grossman et al. 2010, 2012).

The concurrent analysis of biotic and environmental factors (including interactions) is crucial for improving our understanding of the processes influencing population changes in space and time (Milner et al. 2003). More precisely, the juvenile stage (i.e., first two years of life) is of major interest for population dynamics, because it corresponds to highly variable cohort densities and to a potential population bottleneck. While long-term series are required to improve our knowledge of regulatory processes (biotic or abiotic), uncertainties in population estimates should also be considered to improve the robustness of models (Milner et al. 2003).

In this study, we aimed to unravel the factors governing the dynamics of a resident brown trout population during the juvenile stage. Based on 12 years of monitoring in 11 river reaches, we evaluated the respective effects of density-dependent and density-independent (temperature and flow) processes on 'apparent survival' (recapture of live individuals in the capture site), mean size and size distribution of juvenile brown trout from their first summer (YOY, 0+) until the end of their second year (yearlings, 1+ fish). We tested with simulation analysis whether the observation of density dependence on apparent survival was robust to sampling error.

**Materials and methods****Study reaches and survey**

The Boiron River is a 13.4-km-long tributary of the north edge of Lake Geneva in Switzerland (46°29'29"N and 6°28'47"W at the outlet). The river originates in the foothills of the Jura Mountains from the drainage of the old marshes, at an altitude ranging

## Biotic and abiotic regulation of a low-density brown trout population

between 665 and 372 msl. The interannual mean flow (i.e., mean across years of annual mean daily flows) is  $0.27 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ . Most of the watershed (catchment area =  $31.6 \text{ km}^2$ ) is covered by cultivated fields, mainly cereals, meadows and vineyards.

Only three fish taxa thrive in the Boiron: brown trout, European bullhead (*Cottus gobio* L.) and minnow (*Phoxinus phoxinus* L.). Some indigenous crayfish (*Austropotamobius pallipes* Lereboullet 1858) have colonised the upper reaches. At the river outlet, the species richness locally increases up to 10 species due to the presence of Lake Geneva. Although barriers to migration have been progressively restored and equipped with fish passes, an impassable waterfall (Fig. 1) still impedes anadromous brown trout migration from the lake. The population freely fluctuates, as no supplemental stocking has been carried out in the last 12 years. Age at maturity is generally 2 years for males and 3 years for females; lifespan rarely exceeds 5 years. Angling is allowed, but brown trout harvesting has been moderate as reported by angler catch records (approx. 200 captures/year throughout the river).

Nine reaches (BO1 to BO9 from up to downstream) were studied along the mainstem (Fig. 1) and

two in the major tributaries: Lécherres (LE1) and Boironnet (BT1). Each studied reach was representative of a homogeneous river section regarding mean slope and mesohabitat conditions (Malavoi & Souchon 2002). Reaches BO1 to BO7 were located in the river section harbouring resident trout only. Reaches BO8 and BO9 were located downstream of the impassable waterfall, where both resident and migratory individuals may spawn. Reach lengths ranged between 47 and 91 m (mean  $\pm$  SD length =  $65 \pm 12$  m), and the wetted width at the median interannual flow ranged between 1.0 and 4.3 m (mean  $\pm$  SD width =  $2.7 \pm 1.2$  m). The length/mean width ratio exceeded 13 in all reaches and included at least two riffle-pool sequences (Keller & Melhorn 1978). Habitat measurements were performed in the spring and autumn 2009 in eight of 11 reaches (all except BO3, LE1 and BT1) following the simplified instream habitat model described by Lamouroux & Capra (2002). Output curves linking habitat value (HV, ranging between 0 and 1) and flow for juvenile brown trout (0+ and 1+) exhibited similar shapes and similar HV at median flow (Q50) between reaches (range = 0.44–0.55; mean = 0.50; unpublished data). We therefore concluded that habitat

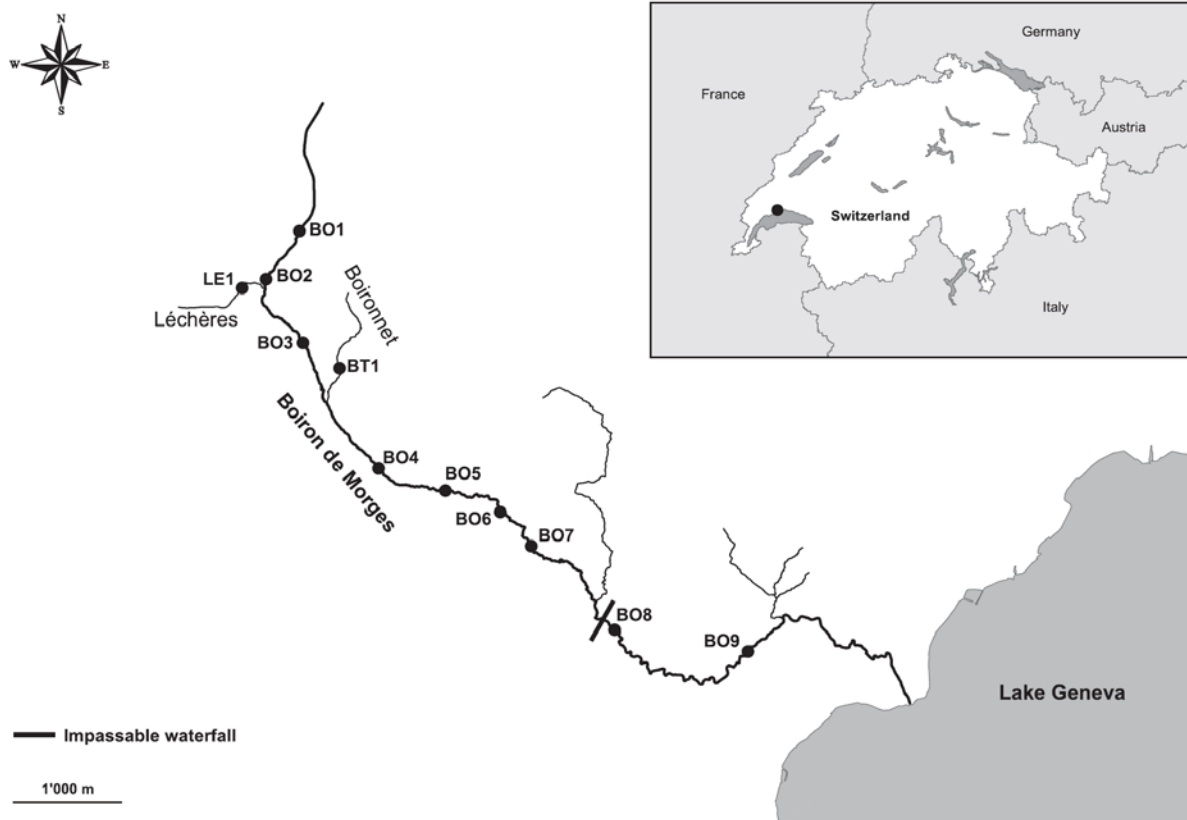


Fig. 1. Location of study reaches.

**Richard et al.**

availability for juveniles little differed between reaches and decided not to include this variable in the analyses.

Brown trout monitoring started in November 2001. All 11 reaches were electrofished twice a year (July and November) until November 2012 following a two-run-removal method. As a severe organic pollution occurred in August 2011 in the downstream section, the data from four reaches (BO6 to BO9) collected after July 2011 were subsequently removed from analyses. Therefore, a total of 121 year-classes were monitored. Captured fish were first anaesthetised with 10% clove oil (3 ml in 10 l of water), then dissolved in ethanol at a ratio of 1:10, measured (total length in mm) and weighed (precision =  $\pm 0.1$  g; from July 2008). Scales were collected from a subsample of fish ( $N = 5276$  fish from 15,138 captures). By combining scalimetry and length-frequency histogram analyses, each individual was assigned to one of the following age classes: young-of-the-year (0+), juveniles (1+) or adults (>1+). Trout densities (individuals per 100 m<sup>2</sup> [95% CI]) were assessed per reach and age class following the Carle & Strub (1978) method. The following three ontogenetic stages were considered when analysing regulatory processes: first summer (0+ from July to November in year  $n$ ), first winter (0+ from November in year  $n$  to July in year  $n + 1$ ) and second summer (1+ from July to November in year  $n + 1$ ). Because of the interval between sampling occasions (4 summer months and 8 winter months), the winter period also covered part of the previous autumn and the following spring.

**Temperature and flow data**

Environmental data were analysed over two periods corresponding to the above-defined stages: from 1st July to 1st November of year  $n$  (summer period, for both 0+ and 1+) and from 1st November of year ( $n-1$ ) to 1st July of year  $n$  (winter period). Water temperature records were initiated in November 2004 at two locations (reaches LE1 and BO2). In 2008, all 11 reaches were equipped with a temperature logger (HOBO Water Temp Pro v2 Data Logger, Onset), except BO6 and BO7, which shared the same sensor. Water temperature was recorded every 10 min with a precision of 0.2 °C at 25 °C. Missing data (2001–2008) were back-calculated for each study reach from daily mean air temperatures collected at the nearby MeteoSwiss (Federal Office of Meteorology and Climatology) station of Changins (long: 6°14'; lat: 46°24'; 455 m.a.s.l.) using ordinary least-square linear regressions. All correlation coefficients between mean daily air and water temperatures were high (mean  $R^2 = 0.91$ , range = 0.87–0.94), although a

lower value was obtained on the reach LE1 ( $R^2 = 0.71$ ), which is located in a secondary spring. Nine variables were computed for each reach and each period from the mean daily temperature data: the maximum (Tmax), minimum (Tmin), mean (Tmean), and median temperature (T50), the temperature variance (Tvar), the temperature corresponding to the 90th (T90) and 10th (T10) percentiles, the number of days below the interannual T90 ( $N < T90$ ), and the number of days above the interannual T10 ( $N > T10$ ).

**Flow data**

A gauging station located 300 m upstream of the Boiron outlet has been recording flow every 10 min since 2009. During 2001–2009, a nearby gauged river (Morges) displaying a similar watershed area (31.6 km<sup>2</sup> for Boiron; 35.6 km<sup>2</sup> for Morges) and collecting the same rainfall amount was used as a proxy to assess daily mean flow values (B. Cordey, hydrologist, General Directorate for Environment of the Vaud canton, personal communication). Daily mean flows of the two rivers were highly correlated between 2009 and 2012 ( $Q_{\text{Boiron}} = 1.011 * Q_{\text{Morges}}$ ;  $R^2 = 0.976$ ;  $N = 1249$ ), thus allowing a reliable back-calculation of the flow on the Boiron during 2001–2009. Nine hydrological variables were calculated for each period from daily mean flow data: the maximum (Qmax), minimum (Qmin), mean (Qmean), and median flow (Q50), the flow variance (Qvar), the flow corresponding to the 90th (Q90) and 10th (Q10) percentiles, the number of days below the interannual Q90 ( $N < Q90$ ), and the number of days above the interannual Q10 ( $N > Q10$ ).

**Statistical analyses**

All statistical analyses were performed using R (R Development Core Team. 2012). Normalised principal components (PCA) analyses were implemented separately on flow and temperature variables to synthesise the information on a small number of independent components. Analyses were performed during the summer period and the winter period. Flow and temperature data were first ( $\log_e + 1$ ) transformed to approach normality. Projections of the sample's (year x reach) scores on the two-first PCA axes were used as synthetic explanatory variables (namely,  $Q_1$  and  $Q_2$  for flow;  $T_1$  and  $T_2$  for temperature).

The densities were ( $\log_e + 1$ ) transformed to approach normality. Apparent survivals were calculated as the ( $\log_e + 1$ ) ratios between the final and initial densities for each life stage: first summer ( $S_{\text{sum0+}}$ ), first winter ( $S_{\text{win0+}}$ ) and second summer

### Biotic and abiotic regulation of a low-density brown trout population

( $S_{\text{sum}1+}$ ). The mean total length ( $L_{\text{nov}0+}$ ,  $L_{\text{jul}1+}$ ,  $L_{\text{nov}1+}$ ) and coefficient of variation ( $CV_{\text{nov}0+}$ ,  $CV_{\text{jul}1+}$ ,  $CV_{\text{nov}1+}$ ) for the length (i.e., the ratio between the standard deviation and arithmetic mean length) were also calculated at the end of each period and were ( $\log_e + 1$ ) transformed in order to approach normality. Only samples with  $>3$  fish were analysed. Apparent survival values  $>150\%$  (which could presumably occur as a result of immigration, in particular under low initial year-class density) were considered as outliers and were removed from survival analyses (Zorn & Nuhfer 2007). Because two reaches (BO8 and BO9) were located in the downstream section accessible to migratory trout, all apparent survival analyses were performed with and without the two reaches. Because the results were unchanged, the two reaches were included in all analyses.

Linear mixed effects models (LMM) were used to test for the respective effects of initial densities per age class ( $D_{0+}$ ,  $D_{1+}$  and  $D_{>1+}$ ), temperature ( $T_1$  and  $T_2$ ) and flow ( $Q_1$  and  $Q_2$ ) on each life trait (apparent survival, mean length and coefficient of variation for length). The year and reach were included as random effects in analyses. A top-down strategy was used for model selection (Zuur et al. 2009; Parra et al. 2012). A beyond optimal model (Zuur et al. 2009) was first defined; it included all the main effects and only the main relevant two-way interactions (i.e., between initial densities and environmental variables). The random structure was tested using REML (restricted maximum likelihood) estimation and likelihood-ratio tests;  $P$ -values were corrected as likelihood ratios follow a  $0.5 \times \chi_1^2$  distribution (Zuur et al. 2009). Finally, the fixed structure was searched using the maximum likelihood estimation (ML). As variables were measured on different scales, they were standardised using the *arm* package (Gelman & Su 2013) to facilitate the interpretation of the relative magnitude of the estimates (Grueber et al. 2011). Model selection and averaging were implemented using the Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AICc) with the *MuMIN* package (Barton 2013). A top model set satisfying the criterion  $\Delta\text{AICc} < 2$  from the best model was selected (Burnham & Anderson 2002). Model averaging was processed on the selected models using the natural average method for coefficient estimates (Burnham & Anderson 2002; Grueber et al. 2011). This method averages the parameter estimates only over models in which the predictor appears and provides 95% confidence intervals and Wald Z tests for averaged estimates. The relative importance (Imp) of each parameter was calculated as the sum of the weights of the different models that included this parameter. A relative importance of 1 indicated that the parameter was included in all of the selected models. In case

of significant interactions, the *effect* package (Fox 2003) was used to display the interactive effect.

For analysing the apparent survival, the effect of density estimate uncertainty (due to a capture probability  $<1$ ) on model robustness was tested using resampling. Resampling (10,000 iterations) was performed by randomly selecting densities (initial and final) within the 95% confidence interval provided by the Carle and Strub method, assuming a uniform distribution within the confidence interval range. Model selection and averaging were reapplied to each data set, and the significance of each variable was tested using Wald Z tests.

## Results

### Temperature

For the summer season, the first two PCA axes explained 85.7% of the total variance (Fig. S1). The first axis ( $T_1$ ) correlated with the mean and maximum temperatures, while the second axis ( $T_2$ ) predominantly correlated with the minimum temperature. The interannual average reach positions (barycentres) were mainly distributed along  $T_1$ , which accounted for the thermal gradient. For the winter period, the two-first axes explained 73.0% of the variance.  $T_1$  primarily correlated with the maximum temperature and the temperature variance, whereas  $T_2$  correlated with the mean and median temperatures. The reaches were similarly distributed along  $T_1$  as in the summer period.

### Flow

During the summer, the first two PCA axes ( $Q_1$  and  $Q_2$ ) explained 97.6% of the variance (Fig. S2). The first axis (76.6% of the total variance) corresponded to a flow level gradient, where all 9 variables highly and positively correlated with  $Q_1$ . The second axis  $Q_2$  (21.2% of the total variance) reflected the flow variability. During the winter period, the first two axes explained 91.5% of the variance and similarly accounted for the flow gradient ( $Q_1$ ) and the flow variability ( $Q_2$ ).

### Fish sampling

At the reach scale, the mean ( $\pm$  SD) brown trout densities across 12 years in July ranged between  $19.3 \pm 11$  and  $78.6 \pm 24.7$  trout per 100 m<sup>2</sup> (Table 1), with a minimum in BO2 and a maximum in BO3. The mean ( $\pm$  SD) capture probability of 0+ fish (Table 1) was significantly lower in July than in November (Wilcoxon's test;  $Z = 2.86$ ;  $P = 0.004$ ). For older age classes, the mean capture probability

Richard et al.

Table 1. Mean ( $\pm$  SD) brown trout densities per reach, age class and sampling month over a 12-year period (ind. 100 m<sup>-2</sup>) and mean ( $\pm$  SD) capture probability ( $p_{\text{capt}}$ ) per age class.

Reach	0+		1+		>1+		Total	
	July	Nov	July	Nov	July	Nov	July	Nov
B01	52.7 $\pm$ 54.6	27.0 $\pm$ 22.0	16.5 $\pm$ 14.2	8.3 $\pm$ 6.7	3.9 $\pm$ 2.4	1.5 $\pm$ 1.5	73.1 $\pm$ 52.9	36.8 $\pm$ 27.8
B02	7.7 $\pm$ 7.3	5.4 $\pm$ 5.8	8.6 $\pm$ 7.3	6.3 $\pm$ 4.7	2.9 $\pm$ 1.6	3.2 $\pm$ 1.6	19.3 $\pm$ 11.0	14.9 $\pm$ 8.0
B03	21.4 $\pm$ 15.5	27.3 $\pm$ 14.9	36.7 $\pm$ 15.3	30.9 $\pm$ 14.2	20.5 $\pm$ 9.1	16.4 $\pm$ 9.2	78.6 $\pm$ 24.7	74.6 $\pm$ 21.1
B04	23.9 $\pm$ 22.8	25.1 $\pm$ 21.6	21.2 $\pm$ 13.0	15.2 $\pm$ 9.7	9.6 $\pm$ 5.2	7.5 $\pm$ 4.5	54.8 $\pm$ 31.6	47.9 $\pm$ 27.1
B05	11.8 $\pm$ 11.8	12.0 $\pm$ 9.3	11.1 $\pm$ 9.3	8.1 $\pm$ 6.8	3.3 $\pm$ 2.6	3.0 $\pm$ 2.1	26.2 $\pm$ 18.9	23.1 $\pm$ 13.7
B06	12.5 $\pm$ 8.8	9.4 $\pm$ 6.4	6.5 $\pm$ 4.1	5.9 $\pm$ 4.2	3.8 $\pm$ 2.3	3.9 $\pm$ 2.2	22.8 $\pm$ 9.3	19.2 $\pm$ 8.0
B07	21.4 $\pm$ 16.2	12.0 $\pm$ 10.5	7.7 $\pm$ 5.9	5.4 $\pm$ 3.3	4.1 $\pm$ 2.6	4.4 $\pm$ 2.5	33.2 $\pm$ 21.2	21.8 $\pm$ 13.4
B08	26.7 $\pm$ 23.7	11.0 $\pm$ 10.1	4.3 $\pm$ 2.9	3.7 $\pm$ 2.7	1.4 $\pm$ 0.8	2.2 $\pm$ 1.4	32.4 $\pm$ 24.7	16.9 $\pm$ 11.1
B09	23.8 $\pm$ 24.8	17.5 $\pm$ 22.2	7.7 $\pm$ 6.9	5.7 $\pm$ 3.7	2.1 $\pm$ 1.0	2.2 $\pm$ 0.9	33.6 $\pm$ 25.4	25.3 $\pm$ 21.2
LE1	11.2 $\pm$ 10.7	28.2 $\pm$ 28.8	34.0 $\pm$ 16.0	25.5 $\pm$ 13.6	10.1 $\pm$ 6.6	9.0 $\pm$ 7.2	55.3 $\pm$ 17.5	62.8 $\pm$ 34.9
BT1	14.2 $\pm$ 31.1	13.9 $\pm$ 27.0	13.0 $\pm$ 18.0	7.8 $\pm$ 7.9	5.4 $\pm$ 2.4	4.3 $\pm$ 2.2	32.7 $\pm$ 33.8	26.0 $\pm$ 26.9
Mean	<b>20.6 <math>\pm</math> 26.3</b>	<b>17.4 <math>\pm</math> 19.4</b>	<b>15.2 <math>\pm</math> 15.2</b>	<b>11.4 <math>\pm</math> 11.6</b>	<b>6.0 <math>\pm</math> 6.5</b>	<b>5.3 <math>\pm</math> 5.7</b>	<b>41.9 <math>\pm</math> 32.5</b>	<b>34.1 <math>\pm</math> 28.2</b>
$p_{\text{capt}}$	0.77 $\pm$ 0.18	0.84 $\pm$ 0.16	0.87 $\pm$ 0.11	0.90 $\pm$ 0.11	0.91 $\pm$ 0.13	0.91 $\pm$ 0.12	0.86 $\pm$ 0.15	0.88 $\pm$ 0.14

always exceeded 0.87 for 1+ fish and 0.90 for adult fish.

Apparent survival

Several models displayed extremely similar AICc values (Table S1), especially during the first summer period. Overall, the model averaging procedure for the three studied periods mostly retained the negative (density-dependent) effect of year-class density, which displayed the highest absolute standardised estimate value among all explanatory variables (excl. interactions) together with the maximum relative importance (Table 2). Thus, apparent survival during the first summer ( $S_{\text{sum}0+}$ ) was nega-

tively related to  $D_{0+}$ . Older age class ( $D_{>1+}$ ) exerted a positive, but lower magnitude effect on  $S_{\text{sum}0+}$ . A significant interaction between  $Q_1$  and  $D_{0+}$  was also reported. When considering sampling errors in the model selection procedure (Table 2), the results indicated that  $D_{0+}$  significantly negatively affected  $S_{\text{sum}0+}$  in 65.9% of the implemented simulations (Z tests,  $P < 0.05$ ), which questioned the robustness of the density-dependent survival relationship. Conversely, the interaction between  $Q_1$  and  $D_{0+}$  was significant in 97.5% of the simulations. This interaction indicated that for low-flow values,  $S_{\text{sum}0+}$  and  $D_{0+}$  exhibited a negative relationship, whereas no relationship appeared at a higher mean flow (Fig. 2).

Table 2. Model averaging for log-transformed apparent survival during each studied period (first summer, first winter and second summer). Estimates (standardised averaged coefficients) were provided within a 95% confidence interval (CI) and with significant P-values (\*\*\*)  $P < 0.001$ , \*\*  $P < 0.01$  and \*  $P < 0.05$ . The relative importance (Imp) of each parameter is indicated. The effect of simulated sampling error (10,000 iterations) on the significance of the parameters in the linear model (LM) or linear mixed model (LMM) is reported.

Period	N	Model	Fixed factor	Without sampling error			Simulated sampling error	
				Estimate	CI	Imp	Mean estimate	% Significant estimates
1st summer	71	LM	(intercept)	0.589***	[0.554, 0.624]			
			$D_{0+}$	-0.141***	[-0.215, -0.068]	1.00	-0.125	65.9
			$D_{1+}$	0.045	[-0.047, 0.137]	0.25	0.045	2.9
			$D_{>1+}$	0.120**	[0.040, 0.200]	1.00	0.110	50.1
			$Q_1$	0.067	[-0.008, 0.141]	1.00	0.103	47.5
			$Q_2$	-0.059*	[-0.147, -0.001]	1.00	-0.090	11.2
			$T_1$	-0.040	[-0.123, 0.043]	0.57	-0.028	0.8
			$D_{0+} : Q_1$	0.245**	[0.088, 0.402]	1.00	0.334	97.5
1st winter	73	LMM	(Random intercept)	0.571***	[0.492, 0.649]			
			$D_{0+}$	-0.158***	[-0.224, -0.092]	1.00	-0.192	100.0
			$D_{>1+}$	0.044	[-0.028, 0.116]	0.37	0.045	2.1
2nd summer	93	LM	(Intercept)	0.560***	[0.529, 0.590]			
			$D_{0+}$	-0.068	[-0.136, 0.001]	0.63	-0.065	35.6
			$D_{1+}$	-0.125**	[-0.201, -0.050]	1.00	-0.132	100.0
			$D_{>1+}$	0.094*	[0.020, 0.168]	1.00	0.097	99.4
			$Q_1$	0.074*	[0.007, 0.140]	1.00	0.077	82.4
			$Q_2$	-0.025	[-0.093, 0.043]	0.18	-0.023	0.0
			$T_2$	-0.068	[-0.139, 0.004]	0.82	-0.069	33.3



## Biotic and abiotic regulation of a low-density brown trout population

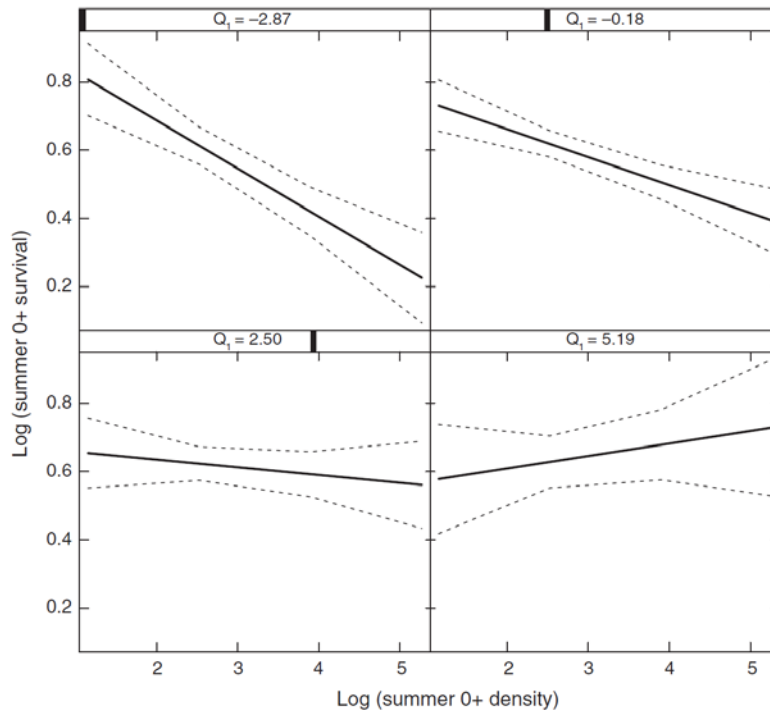


Fig. 2. Interactive effects of the 0+ density and mean flow (accounted for by  $Q_1$ ) on 0+ summer survival. Dashed lines represent the confidence bands at 95%.

Apparent winter survival ( $S_{win0+}$ ) was negatively related to  $D_{0+}$  in autumn (Fig. 3). This negative density-dependent relationship remained significant in 100% of the trials when simulating density estimate uncertainties (Table 2). Both the year and reach random effects were significant (likelihood-ratio tests on random intercepts;  $LR\ Chisq = 3.49$ ,  $P = 0.031$  and  $LR\ Chisq = 6.45$ ,  $P = 0.006$  for year and reach effect, respectively).

After the second summer, the apparent survival of the 1+ age class ( $S_{sum1+}$ ) was negatively related to

the 1+ initial density  $D_{1+}$  and positively related to  $D_{>1+}$  and  $Q_1$ . Because  $Q_1$  primarily accounted for the mean and maximum daily flows, a low summer flow resulted in lower  $S_{sum1+}$ . Considering sampling error, parameter estimates remained fairly constant across simulations, most likely due to the good capture efficiency for fish of this age class in all censuses (Table 1). Juvenile and adult densities were significant in 100 and 99.4% of the simulations, respectively, and  $Q_1$  was significant in 82.4% of the simulations.

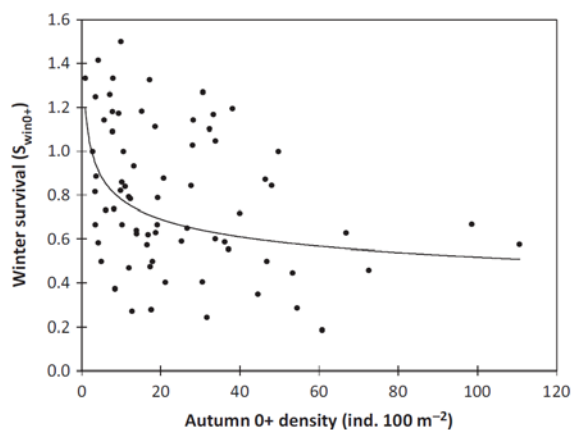


Fig. 3. Relationship between winter apparent survival of 0+ individuals and 0+ density in autumn ( $N = 73$ ;  $y = 1.178 x^{-0.178}$ ;  $R^2 = 0.124$ ).

## Total length

The initial age class density negatively affected the mean total length for the three studied periods (Table 3). The 0+ mean length at the end of the first summer ( $L_{nov0+}$ ) was negatively related to both  $D_{0+}$  and  $D_{1+}$ .  $Q_1$  and  $T_1$  positively affected the  $L_{nov0+}$ , where higher mean flows and temperatures yielded larger fish at the end of the first summer. A random 'reach' effect was also significant (Likelihood-ratio test;  $LR\ Chisq = 23.69$ ,  $P < 0.001$ ).

At the end of the first winter period, the mean total length of the 1+ age class ( $L_{juil1+}$ ) was negatively related to  $D_{0+}$  and to a lesser extent positively related to  $T_1$ . Random reach and year effects were significant (LR tests on random intercept;  $LR\ Chisq = 30.74$ ,  $P < 0.001$  and  $LR\ Chisq = 14.52$ ,

Richard et al.

Table 3. Model averaging of the log-transformed mean total length (L) and coefficient of variation for length (CV) after each of the three studied period: first summer (0+), first winter (0+ to 1+) and second summer (1+). Estimates (standardised averaged coefficients) are provided within a 95% confidence interval (CI) and with significant *P*-values (\*\*\*)  $P < 0.001$ , (\*\*)  $P < 0.01$  and (\*)  $P < 0.05$ . The relative importance (Imp) of each parameter is also indicated.

Dependent variable	Parameter	First summer			First winter			Second summer		
		Estimate	CI	Imp	Estimate	CI	Imp	Estimate	CI	Imp
L	Intercept	4.455***	[4.420, 4.491]		4.907***	[4.853, 4.960]		4.994***	[4.951, 5.037]	
	D <sub>0+</sub>	-0.108***	[-0.141, -0.075]	1.00	-0.105***	[-0.130, -0.080]	1.00	-0.012	[-0.046, 0.023]	0.16
	D <sub>1+</sub>	-0.049*	[-0.087, -0.010]	1.00	-0.024	[-0.056, 0.008]	0.38	-0.081***	[-0.123, -0.039]	1.00
	D <sub>&gt;1+</sub>	-0.019	[-0.063, 0.024]	0.19	-0.019	[-0.049, 0.011]	0.32			
	Q <sub>1</sub>	0.104***	[0.071, 0.138]	1.00	0.031	[-0.014, 0.076]	0.35	0.075**	[0.024, 0.126]	1.00
	Q <sub>2</sub>	-0.015	[-0.044, 0.015]	0.21						
	T <sub>1</sub>	0.119***	[0.054, 0.184]	1.00	0.086*	[0.008, 0.163]	0.52	0.082*	[0.006, 0.158]	0.80
	T <sub>2</sub>	-0.013	[-0.046, 0.020]	0.17	0.028	[-0.023, 0.079]	0.18	0.021	[-0.025, 0.068]	0.19
CV	Intercept	0.126***	[0.120, 0.132]		0.117***	[0.112, 0.121]		0.102***	[0.092, 0.112]	
	D <sub>0+</sub>	0.019**	[0.006, 0.031]	1.00	0.019***	[0.009, 0.030]	1.00	0.005	[-0.007, 0.017]	0.15
	D <sub>1+</sub>	0.013	[-0.000, 0.026]	0.72	0.006	[-0.005, 0.017]	0.38	0.007	[-0.007, 0.021]	0.18
	D <sub>&gt;1+</sub>							0.017*	[0.003, 0.030]	1.00
	T <sub>1</sub>	-0.007	[-0.021, 0.006]	0.30	-0.014**	[-0.025, -0.004]	1.00	0.010	[-0.008, 0.028]	0.19
	T <sub>2</sub>							-0.012*	[-0.023, -0.001]	1.00
	Q <sub>1</sub>	0.006	[-0.007, 0.020]	0.19	-0.008	[-0.018, 0.002]	0.55			
	Q <sub>2</sub>	0.014*	[0.001, 0.027]	1.00				0.004	[-0.008, 0.015]	0.14

$P < 0.001$ , respectively). The relationship between  $L_{juil1+}$  and  $D_{0+}$  was negative for 10 of 11 reaches (Fig. 4) and for all 11 years.

At the end of the second summer (1+ age class), the juvenile initial density ( $D_{1+}$ ),  $Q_1$  and  $T_1$  were strongly selected in the averaged model of mean length ( $L_{nov1+}$ ). The main effect was due to the negative density-dependent relationship between  $D_{1+}$  and  $L_{nov1+}$ . The mean summer flow  $Q_1$  and mean temperature  $T_1$  both positively influenced  $L_{nov1+}$ . Random reach and year effects were significant ( $LR\ Chisq = 14.68$ ,  $P < 0.001$ ;  $LR\ Chisq = 4.55$ ,  $P = 0.016$ ).

Coefficient of variation for 0+ length

The coefficient of variation for the 0+ length at the end of the first summer ( $CV_{nov0+}$ ) increased with increasing initial 0+ density (Table 3). The initial density of 1+ ( $D_{1+}$ ) was also positively related to  $CV_{nov0+}$  (Imp = 0.72). The flow variability ( $Q_2$ ) also positively affected the 0+ size variation at the end of the summer.

At the end of the winter period, the coefficient of variation for 1+ length ( $CV_{juil1+}$ ) was positively related to the  $D_{0+}$  from the previous autumn and negatively related to the  $T_1$ . Per reach analysis (Fig. 5) exhibited a similar pattern of positive relationships between the  $D_{0+}$  and  $CV_{juil1+}$  in all 11 reaches.

At the end of the second summer, the  $CV_{nov1+}$  did not correlate with the initial density of 1+ individuals but was positively related to the adult (>1+) density (Table 3). The temperature variable  $T_2$  negatively influenced the size variation of 1+ fish during the

summer. A random reach effect was significant for this second summer (LR test,  $LR\ Chisq = 7.17$ ,  $P = 0.004$ ).

Discussion

Analysis of the low-density brown trout population of the Boiron River revealed that both density-dependent and density-independent regulations were operating on the apparent survival, mean size and size variability of 0+ and 1+ fish (i.e., from the first summer to the end of the second summer).

Density-dependent mortality has been described as a major mechanism of salmonid population regulation that occurs shortly after emergence (Elliott 1994; Milner et al. 2003), when fish compete for food and space. Thereafter, density-independent survival was reported (Elliott 1985), at least until the second summer (Lobón-Cerviá 2012). In our study, apparent survival of the 0+ and 1+ fish was predominantly affected by the initial density of the respective age class, suggesting a density-dependent regulation through intracohort competition. This result agrees with Newman (1993), who observed that the loss rate (mortality and/or emigration) of 0+ brown trout from their first summer to the following spring was density-dependent. A bottleneck during winter occurs in some salmonid populations due to limited resources (Cunjak & Power 1987) or low shelter availability (Armstrong & Griffiths 2001) that increases vulnerability to predators. However, this phenomenon does not seem to be a rule, as Carlson et al. (2008) did not observe additional over-winter mortality in brown trout populations. Density-dependent mortality was

## Biotic and abiotic regulation of a low-density brown trout population

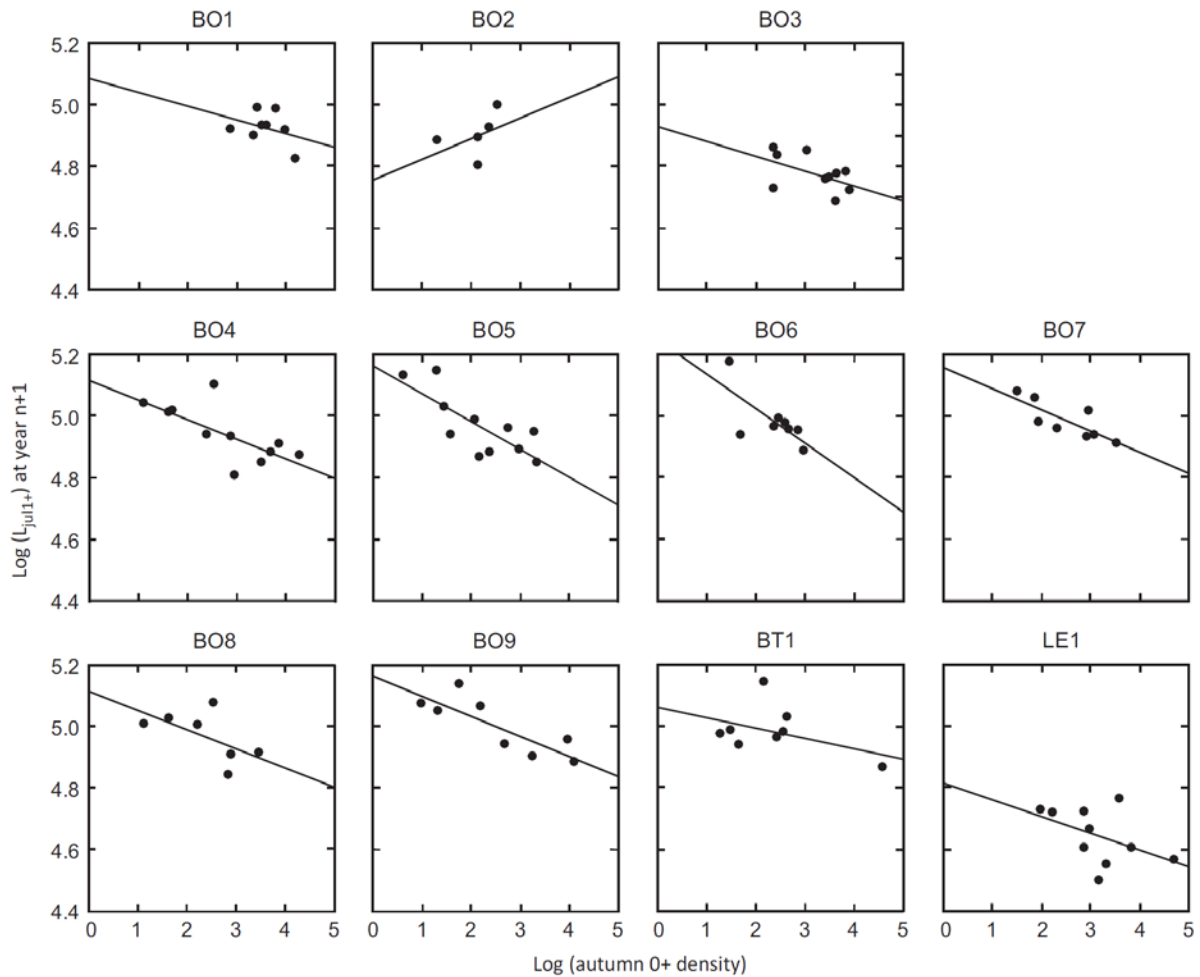


Fig. 4. Relationships per reach between 1+ mean length in the summer ( $L_{jul1+}$ ) and 0+ densities of the previous autumn.

also observed later in life at the yearling (1+) or adult (>1+) stages (Carline 2006; Vøllestad & Olsen 2008; Lobón-Cerviá 2012).

The models on apparent survival were tested by simulating density estimate uncertainties. In our sampling, most uncertainties arose from the size-bias of electrofishing (i.e., lower capture efficiency of small fish) but also from the relatively short length (in a population dynamics context; 12 years) of our time-series data (Lebreton & Gimenez 2013). Simulations clearly demonstrated that density estimate uncertainties could question the strength of the relationship between survival and age class densities, especially during the first summer of the 0+ stage. However, the interaction between 0+ density and the flow variable  $Q_1$  (accounting for mean flow over each period) remained highly significant in almost all simulations. Density affected apparent survival during low-flow years, whereas low or no density dependence was detected under high mean flow. Conversely, Vøllestad & Olsen (2008) reported a lower apparent

survival of 1+ brown trout at low flow, which was independent from the initial density; under intermediate to higher flow, the apparent survival was density-dependent. The authors hypothesised that drought stress was the major process regulating populations, and under normal flow conditions, density dependence occurred. Over the 12 years of the present study, no exceptional drought conditions occurred; however, low flow, especially during the first summer, enhanced the strength of density-dependent regulation on apparent survival. During the second summer, a negative effect of low flow on the apparent survival of 1+ fish was also detected, as previously observed by Elliott et al. (1997) for age 0+ and 1+ sea trout *S. trutta* after summer droughts. Low flow reduced habitat quality and quantity, which potentially lead to a higher mortality, especially in reaches with low pool areas (Hakala & Hartman 2004).

The underlying processes explaining the density-dependent apparent survival of 0+ and 1+ fish in the

Richard et al.

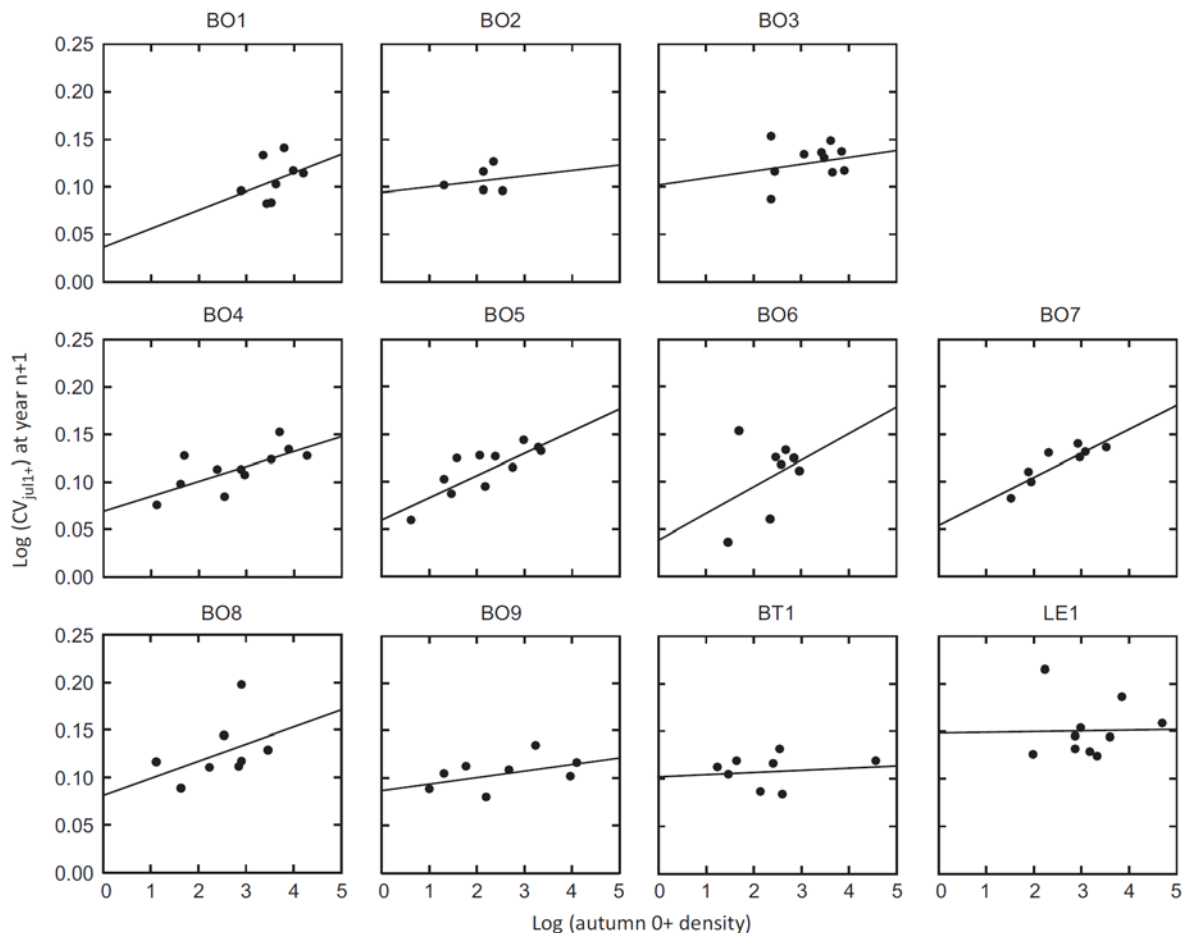


Fig. 5. Relationships per reach between the coefficient of variation for length of 1+ fish in the summer ( $CV_{jul1+}$ ) and 0+ densities of the previous autumn.

Boiron River are unknown. The absence of significant intercohort effect suggests more spatial habitat segregation than diet partitioning between cohorts, because 0+ and 1+ fish feeding niches generally overlap (Kaspersson & Höjesjö 2009). Stream-dwelling salmonids generally compete *via* interference, while defending the most valuable feeding territories (Grant 1997). In the Boiron, summers are often characterised by long periods of low flow, therefore gathering fish in restricted microhabitats. This probably increased aggression and competition for food and shelters. Also, the predation by avian predators, such as herons *Ardea cinerea* and kingfisher *Alcedo atthis* (which have both been observed along the river), may be increased during low-flow periods. Finally, migration could also be responsible for the lower apparent survival observed. Einum et al. (2006) demonstrated that the 0+ density did not affect summer survival but strongly affected dispersal. Although our data did not allow disentangling the respective parts of real mortality and migration, we cannot exclude

that the lower apparent survival could result from a general pattern of downstream migration, even though stream-dwelling YOY brown trout generally display restricted movement (Kaspersson & Höjesjö 2009).

Density-dependent growth was reported for the three studied periods. This is consistent with other studies that revealed a negative power relationship between body size or weight and 0+ fish density in low-density brown trout (Lobon-Cervia 2007a) and salmon populations (Imre et al. 2005). Therefore, an increase of density would yield greater effects on mean length under low densities. In our study, mean fish growth was regulated both by intra- and intercohort competitions, especially during the first summer, and the relationships were consistent between years and reaches. Yearling (1+) densities affected YOY growth, as observed in other brown trout populations (Nordwall et al. 2001; Lobón-Cervía 2005; Kaspersson & Höjesjö 2009). Intercohort densities ( $\geq 1+$ ) during the first year of marble trout life determined the

### Biotic and abiotic regulation of a low-density brown trout population

mean length and weight of the year-class throughout their lifetime (Vincenzi et al. 2008b, 2010a), suggesting that growth trajectories are determined early in life. However, Vincenzi et al. (2008b) did not assess 0+ densities, which were reported as the major effectors of the growth of 0+ individuals in the present study, as well as in Atlantic salmon populations (Imre et al. 2005). Conversely, we did not detect any effect of the 0+ density on the growth of age 1+ as reported by Kvingedal & Einum (2011). During the first summer, 0+ and 1+ individuals presumably compete for the same feeding territories at the expense of the growth of 0+ fish. The exclusion of 0+ fish from the preferred habitats and shelters by older cohorts was usually reported during the first summer (Kasperson et al. 2012) and the first winter (Vehanen et al. 1999). In our study, the mean length after the first winter and second summer were mostly related to intracohort density.

Size variation around the mean (CV of body length) was also positively related to 0+ fish density after the first summer and the first winter period, which was consistent in almost all reaches. Increasing size variation with density has already been reported in low-density salmonid populations (Jenkins et al. 1999; Einum et al. 2006; Lobón-Cerviá 2010), although the shape of the relationship (i.e., linear or power function) is uncertain (Lobón-Cerviá 2010). Following Newman's (1993) site-quality model, higher within-cohort densities would lead to an increase of slow-growing fish (relegated to less valuable places), thus resulting in a greater variation in fish size. In our study, the CV was no more related to the age class density after the second summer (1+ fish). Nordwall et al. (2001) demonstrated an inverse (negative) relationship between the CV and 1+ fish density in resident brown trout populations, which was explained by an increased mortality of slow-growing fish during the first year of life. Although the underlying mechanisms cannot be elucidated from the observed data, we hypothesise that a size-dependent mortality (i.e., impacting slow-growing fish) occurred after the first winter, which mitigated the positive relationship between CV and density. This would be in accordance with Lobón-Cerviá (2012), who demonstrated an increased mortality after the first year.

In addition to the biotic regulation, the mean temperature and flow were positively related to the mean fish size during the summer season. The relationship between brown trout growth and water temperature has been widely reported and modelled (e.g., Elliott & Elliott 1995; Nicola & Almodóvar 2004). Parra et al. (2012) demonstrated a positive effect of water temperature on growth, even though high-temperature values provoked deleterious effects, especially during

the first year of life. In the Boiron River, mean daily temperatures remained in a range suitable for brown trout growth (Elliott & Elliott 2010), although maximum temperatures sometimes exceeded 20 °C in the downstream reaches during the summer. The positive effect of temperature was stronger during the first summer than in the two following periods. This is consistent with Parra et al. (2012), who showed that temperature was a strong determinant for 0+ growth, whereas for older age classes, density-dependent regulation was the primary process acting on growth.

The flow level during summer was positively related to 0+ and 1+ fish length. A reduced summer flow constrains fish in a restricted habitat, where fish compete for the most profitable position. Vøllestad & Olsen (2008) showed that summer droughts negatively affected brown trout individual growth in a Norwegian stream. Juvenile brown trout generally display a drift-feeding behaviour (Glova & Field-Dodgson 1995). With higher flows, the number of drifting preys becoming available to fish increases together with the number of favourable foraging locations, thus presumably increasing mean fish growth (Nislow et al. 2004; Vøllestad & Olsen 2008). Teichert et al. (2010) manipulated flow and juvenile Atlantic salmon in artificial streams and demonstrated a similar positive relationship between growth and discharge (or mean velocity) during the summer. Conversely, during the winter, they reported negative fish growth rates, which were neither related to flow variations nor density. In the present study, flow parameters were not retained by the model during the winter season. Low-flow periods during summer reduce the availability of feeding territories for juvenile brown trout that in turn could increase the competition for resources.

The biotic and abiotic regulation of body size experienced at the juvenile stage (first two years of life) may have subsequent effects on population dynamics. Early conditions could determine later growth trajectories (e.g., Vincenzi et al. 2010a), which could influence individual fitness. Body size is related to different life history traits, such as age at maturity, fecundity, egg size and survival (Vincenzi et al. 2012). For example, the number of eggs produced by 1+ females correlated with fish size and was determined during the first year in brown trout populations from the Esva River basin, Spain (Lobón-Cerviá et al. 1997). At a lower density, compensatory increases in body growth induced a faster sexual maturation and a higher *per capita* egg production (Vincenzi et al. 2010b). Jenkins et al. (1999) hypothesised that density-dependent growth could allow brown trout populations to recover quickly after major catastrophic events leading to high mortality rates. Vincenzi et al. (2008a) demonstrated that

**Richard et al.**

because density-dependent growth occurred, the resilience of marble trout populations increased after severe floods. We also revealed that the apparent survival at the juvenile stage (0+ and 1+ fish) increased when the density was lower, which could be a powerful mechanism to quickly restore a higher population size after a major disturbance. Density-dependent mechanisms acting on both apparent survival and growth can presumably foster population recovery in harsh or occasionally disturbed environments (i.e., after floods, rain-on-snow events, droughts or point pollutions) and increase population resilience.

The originality of this study relies on coupling population data collected at multiple sites over 12 years with environmental features to investigate the factors driving population dynamics. This approach did not address the causes of the observed density-dependent processes. Inferring the nature of the mechanism involved (either limitation by food or space, or both) from empirical studies may be misleading and requires well-designed experimental studies (Ward et al. 2007). However, we clearly demonstrated the major role of biotic processes in the regulation of apparent survival, mean length and CV, for three juvenile stages (first summer, first winter and second summer). The strong interacting effect of flow and trout density on apparent survival highlighted the need for jointly analysing the roles of biotic and abiotic factors. Although density-dependent and density-independent processes act simultaneously on brown trout populations, biotic processes (both intra- and intercohort) are the prevailing effects in the Boiron River, presumably in the absence of major climatic events (extreme droughts, spates).

**Acknowledgements**

This research was supported by the Swiss Federal Office for Environment (OFEV) and the Fisheries Department of the Vaud Canton. We kindly thank all of the volunteers from the 'Truite Léman' association and the 'Maison de la Rivière' foundation for their assistance for electrofishing and fish sampling, together with J. O'Rourke, A.S. Chataigner, P.A. Chevallet, D. Robert-Charrue, M. Cid and all of the people who assisted with the monitoring. We also thank B. Bergerot and D. Grimardias for statistical advice, as well as Simone Vincenzi and an anonymous reviewer for helpful comments on an earlier draft.

**References**

Armstrong, J.D. & Griffiths, S.W. 2001. Density-dependent refuge use among over-wintering wild Atlantic salmon juveniles. *Journal of Fish Biology* 58: 1524–1530.  
 Armstrong, J.D., Kemp, P.S., Kennedy, G.J.A., Ladle, M. & Milner, N.J. 2003. Habitat requirements of Atlantic salmon

and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research* 62: 143–170.  
 Barum, K.M., Haugen, T.O., Kiffney, P., Moland Olsen, E. & Vøllestad, L.A. 2013. Interacting effects of temperature and density on individual growth performance in a wild population of brown trout. *Freshwater Biology* 58: 1329–1339.  
 Bal, G., Rivot, E., Prévost, E., Piou, C. & Baglinière, J.L. 2011. Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology* 78: 1002–1022.  
 Barton, K. 2013. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.9.5. URL <http://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>.  
 Brook, B.W. & Bradshaw, C.J.A. 2006. Strength of evidence for density dependence in abundance time series of 1198 species. *Ecology* 87: 1445–1451.  
 Burnham, K.P. & Anderson, D.R. 2002. Model selection and multi-model inference. New York: Springer-Verlag.  
 Carle, F.L. & Strub, M.R. 1978. A new method for estimating population size from removal data. *Biometrics* 34: 621–630.  
 Carline, R.F. 2006. Regulation of an unexploited brown trout population in Spruce Creek, Pennsylvania. *Transactions of the American Fisheries Society* 135: 943–954.  
 Carlson, S.M., Olsen, E. M. & Vøllestad, L.A. 2008. Seasonal mortality and the effect of body size: a review and an empirical test using individual data on brown trout. *Functional Ecology* 22: 663–673.  
 Cattaneo, F., Lamouroux, N., Breil, P. & Capra, H. 2002. The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 12–22.  
 Clews, E., Durance, I., Vaughan, I.P. & Ormerod, S.J. 2010. Juvenile salmonid populations in a temperate river system track synoptic trends in climate. *Global Change Biology* 16: 3271–3283.  
 Crisp, D.T. 1993. Population densities of juvenile trout (*Salmo trutta*) in five upland streams and their effects upon growth, survival and dispersal. *Journal of Applied Ecology* 30: 759–771.  
 Crozier, L.G., Zabel, R.W., Hockersmith, E.E. & Achord, S. 2010. Interacting effects of density and temperature on body size in multiple populations of Chinook salmon. *Journal of Animal Ecology* 79: 342–349.  
 Cunjak, R.A. & Power, G. 1987. The feeding and energetics of stream-resident trout in winter. *Journal of Fish Biology* 31: 493–511.  
 Cunjak, R.A., Linnansaari, T. & Caissie, D. 2013. The complex interaction of ecology and hydrology in a small catchment: a salmon's perspective. *Hydrological Processes* 27: 741–749.  
 Einum, S. & Nislow, K.H. 2005. Local-scale density-dependent survival of mobile organisms in continuous habitats: an experimental test using Atlantic salmon. *Oecologia* 143: 203–210.  
 Einum, S., Sundt-Hansen, L. & Nislow, K.H. 2006. The partitioning of density-dependent dispersal, growth and survival throughout ontogeny in a highly fecund organism. *Oikos* 113: 489–496.  
 Elliott, J.M. 1985. Population regulation for different life-stages of migratory trout *Salmo trutta* in a lake district stream, 1966–83. *Journal of Animal Ecology* 54: 617–638.

## Biotic and abiotic regulation of a low-density brown trout population

- Elliott, J.M. 1994. Quantitative ecology and the brown trout. Oxford: Oxford University Press. 286 pp.
- Elliott, J.M. & Elliott, J.A. 1995. The effect of the rate of temperature increase on the critical thermal maximum for parr of Atlantic salmon and brown trout. *Journal of Fish Biology* 47: 917–919.
- Elliott, J.M. & Elliott, J.A. 2010. Temperature requirements of Atlantic salmon *Salmo salar*, brown trout *Salmo trutta* and Arctic charr *Salvelinus alpinus*: predicting the effects of climate change. *Journal of Fish Biology* 77: 1793–1817.
- Elliott, J.M., Hurley, M.A. & Elliott, J.A. 1997. Variable effects of droughts on the density of a sea-trout *Salmo trutta* population over 30 years. *Journal of Applied Ecology* 34: 1229–1238.
- Fox, J. 2003. Effect displays in R for generalised linear models. *Journal of Statistical Software* 8: 1–27.
- Gelman, A. & Su, Y.-S., 2013. arm: data analysis using regression and multilevel/hierarchical models. R package version 1.6-09. <http://CRAN.R-project.org/package=arm>.
- Glova, G.J. & Field-Dodgson, M.S. 1995. Behavioral interaction between Chinook salmon and brown trout juveniles in a simulated stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 124: 194–206.
- Grant, J.W.A. 1997. Territoriality. In: Behavioral ecology of teleost fishes (Godin, J.-G.J., ed.). Oxford: Oxford University Press, pp. 81–103.
- Grant, J.W.A. & Imre, I. 2005. Patterns of density-dependent growth in juvenile stream-dwelling salmonids. *Journal of Fish Biology* 67: 100–110.
- Grant, J.W.A. & Kramer, D.L. 1990. Territory size as a predictor of the upper limit to population density of juvenile salmonids in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 1724–1737.
- Grossman, G.D., Ratajczak, R.E., Wagner, C.M. & Petty, J.T. 2010. Dynamics and regulation of the southern brook trout (*Salvelinus fontinalis*) population in an Appalachian stream. *Freshwater Biology* 55: 1494–1508.
- Grossman, G.D., Nuhfer, A., Zorn, T., Sundin, G. & Alexander, G. 2012. Population regulation of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in Hunt Creek, Michigan: a 50-year study. *Freshwater Biology* 57: 1434–1448.
- Grueber, C.E., Nakagawa, S., Laws, R.J. & Jamieson, I.G. 2011. Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology* 24: 699–711.
- Hakala, J.P. & Hartman, K.J. 2004. Drought effect on stream morphology and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) populations in forested headwater streams. *Hydrobiologia* 515: 203–213.
- Imre, I., Grant, J.W.A. & Cunjak, R.A. 2005. Density-dependent growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* in Catamaran Brook, New Brunswick. *Journal of Animal Ecology* 74: 508–516.
- Imre, I., Grant, J.W.A. & Cunjak, R.A. 2010. Density-dependent growth of young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*) revisited. *Ecology of Freshwater Fish* 19: 1–6.
- Jenkins, T.M., Diehl, S., Kratz, K.W. & Cooper, S.D. 1999. Effects of population density on individual growth of brown trout in streams. *Ecology* 80: 941–956.
- Jensen, A.J., Forseth, T. & Johnsen, B.O. 2000. Latitudinal variation in growth of young brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* 69: 1010–1020.
- Jonsson, N., Jonsson, B. & Hansen, L.P. 1998. The relative role of density-dependent and density-independent survival in the life cycle of Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Animal Ecology* 67: 751–762.
- Kaspersson, R. & Höjesjö, J. 2009. Density-dependent growth rate in an age-structured population: a field study on stream-dwelling brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* 74: 2196–2215.
- Kaspersson, R., Höjesjö, J. & Bohlin, T. 2012. Habitat exclusion and reduced growth: a field experiment on the effects of inter-cohort competition in young-of-the-year brown trout. *Oecologia* 169: 733–742.
- Keeley, E.R. 2001. Demographic responses to food and space competition by juvenile steelhead trout. *Ecology* 82: 1247–1259.
- Keller, E.A. & Melhorn, W.N. 1978. Rhythmic spacing and origin of pools and riffles. *Geological Society of America Bulletin* 89: 723–730.
- Kvingedal, E. & Einum, S. 2011. Intracohort and intercohort spatial density dependence in juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 68: 115–121.
- Lamouroux, N. & Capra, H. 2002. Simple predictions of in-stream habitat model outputs for target fish populations. *Freshwater Biology* 47: 1543–1556.
- Lebreton, J.-D. & Gimenez, O. 2013. Detecting and estimating density dependence in wildlife populations. *The Journal of Wildlife Management* 77: 12–23.
- Lobon-Cervia, J. 2007a. Density-dependent growth in stream-living Brown Trout *Salmo trutta* L. *Functional Ecology* 21: 117–124.
- Lobon-Cervia, J. 2007b. Numerical changes in stream-resident brown trout (*Salmo trutta*): uncovering the roles of density-dependent and density-independent factors across space and time. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 1429–1447.
- Lobón-Cervía, J. 2004. Discharge-dependent covariation patterns in the population dynamics of brown trout (*Salmo trutta*) within a Cantabrian river drainage. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 1929–1939.
- Lobón-Cervía, J. 2005. Spatial and temporal variation in the influence of density dependence on growth of stream-living brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 1231–1242.
- Lobón-Cervía, J. 2010. Density dependence constrains mean growth rate while enhancing individual size variation in stream salmonids. *Oecologia* 164: 109–115.
- Lobón-Cervía, J. 2012. Density-dependent mortality in adults, but not juveniles, of stream-resident brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Biology* 57: 2181–2189.
- Lobon-Cervia, J., Utrilla, C., Rincón, P. & Amezcua, F. 1997. Environmentally induced spatio-temporal variations in the fecundity of brown trout *Salmo trutta* L.: trade-offs between egg size and number. *Freshwater Biology* 38: 277–288.
- Logez, M. & Pont, D. 2011. Variation of brown trout *Salmo trutta* young-of-the-year growth along environmental gradients in Europe. *Journal of Fish Biology* 78: 1269–1276.

## Richard et al.

- Malavoi, J.R. & Souchon, Y. 2002. Standardized description of streams and rivers channel geomorphic units: qualitative description key and physical measurements (French). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 365/366: 357–372.
- Milner, N.J., Elliott, J.M., Armstrong, J.D., Gardiner, R., Welton, J.S. & Ladle, M. 2003. The natural control of salmon and trout populations in streams. Fisheries Research 62: 111–125.
- Newman, R.M. 1993. A conceptual model for examining density dependence in the growth of stream trout. Ecology of Freshwater Fish 2: 121–131.
- Nicola, G.G. & Almodóvar, A. 2004. Growth pattern of stream-dwelling brown trout under contrasting thermal conditions. Transactions of the American Fisheries Society 133: 66–78.
- Nislow, K.H. & Armstrong, J.D. 2012. Towards a life-history-based management framework for the effects of flow on juvenile salmonids in streams and rivers. Fisheries Management and Ecology 19: 451–463.
- Nislow, K.H., Sepulveda, A.J. & Folt, C.L. 2004. Mechanistic linkage of hydrologic regime to summer growth of age-0 Atlantic salmon. Transactions of the American Fisheries Society 133: 79–88.
- Nordwall, F., Näslund, I. & Degerman, E. 2001. Intercohort competition effects on survival, movement, and growth of brown trout (*Salmo trutta*) in Swedish streams. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58: 2298–2308.
- Parra, I., Almodóvar, A., Ayllón, D., Nicola, G. & Elvira, B. 2012. Unravelling the effects of water temperature and density dependence on the spatial variation of brown trout (*Salmo trutta*) body size. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 69: 821–832.
- R Development Core Team. 2012. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.
- Teichert, M.A.K., Kvingedal, E., Forseth, T., Ugedal, O. & Finstad, A.G. 2010. Effects of discharge and local density on the growth of juvenile Atlantic salmon *Salmo salar*. Journal of Fish Biology 76: 1751–1769.
- Unfer, G., Hauer, C. & Lautsch, E. 2011. The influence of hydrology on the recruitment of brown trout in an Alpine river, the Ybbs river, Austria. Ecology of Freshwater Fish 20: 438–448.
- Vehanen, T., Mäki-Petäys, A., Aspi, J. & Muotka, T. 1999. Intercohort competition causes spatial segregation in brown trout in artificial streams. Journal of Fish Biology 55: 35–46.
- Vincenzi, S., Crivelli, A., Jesensek, D., Rubin, J.-F. & De Leo, G. 2007. Density-dependent individual growth of marble trout (*Salmo marmoratus*) in the Soca and Idrija river basins, Slovenia. Hydrobiologia 583: 57–68.
- Vincenzi, S., Crivelli, A., Jesensek, D. & De Leo, G. 2008a. The role of density-dependent individual growth in the persistence of freshwater salmonid populations. Oecologia 156: 523–534.
- Vincenzi, S., Crivelli, A.J., Jesensek, D. & De Leo, G.A. 2008b. Total population density during the first year of life as a major determinant of lifetime body-length trajectory in marble trout. Ecology of Freshwater Fish 17: 515–519.
- Vincenzi, S., Crivelli, A.J., Jesensek, D. & De Leo, G.A. 2010a. Detection of density-dependent growth at two spatial scales in marble trout (*Salmo marmoratus*) populations. Ecology of Freshwater Fish 19: 338–347.
- Vincenzi, S., Crivelli, A.J., Jesensek, D. & De Leo, G.A. 2010b. Individual growth and its implications for the recruitment dynamics of stream-dwelling marble trout (*Salmo marmoratus*). Ecology of Freshwater Fish 19: 477–486.
- Vincenzi, S., Satterthwaite, W. & Mangel, M. 2012. Spatial and temporal scale of density-dependent body growth and its implications for recruitment, population dynamics and management of stream-dwelling salmonid populations. Reviews in Fish Biology and Fisheries 22: 813–825.
- Vøllestad, L.A. & Olsen, E.M. 2008. Non-additive effects of density-dependent and density-independent factors on brown trout vital rates. Oikos 117: 1752–1760.
- Ward, D.M., Nislow, K.H., Armstrong, J.D., Einum, S. & Folt, C.L. 2007. Is the shape of the density–growth relationship for stream salmonids evidence for exploitative rather than interference competition? Journal of Animal Ecology 76: 135–138.
- Zorn, T.G. & Nuhfer, A.J. 2007. Influences on brown trout and brook trout population dynamics in a Michigan river. Transactions of the American Fisheries Society 136: 691–705.
- Zuur, A.F., Ieno, E.N., Walker, N.J., Saveliev, A.A. & Smith, G.M. 2009. Mixed effects models and extensions in ecology with R. New York: Springer.

## Supporting Information

Additional Supporting Information may be found in the online version of this article:

**Figure S1.** Projections of river temperature during the (a) summer and (b) winter for the first and second PCA components.

**Figure S2.** Projections of river flow measured at the outlet of the Boiron River during the (a) summer and (b) winter for the first and second PCA components.

**Table S1.** Model selection based on the AICc for survival (S), mean length (L) and coefficient of variation for length (CV) during the three juvenile periods (first summer, first winter and second summer).



## Supporting Information

Fig. S1. Projections of river temperature during the (a) summer and (b) winter for the first and second PCA components. Class centroids (years and reaches) are plotted simultaneously. Tm = mean temperature; T50 = median temperature; Tvar = variance; Tmax = maximum temperature; Tmin = minimum temperature; T10 = 10th percentile of annual temperature; T90 = 90th percentile of annual temperature; n>T10 = number of days above inter-annual T10; n<T90 = number of days bellow inter-annual T90.

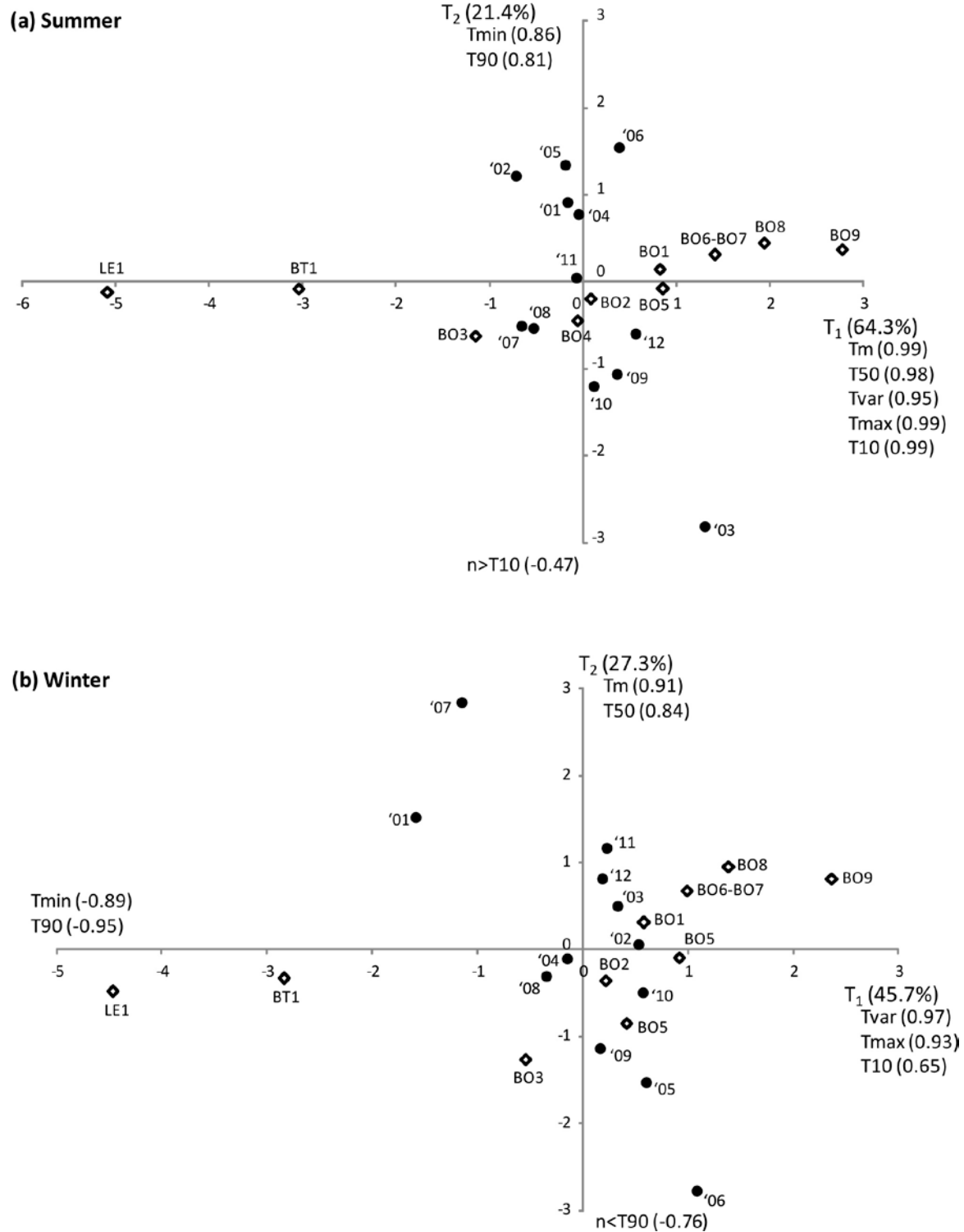
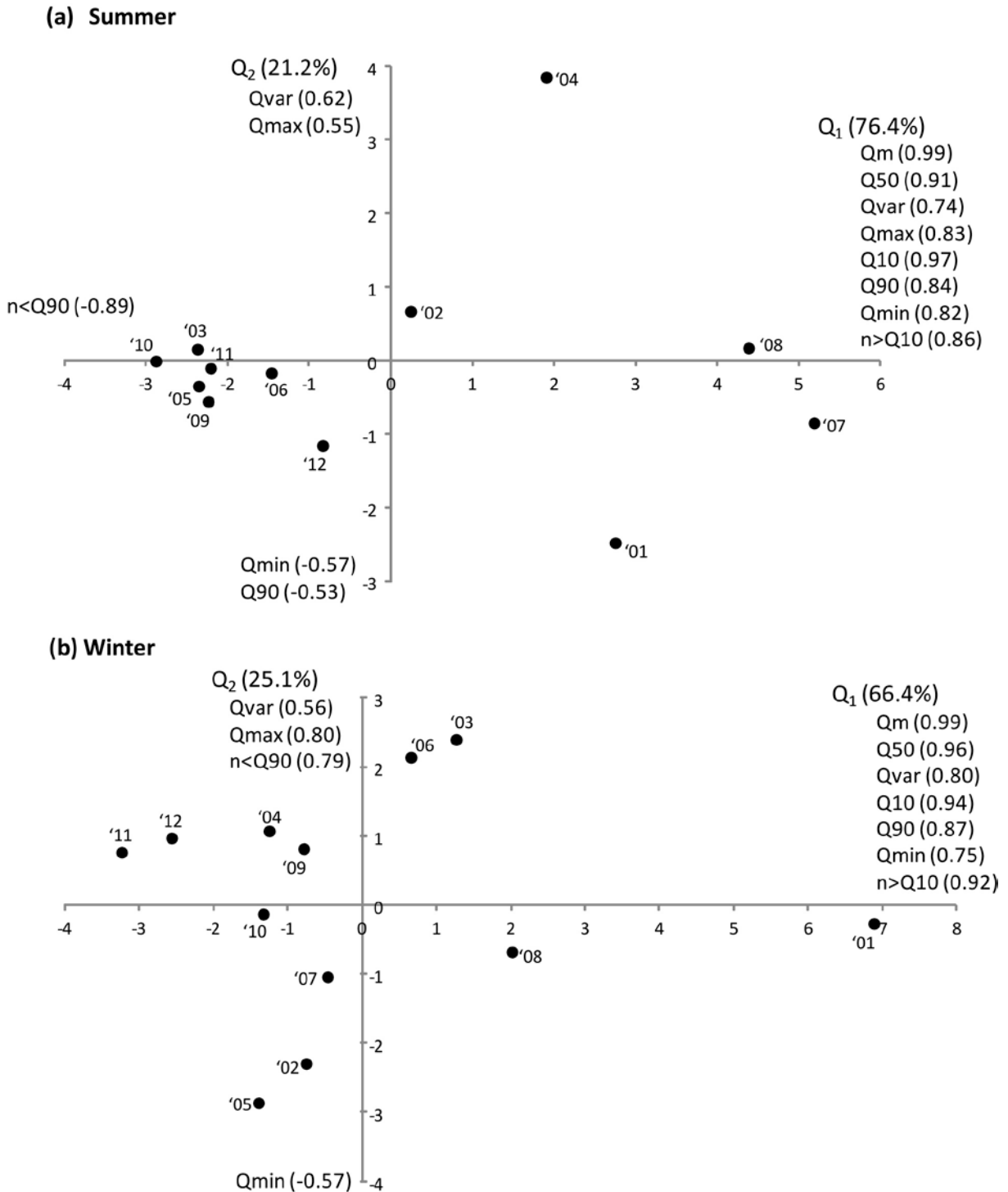


Fig. S2. Projections of river flow measured at the outlet of the Boiron River during the (a) summer and (b) winter for the first and second PCA components. Qm = mean flow; Q50 = median flow; Qvar = variance; Qmax = maximum flow; Qmin = minimum flow; Q10 = 10th percentile of flow; Q90 = 90th percentile of flow; n>Q10 = number of days above inter-annual Q10; n<Q90 = number of days bellow inter-annual Q90.



**Table S1. Model selection based on the AICc for survival (S), mean length (L) and coefficient of variation for length (CV) during the three juvenile periods (first summer, first winter and second summer).**

Dependent variable	Period	n	Random terms	Models	df	$\Delta AICc$	wi
$S_{sum0+}$	1 <sup>st</sup> summer	71 -		$D_{0+} + D_{>1+} + Q_1 + Q_2 + D_{0+}:Q_1$	7	0	0.52
				$D_{0+} + D_{1+} + D_{>1+} + Q_1 + Q_2 + D_{0+}:Q_1$	8	1.48	0.25
				$D_{0+} + D_{>1+} + Q_1 + Q_2 + T_1$	8	1.54	0.24
$S_{win0+}$	1 <sup>st</sup> winter	73 year + reach		$D_{0+}$	5	0	0.63
				$D_{0+} + D_{>1+}$	6	1.09	0.37
$S_{sum1+}$	2 <sup>nd</sup> summer	93 -		$D_{0+} + D_{1+} + D_{>1+} + Q_1 + T_2$	7	0	0.45
				$D_{1+} + D_{>1+} + Q_1 + T_2$	6	1.75	0.19
				$D_{1+} + D_{>1+} + Q_1$	5	1.77	0.19
				$D_{0+} + D_{1+} + D_{>1+} + T_2 + Q_1 + Q_2$	8	1.82	0.18
$L_{nov0+}$	1 <sup>st</sup> summer	93 reach		$D_{0+} + D_{1+} + Q_1 + T_1$	7	0	0.43
				$D_{0+} + D_{1+} + Q_1 + Q_2 + T_1$	8	1.47	0.21
				$D_{0+} + D_{1+} + D_{>1+} + Q_1 + T_1$	8	1.62	0.19
				$D_{0+} + D_{1+} + Q_1 + T_1 + T_2$	8	1.8	0.17
$L_{juil1+}$	1 <sup>st</sup> winter	95 year + reach		$D_{0+} + D_{1+}$	6	0	0.08
				$D_{0+} + D_{1+} + T_1$	7	0.04	0.08
				$D_{0+} + D_{>1+}$	6	0.06	0.08
				$D_{0+}$	5	0.07	0.08
				$D_{0+} + T_1$	6	0.24	0.07
				$D_{0+} + Q_1$	6	0.28	0.07
				$D_{0+} + D_{1+} + Q_1$	7	0.5	0.06
				$D_{0+} + D_{>1+} + T_1$	7	0.72	0.05
				$D_{0+} + Q_1 + T_1$	7	0.77	0.05
				$D_{0+} + D_{1+} + Q_1 + T_1$	8	0.81	0.05
				$D_{0+} + D_{>1+} + Q_1$	7	0.83	0.05
				$D_{0+} + T_1 + T_2$	7	0.92	0.05
				$D_{0+} + D_{1+} + D_{>1+}$	7	1.32	0.04
				$D_{0+} + D_{1+} + T_1 + T_2$	8	1.39	0.04
				$D_{0+} + D_{>1+} + Q_1 + T_1$	8	1.69	0.03
				$D_{0+} + D_{>1+} + T_1 + T_2$	8	1.7	0.03
				$D_{0+} + Q_1 + T_1 + T_2$	8	1.7	0.03
				$D_{0+} + D_{1+} + D_{>1+} + T_1$	8	1.77	0.03
				$D_{0+} + T_2$	6	1.99	0.03
				$L_{nov1+}$	2 <sup>nd</sup> summer	96 year + reach	
$D_{1+} + Q_1$	6	1.6	0.2				
$D_{1+} + Q_1 + T_1 + T_2$	8	1.61	0.2				
$D_{0+} + D_{1+} + Q_1 + T_1$	8	1.98	0.16				
$CV_{nov0+}$	1 <sup>st</sup> summer	93 -		$D_{0+} + D_{1+} + Q_2$	5	0	0.36
				$D_{0+} + D_{1+} + Q_1 + Q_2$	6	1.31	0.19
				$D_{0+} + D_{1+} + Q_2 + T_1$	6	1.57	0.17
				$D_{0+} + Q_2$	4	1.84	0.15
				$D_{0+} + Q_2 + T_1$	5	1.93	0.14
$CV_{juil1+}$	1 <sup>st</sup> winter	95 -		$D_{0+} + Q_1 + T_1$	5	0	0.35
				$D_{0+} + T_1$	4	0.49	0.27
				$D_{0+} + D_{1+} + Q_1 + T_1$	6	1.12	0.2
				$D_{0+} + D_{1+} + T_1$	5	1.32	0.18
$CV_{nov1+}$	2 <sup>nd</sup> summer	96 reach		$D_{>1+} + T_2$	5	0	0.35
				$D_{>1+} + T_1 + T_2$	6	1.26	0.19
				$D_{1+} + D_{>1+} + T_2$	6	1.37	0.18
				$D_{0+} + D_{>1+} + T_2$	6	1.78	0.15
				$D_{>1+} + Q_2 + T_2$	6	1.89	0.14

#### 4.4. Conclusion

Cette étude a démontré l'existence de mécanismes densité-dépendants et densité-indépendants affectant le taux de changement des populations de truites, la taille des individus et la dispersion des tailles autour de la moyenne (Figure 11). Au cours du premier été, les facteurs biotiques et abiotiques interagissent (sur le taux de changement) ou ont des effets significatifs indépendants (sur la longueur moyenne). Pendant le premier hiver, les facteurs biotiques sont les principaux facteurs de régulation.

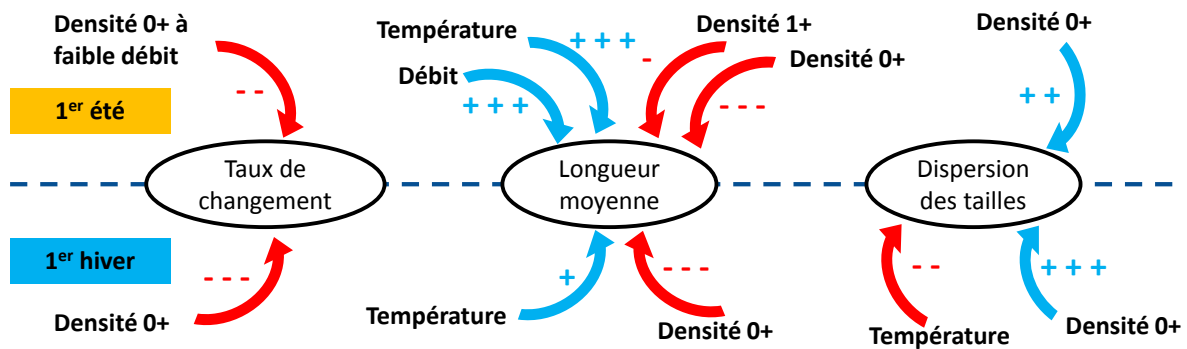


Figure 11 : Bilan des principaux effets biotiques (densités) et abiotiques (débit et température) observés au cours du premier été et du premier hiver des juvéniles sur le taux de changement, la longueur totale moyenne et la dispersion des tailles autour de la moyenne (CV). Le sens de la relation (+ en bleu : positive ; - en rouge : négative) et la significativité (+, - pour  $p < 0.05$  ; ++, -- pour  $p < 0.01$  ; +++, --- pour  $p < 0.001$ ) sont indiqués.

La diminution du taux de changement avec la densité peut provenir soit d'une mortalité ou bien d'une migration d'individus. Les données à disposition n'ont pas permis de dissocier les deux phénomènes, ce qui impliquerait la mise en œuvre de marquages au niveau individuel. De tels marquages ont été entrepris en juillet 2011, mais une pollution importante le mois suivant (entre les stations BO5 et BO6) a occasionné une mortalité totale de la faune piscicole jusqu'à l'embouchure. L'étude des déplacements individuels n'a pas été poursuivie dans ce cours d'eau, et l'effort a été reporté sur les cours d'eau alevinés (partie 6).



## 5. Méthodes pour le suivi de la contribution du repeuplement

### 5.1. Principales méthodes de marquage pour les 0+

L'évaluation de la survie des 0+ de truites en rivière nécessite la mise en œuvre de méthodes de marquage. Ces méthodes peuvent être classées en deux catégories : les marquages externes et les marquages internes. Les principales techniques appropriées pour les petits individus ont été passées en revue par Skalski et al. (2009) ; elles ont été retranscrites et complétées dans le **Tableau 5**. En raison de la taille des 0+ de truites (généralement < 80 mm en début d'été), de nombreuses méthodes ne sont pas adaptées. La difficulté principale réside dans le traumatisme lié à la manipulation des juvéniles (anesthésie, maintien hors d'eau, blessure suite à l'implantation de la marque ou l'excision de tissu) qui peut directement compromettre leur survie ou augmenter leur vulnérabilité vis-à-vis des prédateurs chassant à vue (Maynard *et al.*, 1996). Ces effets indirects peuvent être en partie atténués en augmentant le temps de stabulation post-marquage.

Les marques externes sont fixées aux poissons ou bien consistent à modifier leur apparence en procédant par exemple à l'ablation ou la cautérisation de nageoires (Champigneulle et Escomel, 1984). Les ablations de nageoires sont les techniques les plus anciennement utilisées, en particulier l'ablation de la nageoire adipeuse qui présente un taux de régénération faible par rapport aux nageoires ventrales comme les pelviennes (**Tableau 5**). Elles peuvent être utilisées en combinaison avec d'autres méthodes pour évaluer leur efficacité (double-marquage) ou signaler la présence d'implants invisibles à l'œil nu. Les autres méthodes de marquages externes sont le cryomarquage (marquage au froid à l'aide d'azote liquide) et le thermomarquage (Murray et Beacham, 1990) qui nécessitent une manipulation individuelle, ou encore les colorants fluorescents externes, utilisés par injection sous-cutanée, immersion ou par spray (Phinney *et al.*, 1967). Ces dernières méthodes, sont toutefois limitées par leur stabilité qui ne dépasse généralement pas quelques semaines à quelques mois, du fait de la régénération de la peau.

**Tableau 5 : Bilan des principales techniques de marquage applicables sur des petits poissons (longueur totale < 100 mm) avec leur mode de détection et leur stabilité (modifié d'après Skalski *et al.*, 2009).**

Technique	Code individuel	Adapté pour marquage de masse	Mode de détection	Sacrifice	Stabilité	Taille minimum de l'alevin
<b>Marques externes</b>						
Marques fluorescentes	Limité	oui	IV or IES	Non	Variable	25–50 mm
Ablation de la nageoire adipeuse	Non	oui	IV	Non	Régénération (0-4%)	50mm
Ablation d'une nageoire ventrale	Non	oui	IV	Non	Régénération (0-47%)	50mm
Cryomarquage	Limité	non	IV	Non	Faible	50 mm
<b>Marques internes</b>						
Implant visible elastomer (VIE)	240	non	IV or IES	Non	Variable	26 mm
Filament fluorescent (VIF)	3 caractères	non	IV or IES	Non	Variable	50 mm
Implants codés métalliques CWT (petits)	Illimité	oui	DD	Oui	Variable	< 2.1 g
Implants codés métalliques CWT (grands)	Illimité	oui	DD	Non	Variable	> 2.1 g
Génétique	Illimité	oui	DD	Non	Permanente	Aucune
Moléculaire / laser	Limité	oui	IES	Non	30 mois	8 j. après résorption
Ratios isotopiques du strontium	Non	oui	DD	Non	Permanente	Aucune
Chlorure de strontium	Limité	oui	DD	Oui	Elevée	Aucune
Tétracycline et dérivés (otolithes)	Limité	oui	DD	Oui	Elevée	Aucune
Calcéine (otolithes)	Limité	oui	DD	Oui	Elevée	Aucune
Alizarine Red S ou complexone (otolithes)	Limité	oui	DD	Oui	Elevée	Aucune
Calcéine ou Alizarine (nageoires / écailles)	Limité	oui	IES	Non	4-12 mois	Aucune
Marquage thermique de l'otolithe	Illimité	oui	DD	Oui	Permanente	Alevin émergent
Marquage à sec des œufs	Illimité	oui	DD	Oui	Permanente	Stade œuf
PIT tags	Illimité	oui	IES	Non	85-100 %	50 mm

IV: identification visuelle immédiate ; IES: identification immédiate avec un équipement spécifique ; DD: détection différée (laboratoire)

Les techniques de marquage interne ont également fait leur preuve sur des poissons de petite taille. Différents types d'implants peuvent être injectés dans le cartilage de l'œil ou à la base des nageoires : les implants visibles élastomères (Visible Implant Elastomer, VIE), les filaments fluorescents avec code alphanumérique (Visible Implant Fluorescent, VIF) ou encore les implants codés métalliques (Coded Wire Tag, CWT). Ces méthodes sont utilisées pour identifier des lots d'individus (cas des VIE) ou bien en tant que marquage individuel (VIF et CWT). La lecture du code reste délicate pour les individus de petite taille et implique de sacrifier les individus. Les PIT tags (passive integrated transponder) sont des marques passives constituées d'une micropuce et d'une antenne, qui sont encapsulées dans une coque en verre biocompatible. Ces marques sont implantées dans la cavité générale et présentent l'avantage d'être détectables à distance. Le lecteur émet un champ électromagnétique qui active le tag ; celui-ci restitue alors un code alphanumérique unique. Outre les implants, d'autres techniques utilisent des molécules chimiques et sont utilisées comme marquages de masse. Ainsi le chlorure de strontium

(Schroder *et al.*, 1995) ou les lanthanides (Ennevor et Beames, 1993), comme le lanthanum ou le cerium, présentent des propriétés chimiques analogues au calcium et sont directement assimilés dans les tissus osseux. Leur détection requiert toutefois des équipements de laboratoire spécifiques, tels que la spectrométrie de masse ou la microscopie électronique à balayage.

Les marqueurs chimiques les plus utilisés pour les marquages de poissons sont les composés fluorochromes, tels que le chlorhydrate de tétracycline (Dabrowski et Tsukamoto, 1986), l'oxytétracycline (Brooks *et al.*, 1994), la calcéine (Wilson *et al.*, 1987 ; Brooks *et al.*, 1994), l'alizarine Red S (Caudron et Champigneulle, 2006) ou encore l'alizarine complexone (van der Walt et Faragher, 2003). Ces marqueurs vitaux ont la particularité de chélater les métaux alcalino-terreux comme le calcium (Wallach *et al.*, 1959). Ils forment alors un complexe qui émet une lumière fluorescente de longueur d'onde spécifique (calcéine 530 nm ; tétracycline 560 nm ; alizarine Red S 580 nm) après excitation à la lumière UV. Ces complexes sont métabolisés dans les tissus osseux, qui chez les poissons regroupent le squelette interne, les rayons de nageoires et les écailles. La tétracycline et ses dérivés sont des antibiotiques à spectre large et leur utilisation a été réglementée depuis une vingtaine d'années (Panfili *et al.*, 2002). A l'inverse, l'alizarine Red S et, dans une moindre mesure, la calcéine sont les marqueurs communément utilisés. Trois modes d'administration ont été répertoriés : l'injection, la balnéation et l'alimentation. Le protocole de marquage le plus couramment utilisé et le plus adapté au marquage de masse consiste en un bain de plusieurs heures dans une solution diluée du marqueur.

La marque fluorescente est généralement observée dans les otolithes, petites concrétions de l'oreille interne constituées majoritairement de carbonate de calcium (aragonite). Les otolithes apparaissent très tôt au cours du développement ontogénique, à la fin de la période embryonnaire, ce qui permet d'envisager des marquages très précoces, lorsque les embryons sont vésiculés (Caudron et Champigneulle, 2006 ; Baer et Rösch, 2008), ou plus tôt encore, au stade d'œuf « œillé » (Eckmann, 2003 ; Unfer et Pinter, 2013). Des marquages réitérés dans le temps permettent de générer plusieurs anneaux fluorescents dans les otolithes et ainsi de différencier des lots (Caudron et Champigneulle, 2009). L'usage des marqueurs fluorescents internes est de plus en plus répandu car le processus de marquage est simple et rapide, n'engendre peu ou pas de mortalité, ne requiert pas de manipulation individuelle, et permet de marquer de grandes quantités d'alevins à moindre coût. La détection s'effectue en laboratoire, après extraction et préparation de l'otolithe (ponçage), puis observation sous microscope à fluorescence. Depuis une dizaine d'années, des tests de détection externe sont menés sur des



poissons marqués à la calcéine ou à l'alizarine Red S. Des observations directes de fluorescence dans les écailles et les rayons de nageoires de différentes espèces de salmonidés ont été effectuées sans sacrifice des poissons (Mohler, 2003 ; Honeyfield *et al.*, 2006 ; Stubbing et Moss, 2007 ). Les observations de fluorescence dans les rayons de nageoires sont possibles en raison de la fine épaisseur d'épithélium qui les recouvre; la fluorescence est alors visible par transparence. Plusieurs types de détecteurs ont été adaptés pour être utilisés dans le milieu naturel.

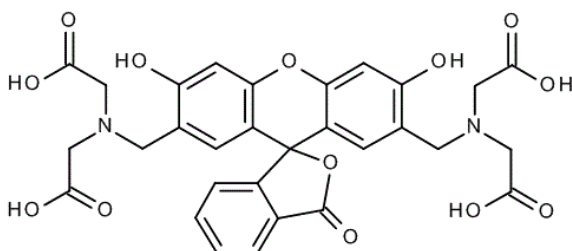
Dans le cadre de ce travail de thèse, deux méthodes de marquage ont été éprouvées:

- ✓ une méthode de marquage de masse, par baignade dans une solution de calcéine, afin d'évaluer la survie apparente des poissons relâchés dans le milieu naturel et leur contribution au sein de la classe d'âge ;
- ✓ une méthode de marquage individuel par implantation de transpondeurs PIT tag pour étudier précisément la survie, la migration et la croissance, à une échelle individuelle.

## 5.2. Marquage de masse : test d'une méthode de marquage fluorescent à la calcéine

### 5.2.1. Contexte de l'étude

La calcéine (2,4-bis-[N,N'-(dicarbo méthyl)- aminométhyl] fluorescéine,  $C_{30}H_{26}N_2O_{13}$ , CAS number: 1461-15-0) est un dérivé de la fluorescéine (**Figure 12**), molécule notamment utilisée en hydrologie. La calcéine est utilisée pour déterminer la teneur en calcium de roches calcaire ou de gypse, pour doser de faibles concentrations en cadmium, ou encore pour la réalisation d'angiographies (Mohler, 1997).



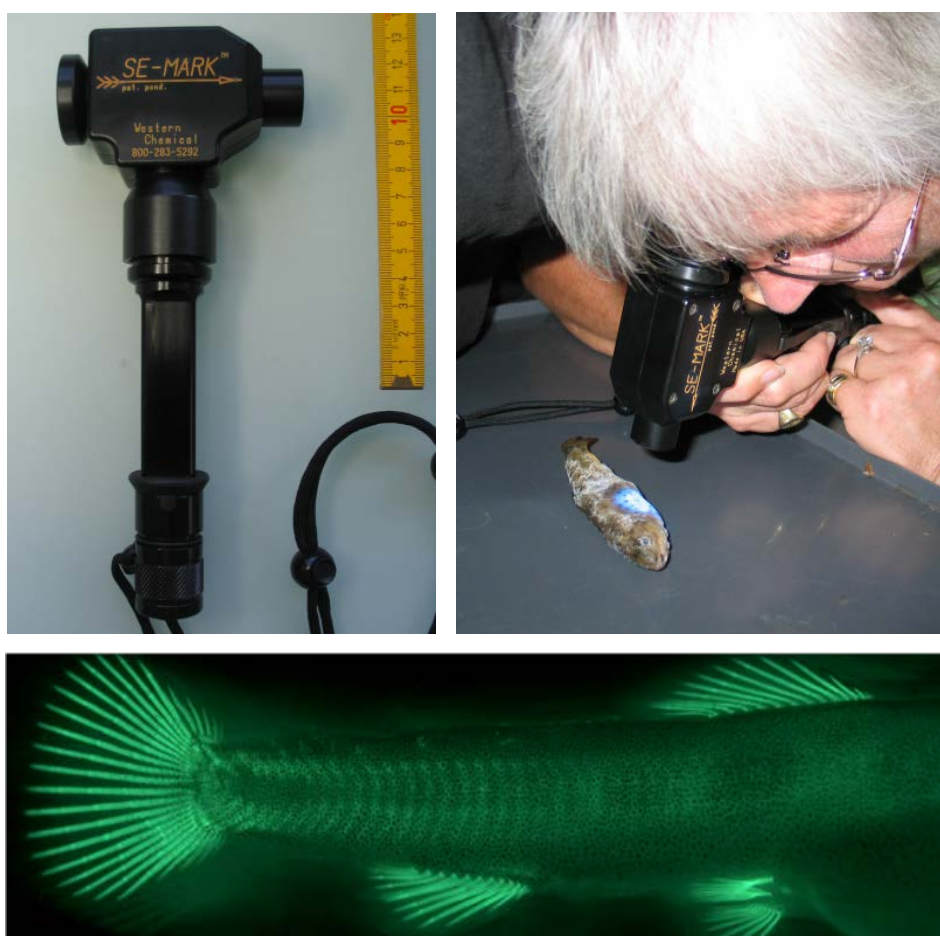
**Figure 12 : Structure chimique de la calcéine.**

Les premières observations de marques fluorescentes externes sur des poissons ont été faites sur des nageoires caudales d'alevins de saumon atlantique, *Salmo salar* (Mohler, 1997), après une balnéation pendant 48 h dans une solution de calcéine (deux concentrations testées : 125 et 250 mg/l). Tous les poissons marqués ont montré des marques visibles après 10 jours, avec toutefois une fluorescence plus intense avec la solution concentrée. La fluorescence a ensuite été mise en évidence dans les écailles (Mohler, 2003). Pour améliorer l'absorption de la molécule dans les tissus, Bart *et al.* (2001) puis Frenkel *et al.* (2002) ont eu recours aux ultrasons. Puis Mohler (2003) a préconisé une « induction osmotique », qui consiste à baigner les poissons dans une solution de NaCl 5% pendant 3.5 minutes, avant le marquage dans une solution de calcéine 1% (3,5 min). La technique a été utilisée pour la première fois sur des anguilles européennes (Alcobendas *et al.*, 1991) et a significativement augmenté l'assimilation de la calcéine à travers la peau et les branchies. L'introduction du marqueur dans l'alimentation est une alternative à la balnéation, et Honeyfield *et al.* (2006) ont ainsi induit des marques fluorescentes dans les écailles de plusieurs espèces de salmonidés et une espèce de percidé. Cependant, il existe une large variabilité inter- et intra-spécifique dans l'assimilation intestinale du marqueur, et il subsiste des interrogations quant à la longévité de la marque fluorescente.

Une fois absorbée, la calcéine se combine au calcium et se dépose sur les tissus calcifiés. Un appareil de détection portable a été développé (détecteur SE-MARK ; Western Chemical Company; [www.wchemical.com](http://www.wchemical.com)), pour permettre la détection de poissons marqués *in situ* (**Figure 13**). La détection est visuelle, et nécessite que l'opérateur soit à l'obscurité. Plus récemment, Crook *et al.* (2012) ont utilisé un fluoromètre portable permettant des mesures quantitatives de fluorescence sur des perches dorées *Macquaria ambigua* marquées à la calcéine. L'effet de cette fluorescence externe sur la prédation a été testé par Mohler *et al.* (2002) sur des saumons de fontaine nourris à partir d'alevins de saumon atlantique marqués et non marqués ; les résultats n'ont pas révélé d'effet significatif du marquage sur la préférence des proies.

La durée de rétention des marques fluorescentes est très variable en fonction des espèces étudiées et des conditions d'élevage, variant de quelques semaines (p. ex., Hill et Quesada, 2010) à plusieurs années (Mohler, 2003 ; Negus et Tureson 2004). Mohler (2003) a ainsi observé des marques fluorescentes sur des saumons atlantiques âgés de 3 ans et marqués très tôt au stade alevin. La rétention apparaît généralement plus faible dans les écailles que dans les rayons de nageoires et la variabilité interindividuelle est élevée (Negus et Tureson, 2004). Dans les rayons de nageoire, les marques fluorescentes restent généralement situées sur la partie basale,

et déclinent avec la croissance des tissus marqués (Negus et Tureson, 2004). D'autre part, l'exposition à la lumière du soleil tend à atténuer plus rapidement les marques fluorescentes (Elle *et al.*, 2010 ; Hill et Quesada, 2010). A l'inverse, dans des eaux turbides, des marques fluorescentes ont été observées 583 jours après marquage sur des perches dorées (Crook *et al.*, 2012). Chez la truite, seules des expérimentations en milieu contrôlé ont été menées (Stubbing et Moss, 2007). Des expérimentations en milieu naturel à long terme sont par conséquent nécessaires pour tester la méthode, en particulier pour un usage en rivière.



**Figure 13 : Détecteur SE-MARK utilisé pour repérer la fluorescence au niveau des nageoires et de la tête (en haut), et nageoires de truites observées sous loupe à épifluorescence (en bas), une semaine après marquage (gross. X40 ; photos A. Richard).**

Sur la base de ces constats, le projet « Fluoscale » a vu le jour en juillet 2009, avec pour objectifs de comparer différents protocoles de marquage sur des juvéniles de truite et d'évaluer la rétention de la fluorescence en pisciculture et dans le milieu naturel. Ce projet s'est articulé en quatre grands axes :

1/ Définition d'un protocole de marquage en pisciculture : une expérience a été menée en juillet 2009, impliquant différents protocoles de marquage. Les principaux résultats sont reportés dans l'**article 2**. Des analyses complémentaires dans les écailles sont également présentées (§ 5.2.4).

2/ Réalisation de tests *in situ* : en 2009 et 2010, quatre cours d'eau ont fait l'objet d'alevinages à partir de truites marquées à la calcéine (voir **article 2**). D'autres investigations ont été menées *in situ* en 2008 et 2011 (§ 5.2.4).

3/ Validation par les instances vétérinaires et les administrations fédérales et cantonales : ce volet a été réalisé en partenariat avec l'Institut Technologies du Vivant de la HES-SO Valais (Suisse). Des dosages de calcéine ont été effectués dans les chairs de truites marquées afin d'évaluer la teneur en résidus quantifiables au cours du temps (§ 5.2.4).

4/ Publication d'une méthodologie standardisée à l'attention des gestionnaires.

### 5.2.2. Résumé

Des expériences de marquages à la calcéine sur des 0+ de truites élevées en pisciculture ont été menées en été 2009. La rétention et l'intensité de la fluorescence ont été suivies en pisciculture et dans quatre rivières naturelles dans lesquelles des poissons marqués ont été introduits. Un détecteur portable SE-MARK a été utilisé pour la détection, et un indice d'intensité de fluorescence semi-quantitatif (« Fluosum ») a été défini sur la base de 6 points de contrôle correspondant aux nageoires et à la tête.

En pisciculture, trois traitements ont été comparés : 3.5 min dans une solution de calcéine à 0.5% (T0.5-3.5), 7 minutes dans une solution de calcéine à 0.5% (T0.5-7), et 3.5 minutes dans une solution à 1% (T1-3.5). Les poissons ont d'abord été élevés dans des bassins intérieurs pendant 11 mois, puis transférés dans des bassins extérieurs, exposés à la lumière, jusqu'à 18 mois. Le taux de rétention de la fluorescence était de 100 % jusqu'à 11 mois pour les trois traitements. Les individus du traitement T1-3.5 présentaient une intensité de fluorescence plus élevée, suivis par le traitement T0.5-7 puis T0.5-3.5. Aucune corrélation n'a été mise en évidence entre l'intensité de la fluorescence et la longueur totale des individus à la recapture ( $L_T$ ) pour deux traitements (T0.5-7 et T0.5-3.5), mais une baisse significative de l'intensité avec l'augmentation de  $L_T$  a été mise en évidence pour le traitement T1-3.5. A 18 mois après marquage, moins de 30% des individus présentaient encore une légère fluorescence, ce qui suggère un effet négatif de l'exposition à la lumière du soleil.

En milieu naturel, l'intensité de fluorescence après 12 mois n'était pas significativement liée à  $L_T$ . Un taux de rétention moyen de  $70.7 \pm 26.6\%$  a été mesuré pour les quatre rivières, avec une diminution à  $48.6 \pm 24.6\%$  après 24 mois. Des différences significatives entre cours d'eau et entre secteurs d'un même cours d'eau ont été observées. Le taux d'ombrage des cours d'eau a un effet significativement positif sur l'intensité de la fluorescence mesurée à 12 mois. Par conséquent l'utilisation des marquages à la calcéine doit être privilégiée pour des cours d'eau forestiers ou fortement ombragés. Dans ces conditions, la méthode de marquage peut être utilisée pour des suivis piscicoles jusqu'à une année.

## 5.2.3. Article 2

*Journal of Fish Biology* (2014) **84**, 73–84

doi:10.1111/jfb.12256, available online at wileyonlinelibrary.com

## External fluorescence retention of calcein-marked juvenile brown trout *Salmo trutta* raised in natural and artificial environments

A. RICHARD\*†‡, J. O'ROURKE\* AND J.-F. RUBIN\*§

\**hepia* - University of Applied Science of Western Switzerland, Earth Nature Environment Institute, Route de Presinge 150, 1254 Jussy (GE), Switzerland, †INRA, UMR 0042 Carrtel, F-74203 Thonon, France and §Maison de la Rivière, Le Boiron, 1131 Tolochenaz (VD), Switzerland

(Received 2 April 2013, Accepted 16 September 2013)

The fluorescence retention and intensity of juvenile brown trout *Salmo trutta* marked during their first summer were monitored in a hatchery and in four natural streams. A handheld detector was used for direct examination. In the hatchery, three marking treatments (T) were compared: 3.5 min in a 0.5% calcein solution (T0.5-3.5), 7 min in a 0.5% calcein solution (T0.5-7) and 3.5 min in a 1% calcein solution (T1-3.5). The fish were raised indoors for 11 months and then outdoors until 18 months. The fluorescence retention rate was 100% in all treatments at 11 months, although T1-3.5 showed the highest mean fluorescence intensity, followed by T0.5-7 and T0.5-3.5. The fluorescence intensity was not correlated with the final total length ( $L_T$ ) of the fish in two treatments, although it significantly decreased with increasing  $L_T$  in T1-3.5. At 18 months, <30% of the fish were still slightly fluorescent, suggesting a negative effect of sunlight exposure. In stream studies, the fluorescence intensity did not significantly differ according to final  $L_T$ ; an overall mean  $\pm$  s.d. retention rate of  $70.7 \pm 26.6\%$  was measured at 12 months with a decrease to  $48.6 \pm 24.6\%$  at 24 months. Significant differences amongst streams and within reaches of the same stream were observed. Because of a significant positive effect of the shading index on the fluorescence intensity, the use of calcein should be restricted to streams unexposed to direct sunlight. Consequently, the marking method would be reliable for 1 year monitoring studies in shaded streams.

© 2013 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: chemical marker; field tests; fluorescence intensity; shading.

### INTRODUCTION

Stocking efficiency at early life stages is still a key concern for fishery managers, and any new mass-marking method that is cost-effective and easy to perform is of great interest. The use of fluorescent dyes such as alizarin red S, oxytetracycline or calcein allows for quick marking and produces reliable marks in otoliths (Brooks *et al.*, 1994; Baer & Rosch, 2008; Caudron & Champigneulle, 2009; Simon *et al.*, 2009), which remain throughout the fish's life. The main drawback with otolith marking is the necessity to sacrifice the recaptured fish. While collecting otoliths

‡Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +41 22 546 68 64; email: alexandre.richard@hesge.ch

may not be a problem in lakes or large streams with recreational or commercial fishing harvest, the problem arises in small streams harbouring small or endangered fish populations.

Calcein has additional interesting properties. Larval Atlantic salmon *Salmo salar* L. 1758 (60 days post-hatch) immersed in a calcein solution showed fluorescence in the caudal fins for 234 days (Mohler, 1997). An osmotic induction before calcein immersion shortened the exposure time and enhanced calcein absorption (Mohler, 2003; Smith *et al.*, 2010). Fluorescence may be externally detected in the fin rays of live fish by the use of a handheld detector (Leips *et al.*, 2001), or in the scales using a microscope with a blue filter set (Mohler, 2003). Most studies focused on short-term monitoring in artificial environments, and tests in the field have been poorly documented (Hill & Quesada, 2010; Crook *et al.*, 2012).

Protocols for mass marking of fishes with calcein have been explored in the U.S.A. since 2003 under the sponsorship of the U.S. Fish and Wildlife Service, Aquatic Animal Drug Approval Partnership Program, Bozeman, MT, with the aid of the detector manufacturer (SE-MARK, Western Chemical Company; [www.wchemical.com](http://www.wchemical.com)). Although many salmonid species were tested for calcein marking effects and retention, the first tests reported on brown trout *Salmo trutta* L. 1758 were performed by Stubbing & Moss (2007) in a hatchery in Dorset, U.K. The study showed no significant effect of calcein marking after an osmotic induction on the survival and growth of *S. trutta* fry in comparison with a control. Furthermore, the fluorescence was still detectable after 12 months in 100% of the marked fish reared indoors without exposure to sunlight.

Several studies have shown a sharp decrease in fluorescence intensity in the fin rays or the scales when the fishes were exposed to direct natural (Elle *et al.*, 2010; Hill & Quesada, 2010) or artificial sunlight (Honeyfield *et al.*, 2006, 2008). In the field, *S. trutta* are not continually exposed to sunlight during the day, and exposure mainly depends on the stream canopy cover and topography, the fish's behaviour and shelter availability. Therefore, it is necessary to test whether calcein could be confidently used as a long-term external marking agent in the wild.

This study combined hatchery and field surveys after calcein marking on juvenile *S. trutta* over a long period (18 and 24 months). It aimed to determine the main factors affecting mark retention in fin rays. This issue was investigated in hatchery experiments. Parallel field tests were carried out to compare responses in natural conditions and to outline a framework for calcein use in fish management.

## MATERIALS AND METHODS

### HATCHERY TEST

The *S. trutta* fry were procured from the fish farm of Rives (Thonon-les-Bains, France) that artificially reproduced the wild stock from the Aubonne River (Switzerland). The eggs were fertilized on 22 December and hatched 2 months later. The calcein (C<sub>30</sub>H<sub>26</sub>N<sub>2</sub>O<sub>13</sub>, CAS number 1461-15-0) used for the trials was sourced from Riedel-de Haën, Sigma-Aldrich ([www.sigmaaldrich.com](http://www.sigmaaldrich.com)). Three distinct treatments were used to compare the effects of calcein concentration and immersion time. In the first treatment (T0.5-3.5), the marking protocol initially developed by Mohler (2003) and further adapted for *S. trutta* by Stubbing & Moss (2007) was used. After an osmotic induction in a 2.5% NaCl solution for 3.5 min, fish were bathed in a 0.5% solution of calcein for 3.5 min. The calcein solution was prepared by

dissolving calcein powder in hatchery water and readjusting the pH to 8.3 using sodium hydroxide (NaOH). The fish were first placed in a 20 cm diameter sieve and immersed in the salt solution. A quick rinse between baths removed excess salt. The sieve was then plunged into the calcein solution. A few rinses post-treatment eliminated the calcein residuals. In the second treatment (T1-3.5), the concentration of calcein was doubled to 1% (Mohler, 2003), and in the third treatment (T0.5-7), the exposure time was doubled (7 min). The other manipulations (*i.e.* salt bath and rinses) remained unchanged, and all baths were aerated with an air pump. The fish used as control (T0) were not bathed *i.e.* no osmotic induction and no calcein. The four treatments were replicated thrice, and each of the 12 batches consisted of 100 fry.

Calcein marking was performed in the early summer (6 July 2009) when fry weighed a mean  $\pm$  s.d. of  $1.09 \pm 0.04$  g. During the first 9 months, the fish were reared in six covered rectangular tanks (215 cm  $\times$  42 cm  $\times$  17 cm) divided into two parts; each lot was randomly allotted in one of the 12 enclosures. The replicates were then pooled into four covered circular basins (one per treatment). After 11 months, each treatment was marked with a different visible implant elastomer (VIE) colour (Northwest Marine Technology Inc.; www.nmt.us) so that the fish could be distinguished, and all treatments were mixed until the end of the experiment (18 months) in a large concrete tank with a canvas cover [shading under cover was *c.* 70% and was calculated as the ratio of irradiance measured above and under the canvas cover using a LI-250A light meter (Li-Cor Inc.; www.licor.com)]. Every day, the fish were fed *ad libitum* with the appropriate food [Inicio plus 801, 1.5 mm, BioMar (www.biomar.com), contents = 54% protein, 18% lipids and 11% N-free extract], the tanks were cleaned and any dead fish were removed and recorded.

## FIELD TESTS

In 2009 and 2010, *S. trutta* reared in a Swiss hatchery (Morrens, Switzerland) were marked and released in four Swiss streams harbouring natural *S. trutta* populations (Table I). The wetted widths of the streams ranged between 2.1 and 3.6 m (mean  $\pm$  s.d. =  $2.9 \pm 0.8$  m). Conductivity and pH were measured at different times during the study (ranges in Table I). For each stream, hatchery fish were marked following a similar procedure: an osmotic induction in 2.5% NaCl for 3.5 min and a calcein bath thereafter. The same treatments as those applied in the hatchery tests were used (Table I). All marking campaigns were performed during the summer, between June and August, and were coupled with adipose fin clipping (double mark). The mean mass at marking was between 1.0 and 4.2 g. The fish were kept either 1 or 2 weeks in the hatchery before release. Between one and three representative reaches (inter-reach distance *c.* 1–2 km) were selected at each stream inside of the stocked section (Table I). Electrofishing was carried out 1 and 2 years post-marking during the summer period.

To test whether sunlight could affect the fluorescence intensity, a shading index was derived for each reach during the period of maximum canopy cover. For this purpose, a spherical

TABLE I. Field marking trials of *Salmo trutta* with calcein in four streams

	Carrouge	Drize	Seigneux	Vaux
Year	2009	2010	2009	2009
Treatment	T0.5-3.5	T0.5-7	T1-3.5	T0.5-3.5
Number marked	4108	4060	1120	1060
Mean initial mass (g)	4.2	2.0	1.0	1.0
Stocked section (km)	4.5	2.0	2.7	1.7
Recapture reaches	3	1	2	2
Reach length (range in m)	84–99	133	105–138	93–113
Stream wetted width (m)	3.6	3.5	2.3	2.1
pH (range)	8.1–8.5	8.2–8.5	8.5–8.7	8.4–8.5
Conductivity (range in $\mu\text{S cm}^{-1}$ )	405–495	513–660	597–667	626–739



convex densitometer (Forestry Suppliers, Inc.; www.forestry-suppliers.com) modified according to Strickler (1959) was used to measure shading at different points, spaced 10 m apart along the stream bed median axis. Four measurements were made at every point, with each measure facing one cardinal direction (Kelley & Krueger, 2005). The shading index was the mean across all the measurements.

## FLUORESCENCE SCORING

The fluorescence was observed using a SE-MARK detector under a dark opaque curtain. The detector uses a 495 nm excitation filter and a 510 nm filter for fluorescence observation. A handheld detector was adapted to an external power source to provide constant power, which optimized the detection of the mark. The fish were anaesthetized with 3 ml of 10% clove oil in 10 l of water and were individually weighed and measured (total length,  $L_T$ ). Each fish was then observed with the detector on six different body parts: head (including jaws and visible gill arches), pectoral fin, pelvic fin, anal fin, caudal fin and dorsal fin. These tissues were graded as 0 (no fluorescence), 1 (faint) or 2 (bright). The fluorescence intensity (fluosum) was calculated as the sum of the six scores of each individual. Fluosum values ranged from 0 to 12 and were unit-less. This semi-quantitative score is a better integrator of the fish's overall fluorescence than single control points, especially because the decrease in fluorescence varies greatly with time among fins and head (unpubl. data) and between individuals. The retention rate was calculated as the percent of fluorescent fish among marked fish. All the observations were made by a single operator who scored each fish without any information about its initial treatment.

In the hatchery tests, the evaluation of fluorescence was performed at 3, 9, 11, 12, 15 and 18 months post-marking. A sub-sample of 30 individuals per treatment was observed, except at 11 months, when all fish were checked for fluorescence before VIE marking. In the field, captured fish were observed with the detector, retention rates were calculated at each river reach and fluosum was assessed.

## DATA ANALYSIS

All statistical tests were performed using R software version 2.15.0 (R Development Core Team; www.r-project.org). The retention rates were compared between treatments (hatchery) and between rivers (field experiment) using either Fisher's exact tests (small sample sizes) or Pearson's  $\chi^2$  tests and the false discovery rate method to adjust the  $P$ -value for multiple comparisons (Benjamini & Hochberg, 1995). The 95% C.I. was computed for retention rates using the Wilson procedure without any correction for continuity (Newcombe, 1998). Fluosum was compared between treatments,  $L_T$  classes or river reaches with non-parametric Kruskal–Wallis (KW)  $H$ -tests and *post hoc* multiple comparison tests using the *pgirmess* package (Giraudoux, 2012). The fluorescence intensity in the field experiments was also analysed using an ordered regression (logit link) mixed model implemented by means of the ordinal package in R (Christensen, 2012). Final  $L_T$  of fish and shading index were ln-transformed and used as independent explanatory variables. Fluosum was the dependent ordinal variable (13 levels from 0 to 12). A random river effect was added in the model and accounted for differences between marking treatments and river characteristics. The significance level was set at 0.05.

## RESULTS

### HATCHERY TESTS

No mortality was observed 1 week after marking. Thereafter, a *Flavobacterium* sp. epizooty caused a general mortality in all basins and treatments (30.4% at 30 days). Because of this high mortality value, which significantly affected fish densities, growth analysis was not carried out.

The retention rates and fluosum remained high and stable over the first 9 months (Fig. 1). At 11 months, fluosum started to decline, but not the retention rate. The mark intensity significantly differed between treatments ( $\chi^2 = 47.36$ ,  $P < 0.001$ ). Treatment T0.5-3.5 displayed lower mark intensity than treatment T0.5-7 (*post hoc* KW test,  $P < 0.05$ ), which was less fluorescent than treatment T1-3.5 ( $P < 0.001$ ). At 15 months, the retention rates dropped and significantly differed between treatments ( $\chi^2 = 7.62$ , d.f. = 2,  $P < 0.05$ ), with a sharper decrease for treatment T0.5-3.5. All the marked fish displayed very low fluosum ( $\leq 4$ ). At 18 months, the retention rates were  $\leq 30\%$  and did not differ between the three treatments ( $\chi^2 = 3.08$ , d.f. = 2,  $P > 0.05$ ). The control fish scored zero throughout the experiment, except two fish (one at 11 months and one at 12 months) that were misread because of autofluorescence.

To test any effect of  $L_T$  on fluorescence intensity, all the 320 observed fish at 11 months were assigned to a size class (Fig. 2). Calcein intensity differed according to  $L_T$  in treatment T1-3.5 (KW test,  $H = 9.56$ ,  $P < 0.01$ ), with fish  $\geq 175$  mm being less fluorescent than fish  $< 150$  mm (*post hoc* KW test,  $P < 0.05$ ). In contrast, fluosum did not significantly differ between  $L_T$  classes in the other two treatments ( $H = 4.17$ ,  $P > 0.05$  and  $H = 2.12$ ,  $P > 0.05$  for T0.5-3.5 and T0.5-7, respectively).

## FIELD TESTS

One year after marking, the percent of fluorescent fish ranged from 32% for the Flon de Carrouge stream to 91% for the Drize stream (Fig. 3) and strongly varied among the four streams ( $\chi^2 = 48.7$ , d.f. = 3,  $P < 0.001$ ). The fish from the Flon de Carrouge stream displayed a lower retention rate than those living in the other three streams (multiple  $\chi^2$  tests,  $P < 0.05$ ). The overall mean  $\pm$  s.d. was  $70.7 \pm 26.6\%$ , but it increased to  $83.6 \pm 7.3\%$  without including the Flon de Carrouge fish. Within-stream analyses of fluosum showed significant differences between reaches in the Flon de Carrouge ( $H = 7.26$ , d.f. = 2,  $P < 0.05$ ) and the Seigneux streams ( $H = 8.84$ , d.f. = 1,  $P < 0.01$ ), where shading rates were contrasted between different reaches (Table II). Conversely, fluosum did not differ between the two reaches in the Vaux stream ( $H = 0.01$ , d.f. = 1,  $P > 0.05$ ), where shading rates were very close (0.85 and 0.89). Ordinal logistic regression (Table III) showed an overall positive effect of the shading index on fluosum [likelihood ratio (LR)  $\chi^2 = 16.50$ ,  $P < 0.001$ ]. This indicates that higher fluorescence intensity was observed on fish living in heavily shaded river reaches. The final  $L_T$  of fish was not correlated to fluosum (LR  $\chi^2 = 2.69$ ,  $P > 0.05$ ), but the (random) river effect was highly significant ( $P < 0.001$ ).

Two years after marking, an overall decrease in the mean retention rate ( $48.6 \pm 24.6\%$ ) was observed despite the low number of recaptures (Fig. 3). The highest retention rate was observed in the Vaux stream (71%,  $n = 7$ ). Conversely, the retention rate in the Seigneux stream dropped significantly (Fisher's exact test,  $P < 0.05$ ) as only one of five of the marked fish was still fluorescent.

## DISCUSSION

In this study, fluorescence retention and intensity of calcein-marked juvenile *S. trutta* were assessed. The respective effects of final  $L_T$  of fish and shading were

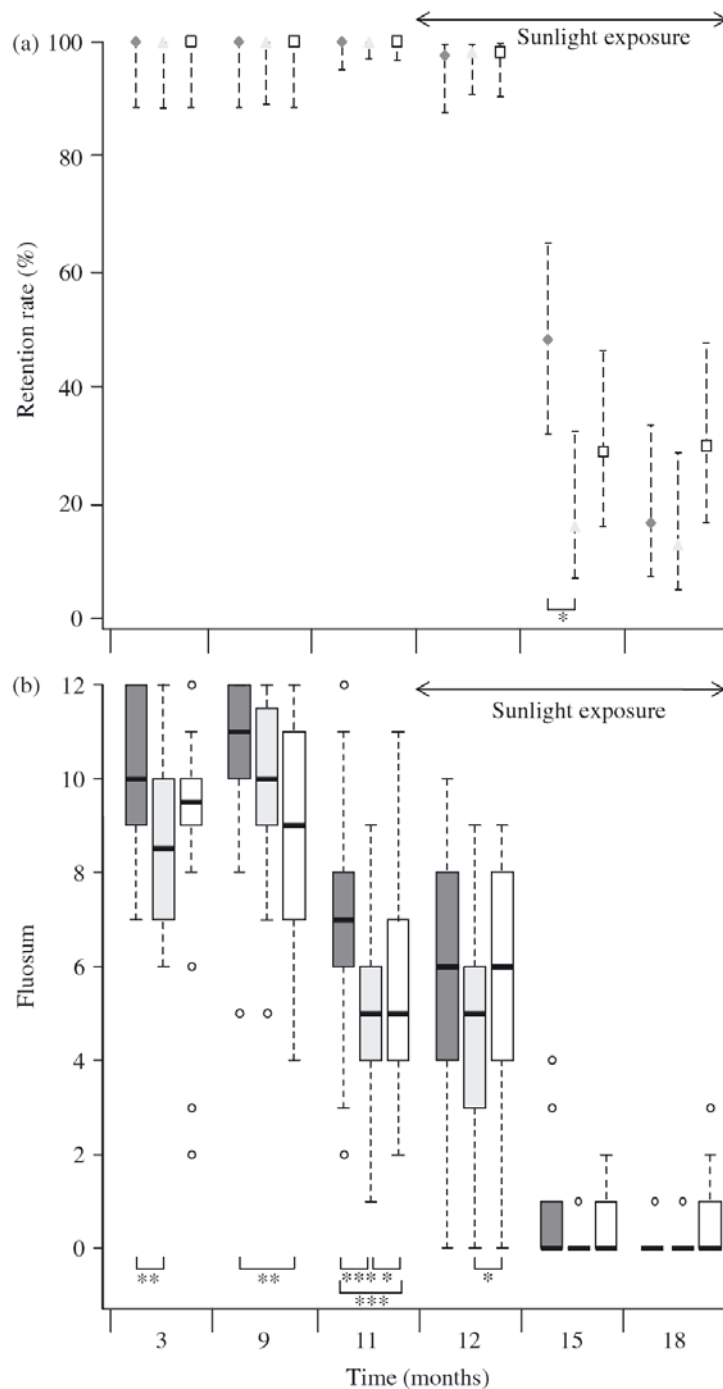


FIG. 1. (a) Variation of retention rate  $\pm$  95% c.i. over time per treatment: 3.5 min in a 1% calcein solution (T1-3-5; ◆), 3.5 min in a 0.5% calcein solution (T0-5-3-5; ▲) and 7 min in a 0.5% calcein solution (T0-5-7; □), and (b) cumulative head and fin fluorescence intensity (fluosum) over time per treatment: 3.5 min in a 1% calcein solution (T1-3-5; ■), 3.5 min in a 0.5% calcein solution (T0-5-3-5; □) and 7 min in a 0.5% calcein solution (T0-5-7; □) in hatchery *Salmo trutta*. All the fish were raised in the absence of light until 11 months and were then exposed to sunlight under canvas. Significance of *post hoc* Kruskal–Wallis tests is indicated (\* $P < 0.05$ ; \*\* $P < 0.01$ ; \*\*\* $P < 0.001$ ). The bottom and top of the box are the first and third quartiles, and the band inside the box is the median. The whiskers extend to the most extreme data point which is no more than 1.5 times the interquartile range from the box. ○, outliers.

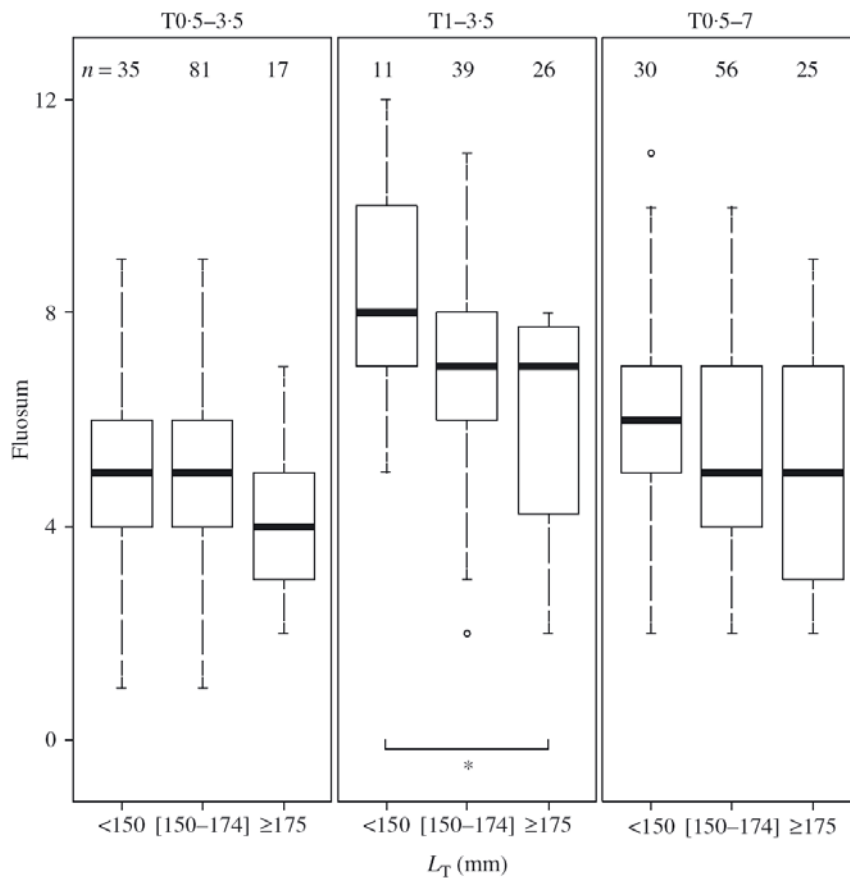


FIG. 2. Effect of final total length ( $L_T$ ) on fluorescence intensity (fluosum) (see Fig. 1) of hatchery-reared *Salmo trutta* at 11 months post-marking. Fish were sorted into three  $L_T$  classes: <150, between 150 and 174 and  $\geq 175$  mm. Significance of *post hoc* Kruskal–Wallis tests is indicated (\* $P < 0.05$ ). The bottom and top of the box are the first and third quartiles, and the band inside the box is the median. The whiskers extend to the most extreme data point which is no more than 1.5 times the interquartile range from the box. O, outliers.

investigated both in a hatchery and in a natural environment. In the hatchery, all the marked fish showed recognizable fluorescent marks in their fins after being reared indoors for 11 months, whatever the calcein treatment. These results are in accordance with Stubbing & Moss (2007), who noted 100% mark retention until 12 months post-marking when the *S. trutta* were kept in a shaded environment and a decrease to 32% at 19 months after moving them to a shaded outdoor raceway. In this experiment, fish were also moved outdoors at 11 months; fluorescence retention and intensity rapidly decreased only after 4 months of partial exposure to sunlight (70% shading). Less than 30% of the marked fish still displayed fluorescence at very low intensity at 18 months.

Some differences were apparent between initial marking treatments. The fish marked with a lower calcein concentration combined with a shorter immersion time (T0.5-3.5) showed the sharpest decline in fluorescence intensity among the three treatments. By investigating the respective influence of immersion time and calcein concentration on mark intensity on golden perch *Macquaria ambigua* (Richardson

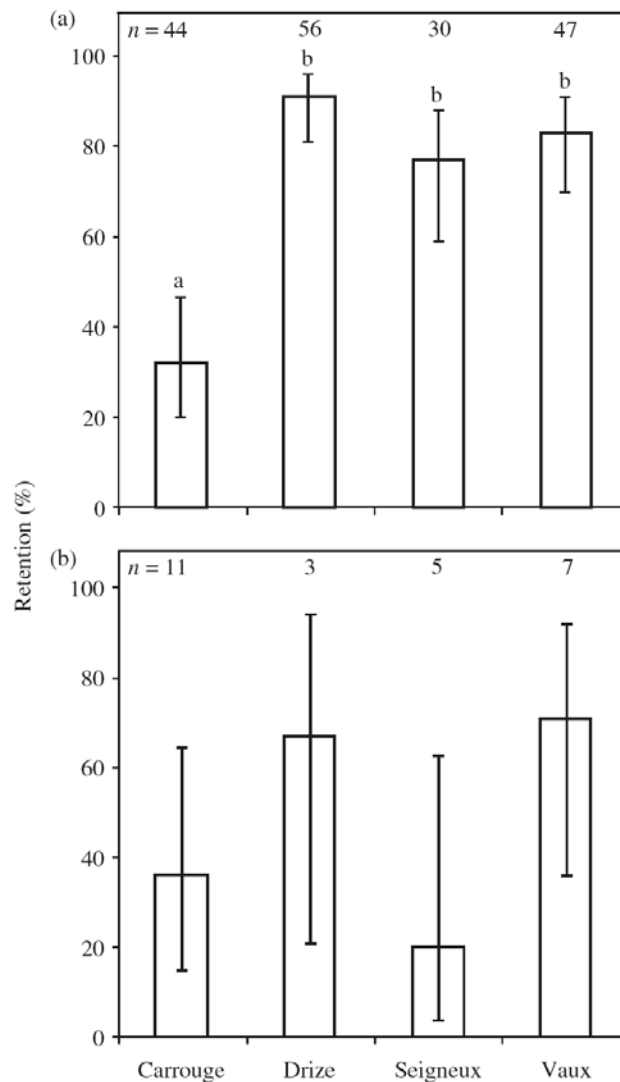


FIG. 3. Retention rate of fluorescence in marked *Salmo trutta* ( $\pm 95\%$  c.i.) at (a) 1 and (b) 2 years post-marking in four streams. Fluorescence retention was compared between streams at each sampling occasion. Values sharing no common lower case letter are different at  $P < 0.05$ .

1845), Crook *et al.* (2009) concluded that calcein concentration was the prime influence. They showed that a 1% calcein concentration led to higher mark intensity than a 0.5% concentration, whereas increasing the exposure time in the 0.5% solution only slightly increased the mark intensity, but did not compensate for the difference due to concentration. In this study, the 1% solution induced brighter marks than the 0.5% solution with twice the exposure time until 11 months. After 11 months, these two treatments did not differ in mark intensity.

The hatchery tests showed evidence of a negative relationship between the final  $L_T$  of the fish at 11 months and the fluorescence intensity in one of the three treatments, although a negative trend appeared in the other two treatments. In the wild,  $L_T$  was not significantly correlated with the fluorescence intensity. The growth of tissue (skin and calcified tissues) over the marks was shown, however, to cause fading of the

TABLE II. Within-stream comparison of fluorescence intensity (fluosum) of calcein-marked *Salmo trutta* observed 12 months after marking in four streams. Shading index, mean final total length ( $L_T$ ) of fish and retention rate were also compiled. Fluosum differed in the two streams displaying contrasted shading index between reaches

Stream	Reach	Shading index	$n$	Mean $\pm$ s.d. final $L_T$ (mm)	Retention rate (%)	Median fluosum	$H$ test	$P$
						(minimum–maximum)		
Carrouge	1	0.71	9	137.4 $\pm$ 8.9	0.0	0 (0–0)	7.26	<0.05
	2	0.90	20	137.8 $\pm$ 14.1	50.0	0.5 (0–3)		
	3	0.89	15	122.6 $\pm$ 14.5	26.7	0 (0–2)		
Drize	1	0.81	56	151.4 $\pm$ 15.2	91.1	3.5 (0–10)	–	–
Seigneux	1	0.65	26	155.8 $\pm$ 12.7	73.1	1.5 (0–6)	8.84	<0.05
	2	0.87	4	146.5 $\pm$ 11.0	100	7 (4–9)		
Vaux	1	0.89	25	123.3 $\pm$ 13.3	84.0	1 (0–6)	0.01	>0.05
	2	0.85	22	128.9 $\pm$ 12.6	81.8	1.5 (0–10)		

external mark intensity with time (Frenkel *et al.*, 2002). Stubbing & Moss (2007) hypothesized that the loss of identifiable marks on *S. trutta* after 12 months was linked to size, not age. The present results did not corroborate this suggestion and factors other than fish size appear to affect fluorescence intensity.

In the hatchery, all fish were moved outdoors at 11 months. The subsequent sharp decreases in retention and intensity can best be related to a change in environmental conditions, mainly solar radiation exposure. No control fish in this study could corroborate this effect; previous studies, however, explained the loss of fluorescence intensity on calcein-marked salmonids due to sunlight exposure. Hill & Quesada (2010) observed a rapid decrease in fluorescence retention in Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum 1792) and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum 1792) after only 2 weeks in tanks exposed to direct sunlight and after 8–9 weeks with intermittent sunlight exposure. Similarly, in a long-term monitoring of the fluorescence intensity in *O. mykiss* fry raised indoors or outdoors, Elle *et al.* (2010) showed that the external evaluation of calcein mark retention had already dropped 8 days post-marking in fish reared under full sunlight and that the mark was almost undetectable after 50 days. In contrast, fish reared under cover retained marks in their fins and heads for 205 days post-marking. Therefore, the main limitation of calcein use for external fish marking appears to be the fading of the fluorescence under sunlight.

TABLE III. Ordered regression mixed model on fluorescence intensity (fluosum) performed on field recaptures of *Salmo trutta* at 1 year post-marking in the four studied streams

Model	$n$	Parameter	Estimate	LR $\chi^2$	d.f.	$P$ -value
Fluosum	177	Shading index	25.81	16.50	1	<0.001
		Final $L_T$	–2.31	2.69	1	>0.05
		River (random)	–	67.66	1	<0.001

$L_T$ , total length; LR, likelihood ratio.

In field experiments, small streams with significant woody cover were selected for this study. Overall, the fluorescence retention after 1 year was acceptable in three of four streams (range = 77–91%), although some within-stream differences were apparent. The fish from highly shaded stations (coverage > 80%) showed higher fluorescence intensity than those from more open areas (coverage = 60–70%). This effect of shading was observed even though fish could move during the study and might have experienced various shading conditions before recapture. To date, despite some studies that have addressed fluorescence retention or intensity in hatchery conditions, very few marking experiments have been carried out in the field. Hill & Quesada (2010) showed a significant loss of fluorescence at 133 days post-marking in *O. tshawytscha* fry released into the Metolious River, but no information was provided about the river bank canopy. Sunlight exposure on calcein-marked fish in the wild may be mitigated either by (natural or artificial) shadow over the stream bed or by water turbidity (Crook *et al.*, 2012) and colour. This latter factor is of major importance in streams or lakes with high levels of suspended organic matter or in deep large rivers where sunlight does not reach the pelagic and benthic zones. In a lowland turbid river, calcein marks were detected up to 583 days after release in *M. ambigua* (Crook *et al.*, 2012). In most rivers harbouring *S. trutta*, the main factor limiting sunlight exposure is the shade provided by riparian cover. Experimental releases of marked fish in streams along wide gradients of shading indexes might help in understanding the effect of solar radiation, and help with the identification of the types of rivers in which this marking method could reliably be employed.

Factors other than sunlight may also influence calcein marks. Fluorescence retention and intensity decreased faster in the Flon de Carrouge than in the other streams although shading rate was high at some sites. Several hypotheses could explain this result. First, the larger size of fish at marking in this river (late summer) could have been the reason for such contrasting values. If it is acknowledged that marking too early should be avoided because of the low calcification of the fin rays just after hatching (Frenkel *et al.*, 2002), there is no available information that indicates that a later marking would negatively affect the calcein retention. On the contrary, Negus & Tureson (2004) found that *O. mykiss* marked as swim-up fry (mean mass < 1 g) lost their fluorescence at 22 months, whereas fish marked 3.5 months post-hatch (mean mass = 8 g) showed evident calcein marks until 35 months. In addition, they concluded that larger fins at the time of marking would ensure longer mark retention. The low retention rate in this stream could also be explained by the re-use of the marking solution and a reduced calcein concentration during successive marking. In this study, a 2 l solution was used to mark *c.* 2000 fish. Larger fish (mean mass > 3 g) could not be marked more than 100 at a time, whereas up to 200 smaller fish could be bathed in one sieve lot. Thus, the number of baths was increased and calcein concentration might have been reduced near the end of the marking process. Lastly, the chemical properties of the stream water may also be a possible cause for this variation in fluorescence retention. In this study, the pH values measured in the Flon de Carrouge were similar to those of other streams, but the conductivity levels were slightly lower. Nevertheless, it is unclear whether water chemical properties (*e.g.* concentration of calcium or other metal ions) could induce calcein-bound calcium to be mobilized from the tissues and thus affect fluorescence intensity.

The portable SE-MARK detector is a good device to rapidly detect fluorescence. Because this method is subjective, operators should have sufficient experience with

the detector to distinguish autofluorescence (noise) from real fluorescence. This method remains cheaper and more effective than scale or fin sampling and later laboratory analyses under an epifluorescence microscope. Fluorescence is less detectable in frozen (Negus & Tureson, 2004) or ethanol-preserved tissues (Bashey, 2004) because of autofluorescence. Moreover, Negus & Tureson (2004) showed that marks in the scales of *O. tshawytscha* and *O. mykiss* recorded as parr (mean mass = 2 and 8 g) faded faster than those in the other tissues. They also noticed that the marks are generally more detectable at the base of the fin. Thus, the direct examination of the fin rays and the head (including jaws and gill arches) is the best way of detection.

Calcein can be used as an external marking tool to assess the efficiency of *S. trutta* stocking in the wild for up to 1 year. Practitioners should restrict the use to studies in shaded streams or in turbid or deep water bodies, where fish are not exposed to natural sunlight. Using the handheld SE-MARK detector to directly assess the fluorescence intensity in the wild proved to be efficient.

We kindly thank C. Chataigner from Rive's hatchery (Thonon-les-Bains, France) for providing facilities and technical support. We also thank S. Rey, A.S. Reymond, P.A. Chevalley and E. Demierre for their help during the marking process and with the monitoring and F. Cattaneo for helpful comments on the manuscript. The study was funded by the Fisheries Department of Vaud Canton, the Maison de la Rivière Foundation and the University of Applied Sciences of Western Switzerland. The hatchery experiments complied with the French regulation on animal welfare (No. B 74 300-4) and were approved by the ethics committee of the Departmental Direction of Veterinary Services of Haute-Savoie (DDSV). Field investigations were authorized by the Swiss federal office for environment and complied with the authorized marking procedures stated in the federal directive on animal welfare (4.03, annex 3).

## References

- Baer, J. & Rosch, R. (2008). Mass-marking of brown trout (*Salmo trutta* L.) larvae by alizarin: method and evaluation of stocking. *Journal of Applied Ichthyology* **24**, 44–49.
- Bashey, F. (2004). A comparison of the suitability of alizarin red s and calcein for inducing a nonlethally detectable mark in juvenile guppies. *Transactions of the American Fisheries Society* **133**, 1516–1523.
- Benjamini, Y. & Hochberg, Y. (1995). Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society, Series B* **57**, 289–300.
- Brooks, R. C., Heidinger, R. C. & Kohler, C. C. (1994). Mass-marking otoliths of larval and juvenile walleyes by immersion in oxytetracycline, calcein, or calcein blue. *North American Journal of Fisheries Management* **14**, 143–150.
- Caudron, A. & Champigneulle, A. (2009). Multiple marking of otoliths of brown trout, *Salmo trutta* L., with alizarin redS to compare efficiency of stocking of three early life stages. *Fisheries Management and Ecology* **16**, 219–224.
- Crook, D. A., O'Mahony, D. J., Sanger, A. C., Munro, A. R., Gillanders, B. M. & Thurstan, S. (2009). Development and evaluation of methods for osmotic induction marking of golden perch *Macquaria ambigua* with calcein and alizarin red S. *North American Journal of Fisheries Management* **29**, 279–287.
- Crook, D. A., O'Mahony, D. J., Gillanders, B. M., Munro, A. R. & Sanger, A. C. (2012). Quantitative measurement of calcein fluorescence for non-lethal, field based discrimination of hatchery and wild fish. *American Fisheries Society Symposium* **76**, 389–396.
- Elle, F. S., Koenig, M. K. & Meyer, K. A. (2010). Evaluation of calcein as a mass mark for rainbow trout raised in outdoor hatchery raceways. *North American Journal of Fisheries Management* **30**, 1408–1412.



- Frenkel, V., Kindschi, G. & Zohar, Y. (2002). Noninvasive, mass marking of fish by immersion in calcein: evaluation of fish size and ultrasound exposure on mark endurance. *Aquaculture* **214**, 169–183.
- Hill, M. S. & Quesada, C. J. (2010). Calcein mark retention in chinook salmon and steelhead fry in artificial and natural rearing environments. *North American Journal of Fisheries Management* **30**, 1370–1375.
- Honeyfield, D. C., Ostrowski, C. S., Fletcher, J. W. & Mohler, J. W. (2006). Dietary calcein marking of brook trout, Atlantic salmon, yellow perch, and coho salmon scales. *North American Journal of Fisheries Management* **26**, 431–437.
- Honeyfield, D. C., Kehler, T., Fletcher, J. W. & Mohler, J. W. (2008). Effect of artificial sunlight on the retention of external calcein marks on lake trout. *North American Journal of Fisheries Management* **28**, 1243–1248.
- Kelley, C. E. & Krueger, W. C. (2005). Canopy cover and shade determinations in riparian zones. *Journal of the American Water Resources Association* **41**, 37–46.
- Leips, J., Baril, C. T., Rodd, F. H., Reznick, D. N., Bashey, F., Visser, G. J. & Travis, J. (2001). The suitability of calcein to mark poeciliid fish and a new method of detection. *Transactions of the American Fisheries Society* **130**, 501–507.
- Mohler, J. W. (1997). Immersion of larval Atlantic salmon in calcein solutions to induce a non-lethally detectable mark. *North American Journal of Fisheries Management* **17**, 751–756.
- Mohler, J. W. (2003). Producing fluorescent marks on Atlantic salmon fin rays and scales with calcein via osmotic induction. *North American Journal of Fisheries Management* **23**, 1108–1113.
- Negus, M. T. & Tureson, F. T. (2004). Retention and nonlethal external detection of calcein marks in rainbow trout and Chinook salmon. *North American Journal of Fisheries Management* **24**, 741–747.
- Newcombe, R. G. (1998). Two-sided confidence intervals for the single proportion: comparison of seven methods. *Statistics in Medicine* **17**, 857–872.
- Simon, J., Dörner, H. & Richter, C. (2009). Growth and mortality of European glass eel *Anguilla anguilla* marked with oxytetracycline and alizarin red. *Journal of Fish Biology* **74**, 289–295.
- Smith, J. E., Macreadie, P. I. & Swearer, S. E. (2010). An osmotic induction method for externally marking saltwater fishes, *Stigmatopora argus* and *Stigmatopora nigra*, with calcein. *Journal of Fish Biology* **76**, 1055–1060.
- Strickler, G. S. (1959). Use of the densitometer to estimate density of forest canopy on permanent sample plots. *USDA Forest Service Research Note* **180**.
- Stubbing, D. N. & Moss, R. D. (2007). Success of calcein marking via osmotic induction in brown trout fry, *Salmo trutta*. *Fisheries Management and Ecology* **14**, 231–233.

### Electronic References

- Christensen, R. H. B. (2012). *ordinal: Regression Models for Ordinal Data*. R Package Version 2012.09-11. Available at <http://www.cran.r-project.org/package=ordinal/>
- Giraudoux, P. (2012). *pgirmess: Data Analysis in Ecology*. R Package Version 1.5.4. Available at <http://CRAN.R-project.org/package=pgirmess/>

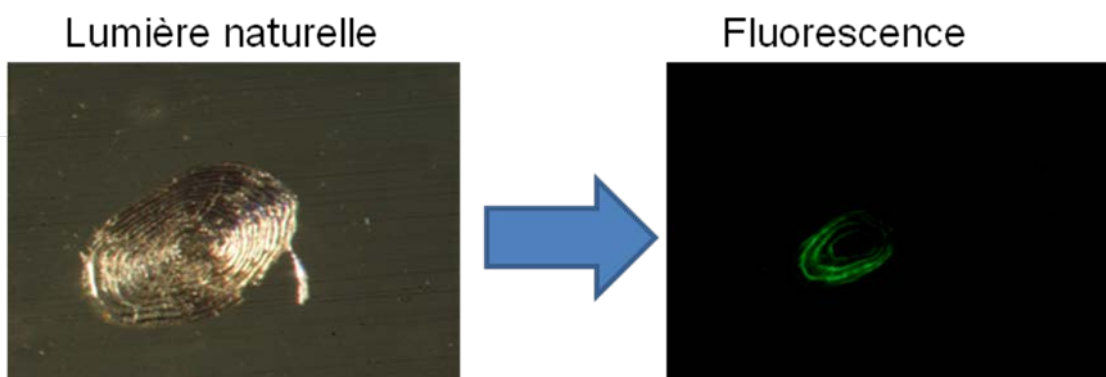
#### 5.2.4. Résultats complémentaires

##### 5.2.4.1. Rétention dans les écailles

###### - Préparation et analyse

Des prélèvements d'écailles sur des poissons marqués ont été effectués au cours des tests en pisciculture pour chacun des trois traitements ainsi que sur des poissons non marqués ( $n = 30$  par traitement), 3 et 6 mois après marquage. Les écailles ont dans un premier temps été rincées avec de l'eau savonneuse pour les débarrasser de leur excédent de mucus, puis triées pour ne sélectionner que les écailles non régénérées (10 écailles conservées). Les écailles ont ensuite été placées entre deux lames, puis observées sous loupe à épifluorescence Nikon SM7 (**Figure 14**), équipé d'un bloc optique GFP (Green Fluorescent Protein) induisant une longueur d'onde d'excitation de 480 nm, et équipé d'un filtre d'émission à 520 nm (Bioimaging Center, Université de Genève II). Parallèlement, des observations à l'aide du détecteur SE-MARK ont été effectuées sur ces mêmes individus pour détecter d'éventuelles marques fluorescentes sur les nageoires et la tête.

Des analyses similaires ont été réalisées lors des échantillonnages sur la Drize (campagne Drize1). Des prélèvements d'écailles ont été effectués sur des poissons marqués, 3 et 12 mois après marquages lors de pêches électriques. A la suite d'une pollution dans le secteur aval de la rivière en avril 2009 (soit 9 mois après marquage), 57 cadavres de truites marquées ont été récoltés, et ainsi des écailles ont pu être prélevées. Pour chaque écaille l'intensité de la fluorescence a été notée, selon 3 niveaux (nette, faible ou nulle). Des observations complémentaires ont été réalisées à l'aide du détecteur SE-MARK sur la tête et les nageoires.



**Figure 14 : Visualisation de la fluorescence dans une écaille de truite marquée à la calcéine (gross. X 40 ; photos J. O'Rourke et A. Richard)**

*- Tests en pisciculture*

Les résultats des analyses n'ont pas montré de différences significatives entre les 3 traitements après 3 mois ( $\chi^2 = 1.15$  ;  $p = 0.563$ ) et 6 mois ( $\chi^2 = 1.87$  ;  $p = 0.392$ ). Au total 65.6% des individus échantillonnés présentaient des écailles fluorescentes après 3 mois (**Tableau 6**). Cette proportion a significativement chuté après 6 mois ( $\chi^2 = 15.03$  ;  $p < 0.001$ ), avec une fluorescence détectable chez seulement 36.7% des individus échantillonnés.

**Tableau 6 : Nombre et pourcentage de truites marquées présentant des écailles fluorescentes, 3 mois et 6 mois après marquage**

Traitement	Écailles		Tête et nageoires	
	3 mois	6 mois	3 mois	6 mois
Témoin	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)	0 (0%)
T0.5-3.5	22 (73%)	13 (43%)	30 (100%)	30 (100%)
T0.5-7	20 (67%)	9 (30%)	30 (100%)	30 (100%)
T1-3.5	17 (57%)	11 (37%)	30 (100%)	29 (97%)

A l'inverse, la rétention était de 100% au niveau des rayons de nageoires et de la tête, excepté pour le traitement T1-3.5 après 6 mois, pour lequel un individu avait perdu sa fluorescence.

*- Tests in situ*

Les analyses des écailles collectées 3 mois après marquage ont révélé 100% d'individus marqués, dont 96.6% présentant une marque nette (**Tableau 7**).

**Tableau 7 : Evolution du pourcentage de truites marquées puis relâchées dans la Drize, présentant des écailles fluorescentes.**

Temps (mois)	N	Marque nette	Marque légère	Pas de marque
3	117	96.6%	3.4%	0.0%
9	57	78.9%	5.3%	15.8%
12	87	23.0%	13.8%	63.2%

Après 12 mois, une majorité d'individus n'avait plus de fluorescence détectable dans les écailles. Dans le même temps, 98.2% des individus collectés lors de la pollution à 9 mois et 98.9% des individus capturés à 12 mois présentaient des marques nettes dans les rayons de nageoires.

## 5.2.4.2. Tests dans d'autres cours d'eau

Les premiers essais de marquages à la calcéine ont été réalisés dans la rivière Drize (GE) en 2008 (campagne Drize1). Le 16 juillet 2008, 5'200 juvéniles ont été marqués à la calcéine selon le traitement T1-3.5 et déversés dans la Drize. Des pêches de recapture ont été effectuées après 3 mois, puis tous les ans, chaque été. Une seconde campagne de marquage et d'alevinage a été effectuée en 2010 sur cette même rivière (campagne intégrée dans l'article 2). Trois autres cours d'eau ont également fait l'objet de déversements de juvéniles marqués à la calcéine : le Nozon (affluent du Talent), la Brine (affluent du lac de Neuchâtel) et l'Overan (affluent du Borne, Haute-Savoie, France), selon le protocole T0.5-7 (détails dans l'article 4). Du fait de l'impossibilité de se procurer de la calcéine chez le même fournisseur, deux lots ont été utilisés :

- Riedel-de-Haën™ (calcéine 1) : lot utilisé pour les expérimentations (pisciculture et *in situ*) détaillées dans l'article 2.
- Sigma-Aldrich (calcéine 2) : lot utilisé pour les marquages sur la Drize (campagne Drize1), la Brine, le Nozon et l'Overan.

Le taux de rétention et l'intensité de la fluorescence ont été déterminés (Figure 15) selon les modalités détaillées dans l'article 2. L'évaluation de l'intensité de la fluorescence n'a pas été réalisée lors de la première campagne de marquage sur la Drize ; pour cette campagne seule la présence / absence de la marque a été reportée.

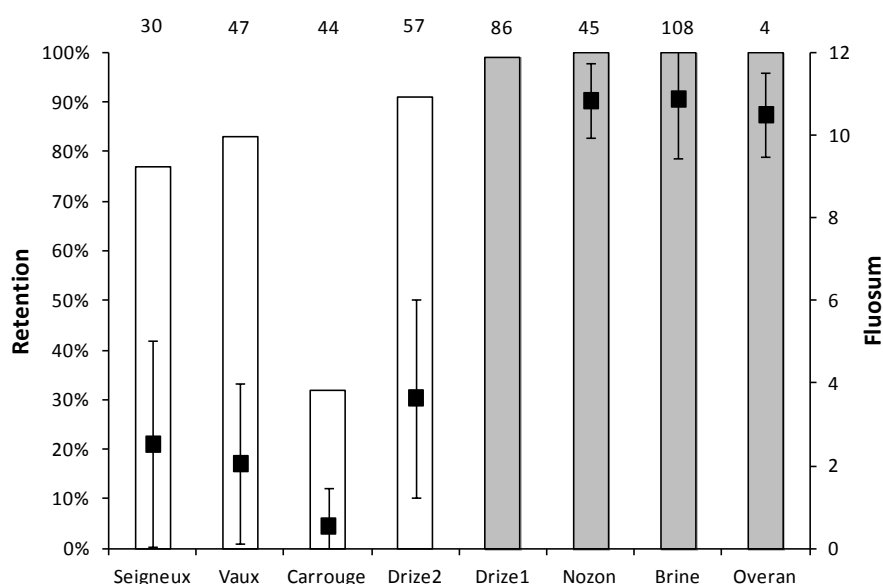


Figure 15 : Taux de rétention de la fluorescence par rivière en fonction de l'origine de la calcéine (barres vides : calcéine 1 ; barres grisées : calcéine 2) et intensité moyenne ( $\pm$  écart type) de la fluorescence ou Fluosum (■), 12 mois après marquages à la calcéine dans 7 rivières (dont 2 campagnes pour la Drize). L'intensité de fluorescence n'a pas été évaluée lors de la campagne Drize1.

Les résultats de ces différentes études indiquent une bonne rétention de la fluorescence (> 75%) dans 7 des 8 campagnes de marquages réalisées (**Figure 15**). Les taux de rétention et l'intensité de fluorescence sont nettement supérieurs dans le cas des marquages réalisés avec la calcéine 2 (99% ou 100% de rétention après un an pour les quatre rivières).

#### 5.2.4.3. *Dosage de la calcéine dans les tissus*

L'essai a été réalisé à la pisciculture de Rives (Thonon-les-Bains) et a porté sur 360 alevins de truite ( $L_T = 35.4 \pm 15.0$  mm). La moitié de l'effectif a été marquée selon le traitement T0.5-7 (immersion pendant 7 minutes dans une solution de calcéine à 0.5%) à partir de la calcéine 1 ; l'autre moitié a été conservée comme lot témoin et non marqué. Dix individus par lot ont été sacrifiés immédiatement après marquage, puis après 1 mois, 9 mois et 12 mois. Des prélèvements de muscle (avec peau et écailles) ont été réalisés sur chaque individu de telle sorte à obtenir une masse de tissu comprise entre 100 et 600 mg. Pour les petits individus (sacrifiés après 0 et 1 mois), un seul prélèvement a été effectué. Pour les plus gros (9 et 12 mois), 3 prélèvements ont été effectués : derrière la tête, entre la dorsale et la pelvienne et à proximité de la nageoire caudale. En raison du coût élevé des analyses, seule une partie des poissons témoins a été analysée (**Tableau 8**).

Afin d'analyser la teneur en calcéine dans les poissons marqués, une méthode de dosage a été élaborée par le laboratoire de chimie analytique de la HES-SO Valais (Suisse). Une analyse HPLC-RP avec détection par fluorescence a été mise en place sur un système Agilent LC 1200 (Agilent, Santa-Clara, CA, USA). Les conditions ont été développées sur une colonne C18 Phenomenex Kinetex 2.6  $\mu\text{m}$  (150x4.60mm, 00F-4462-E0) à un débit de 0.6mL/min pour un volume d'injection de 10  $\mu\text{L}$ . Le gradient de la phase mobile est composé d'acétonitrile (LabScan, PLC73\_\_X) et d'eau (Fluka, 95304) suivant un gradient commençant à 20% acétonitrile pour finir à 45 min avec 80% acétonitrile.

Chaque prélèvement a été dissous pendant 30 min dans 1mL d'une solution NaOH 2% sous agitation, de manière à favoriser la solubilité des tissus et augmenter la fluorescence générée par la calcéine. Le mélange a été centrifugé pour ne conserver que 100  $\mu\text{L}$  du surnageant, transféré dans un puits d'une microplaque 96 puits (Thermo Fisher, Nunc non-treated black plate, p/n : 237108). La mesure de la fluorescence spécifique à la calcéine a été effectuée à une longueur d'onde d'excitation de 490 nm et d'émission de 520 nm sur un lecteur microplaque (Tecan Infinite M200 pro, Tecan, Suisse).

Afin de déterminer une courbe de calibration et donc les paramètres limite de détection (LOD) et limite de quantification (LOQ), une solution de calcéine de concentration connue est ajoutée dans la chair avant la préparation d'échantillon d'un poisson contrôle. Puis analysée suivant la méthode décrite ci-dessus. La variabilité de l'auto-fluorescence des poissons ne pouvant être négligée, il est important de mesurer systématiquement des poissons non marqués (témoins). La LOQ a été calculée à 30 ng/g et la LOD à 10 ng/g.

**Tableau 8 : Bilan des concentrations en calcéine mesurées par HPLC-RP dans des chairs de truites (en ng par gramme de tissu) au cours du temps**

Temps après marquage (mois)	n	$L_T$	Nombre de prélèvements / individu	Concentration de calcéine (ng/g)
0				
- marqués	8	$34.7 \pm 1.5$	1	$463 \pm 92$
- non marqués	2		1	<10
1				
- marqués	10	$41.7 \pm 3.0$	1	<30
- non marqués	3	$44.1 \pm 5.2$	1	<10
9				
- marqués	6	$135 \pm 20$	3	<10
- non marqués	1	163	3	<10
12				
- marqués	6	$136 \pm 20$	3	<10
- non marqués	1	147	3	<10

Les résultats indiquent une métabolisation rapide de la calcéine dans les structures calcifiées, puisque les résidus ne sont plus quantifiables dans les chairs de poissons marqués après un mois. Les valeurs mesurées sont supérieures à celles obtenues par Bart *et al.* (2001), probablement en raison de l'utilisation de l'induction osmotique, qui augmente sensiblement la quantité de calcéine absorbée. Ces analyses ont été transmises au Service de la Consommation et des Affaires Vétérinaires (SCAV), et constituent une première étape en vue d'une standardisation de la méthode.

#### 5.2.5. Conclusion

**Les expériences de marquages à la calcéine ont montré la fiabilité de la technique pour des marquages de truitelles au stade de pré-estivaux ou d'estivaux (4 à 5 mois après émergence) et pour des études d'une année dans des cours d'eau ombragés (taux d'ombrage > 80%). La**

calcéine est rapidement fixée au niveau des structures calcifiées et s'élimine en quelques semaines des tissus consommables. La rétention de la fluorescence est meilleure dans les rayons de nageoire que dans les écailles. L'observation visuelle *in situ* à l'aide du détecteur portable est à l'heure actuelle la méthode la plus appropriée pour la détection, bien qu'elle requière une certaine expérience de l'observateur pour distinguer l'autofluorescence de la fluorescence émise par la calcéine.

### 5.3. Marquage individuel : Evaluation de l'effet des marquages PIT Tag sur les 0+ de truite

#### 5.3.1. Contexte de l'étude

Les seules méthodes de marquage individuel à la fois simples à mettre en œuvre et offrant un nombre illimité d'identifiants sont les Coded Wire Tags (CWT) et les PIT tag. Or, pour les poissons de petite taille, les CWT ne peuvent pas être lus sans sacrifice des individus (Peterson *et al.*, 1994). A l'inverse, la miniaturisation des PIT tag rend possible le marquage de juvéniles (0+) et la détection sur individus vivants. Depuis leurs premières utilisations dans le milieu des années 80s, les PIT tag ont permis des recherches innovantes et des avancées majeures sur la connaissance des traits biologiques de nombreuses espèces animales (Gibbons et Andrews, 2004). Les premières utilisations de PIT tags sur des animaux sauvages ont été réalisées sur des poissons, avec pour objectif de mesurer leurs mouvements (Prentice *et al.*, 1990b). Par la suite, les applications se sont largement développées, notamment pour évaluer les taux de croissance individuels, les structures en âge des populations, pour examiner des comportements ou encore des interactions entre individus (Gibbons et Andrews, 2004). Ces différentes applications sont accompagnées d'avancées technologiques dans le développement d'outils de détection à distance. Des systèmes de détection fixes autonomes et alimentés sur secteur ou sur batteries (Brännäs *et al.*, 1994 ; Zydlewski *et al.*, 2001) ont été développés ainsi que des systèmes de détection portables (Roussel *et al.*, 2000 ; Cucherousset *et al.*, 2005 ; Hill *et al.*, 2006).

Il existe deux types de technologie PIT : le « Full-Duplex » (FDX) et le « Half-Duplex » (HDX). La technologie FDX s'est développée dans les années 80. Le lecteur de PIT tag génère un champ magnétique continu ; il fournit de l'énergie au tag qui restitue une réponse instantanée (Prentice *et al.*, 1990a). Les tags FDX présentent l'avantage d'être plus petit (jusqu'à 8.5 mm), mais la distance de détection est relativement courte (quelques cm), et les antennes sont très sensibles aux interférences électriques. La technologie HDX s'est développée plus récemment. Les systèmes HDX séparent les périodes de transmission et de réception du lecteur. Les tags HDX sont équipés d'un condensateur ; ils stockent l'énergie reçue avant de la restituer sous la forme d'un signal intense. Ce système présente l'avantage d'augmenter de manière significative la distance de détection ; toutefois, les transpondeurs sont plus grands (23 et 32 mm). Depuis 2011 cependant, des PIT tags HDX 12 mm sont disponibles. La technologie HDX présente en outre un avantage certains concernant les systèmes de détections (antennes fixes et mobiles), plus simples à mettre en œuvre et moins sensibles aux interférences et aux vibrations (Warren Leach, Comm. Pers.).



Il n'existe pas de différence visible entre les transpondeurs FDX et HDX de même taille ; les tests réalisés à partir de tags FDX sur la survie ou la rétention après marquage sont donc transposables aux tags HDX. Les effets de l'implantation de tags sur la survie, la croissance ou la rétention a fait l'objet de nombreuses études, en particulier sur les stades juvéniles des salmonidés (Prentice *et al.*, 1990a ; Ombredane *et al.*, 1998 ; Gries and Letcher, 2002 ; Dare, 2003 ; Bateman et Gresswell, 2006 ; Acolas *et al.*, 2007). Le ratio entre la masse de la marque implantée et celle de l'individu à marquer peut être important pour les petits individus. Un ratio pondéral « tag-to-body » de 2% était couramment considéré comme une limite supérieure pour l'implantation de marques internes type PIT tag (Winter, 1983), bien que ce seuil ait été depuis critiqué (Brown *et al.*, 1999). Le seuil admissible dépend en effet de l'espèce-cible, de la méthode de marquage et des objectifs de l'étude.

Des tags de 23 mm ont été implantés dans des juvéniles de truites arc-en-ciel *Oncorhynchus mykiss* de taille (longueur à la fourche, LF) comprise entre 73 et 97 mm avec des effets négatifs à court terme sur la survie et la croissance (Bateman et Gresswell, 2006). Avec des tags FDX de 11 mm, des 0+ de truites (LF comprise entre 55 et 127 mm) ont pu être marqués sans effet significatif ni sur leur survie ni sur leur croissance (Ombredane *et al.*, 1998). Sur des 0+ de truite de plus petite taille (LF comprise entre 41 et 70 mm) marqués par PIT tags 11.5 mm, Acolas *et al.* (2007) ont modélisé les taux de survie et de rétention du tag en fonction de la taille initiale. Les individus de plus de 52 mm LF avaient un taux de survie de 95% et un taux de rétention supérieur à 70%. Toutefois, cette étude a été réalisée par un unique opérateur, et les tags ont été implantés par injection. D'autres études ont eu recours à l'implantation chirurgicale (Gries et Letcher, 2002 ; Sigourney *et al.*, 2005). Dans l'optique de marquages à large échelle, des expériences complémentaires sont nécessaires pour évaluer l'effet du mode d'implantation, ainsi que l'effet opérateur.

### 5.3.2. Résumé

Les effets de l'implantation de PIT tag HDX 12 mm dans la cavité générale de 0+ de truites ont été analysés (**Figure 16**). Deux méthodes d'implantation (injection directe ou incision chirurgicale) ont été pratiquées par deux opérateurs, et les effets induits sur la survie, la rétention du tag et la croissance ont été observés en pisciculture pendant 60 jours. Deux classes de tailles (longueur totale, LT) ont été considérées : les petits (50-55 mm) et les grands individus (56-63 mm).

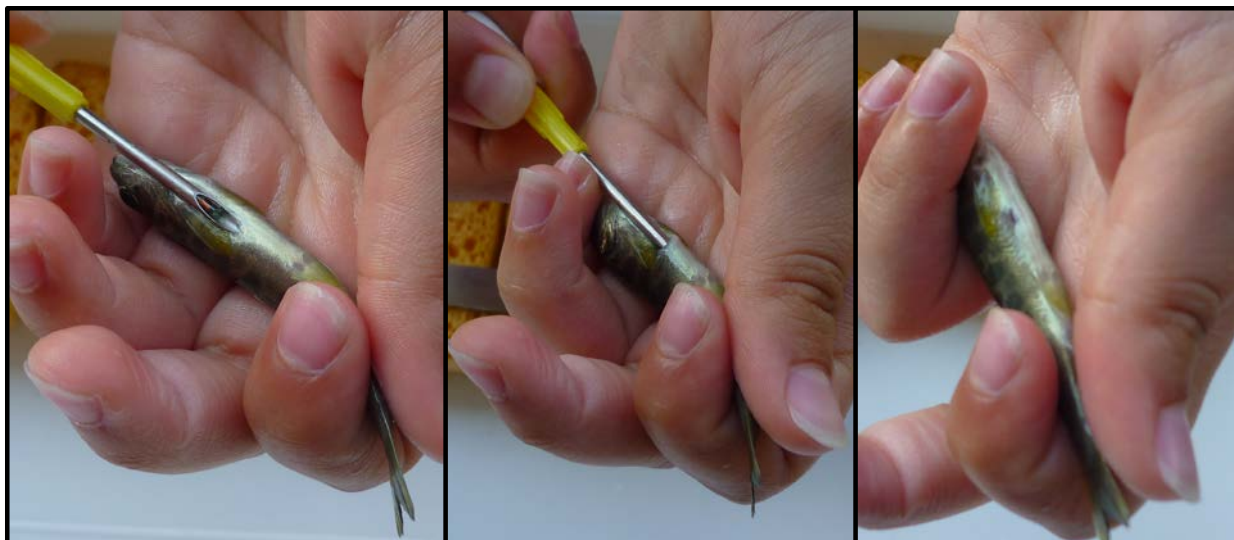


Figure 16 : Implantation d'un PIT tag par injection directe dans un juvénile de truite de 60 mm (Photos : J. O'Rourke)

Pour la classe  $LT \leq 55$  mm, la survie à 60 jours était significativement plus faible pour les poissons marqués que pour les individus non marqués (respectivement 80.7% et 91.2%), différait significativement entre les deux opérateurs, mais n'était pas influencée par la technique d'implantation. Pour cette classe de taille, la rétention du tag était meilleure après injection qu'après implantation chirurgicale (respectivement 89.4% et 69.4%) et différait entre opérateurs. La croissance en taille et la croissance pondérale à 30 et 60 jours post-marquages ont été significativement ralenties. Ainsi à 60 jours la taille moyenne était de  $76.5 \pm 8.4$  mm pour les poissons marqués et  $81.2 \pm 7$  mm pour le lot témoin. En outre, le taux de croissance individuel spécifique (Specific Growth Rate, SGR) des poissons marqués différait en fonction des opérateurs.

Au contraire, pour les individus plus grands ( $LT > 55$  mm), ni la méthode d'implantation ni l'opérateur n'ont affecté la survie (survie moyenne = 93.2%), la rétention du tag (rétention moyenne = 86.6%) ou le taux de croissance (SGR moyen =  $1.07 \pm 0.48\%$  pendant les 30 premiers jours). Une légère baisse de la croissance en taille a été constatée à 30 jours, mais a été compensée par la suite puisqu'aucune différence de taille entre poissons marqués et non marqués n'a été détectée à 60 jours.

Ces résultats suggèrent que l'implantation de PIT tag 12 mm dans la cavité générale de jeunes salmonidés de taille inférieure à 55 mm peut avoir des effets notables sur leur survie, la rétention de la marque et la croissance des individus marqués. Ces effets sont d'intensité variable en fonction de la méthode d'implantation et de l'opérateur. L'utilisation des tags de 12 mm n'est donc pas recommandée pour les individus de taille inférieure à 55 mm.



Contents lists available at SciVerse ScienceDirect

Fisheries Research

journal homepage: [www.elsevier.com/locate/fishres](http://www.elsevier.com/locate/fishres)

## Effects of passive integrated transponder tagging methods on survival, tag retention and growth of age-0 brown trout



Alexandre Richard<sup>a,b,\*</sup>, Jane O'Rourke<sup>a</sup>, Arnaud Caudron<sup>b,c</sup>, Franck Cattaneo<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Hepia, University of Applied Sciences of Western Switzerland, Earth Nature Environment Institute, Route de Presinge 150, 1254 Jussy (GE), Switzerland

<sup>b</sup> INRA, UMR 0042 Carrtel, F-74203 Thonon, France

<sup>c</sup> Fédération de Haute-Savoie pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, Le Villaret, 2092 route des Diacquenods, 74370 St-Martin Bellevue, France

### ARTICLE INFO

#### Article history:

Received 21 November 2012

Received in revised form 26 February 2013

Accepted 3 March 2013

#### Keywords:

PIT tag implantation

Survival

Growth

Retention rate

Tagger effect

### ABSTRACT

We evaluated the effect of 12-mm passive integrated transponder (PIT) tag implantation on age-0 brown trout *Salmo trutta*. The effects of implantation method (i.e. surgical incision or injection) and individual tagger on survival, tag retention and growth were assessed during a 60-day hatchery experiment. Two size classes of fish (total length) were considered: small (50–55 mm) and large (56–63 mm). For fish  $\leq 55$  mm, survival rate at 60 days was lower for tagged than for control fish (80.7 vs 91.2%, respectively), varied between taggers, but was not affected by the implantation method. For this size class injection resulted in a higher retention rate than surgical implantation (89.4 vs 69.4%, respectively); tag retention also varied among the individual taggers. The growth in length and weight of fish from this class was significantly impaired by tagging at 30 and 60 days (e.g. mean  $\pm$  SD length at 60 days = 76.5  $\pm$  8.4 mm for tagged fish vs 81.2  $\pm$  7.9 mm for control), and individual specific growth rates (SGR) of tagged fish differed between taggers. In contrast, for larger fish ( $>55$  mm), neither implantation method nor tagger affected survival (mean = 93.2%), tag retention (mean = 86.6%), and growth rate (mean  $\pm$  SD specific growth rate = 1.07  $\pm$  0.48% during the first 30 days). A slight slowdown in growth (length) appeared within 30 days post-tagging but was compensated at 60 days. Results suggest that implanting 12-mm PIT tags in salmonids smaller than 55 mm (TL), by different taggers and using either surgery or injection, may have significant effects on survival, tag retention, and growth.

© 2013 Elsevier B.V. All rights reserved.

### 1. Introduction

Understanding the underlying regulating processes during early life stages is critical for sound ecological knowledge of population dynamics and for management purposes. However, few tagging techniques are currently available to investigate the behavior of young-of-the-year fish (Skalski et al., 2009). Passive integrated transponder (PIT) tags are commonly used to assess individual survival, migration and growth. For more than a decade, 12-mm tags have been tested on various salmonid species such as steelhead *Oncorhynchus mykiss* (Prentice et al., 1990a; Meyer et al., 2011), Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Prentice et al., 1990a; Knudsen et al., 2009), Atlantic salmon *Salmo salar* (Gries and Letcher, 2002), brook trout *Salvelinus fontinalis* (Dieterman and Hoxmeier, 2009) or brown trout *Salmo trutta* (Ombredane et al., 1998; Cucherousset et al., 2006; Acolas et al., 2007; Teixeira

and Cortes, 2007). Though 9-mm tags are available, their limited detection range (i.e. 10–14 cm for underwater antennas) restricts their use to studies in shallow streams (Dixon and Mesa, 2011) and recapture experiments. The recent development of the half-duplex (HDX) technology enables 12-mm tags to be detected up to 60 cm (Texas Instrument, datasheet TRPGR30TGC), increasing their potential for studying fish behavior at early life stage *in natura* (e.g. Cucherousset et al., 2006; Teixeira and Cortes, 2007) with the use of fixed and/or mobile antennas.

The effects of PIT tagging have been well documented on salmonids larger than 55 mm (Prentice et al., 1990a; Ombredane et al., 1998; Dare, 2003; Cucherousset et al., 2005; Dieterman and Hoxmeier, 2009), but few studies focused on smaller fish. In a laboratory experiment on juvenile brown trout ranging between 41 and 70 mm fork length (FL), Acolas et al. (2007) showed a survival rate of 95%, a retention rate of 70%, and no growth alteration for fish larger than 52 mm FL. While tag injection has been favored in most studies on age-0 salmonids (Prentice et al., 1990a; Ombredane et al., 1998; Acolas et al., 2007; Brakensiek and Hankin, 2007; Acolas et al., 2011) surgical implantation was only reported on fish larger than 60 mm (Gries and Letcher, 2002; Sigourney et al., 2005). However, the potential effects of both implantation methods on survival and

\* Corresponding author at: Hepia, University of Applied Sciences of Western Switzerland, Earth Nature Environment Institute, Route de Presinge 150, 1254 Jussy (GE), Switzerland. Tel.: +41 22 546 68 64; fax: +41 22 546 68 14.

E-mail address: alexandre.richard@hesge.ch (A. Richard).

growth are not well known. For instance, surgical implantation was shown to induce lower mortality than injection on silvery minnow *Hybognathus amarus* (Archdeacon et al., 2009) ranging between 45 and 90 mm standard length.

For increasingly common large-scale studies, the required tagging effort can be very high and cannot be performed by a unique tagger. In a tagging project on 145,000 juvenile spring Chinook salmon, Dare (2003) related the higher tag loss rate at the start of the tagging process (1.15% after 48 h vs 0.06% in subsequent marking) with the initial lack of experience of the personnel. Meyer et al. (2011) showed that rainbow trout longer than 100 mm marked by experienced taggers had significantly higher retention rates than those marked by inexperienced ones, even if the retention rates remained high in both cases (98% and 95% respectively).

In this study, we simultaneously tested the effects of tag implantation method and tagger on survival, retention rate and growth rate of age-0 brown trout. Our results aimed at providing guidelines for an acceptable tagging protocol for small trout, which is a prerequisite to carry out large-scale tagging campaigns in the field.

## 2. Material and Methods

### 2.1. Experimental design

The experiment took place at the French hatchery of Rives (Thonon-les-Bains, France). Tagging started on 27 July 2011 on first hatched fry (17 February 2011, median hatching date). The minimum size for the experiment was 50 mm total length (TL), as preliminary trials highlighted the difficulty to implant 12-mm tags in smaller trout. A batch of 360 fingerlings was used, with TL ranging between 50 and 63 mm (mean  $\pm$  SD = 55.6  $\pm$  2.6 mm). Fish were sorted according to their size into two length classes (180 fish per class): 50–55 mm (mean  $\pm$  SD = 53.6  $\pm$  1.4 mm) and 56–63 mm (mean  $\pm$  SD = 57.6  $\pm$  1.8 mm). Mean weights were 1.57 g (range = 1.2–2.0, SD = 0.16) and 1.99 g (range = 1.6–2.9, SD = 0.25) for the small and large fish group respectively, and significantly differed ( $t = 19.16$ ,  $p < 0.001$ ). In each size class, one-third of the fish (i.e.  $n = 60$  fish) was not tagged (control), one-third was tagged by surgical implantation ( $n = 60$ ), and one-third was tagged by injection ( $n = 60$ ). Two taggers (tagger1 and tagger2), having both tagged 200–300 fish in preliminary tests using both methods, each marked 30 fish per tagging procedure. In each length class, individuals were randomly assigned to one treatment, thereafter defined as a tagger  $\times$  an implantation method (4 treatments). After tagging, fish were dispatched in four rectangular tanks (2.4 m  $\times$  0.55 m, Vol. = 0.2 m<sup>3</sup>), with two tanks per length class, each one containing a mix of the different treatments (90 fish per tank, i.e. 15 fish per treatment, except 30 for the control).

### 2.2. Tagging method and rearing

All 360 fish were first anesthetized using a 10% clove oil stock solution (Keene et al., 1998), dissolved in water at a final eugenol concentration of 30–35 ppm. A maximum of five fish were bathed simultaneously for about 3 min, to prevent overexposure. Each one was measured ( $\pm 1$  mm) and weighed ( $\pm 0.1$  g). A total of 240 fish were implanted with half duplex PIT tags (Texas Instrument; model TRPGR30TGC; 134.6 kHz; 12 mm  $\times$  2.15 mm, 0.1 g in air), while the 120 remaining fish were kept for control. Direct injection (Prentice et al., 1990b) was done with a lock needle equipped with a plunger and mounted on a plastic injector. Surgical implantation (Baras et al., 1999) consisted of a preliminary short incision (2 mm max) with a scalpel, before introducing the tag with the lock needle. In this case, the needle was only used as a guide to ensure sterile conditions. Injection and incision were both done just posterior to the

insertion of the pectoral fin, close to the mid-ventral line (Prentice et al., 1990b). All needles and tags were disinfected in a 70% ethanol solution for at least 10 min before operation and throughout the tagging (Wagner et al., 2011), therefore 10 different needles were used. The scalpel was also plunged in ethanol between two markings. Handling time varied according to fish size and tagger, but ranged between 30 and 60 s. After implantation, the wound was not sutured, and fish were immediately released in their final tank for recovery. At the start of the experiment, tag to body weight ratio in air ranged between 5.0 and 7.7% (mean  $\pm$  SD = 6.5  $\pm$  0.6%) for small fish, and between 3.4 and 6.3% (mean  $\pm$  SD = 5.1  $\pm$  0.6%) for large ones.

Fish were fed every 2 days with pellets (Inicio plus 801, 1.5 mm, BioMar, contents = 54% protein, 18% lipids, 11% N-free extract) slowly distributed by automatic feeders. Food ration was approximately 3.0% of total body weight during the first month (small ration so as to prevent disease proliferation), then *ad libitum* until the end of the experiment. Fish feeding was not interrupted before tagging to mimic eating habits of wild fish. Water was supplied from a natural spring, and did not re-circulate (flow = 1.1 m<sup>3</sup>/h). Temperature was recorded every day and ranged between 13 °C and 14 °C over the period (mean = 13.35 °C). Oxygen concentration was regularly checked, and remained in the range of tolerance for brown trout (>8 mg/L). Tanks were cleaned every day, dead fish removed, measured and weighed, and assigned to their treatment. Furthermore, the bottom of each tank was screened for any lost tags. After 30 and 60 days, all fish were anesthetized, measured, weighed and scanned with a handheld tag detector. The presence of a scar was noted, allowing the distinction between control and fish that lost their tag.

### 2.3. Data analysis

Tag retention was calculated as the percentage of fish that retained their tag, relative to the number of live fish tagged. Survival was the percentage of live fish relative to the number of fish initially tagged. Because we mixed different treatments in each tank, we could not assign to their initial treatment fish that died but that had previously shed their tag. We chose not to account for those fish in survival calculation, as their low number only marginally affected the survival estimates (6 fish died over 35 fish that lost their tag). For tagged fish, specific growth rate (SGR) was individually computed over two periods (SGR1 from 0 to 30 days and SGR2 from 30 to 60 days post-tagging) using the following formula (Busacker et al., 1990):  $SGR (\%) = \log_e (W_{t2}/W_{t1}) / (t2 - t1) \times 100$ , with  $W_{t1}$  and  $W_{t2}$  the weights (g) of a fish at time  $t1$  and  $t2$ . PIT tag weight (0.1 g) was removed from all fish weights at recapture.

As control fish were not individually identifiable, survival and growth of tagged fish were first compared with untagged fish. Survival was analyzed using  $2 \times 2$  contingency tables and Barnard's unconditional tests with Wald ( $W$ ) statistics (Barnard, 1945; "Barnard" R package), which are more powerful than Fisher's exact tests for two binomial proportions (Mehta and Senchaudhuri, 2003). Log-transformed TL and weights were considered as proxies for growth to compare tagged to control fish. For this purpose, we used analyses of variance (ANOVA), with tagging and tank as fixed effects at 0, 30 and 60 days after tagging.

Generalized linear mixed models (GLMM) on a binomial probability distribution (logit model) were implemented to analyze survival and tag retention. SGR was analyzed using linear mixed models (LMM) on repeated measures (0–30 days, and 30–60 days post-tagging). For both GLMM and LMM, tagger and implantation method (and time in LMM) were treated as fixed effects. Tank was considered as a random effect. The significance of the variables was tested using likelihood ratio tests, compared to a  $\chi^2$  distribution (LR tests, Pinheiro and Bates, 2000). Residuals for linear mixed

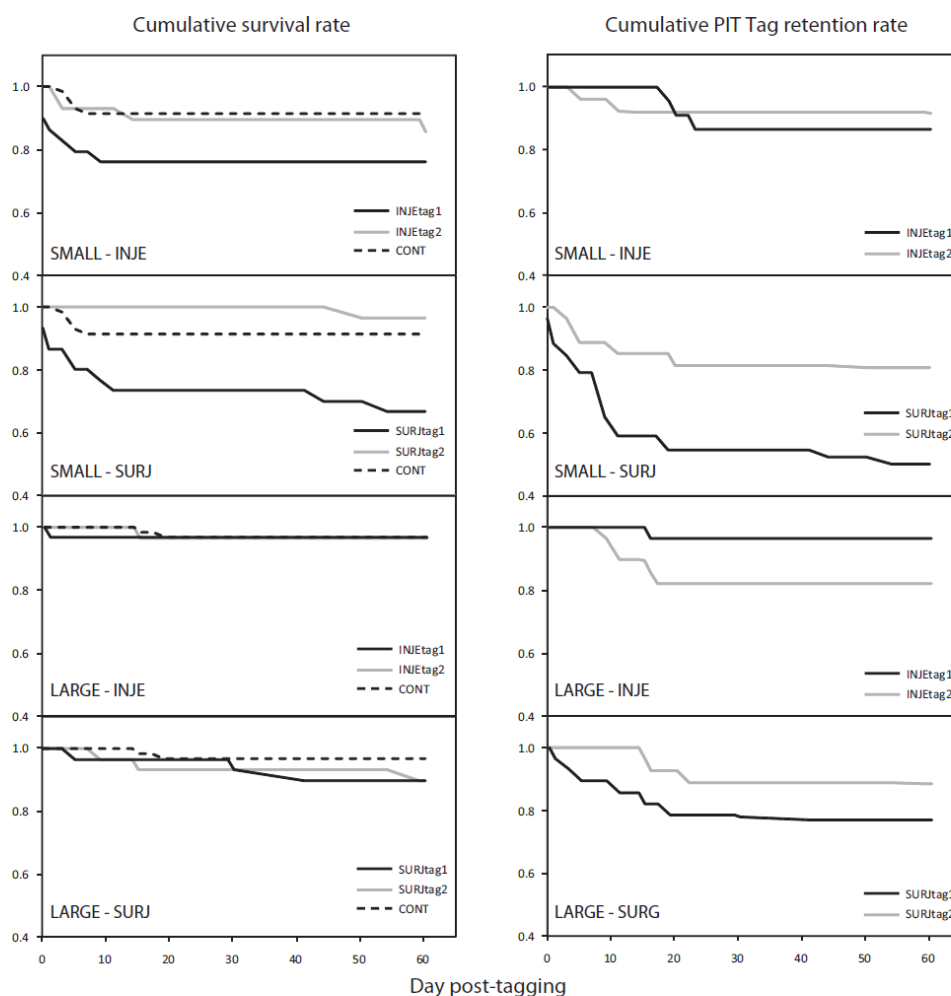


Fig. 1. Cumulative survival rate (left) and cumulative PIT tag retention rate (right), until 60 days post-tagging, for small fish and large fish. For each length class, survival and tag retention are plotted according to the method of tag implantation: injection (INJE) and surgical implantation (SURJ). Black line and gray line represent respectively taggers 1 and 2; control (CONT) is figured by a dashed line.

models and ANOVAs were checked and complied with assumptions of normality and homoscedasticity. All statistical analyses were done using Systat 12.0 or R version 2.15.0 ("lme4" package for mixed models), and  $\alpha$  was set to 0.10.

### 3. Results

#### 3.1. Survival

Six fish escaped from their tank before the end of the experiment and were removed from the analysis. Another six fish died of overexposure to anesthetics immediately after the first campaign of measurement (30 days) and were also excluded from survival calculations. A total of 37 fish died during the experiment (excluding the six fish that died after losing their tag). Higher mortalities ( $n = 30$ ; 81.1%) occurred within 30 days of tagging (Fig. 1), with most deaths recorded within the first five days ( $n = 20$ ; 54.1%). From day 31 to day 60 only seven fish died (18.9%).

At the end of the experiment (60 days), mean survival rate was higher for large than for small fish (93.2 and 80.7% respectively, Barnard's test,  $W = -2.82$ ,  $p = 0.006$ , Table 1). Survival of tagged fish did not differ from the control at 30 days ( $W = 1.27$ ,  $p = 0.237$  for small fish;  $W = 0.30$ ,  $p = 0.797$  for large fish), but was lower than the control at 60 days for small fish ( $W = 1.78$ ,  $p = 0.078$ ). For small fish ( $\leq 55$  mm), survival significantly differed between taggers (LR test,  $p = 0.006$ ) but was not affected by the implantation method ( $p > 0.10$ ) and the interaction between the two parameters was not significant (Table 2). For larger fish ( $> 55$  mm), survival was neither correlated to tagger nor to implantation method. Tank effect was not significant in both models ( $p > 0.10$ ).

#### 3.2. Retention

A total of 35 fish shed their tag during the experiment (Table 1). Most rejections occurred within 20 days after tag implantation

**Table 1**

Survival, tag retention, mean total length, mean weight and specific growth rate (SGR) for tagged fish and control, according to size class and treatment (INJE for injection; SURJ for surgical implantation; tag1 for tagger1; tag2 for tagger2).

Size class	Treatment	n	Survival (%) day 30	Survival (%) day 60	Retention (%) day 30	Initial mean TL (mm)	Mean TL (mm) day 30	Mean TL (mm) day 60
≤55 mm	INJEttag1	29	75.9 (22)	75.9 (22)	86.4 (19)	53.2 ± 1.4	60.0 ± 4.0	76.2 ± 9.5
	INJEttag2	28	89.3 (25)	85.7 (24)	92.0 (23)	53.7 ± 1.3	61.9 ± 4.3	77.2 ± 9.0
	SURGtag1	30	73.3 (22)	66.7 (20)	54.5 (12)	53.6 ± 1.1	58.1 ± 3.2	69.8 ± 8.3
	SURGtag2	27	100.0 (27)	96.3 (26)	81.5 (22)	53.9 ± 1.3	61.4 ± 4.0	79.4 ± 4.7
	Total tagged	114	84.2 (96)	80.7 (92) <sup>*</sup>	79.2 (76)	53.6 ± 1.3	60.7 ± 4.1 <sup>***</sup>	76.5 ± 8.4 <sup>**</sup>
	Control	57	91.7 (55)	91.2 (52)	–	53.5 ± 1.6	64.9 ± 3.7	81.2 ± 7.9
>55 mm	INJEttag1	30	96.7 (29)	96.7 (29)	96.6 (28)	57.5 ± 1.7	63.4 ± 4.5	75.8 ± 9.2
	INJEttag2	29	96.6 (28)	96.6 (28)	82.1 (23)	58.2 ± 1.6	65.3 ± 3.0	79.0 ± 5.4
	SURGtag1	29	96.6 (28)	89.7 (26)	78.6 (22)	57.6 ± 1.5	64.0 ± 3.7	77.7 ± 6.5
	SURGtag2	29	93.1 (27)	89.7 (26)	88.9 (24)	57.4 ± 1.8	64.4 ± 3.9	79.3 ± 7.5
	Total tagged	117	95.7 (112)	93.2 (109)	86.6 (97)	57.7 ± 1.7	64.3 ± 3.9 <sup>*</sup>	77.9 ± 7.4
	Control	60	96.7 (58)	96.7 (58)	–	57.6 ± 2.0	65.7 ± 4.5	78.0 ± 8.7

Size class	Treatment	Initial mean weight (g)	Mean weight (g) day 30	Mean weight (g) day 60	SGR1 (%) day 0–30	SGR2 (%) day 30–60
≤55 mm	INJEttag1	1.49 ± 0.13	2.29 ± 0.54	5.04 ± 1.94	1.33 ± 0.67	2.44 ± 0.89
	INJEttag2	1.56 ± 0.13	2.45 ± 0.54	5.20 ± 1.78	1.41 ± 0.76	2.27 ± 0.71
	SURGtag1	1.56 ± 0.14	2.01 ± 0.44	3.73 ± 1.48	0.80 ± 0.70	1.68 ± 0.93
	SURGtag2	1.61 ± 0.18	2.48 ± 0.41	5.45 ± 0.92	1.42 ± 0.52	2.52 ± 0.38
	Total tagged	1.55 ± 0.15	2.35 ± 0.51 <sup>***</sup>	5.03 ± 1.64	1.30 ± 0.68	2.31 ± 0.76
	Control	1.61 ± 0.18	2.73 ± 0.62	5.86 ± 1.96	–	–
>55 mm	INJEttag1	1.94 ± 0.24	2.69 ± 0.62	4.83 ± 1.82	1.03 ± 0.52	1.80 ± 0.69
	INJEttag2	2.09 ± 0.29	2.94 ± 0.54	5.40 ± 1.14	1.09 ± 0.44	2.00 ± 0.30
	SURGtag1	1.98 ± 0.24	2.79 ± 0.55	5.21 ± 1.41	1.01 ± 0.51	1.95 ± 0.49
	SURGtag2	1.96 ± 0.23	2.80 ± 0.54	5.45 ± 1.57	1.14 ± 0.47	2.07 ± 0.62
	Total tagged	1.99 ± 0.25	2.80 ± 0.57	5.20 ± 1.52	1.07 ± 0.48	1.95 ± 0.56
	Control	1.99 ± 0.23	2.83 ± 0.64	5.13 ± 1.74	–	–

The numbers of fish which survived or retained their tag figure in brackets. Values for mean and weight are given as mean ± SD. Statistical significances of ANOVAs (weight and TL) and Barnard's tests (survival) between total tagged fish and control are indicated ("\*\*\*", "\*\*" and "\*" for  $p < 0.001$ ,  $p < 0.01$  and  $p < 0.1$ ).

(Fig. 1): 45.7% within 10 days, 94.3% within 20 days, and the last shed tag was collected on day 23. Therefore tag retention was compared at 30 days (Table 1). Tag retention rate did not significantly differ between the two length classes (79.2% for small fish and 86.6% for large fish, Barnard's test,  $W = 1.43$ ,  $p = 0.175$ ). The overall mean retention rate was 82.9%. For small fish, retention differed according to the implantation method and the tagger (Table 2). Indeed, surgical implantation caused lower tag retention than injection (69.4 and 89.4% respectively, LR test,  $p = 0.014$ ), and fish marked by tagger1 showed a lower retention than those tagged by tagger2 (LR test,  $p = 0.053$ ). Tag retention in the large fish group was neither affected by the tagger nor the implantation method, but the interaction was significant (Table 2). However the full model (incl. interaction) was not different from the null model (LR test,  $\chi^2 = 5.30$ ,  $df = 3$ ,  $p = 0.151$ ).

### 3.3. Growth

At the beginning of the experiment, there was no difference in TL between tagged fish and control for both size classes (Table 1) and no tank effect ( $p > 0.10$ ). For fish ≤ 55 mm, TL of tagged fish was lower than control at 30 days ( $F_{1,133} = 35.03$ ,  $p < 0.001$ ) and 60 days post-tagging ( $F_{1,124} = 9.33$ ,  $p = 0.003$ ), with a significant tank effect at 30 days ( $F_{1,133} = 8.12$ ,  $p = 0.005$ ), but not at 60 days ( $F_{1,124} = 0.04$ ,  $p = 0.835$ ). In the larger size class, marked fish showed lower TL than control after 30 days ( $F_{1,154} = 4.38$ ,  $p = 0.038$ ) but not after 60 days, and the tank effect was not significant ( $p > 0.10$ ). Unlike TL, fish weights of tagged fish were slightly lower than the control at the beginning of the experiment ( $F_{1,179} = 3.57$ ,  $p = 0.060$ ). All other results observed on weight were similar to TL, except at 30 days for larger fish, where weights did not differ ( $F_{1,154} = 0.02$ ,  $p = 0.880$ ).

**Table 2**

Likelihood ratio tests on generalized linear mixed models (survival at 60 days and retention at 30 days) and linear mixed models for repeated measures (SGR, defined for 0–30 days, and 30–60 days). For SGR, only significant interactions are reported. Significant  $p$ -values are in bold. A random tank effect was included but was not significant in either model ( $p > 0.10$ ).

Model	Parameter	df	Small (≤55 mm)		Large (>55 mm)	
			$\chi^2$	$p$	$\chi^2$	$p$
Survival	Tagger	1	7.47	<b>0.006</b>	0.00	0.980
	Implantation method	1	0.00	0.999	2.31	0.128
	Tagger × implantation method	1	2.60	0.107	0.00	0.983
Retention	Tagger	1	3.75	<b>0.053</b>	0.12	0.725
	Implantation method	1	6.03	<b>0.014</b>	0.83	0.363
	Tagger × implantation method	1	0.36	0.550	4.35	<b>0.037</b>
SGR	Time	1	90.94	<b>&lt;0.001</b>	126.93	<b>&lt;0.001</b>
	Tagger	1	3.69	<b>0.055</b>	1.71	0.192
	Implantation method	1	0.48	0.507	0.97	0.325
	Tagger × implantation method	1	3.44	<b>0.063</b>	0.03	0.871
	Tagger × implantation method × time	1	4.84	<b>0.028</b>	0.59	0.444

For both size classes, SGR increased during the second period of the experiment (Table 1), thus time was highly significant in GLMM analyses (Table 2). For small fish, SGR was dependent on tagger (LR test,  $p = 0.055$ ) and two interactions were also significant (tagger  $\times$  implant and tagger  $\times$  implant  $\times$  time). For larger fish, SGR was neither affected by the tagger nor the implantation method ( $p > 0.10$ ).

#### 4. Discussion

This experiment showed contrasted effects of tagger and implantation method on survival, tag retention and growth of age-0 brown trout according to fish size. Survival differed between taggers for small fish but not for larger ones. Survival rates of tagged fish from both size classes remained close to those of the control at 30 days, and then smaller fish displayed a lower survival than the control at 60 days. These results are in accordance with Acolas et al. (2007), who estimated a survival rate above 95% for fish  $>52$  mm fork length (approximately equivalent to 54 mm TL) using logistic regressions. Other experiments focusing on age-0 salmonids did not show any negative effects of tagging on fish survival. Prentice et al. (1990a) reported high survival (95–98%) of juvenile Chinook salmon after four months, and Ombredane et al. (1998) did not show any difference in survival between tagged and untagged brown trout released in a natural stream and recaptured seven months later. However in these studies, only a few fish  $<60$  mm were marked, and the mean length at tagging was never below 65–70 mm.

Baras et al. (1999) showed a higher survival rate of juvenile Nile tilapia *Oreochromis niloticus* (weights ranging between 1.9 and 13.7 g) with surgery than with injection (respectively 78–100% and 10–50%) within 10 days after tagging. Investigations on silvery minnows (mean  $\pm$  SE standard length =  $66.3 \pm 0.7$  mm) also highlighted a higher survival rate over 32 days after surgical incision ( $87 \pm 6\%$ ) than needle injection ( $50 \pm 5\%$ ) (Archdeacon et al., 2009). Gries and Letcher (2002) recommended surgical implantation for the tagging of 0+ Atlantic salmon (mean  $\pm$  SD fork length =  $115.1 \pm 0.4$  mm), showing a survival rate of 94.3%, although fish  $<60$  mm were not tagged. Unlike these studies, our results did not show any advantage on survival of surgical implantation over injection. Both methods have benefits: surgical implantation may limit damage to organs (Baras et al., 1999), whilst injection requires a shorter handling time (Gries and Letcher, 2002). Though Bateman and Gresswell (2006) did not show any effect of handling time on fish survival when implanting 23 mm PIT tag in juvenile steelhead (73–97 mm FL), the longer time required for tagging with surgery inevitably decreases the effective tagging rate. Gries and Letcher (2002) reported an hourly tagging rate of 80–100 juvenile Atlantic salmon using surgical implantation, whilst at least twice as much could be marked with injection (Prentice et al., 1990b).

Most PIT tags were shed in the first 20 days post-tagging, prior to the complete healing of the wound. Tag retention rate did not significantly differ between the two length classes in our study, which can be explained by the narrow range of lengths (50–63 mm). Indeed, the probability of tag loss is reported to decrease with increasing fish length. Navarro et al. (2006) showed that gilthead seabream *Sparus auratus* less than 3 g displayed higher tag loss rates than larger fish. This trend was confirmed for brown trout by logistic regression between PIT Tag retention probability and juvenile length (Acolas et al., 2007): tag retention was 80% for fish  $\geq 57$  mm FL at tagging, and decreased to 70% for fish  $\geq 52$  mm FL at tagging. The mean retention rate in our study is consistent with Acolas et al. (2007). For small fish, tag retention was higher after injection than after incision. Archdeacon et al. (2009) found similar retention rates between the two implantation methods, but silvery minnows were larger (mean standard length  $\pm$  SE =  $64.4 \pm 0.03$  mm). The lower tag

retention with surgical incision may be due to the relative larger cut on small fish, which can increase the probability of tag loss. Though it was proved to prevent tag losses (Baras et al., 2000; Roussel et al., 2000), we did not suture the wound, as it would have considerably increased the handling time.

Tagged fish showed lower mean length and weight than control at one month post-tagging, especially for small fish. This result contrasted with Acolas et al. (2007), who did not show any effect of tagging on length and weight of fish, at 13 and 27 days post-tagging. Sigourney et al. (2005) did not detect significant differences in weight between PIT tagged Atlantic salmon and control, but noticed a slight reduction in growth of tagged fish after two months. In our study, large fish ( $>55$  mm) were smaller than control at 30 days, and this was compensated during the second month after tagging, when specific growth rates increased. For small fish, growth rates differed according to taggers and no growth compensation occurred during the time of the experiment. Prentice et al. (1990a) observed similar short-term decrease in growth of juvenile Chinook salmon within 20 days after tagging, which was compensated by an increased growth after two months. In our experiment, all treatments were mixed, and one might be inclined to think that a potential dominance of untagged fish on tagged fish could confound our results. We did not find evidence for such interaction on fish  $>55$  mm (i.e. no difference in final survival and growth between tagged and untagged fish). We therefore assumed that the lower survival and growth of smaller fish more probably are the consequence of a negative effect of PIT tagging rather than that of a dominance of untagged fish.

The fish  $\geq 56$  mm corresponded to a maximum initial tag-to-body weight ratio in air of 6.3%, which is very close to 5.9% (or 3.4% in water) reported by Acolas et al. (2007). Albeit a tag-to-body weight ratio of 2% was commonly considered as an upper limit for fish tagging (Winter, 1983), Brown et al. (1999) demonstrated that it could be extended to 6–12% on juvenile rainbow trout (5–10 g) without alteration of the swimming performance. In practice, for small age-0 salmonids, we do not recommend tagging fish when PIT tag weights more than 6% of fish weight.

Our results provided new insights for the generalization of a PIT tagging technique on age-0 salmonids. We recommend a minimum fish size of 55 mm TL for tagging with 12-mm tags. Over this size, either surgical implantation or direct injection can be performed by different taggers without altering survival, tag retention and growth. This enables large-scale tagging to be done by different taggers once fish size reaches 55 mm. However, we still highly advise scientists to practice and carry out preliminary tests in hatchery.

#### Acknowledgements

We kindly thank Cyrille Chataigner and the team of Rive's hatchery (Thonon-les-Bains, France) for providing all the facilities and the fish for this study. We are also grateful to Anne-Sophie Raymond, Irène Nègre and Laurent Espinat for their assistance for tagging fish, together with Nicole Chavaz-Cirilli, David Grimaudias, Benjamin Bergerot and Shane Vatland for statistical advice or useful comments. This research was supported by the University of Applied Sciences of Western Switzerland (hepia), the French National Institute for Agronomic Research (INRA), and the Swiss Federal Office for Environment (OFEV).

#### References

- 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*). Fish. Res. 86, 280–284.
- Acolas, M.L., Labonne, J., Baglinière, J.L., Roussel, J.M., 2011. The role of body size versus growth on the decision to migrate: a case study with *Salmo trutta*. Naturwissenschaften 99, 11–21.

- Archdeacon, T.P., Remshardt, W.J., Knecht, T.L., 2009. Comparison of two methods for implanting passive integrated transponders in Rio Grande silvery minnow. *N. Am. J. Fish. Manage.* 29, 346–351.
- Baras, E., Westerloppe, L., Mélard, C., Philippart, J.C., Bénech, V., 1999. Evaluation of implantation procedures for PIT-tagging juvenile Nile tilapia. *N. Am. J. Fish. Aquacult.* 61, 246–251.
- Baras, E., Malbrouck, C., Houbart, M., Kestemont, P., Mélard, C., 2000. The effect of PIT tags on growth and physiology of age-0 cultured Eurasian perch *Perca fluviatilis* of variable size. *Aquaculture* 185, 159–173.
- Barnard, G.A., 1945. A new test for  $2 \times 2$  tables. *Nature* 156, 177.
- Bateman, D.S., Gresswell, R.E., 2006. Survival and growth of age-0 steelhead after surgical implantation of 23-mm passive integrated transponders. *N. Am. J. Fish. Manage.* 26, 545–550.
- Brakensiek, K.E., Hankin, D.G., 2007. Estimating overwinter survival of juvenile coho salmon in a northern California stream: accounting for effects of passive integrated transponder tagging mortality and size-dependent survival. *Trans. Am. Fish. Soc.* 136, 1423–1437.
- Brown, R.S., Cooke, S.J., Anderson, W.G., McKinley, R.S., 1999. Evidence to challenge the “2% rule” for biotelemetry. *N. Am. J. Fish. Manage.* 19, 867–871.
- Busacker, G., Adelman, I., Goolish, E., 1990. Growth. In: Schreck, C.B., Moyle, P.B. (Eds.), *Methods for Fish Biology*. American Fisheries Society, Bethesda, MD, pp. 363–387.
- 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. *N. Am. J. Fish. Manage.* 25, 270–274.
- Cucherousset, J., Ombredane, D., Baglinière, J.L., 2006. Linking juvenile growth and migration behaviour of brown trout (*Salmo trutta*) using individual PIT-tagging. *Cah. Biol. Mar.* 47, 73–78.
- Dare, M.R., 2003. Mortality and long-term retention of passive integrated transponder tags by spring Chinook salmon. *N. Am. J. Fish. Manage.* 23, 1015–1019.
- Dieterman, D.J., Hoxmeier, R.J.H., 2009. Instream evaluation of passive integrated transponder retention in brook trout and brown trout: effects of season, anatomical placement, and fish length. *N. Am. J. Fish. Manage.* 29, 109–115.
- Dixon, C.J., Mesa, M.G., 2011. Survival and tag loss in Moapa White River springfish implanted with passive integrated transponder tags. *Trans. Am. Fish. Soc.* 140, 1375–1379.
- Gries, G., Letcher, B.H., 2002. Tag retention and survival of age-0 Atlantic salmon following surgical implantation with passive integrated transponder tags. *N. Am. J. Fish. Manage.* 22, 219–222.
- Keene, J.L., Noakes, D.L.G., Moccia, R.D., Soto, C.G., 1998. The efficacy of clove oil as an anaesthetic for rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Aquac. Res.* 29, 89–101.
- Knudsen, C.M., Johnston, M.V., Schroder, S.L., Bosch, W.J., Fast, D.E., Strom, C.R., 2009. Effects of passive integrated transponder tags on smolt-to-adult recruit survival, growth, and behavior of hatchery spring Chinook salmon. *N. Am. J. Fish. Manage.* 29, 658–669.
- Mehta, C.R., Senchaudhuri, P., 2003. Conditional versus unconditional exact tests for comparing two binomials. <http://www.cytel.com/papers/twobinomials.pdf>
- Meyer, K.A., High, B., Gastelecutto, N., Mamer, E.R.J., Elle, F.S., 2011. Retention of passive integrated transponder tags in stream-dwelling rainbow trout. *N. Am. J. Fish. Manage.* 31, 236–239.
- Navarro, A., Oliva, V., Zamorano, M.J., Ginés, R., Izquierdo, M.S., Astorga, N., Afonso, J.M., 2006. Evaluation of PIT system as a method to tag fingerlings of gilthead seabream (*Sparus auratus* L.): effects on growth, mortality and tag loss. *Aquaculture* 257, 309–315.
- Ombredane, D., Baglinière, J., Marchand, F., 1998. The effects of Passive Integrated Transponder tags on survival and growth of juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.) and their use for studying movement in a small river. *Hydrobiologia*, 371–372, 99–106.
- Pinheiro, J.C., Bates, D.M., 2000. *Mixed-Effects Models in S and SPLUS*. Springer, New York.
- Prentice, E.F., Flagg, T.A., McCutcheon, C.S., 1990a. Feasibility of using implantable passive integrated transponder (PIT) tags in salmonids. *Am. Fish. Soc. Symp.* 7, 317–322.
- Prentice, E.F., Flagg, T.A., McCutcheon, C.S., Brastow, D.F., Cross, D.C., 1990b. Equipment, methods, and an automated data-entry station for PIT tagging. *Am. Fish. Soc. Symp.* 7, 335–340.
- 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. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57, 1326–1329.
- Sigourney, D.B., Horton, G.E., Dubreuil, T.L., Varaday, A.M., Letcher, B.H., 2005. Electroshocking and PIT tagging of juvenile Atlantic salmon: are there interactive effects on growth and survival? *N. Am. J. Fish. Manage.* 25, 1016–1021.
- Skalski, J.R., Buchanan, R.A., Griswold, J., 2009. Review of marking methods and release-recapture designs for estimating the survival of very small fish: examples from the assessment of salmonid fry survival. *Rev. Fish. Sci.* 17, 391–401.
- Teixeira, A., Cortes, R., 2007. PIT telemetry as a method to study the habitat requirements of fish populations: application to native and stocked trout movements. *Hydrobiologia* 582, 171–185.
- Wagner, G., Cooke, S., Brown, R., Deters, K., 2011. Surgical implantation techniques for electronic tags in fish. *Rev. Fish Biol. Fisher.* 21, 71–81.
- Winter, J.D., 1983. Underwater biotelemetry. In: Nielsen, L.A., Johnson, D.L. (Eds.), *Fisheries Techniques*. American Fisheries Society, Bethesda, MD, pp. 371–395.



#### 5.3.4. Conclusion

Les marques PIT tags HDX de dernière génération (12 mm) représentent un réel intérêt pour la compréhension des mécanismes écologiques qui régulent la survie des 0+ et leurs déplacements dans le milieu naturel. La définition d'une taille minimale des individus à marquer, en prenant en compte l'effet opérateur et mode d'implantation, permet de limiter l'effet lié à la manipulation des petits individus. En-dessous de 55 mm, le succès de l'implantation est incertain ou engendre un déficit notable de croissance qui serait préjudiciable dans l'environnement naturel. Le taux de perte des tags reste toutefois relativement élevé (autour de 15%) et cette information devra être intégrée dans les modèles de survie et de déplacement lorsque des données de détection à distance (par antennes fixes et mobiles) seront utilisées. Enfin, il convient d'être prudent quant à l'utilisation de ces résultats (taux de rétention, survie) dans le cadre d'expérimentations *in situ* ; l'impact de l'implantation de marque PIT tag sur des poissons sauvages subissant des pressions environnementales et biotiques fortes peut être plus élevé qu'en pisciculture.

## 6. Effets de la densité de repeuplement sur la survie, la migration et la croissance des 0+

### 6.1. Contexte de l'étude

L'évaluation précise de la survie des salmonidés en rivière naturelle implique de pouvoir quantifier les déplacements individuels (Bowerman et Budy, 2012). Pour les jeunes stades (0+), la survie apparente est souvent utilisée comme proxy de la survie réelle, en partant du postulat que les 0+ sont majoritairement résidents. Toutefois, des mouvements de juvéniles peuvent s'opérer au cours du premier été, notamment en réponse à de fortes densités (Einum *et al.*, 2006).

Dans les cours d'eau rempoissonnés, les individus introduits ont généralement une survie moindre que les poissons sauvages (Weber et Fausch, 2003), une tendance à la dispersion plus forte (Baer et Brinker, 2008a), et un taux de croissance plus faible que les individus sauvages et densité-dépendant (Weber et Fausch, 2003 ; Sundström *et al.*, 2004). Ces différents effets sont liés au stress causé par le transport et le changement brutal d'environnement (Jonsson *et al.*, 1999 ; Finstad *et al.*, 2003), à la mauvaise adaptation à l'environnement naturel (régime hydrologique, prise de nourriture, thermie,...), ainsi qu'à un potentiel compétitif plus faible par rapport aux populations sauvages ayant déjà instauré une territorialité et une hiérarchie, et qui présentent l'avantage de « prior residence » (Huntingford et Garcia de Leaniz, 1997). Toutefois, les poissons élevés en pisciculture sont souvent plus gros que les individus sauvages au moment du relâcher et sont introduits à forte densité dans le milieu naturel. Baer et Brinker (2008a) ont observé une diminution du stock de truites résidentes, de la même classe d'âge (1+) que les poissons introduits, avec l'augmentation de la densité de repeuplement.

Il existe plusieurs moyens d'évaluer les déplacements d'individus. La technique la plus couramment employée consiste à pratiquer des pêches électriques de recapture (Jorgensen et Berg, 1991) mais cette technique est limitée dans l'espace. Des piégeages peuvent le cas échéant être mis en place en aval des sites de relâcher, mais ces systèmes ne sont applicables que dans les petits cours d'eau. Le développement de la technologie PIT a permis de réelles avancées dans la compréhension des déplacements des salmonidés au sein d'un cours d'eau (Roy *et al.*, 2013), entre cours d'eau principal et tributaires (Frank *et al.*, 2012) ou encore au sein de systèmes lac-affluents ou mer-fleuves côtiers (Brown *et al.*, 2013). Les systèmes de détection fixes (p. ex. Armstrong *et al.*, 1996) et mobiles (Roussel *et al.*, 2000) permettent d'enregistrer les

déplacements (**Figure 17**), en particulier dans des cours d'eau peu profonds et au niveau d'ouvrages dont on souhaite évaluer la franchissabilité (barrages, seuils, rampes,...). La télémétrie PIT (réalisée à l'aide d'antennes mobiles) peut fournir des informations complémentaires sur la position des individus marqués au cours du temps, sans devoir recapter ces individus. La miniaturisation récente (12 mm depuis 2011) des transpondeurs half-duplex (HDX) permet en outre une distance de détection supérieure aux PIT tags full-duplex (FDX) 12 mm [jusqu'à 45-50 cm pour les tags HDX contre 17-36 cm pour les tags FDX en fonction de leur orientation (Cucherousset *et al.*, 2005)], qui sont disponibles depuis plus de 20 ans et approuvés pour des suivis de juvéniles (Prentice *et al.*, 1990a ; Ombredane *et al.*, 1998 ; Acolas *et al.*, 2007).



**Figure 17 : Matériel de tracking mobile (à gauche) et antenne fixe installée sur le Nozon (à droite), avec zoom sur le boîtier de réglage placé en berge (photos A. Richard).**

## 6.2. Résumé

La survie et la dispersion de 0+ de truites *Salmo trutta* après repeuplement ont été suivies dans 3 rivières pendant 3 mois. Des marquages ont été réalisés au cours de l'été par PIT tags HDX 12 mm. Dans chaque cours d'eau, les estivaux de truites sauvages ont été capturés et marqués au niveau de 4 stations. Puis différentes densités d'estivaux (i.e., 0, 1, 3 ou 5 fois la densité de 0+

sauvages) issus de pisciculture et préalablement marqués ont été introduites. Les déplacements des individus marqués ont été suivis par télémétrie PIT, à raison de 7 à 8 campagnes, ainsi qu'à l'aide d'antennes fixes situées en aval du secteur étudié. A l'issue des 3 mois, des pêches électriques de recaptures ont été réalisées sur les stations et entre les stations.

Les taux de recapture des poissons sauvages sont similaires dans les 3 rivières ( $53.0 \pm 8.1\%$ ). A l'inverse, ils varient fortement entre cours d'eau pour les poissons introduits (Brine 46.6%; Nozon 15.2%; Overan 18.0%). La probabilité de survie individuelle est plus forte chez les poissons sauvages que chez les poissons introduits ; elle augmente significativement avec la taille du poisson lors du marquage, dans les 3 cours d'eau et pour les deux origines. Par contre, la densité d'alevinage ne montre pas d'effet négatif sur la survie.

La distance de déplacement est significativement plus grande pour les individus introduits que pour les individus sauvages, mais la direction et l'ordre de grandeur varient en fonction du cours d'eau. Dans la Brine, les 0+ ont plutôt bougé vers l'amont (distance médiane, 21 m pour les 0+ sauvages, 31 m pour les 0+ introduits). Sur le Nozon, les 0+ sauvages ont peu bougés (10 m vers l'amont) alors que les 0+ introduits ont une nette tendance à la dévalaison (66 m vers l'aval). Sur l'Ovéran, 0+ sauvages et introduits ont bougé vers l'aval (15 m pour les sauvages, 93 m pour les introduits). La probabilité de mouvement (vers l'amont ou l'aval) dépend non seulement de l'origine mais aussi de la taille des 0+ dans deux des trois cours d'eau. Dans la Brine, les petits individus sauvages ont davantage tendance à se déplacer vers l'amont; ceci n'est pas vérifié chez les 0+ introduits. Dans le Nozon, la probabilité de déplacement vers l'amont augmente avec la taille des individus, quelle que soit leur origine; la probabilité de dévaler augmente significativement avec la densité d'alevinage, à la fois pour les poissons introduits et sauvages.

Les mouvements ont lieu essentiellement dans les premières semaines après l'alevinage, à la fois pour les poissons sauvages et introduits. Puis les poissons sont plutôt sédentaires, excepté dans le cours d'eau à régime torrentiel (Ovéran), dans lequel les dévalaisons de juvéniles introduits se poursuivent. Ces mouvements n'ont pas de lien direct avec les fluctuations de débit, relativement stable durant cette période, ni avec la thermie.

La variabilité des résultats entre cours d'eau présentant des régimes hydrologiques très contrastés montre la difficulté d'une généralisation des processus consécutifs à l'alevinage (mortalité ou migration). Les 0+ introduits peuvent avoir un effet à court terme sur le déplacement des 0+ sauvages, mais sans altérer leur survie.

### 6.3. Article 4

## Unravelling survival and dispersal in natural brown trout populations after stocking of hatchery-reared juveniles. Effects of released density and initial size

Alexandre Richard <sup>a b \*</sup>, Arnaud Caudron <sup>b c</sup>, Benjamin Bergerot <sup>a</sup>, Jane O'Rourke <sup>a</sup>, Franck  
Cattanéo <sup>a</sup>

Authors' address

<sup>a</sup>: hepia, Geneva Technology, Architecture and Landscape, University of Applied Sciences  
Western Switzerland, Earth-Nature-Environment Institute, 1254 Jussy (GE) – Switzerland

e-mail: alexandre.richard@hesge.ch

Phone: (+41) 22 546 68 64

Fax: (+41) 22 546 68 14

<sup>b</sup>: INRA, UMR 0042 Carrtel, F-74203 Thonon, France

<sup>c</sup>: Fédération de Haute-Savoie pour la Pêche et la Protection du Milieu Aquatique, Le Villaret,  
2092 route des Diacquenods, 74370 St-Martin Bellevue, France

\* Corresponding author: alexandre.richard@hesge.ch

Keywords: Young-of-the-year, *Salmo trutta*, PIT tag, survival, migration

## Abstract

1. The post-stocking survival and dispersal of wild and hatchery-reared juvenile (0+) brown trout *Salmo trutta* were monitored in three rivers over three months. Fish were tagged in summer using 12 mm half-duplex PIT tags. Wild 0+ fish were captured and tagged in four reaches; different densities of hatchery-reared 0+ were then released (i.e., 0, 1, 3 or 5 times the density of wild 0+ fish). Movements were recorded throughout the study period using PIT telemetry together with fixed detection antennas located downstream to the study section, before final recaptures in the whole section ( $L \approx 540$  m).

2. The recapture rates did not differ in the three rivers for wild fish ( $53.0 \pm 8.1\%$ ), but significantly varied among streams for stocked fish (Brine 46.6%; Nozon 15.2%; Overan 18.0%). The individual survival probability was higher for wild fish than for stocked fish; it significantly increased with fish size in the three rivers for both origins. The stocking density did not show any negative effect on survival.

3. Site-fidelity of surviving fish was high and similar in all three streams for wild fish (mean  $\pm$  SD =  $63.0 \pm 4.8\%$ ). Stocked fish moved significantly more than wild fish, in particular in Nozon and Overan. The direction and magnitude of movement differed between rivers. In the Brine River, stocked fish moved mostly upstream. In the Nozon and Overan rivers stocked fish tended to move downstream. The probability of movement also depends on initial size, in two of the three streams. In the Brine River small wild but not stocked 0+ were prone to move upstream. In the Nozon, the probability of movement increased with fish size for both origins; the probability of downstream movement also significantly increased with fish stocking density, both for wild and stocked fish.

4. We inferred from present results that movements mainly occur in the first weeks after stocking, for both stocked and wild 0+ fish. In the Overan River, which is a torrential stream,

downstream movement is a continuous process for stocked fish. Movements cannot be related to variations in flow or temperature, which were quite stable throughout the study period. Present results show the difficulty of generalizing post-stocking processes (mortality and migration) in contrasted streams. However the stocked fish may have a short-term effect on wild fish movement, but no impact on their survival.

## **Introduction**

Quantifying movement in wild animal communities is of major interest for a better understanding of population dynamics, and has important implications for both research and management purposes (Morales *et al.*, 2010). The studies on stream-living salmonid populations are often lacking information regarding movement in space and time and apparent survival (i.e., recapture rate in a restricted area) is assumed to approximate true survival (Olsen & Vøllestad, 2001). The movement of resident salmonids has been widely investigated over the past 50 years, and the paradigm supporting restricted movement of fish (Gerking, 1959) is no more a rule of thumb (Gowan *et al.*, 1994; Gowan & Fausch, 1996). Landlocked salmonids commonly move to satisfy various ecological requirements, such as reproduction (Armstrong *et al.*, 2003; Frank, Gimenez & Baret, 2012), avoidance of predators or optimal foraging (Gowan & Fausch, 2002).

The investigation of fish movement in natural populations requires an important individual marking effort, combined with long-term monitoring. Two methods have been extensively applied: 1/ mark-recapture (individual or mass-marking) studies and 2/ radio or PIT telemetry which involve the marking of individuals with radio or PIT tags, and a later remote detection of the fish. Both methods have been criticized. The first one is biased by the spatial limitation of recapture areas, which does not allow accurate assessment of migration rate

and is even more inappropriate for catching mobile fish (Gowan & Fausch, 1996); on the other hand radiotelemetry studies are often performed on a small number of fish, that must be large enough to be implanted with transmitters (Schrank & Rahel, 2006). In order to better understand space utilization and movement patterns, a combination of techniques, involving for instance radio- (or PIT) telemetry, marking-recapture and even trapping (weirs) could be associated (Schrank & Rahel, 2006; Ovidio *et al.*, 2007).

Most studies addressing salmonid movement have focused on the juvenile (1+) or the adult stage, few addressed 0+ migration patterns at an individual level, in particular during their first summer (Tatara, Riley & Berejikian, 2011). Fish at this life stage are more prone to disperse than at the post-hatching stage due to an increase of their fat reserves that allow them to support the supplementary cost associated to migration (Crisp, 1993; Einum, Sundt-Hansen & Nislow, 2006). Dispersal has been reported as an outcome of density-dependence expression in wild populations. More precisely, Einum, Sundt-Hansen & Nislow (2006) showed that density-dependence mainly operated through mortality during the post-hatching period and then through migration and reduced growth at later stages. Migration of 0+ has been difficult to study using traditional mass-marking (or possibly batch-marking with visible implant elastomers) followed by recapture in artificial channels or in delimited river sections (e.g., Jorgensen & Berg, 1991; Einum, Sundt-Hansen & Nislow, 2006). The development and miniaturization of Passive Integrated Transponder (PIT) tags is a useful tool to individually mark fish and monitor life-history tactics, using the remote detection of transponders (Cucherousset *et al.*, 2005; Zydlewski *et al.*, 2006; Cucherousset *et al.*, 2010). Recent generations of HDX 12mm PIT Tags enable the tagging of small individuals ( $\geq 55\text{mm}$ ) with a good read range using either fixed or mobile detection systems (Burnett *et al.*, 2013).



Stocked fish can negatively affect wild population through a diversity of phenomena from genetic contamination (Kohout *et al.*, 2012; Satake & Araki, 2012), disease transmission, to ecological competition for food and habitat or enhanced cannibalism from wild adult conspecifics (Weber & Fausch, 2003). Post-stocking recapture and movement of hatchery-reared salmonids have been extensively studied (e.g. Cresswell, 1981; Berg & Jørgensen, 1991; Weiss & Schmutz, 1999; Aarestrup *et al.*, 2005). It is commonly admitted that the mortality of hatchery-reared brown is much higher than that of their wild conspecifics (Miller, 1958; Berg & Jørgensen, 1991), and the stocked cohort is, in fine, little changed by stocking densities. Hatchery-reared trout are assumed to disperse more and to grow more slowly than wild individuals in natural streams (Baer & Brinker, 2008). Their ecological interactions with the wild population after stocking have received strong focus for yearlings or adults (e.g. Baer & Brinker, 2008; Texeira & Cortes, 2007) but much less attention at earlier stages, other than in artificial channels (Riley *et al.*, 2009; Tatara, Riley & Berejikian, 2011), but see Riley, Fuss & LeClair, 2004. The « summerling » stage (i.e., 0+ during their first summer) is commonly used for the stocking of brown trout in Swiss streams (OFEV, 2010), in particular since it reduces domestication due to rearing in hatchery. Whilst prior residence generally confers wild fish a more competitive behaviour than hatchery-reared fish, high stocking density can increase wild fish emigration (Riley *et al.*, 2009). It is therefore unclear whether stocked fish introduced at various densities in natural environments can affect survival and migration of wild 0+ trout.

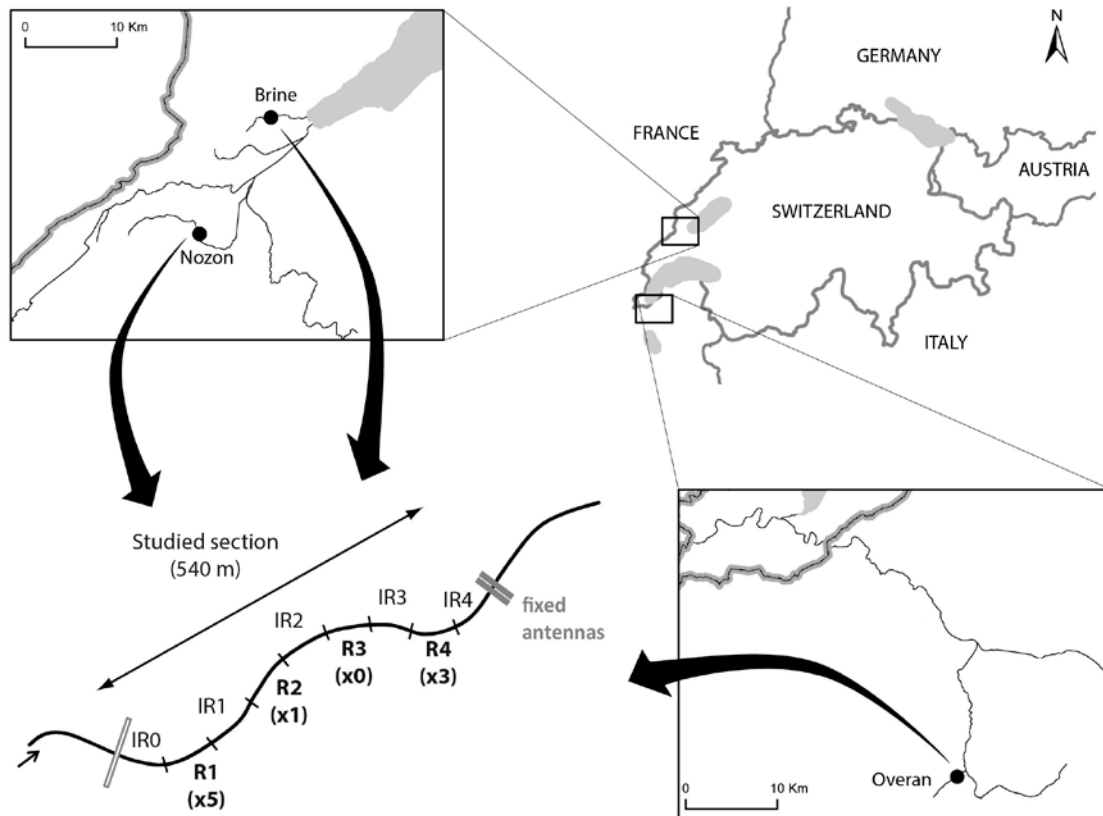
Thus, the objectives of this study were: (i) to assess wild and stocked 0+ brown trout recapture, migration and mortality rates in three streams during a limited period from August to November; (ii) analyse which factors (initial size, stocking density and origin)

influence survival and migration at the individual level and finally (iii) elucidate the temporal pattern of movement according to fish origin.

## **Material and methods**

### *Study sites*

The study was carried out in three streams (Fig. 1), two located in the Swiss plateau (Nozon and Brine Rivers) and one in the French alpine region (Overan River). Streams were chosen for their contrasted environmental features regarding slope, water supply, flow regime or temperature (Annex S1). Both the Brine and Nozon rivers belong to the Rhine basin, where Atlantic Brown trout are native. The Brine River is a small meandering tributary of the large Neuchâtel Lake, drains a watershed area of 13.5 km<sup>2</sup>, mainly covered by cultivated fields. In the downstream section, several impassable waterfalls impede anadromous brown trout migration from the lake; therefore the studied section only harbours monospecific resident brown trout population. The Nozon River is a neighbouring stream originating in the foothills of the Jura Mountains and flowing into the Orbe River. The upper part of the stream has a 2.8% mean slope, coarse particle size (mean  $\pm$  SD = 17.0  $\pm$  21.2 cm) and cool water temperature (< 15°C) throughout the year. Brown trout is the only fish species living in the section. The Overan River is a first-order Alpine stream with a 6.5% mean slope, and drains a small catchment area (river length, 4.8 km; catchment area, 8.7 km<sup>2</sup>). Flow regime is nival, and lotic mesohabitats (riffles and rapids) prevail. The river flows into the Borne River which is situated within the geographical range of Mediterranean Brown trout (Caudron *et al.*, 2012). In addition to Brown trout, a population of European bullhead (*Cottus gobio* L.) thrives in the Overan River.



**Fig.1: Study sites and experimental design.** Study sections include four reaches (numbered R1 to R4) bounded by inter-reaches (IR0 to IR4). Stocked fish were released in reaches R1 to R4 according to four stocking factors (0x, 1x, 3x or 5x the wild 0+ density). Two fixed antennas were set at the lower end of reach IR4 to record downstream migrations.

Both the Nozon and the Brine rivers have been annually stocked for decades. The parental stock was derived from eggs collected every year on wild fish captured in the Orbe River and raised in hatchery (F1 generation). The offspring generation (F2) was used for stocking most of the streams of this region, including the Nozon and Brine rivers. In the Brine River, some hatchery-reared offspring of wild anadromous brown trout from the Lake Neuchâtel have also been released in previous years, but not during the years of this study. In the Overan River, stocking stopped five years prior to our study. We used eggs from wild spawners collected in the Borne River and reared in hatchery; therefore the F1 generation was used following a “supportive breeding” method.

### *Experimental design*

In each stream, a section ( $L \approx 540$  m) was delimited (Fig.1). Criteria for selection included habitat homogeneity over the section (surrounding habitat, river morphology and topography), the presence of a waterfall or a riffle at the upstream limit and no unwadable microhabitat, to allow electrofishing over the entire section. The section was divided into 9 reaches of similar lengths (Brine,  $60.8 \pm 5.7$  m ; Nozon,  $61.6 \pm 12.7$  m ; Overan,  $61.0 \pm 3.0$  m), including 4 reaches (R1 to R4 from up- to downstream) and 5 inter-reaches (IR0 to IR4 from up- to downstream). Each reach was bordered by two inter-reaches (Fig. 1) and was randomly affected a stocking density, as a function of the estimated wild 0+ density. The number of released fish in R1 was five times the estimate of wild 0+; we released one time the estimate of wild 0+ on R2, and three times the estimate of wild 0+ on R4. The reach R3 was a control and did not receive any stocked fish. The same affectation of stocking densities was repeated in the three streams.

### *Fish sampling and marking*

The four reaches (R1 to R4) were electrofished using a three-pass removal method in early August 2011 (EF1). All fish were measured (total length,  $\pm 0.1$  mm) and weighed ( $\pm 0.1$  g) after anaesthesia in a 10% clove oil solution (3 mL in 10 L of water for 2-3 min). Scale samples were collected on all individuals over 80 mm total length (TL) for age determination. Individuals larger than 55 mm TL were implanted with half duplex Passive Integrated Transponder (PIT) tags (134.6 kHz; Texas Instrument; [www.oregonrfid.biz](http://www.oregonrfid.biz)) in the abdominal cavity, as preliminary hatchery experiments showed no effect of tag implantation on survival and growth for fish over this size (Richard *et al.*, 2013). A short incision (max 2 mm) with a scalpel was done at the basis of the pelvic fins, then a PIT tag was inserted using a lock

needle mounted on a plastic injector (Richard *et al.*, 2013). Fish smaller than 120 mm TL were tagged with 12 mm PIT tags (12 × 2.15 mm, 0.1 g in air); a 23 mm PIT tag (23 × 3.65 mm, 0.6 g in air) was implanted in fish larger than 120 mm TL. All needles, scalpels and tags were disinfected in a 70% ethanol solution between each tagging operation. The adipose fin was also clipped on all tagged fish as a double mark, allowing the assessment of tag loss at recapture. After tagging, the fish were placed in an aerated tank for at least 30 minutes until complete recovery before release in the originate reach. A total of 975 0+ fish were tagged in the three rivers (Table 1). The proportion of tagged 0+ fish varied between rivers (Brine, 93.4%; Nozon, 95.1%; Overan, 36.2%), since most fish were smaller than 55 mm in the Overan River. Mean ± SD total lengths of tagged fish were 71.5 ± 8.3 mm for Brine, 71.8 ± 8.8 mm for Nozon and 61.7 ± 5.1 mm for Overan.

**Table 1: Characteristics of within-reach habitat (Habitat Value, HV) for juvenile brown trout calculated for median, minimum and maximum flow during the studied period, and details of the number of tagged 0+ fish (wild and stocked) in the three studied rivers. Initial 0+ densities are provided together with final (post-stocking) densities (ind. m<sup>-2</sup>).**

River	Reach	HV at Q50 [min-max]	Stocking factor	Wild 0+ (n)	Stocked 0+ (n)	Wild 0+ density (ind.m <sup>-2</sup> )	Post-stocking 0+ density (ind.m <sup>-2</sup> )
Brine	S1	0.58 [0.54-0.61]	5x	66	350	0.45	2.74
	S2	0.57 [0.54-0.61]	1x	71	80	0.37	0.76
	S3	0.51 [0.48-0.55]	0x	53	0	0.25	0.25
	S4	0.56 [0.52-0.59]	3x	24	89	0.11	0.49
Nozon	S1	0.31 [0.20-0.31]	5x	135	771	0.62	3.67
	S2	0.33 [0.24-0.33]	1x	119	120	0.40	0.80
	S3	0.44 [0.29-0.45]	0x	301	0	1.11	1.11
	S4	0.27 [0.18-0.27]	3x	156	481	0.52	1.97
Overan	S1	0.24 [0.21-0.24]	5x	23	256	0.22	1.30
	S2	0.26 [0.23-0.27]	1x	14	34	0.15	0.30
	S3	0.22 [0.19-0.22]	0x	6	0	0.10	0.10
	S4	0.14 [0.12-0.14]	3x	7	88	0.17	0.64

### *Hatchery fish*

Fish used for stocking in Brine and Nozon rivers were raised from eggs fertilized (December 2010) in the hatchery of Vallorbe (Switzerland) and were then reared in an artificial channel (hatchery of Moudon, Switzerland) until harvest (August 2011). For stocking in the Overan River, eggs were collected from wild spawners electrofished in the upper Borne River, fertilized and raised in nursery tanks (hatchery of St-Pierre-en-Faucigny, France). Hatchery fish larger than 55 mm TL were selected. They were marked for tag loss identification at recapture with the fluorescent chemical dye calcein ( $C_{30}H_{26}N_2O_{13}$ , CAS number 1461-15-0, Sigma-Aldrich). The fish were first bathed in a 2.5% salt solution for 3.5 min following the osmotic induction procedure established by Mohler (2003) and adapted for brown trout by Stubbing & Moss (2007), and then plunged in a 0.5% calcein solution for 7 min. This allows a reliable external identification of fluorescence in fin rays of marked fish living in shaded environment up to 12 months post-tagging (Richard, O'Rourke & Rubin, 2014) using a portable detector (SE-MARK<sup>®</sup>, Western Chemical Company, Ferndale, Washington). Immediately following the chemical marking, fish were anesthetized, measured, weighed and individually tagged with a 12 mm PIT tag implanted in the ventral cavity. A total of 2'308 hatchery fish were marked (Nozon, 1'402; Brine, 519; Overan, 387), and mean  $\pm$  SD total length was  $65.1 \pm 7.0$  mm for Brine,  $67.6 \pm 7.7$  mm for Nozon and  $63.1 \pm 5.6$  mm for Overan. Initial length of stocked fish was smaller than tagged wild fish in Brine and Nozon (t tests; Brine,  $t = 10.24$ ,  $df = 741$ ,  $p < 0.001$ ; Nozon,  $t = 8.79$ ,  $df = 2156$ ,  $p < 0.001$ ) but did not differ in Overan ( $t = 1.67$ ,  $df = 426$ ,  $p = 0.095$ ). After tagging, fish were kept unfed for 24h and maintained a few days in circular tanks before stocking (3 days for Brine, 6 days for Overan and either 3 or 17 days for Nozon since tagging was done at two different times) in order to assess the post-tagging mortality. Dead fish were removed, counted and replaced; lost tags

were collected on the bottom of the tanks and recorded. The fish that lost their tag were sorted, removed and replaced for Brine; these fish were not removed for Nozon and Overan, but their proportion was low (< 3%) compared to the fish that kept their tag (30 out of 1402 tagged fish in Nozon; 9 out of 387 in Overan), thus they were not included in the analyses.

### *Monitoring*

A PIT tag monitoring system (Oregon RFID, Portland, Oregon) was set up before tagging in the three rivers, at the downstream limit of the studied section (Fig. 1). Each system comprised a set of two fixed antennas connected to a multi-antenna HDX reader, which was powered by two 12 V slow-discharge batteries. Antennas were built with two loops of 4 mm<sup>2</sup> copper wire inserted in a polyvinyl chloride (PVC) pipe. They were mounted vertically to form “pass-through” frames (height = 70 cm, width ranging from 4.4 to 5.8 m, inter-distance = 10 m) and covered the whole streambed width at medium to high flow. Once a tag was detected, the system recorded PIT tag number, together with information on the date and time when the detection occurred and on which antenna. PIT tags were detected whatever their orientation within the frame and outside (maximum detection range = 35 cm). The system efficiency was affected by high flows and was also prone to interruptions, thus a marker tag was attached in the detection range of the downstream antenna to get information about the period of time the system was operating. Data collected by mobile tracking downstream the fixed antennas were also used to assess antennas’ efficiency during the period (Annex S2).

Recapture three-pass electrofishing was performed in autumn (EF2) in the entire studied section (i.e. 4 studied reaches + 5 inter-reaches), at 62-63 days post-stocking for Overan, 89-91 days for Brine, and 73-75 days for Nozon, from October, 26<sup>th</sup> to November, 11<sup>th</sup>. All the

fish were anesthetized, measured, weighed, checked for adipose fin presence scanned with a PIT tag proximity reader (Oregon RFID, Portland, Oregon) and with the SE-MARK detector under a dark opaque curtain for external calcein fluorescence detection in head and fins.

A PIT tag tracking survey started few days after stocking (6 days for Overan, 12 days for Nozon, 20 days for Brine). Each backpack HDX reader was connected to a handheld PVC antenna (Oregon RFID, Portland, Oregon), which allowed a detection range of 40-50 cm with 12 mm tags and 70-80 cm with 23 mm tags. The tracking section started from 122 to 256 m downstream the fixed antenna and finished from 31 to 208 m upstream the studied section. Because of the stream width, two trackers simultaneously operated in the Brine and Overan, and three trackers were required in the Nozon. Eight tracking sessions (seven in Nozon) were performed between stocking and recapture electrofishing (EF2). Mean  $\pm$  SD time interval between two consecutive tracking was  $10 \pm 5$  days for Nozon and Brine,  $7 \pm 2$  days for Overan. Because readers recorded PIT tag codes and detection time, without any information about fish survival, we noted the time when “tag only” were suspected (e.g., tag detected out of water or in microhabitats without shelter), which corresponded to lost tags or dead fish. In order to replace PIT tags on the river gradient, the time was also noted at different identifiable check points located every 60 m (limits of reaches). A position was then reassigned to each detected tag, assuming a constant tracking speed between two check points. A final tracking session was performed immediately after EF2, just before fish release in their respective reaches. The detected PIT tag ID's at this session corresponded either to tags lost by their host (potentially alive) or to dead fish that released their tag.



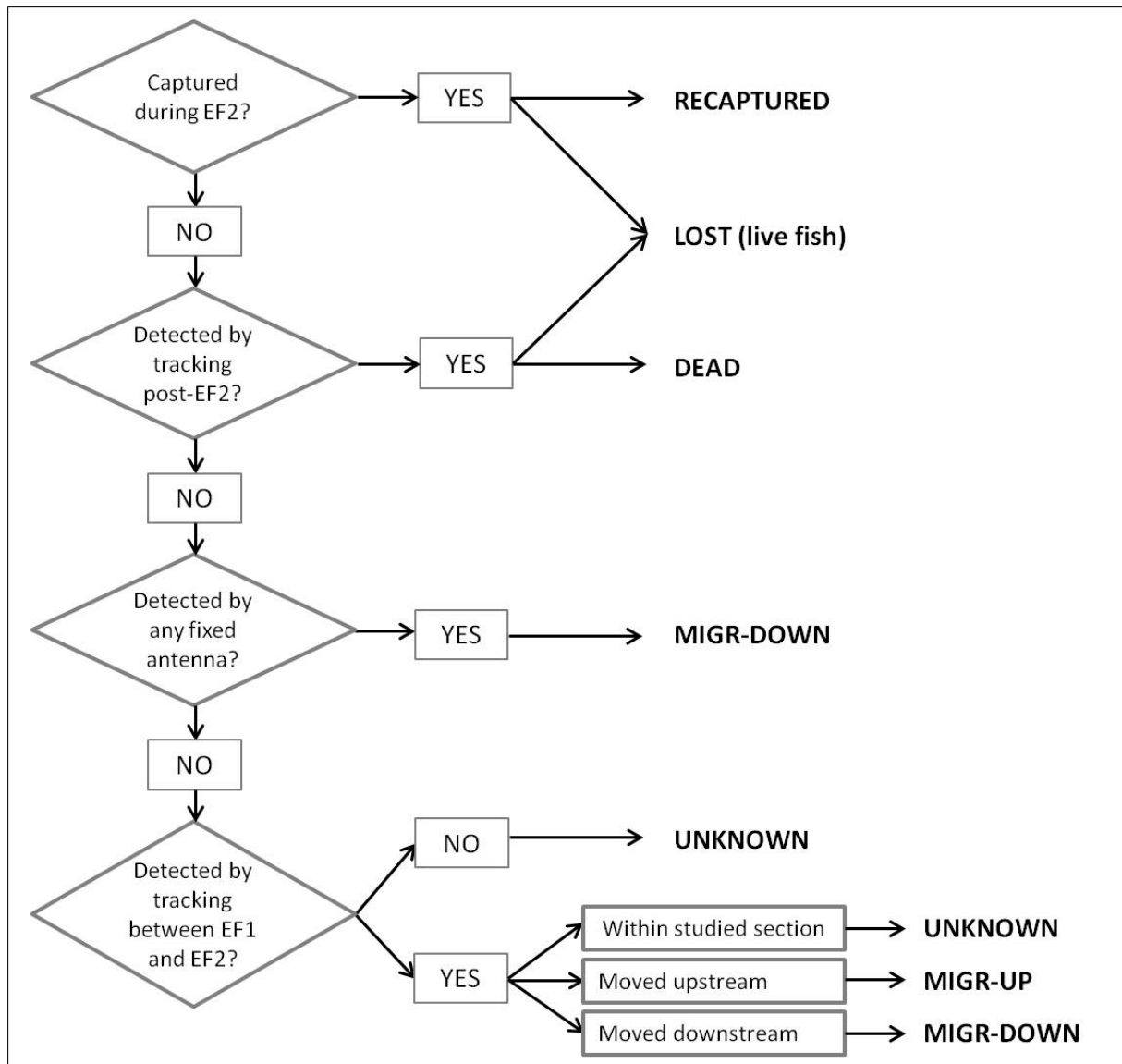
### *Environmental variables*

Water depth was recorded together with water temperature every 10 minutes during the study period (August-November 2011), close to each studied section using two barometric data loggers (HOBO U20 Water Level Data Logger, Onset, Bourne MA, USA). One logger recorded air barometric pressure and a second one recorded water temperature and underwater pressure variations in a rectangular-shaped section; both pressure measurements allowed the calculation of water level,  $H$  (Barometric compensation assistant, Onset). A discharge curve was drawn for each river using a simple hydraulic geometry relationship linking  $Q$  (flow) and  $H$  (Leopold & Maddock, 1953):  $H = a * Q^b$ , where  $a$  and  $b$  are constants (Brine,  $R^2 = 0.78$ ; Nozon,  $R^2 = 0.95$ ; Overan,  $R^2 = 0.90$ ). Flow values were then derived from water depth. Flow and temperature variations were compiled over the period between EF1 and EF2 (Annex S3). Habitat measurements were performed at two contrasted flows between the summer 2011 and the spring 2013 in the four studied reaches (R1 to R4) following the simplified instream habitat model described by Lamouroux & Capra (2002). Habitat values (HV, ranging between 0 and 1) were inferred using the preference curves for juveniles (0+ and 1+) brown trout defined by Bovee (1982) and modified by Souchon *et al.* (1989). HV values were calculated at median flow during the studied period (Q50) and for minimum and maximum flow.

### *Survival analyses*

Using information collected at recapture (EF2), during mobile tracking sessions and with the fixed antennas, all the tagged fish were affected one of six statuses: "RECAPTURED", "DEAD", "LOST", "MIGR-UP", "MIGR-DOWN" and "UNKNOWN" (Fig. 2). When a recaptured fish had a tag, it was noted "RECAPTURED". PIT tags which were detected within the section

by tracking post-EF2 (before fish release) could be either shed by a dead fish (“DEAD” status) or a live fish (“LOST” status), although at an individual level it was not possible to differentiate between the two categories. However the number of “LOST” fish was counted at recapture (i.e., fish showing the double mark but without tag). PIT tags that were detected upstream the studied section by tracking and were not redetected within the section until recapture corresponded to moving fish, which were noted “MIGR-UP”. Similarly, fish that were detected by at least one antenna (and were not detected within the section any more) or were detected downstream the antennas by tracking were assigned with the status “MIGR-DOWN”. Finally, all the fish that were not assigned one of these five statuses were considered “UNKNOWN”. This group gathers fish that were undetected during the whole study or were detected at least one time by tracking within the studied section, but without any information about their fate at recapture (i.e., dead or alive). The proportions of fish in the different groups were compared using Pearson’s  $\chi^2$  tests and the false discovery rate method to adjust the *P*-value for multiple comparisons (Benjamini & Hochberg, 1995), and 95% confidence intervals (C.I.) for proportions were computed using the Wilson procedure without any correction for continuity (Newcombe, 1998).



**Fig 2: Decision tree for status affectation of PIT tagged fish at recapture.**

Survival analyses were processed with binary logistic regressions inferring the dependent variable from fish status. Fish having the status "RECAPTURED", "MIGR-UP" and "MIGR-DOWN" were considered as alive (coded 1); both "DEAD" and "LOST" fish were considered dead in preliminary analyses (coded 0). All the fish that were assigned the status "UNKNOWN" were removed from the analysis. Three explanatory variables were tested together with their interactions: initial total length (TLini), ORIGIN (stocked or wild) and stocking density (noted STO-DENS, four levels: 0, 1, 3 or 5). Significance of interactions and

main effects was tested with type III analyses of variance based on likelihood-ratio chi-square tests (LR  $\chi^2$ ), using the *car* package (Fox & Weisberg, 2011) in R software.

At EF2, some marked fish from both origins (wild and stocked) were captured without their tag. Consequently, the number of deaths was overstated, because some PIT tags were rejected from fish still alive. Since these “LOST” tags could not be individually identified, we carried out resampling analyses (n = 10,000). In each simulation, a known number of dead fish (corresponding to the number of recaptured fish having lost their tag) was randomly switched to alive and the logistic regression model was launched, testing only the parameters that were significant in preliminary analyses.

#### *Determinants of movement*

At EF2, the position of live fish on the stream gradient was determined from the last recorded position during tracking sessions or the barycentre of the reach of recapture when no detection occurred during the studied period. Fish movement was then calculated from the initial release site. A positive distance referred to upstream migration, whereas negative distance referred to downstream migration. Fish migration distance was then compared within-stream between origins, using non-parametric Kruskal–Wallis (KW tests).

The direction of movement was also analysed and coded into three modalities: 1/ if movement was restricted to the range [-30 m; 30 m], the fish was considered resident, 2/ if migration distance was < -30 m from initial release site, the fish moved upstream, and 3/ if migration distance was > 30m from initial release site, the fish moved downstream. The proportion of fish in the three modalities was compared between rivers using Pearson’s  $\chi^2$  tests. The general patterns of fish migrations were analysed using a polytomous logistic regression (logit link) on final movement. The direction of movement was the response

variable with the first modality (resident) thereafter defined as the baseline. The respective effects of TLini, ORIGIN and STO-DENS on fish movement were analysed with *nnet* package in R for multinomial regression (Venables & Ripley, 2002) and likelihood-ratio tests. For each significant parameter, the direction of movement (up- or downstream) was further analysed with Wald tests. In case of significant interactions, the *effects* package (Fox, 2003) in R was used to display the interactive effect. All statistical analyses on survival and movement were performed using R 2.15.2 software (R Development Core Team, 2012), and the significance level was set to 0.05.

#### *Temporal patterns of movements*

Lastly, the temporal variability of fish movement (only those above-defined as live fish) in each river was analysed using multi-states (MS) recapture-only models implemented in MARK 7.1 software (White & Burnham, 1999) according to fish origin (thereafter referred as group). MS models allow the separation between survival and movement. Four states were defined according to fish movement from the last recorded position: state A corresponded to resident fish (movement <30 m in both directions), state B was assigned to a fish when its movement exceeded 30 m upstream, state C corresponded to a movement >30 m downstream, and state D was assigned to fish either detected by a fixed antenna or detected downstream to the fixed antennas by mobile tracking, under the condition that the fish was no more detected above the antennas during the following tracking sessions (otherwise only the migration distance was considered and not the detection by the fixed antenna). An initial state A was assigned to all fish at the first capture occasion (corresponding to tagging), then all mobile tracking sessions were considered as occasions of recapture (8 occasions of recapture for Brine and Overan; 7 for Nozon).

Before model selection procedure, we realized a goodness-of-fit test (Pradel, Wintrebert & Gimenez, 2003) to ensure that the more general model fits the data. We calculated the  $\hat{c}$  value to quantify the over-dispersion of the general model and checked the validation of assumptions made (i.e., individuals present at time (t) have the same probability of recapture, individuals have the same probability of surviving between occasions, marks were not lost and samples are instantaneous and releases made immediately after the sample ). We used the program U-CARE (Choquet *et al.*, 2009) to calculate the  $\hat{c}$  value.

Then MS model selection was made with different combinations of survival (S), capture probability ( $p$ ) and movement probabilities ( $\Psi$ ); each parameter could indeed vary as a function of time ( $S^t, p^t, \Psi^t$ ), group ( $S^g, p^g, \Psi^g$ ), time and group ( $S^{tg}, p^{tg}, \Psi^{tg}$ ) or be constant (S,  $p$ ,  $\Psi$ ), thus resulting in 64 possible combinations. We assumed that the detection probability does not depend on fish state, and considered a common detection probability for states A, B and C, noted  $p$ . The state D was permanent and was automatically reassigned in all following tracking session. Therefore both survival and capture probability for state D fish (namely  $S^D$  and  $p^D$ ) were set constant and equal to 1 in the models. Moreover, the survival probability for state C ( $S^C$ ) was also fixed to 1, because according to our data selection all fish migrating downstream must reach the state D. The “sin link” function was used to estimate  $S^A, S^B$  and  $p$ , because some parameters were estimated near the boundaries (0 and 1 for probabilities). For movement probabilities, we used multinomial “logit link” functions to constrain the sum of transition probabilities from a known state (e.g, state A) to all possible states to be equal to 1:

$$\sum_X \psi^{AX} = \psi^{AA} + \psi^{AB} + \psi^{AC} + \psi^{AD} = 1$$

Where X represents the final state.

Model selection was implemented using the Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AICc). Several probabilities (mainly transition probabilities) were close to the boundaries (0 or 1) and could not be estimated. Therefore the number of estimated parameters was manually adjusted. The most parsimonious model was retained (lowest AICc), then parameter estimates were provided with 95% CI. Each model assessed 192 movement probabilities (12 possible transition \* 8 occasions\* 2 groups). Since several transition probabilities from states B and D were equal to 0 or 1, we only reported transitions from the resident state (state A) towards the four possible states.

The effect of flow on the probabilities of residence ( $\Psi^{AA}$ ) of stocked and wild fish was analysed. For each inter-tracking period, the mean and maximum flows ( $Q_m$  and  $Q_{max}$ ) were calculated. Analyses were performed using linear regressions models.

## Results

### *Fish status*

To compare fish proportions in the different statuses, we first pooled migrating individuals ("MIGR-UP" and "MIGR-DOWN") as well as "LOST" and "RECAPTURED" statuses. Wild fish distribution per status did not significantly differ among rivers ( $\chi^2 = 11.86$ ,  $df = 6$ ,  $p = 0.065$ ). In all three streams the proportions of "RECAPTURED" (and "LOST") fish prevailed (Brine 55.1%; Nozon 59.8%; Overan 44.0%); the proportion of "UNKNOWN" fish was < 20% (Fig. 3). Conversely for stocked fish, we observed a strong heterogeneity of status distribution between streams ( $\chi^2 = 296.00$ ,  $df = 6$ ,  $p < 0.001$ ). The recapture rate was lower than for wild fish in the three streams (Brine 46.6%; Nozon 15.2%; Overan 18.0%). A varying proportion of stocked fish, coded "UNKNOWN", were never detected again after marking or could not be attributed a status (17.9% in Brine, but 44.7% in Nozon and 34.6% in Overan).

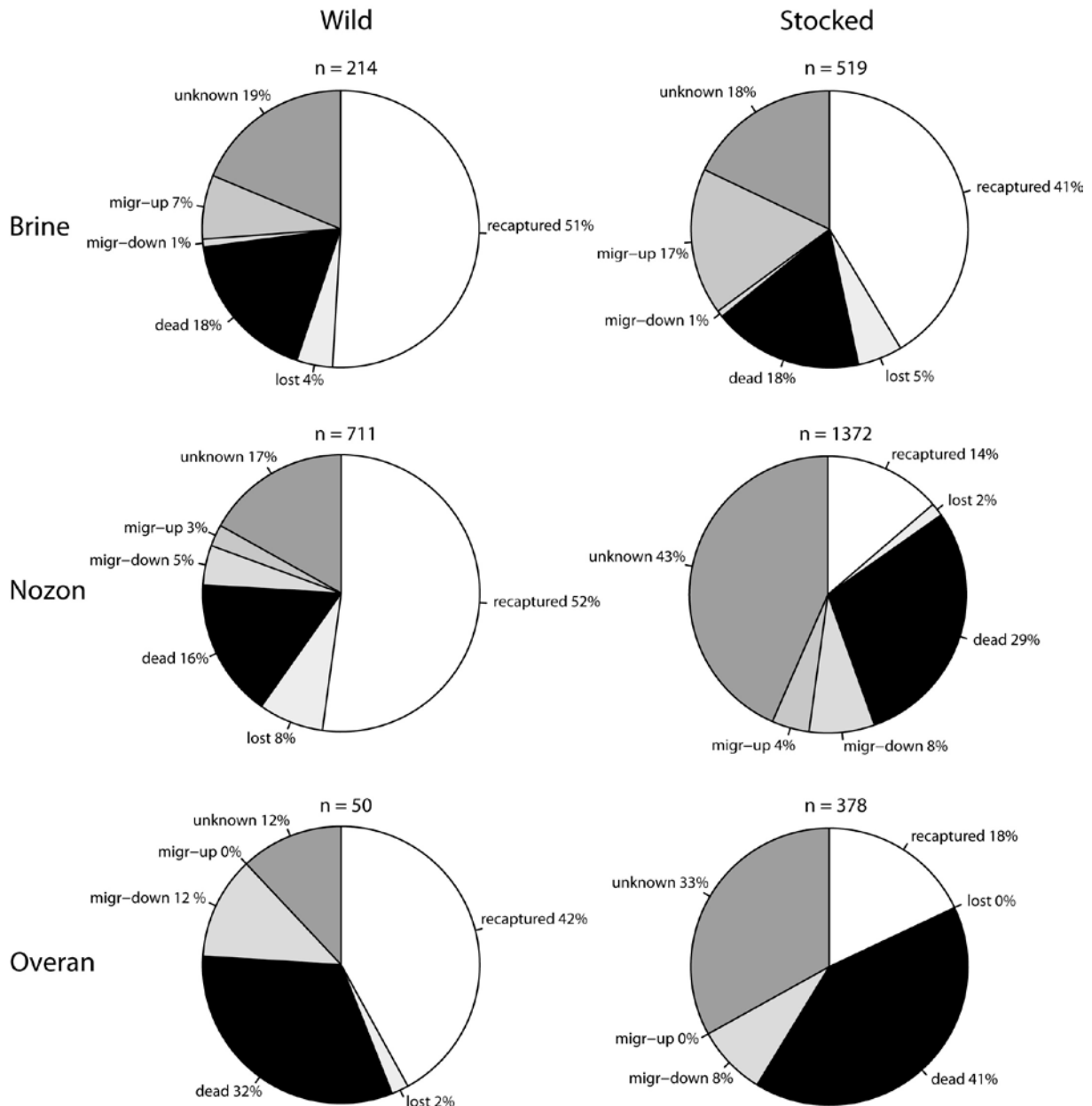


Fig. 3: Proportions of tagged 0+ by status at recapture per stream for each origin (wild and stocked).

### Survival

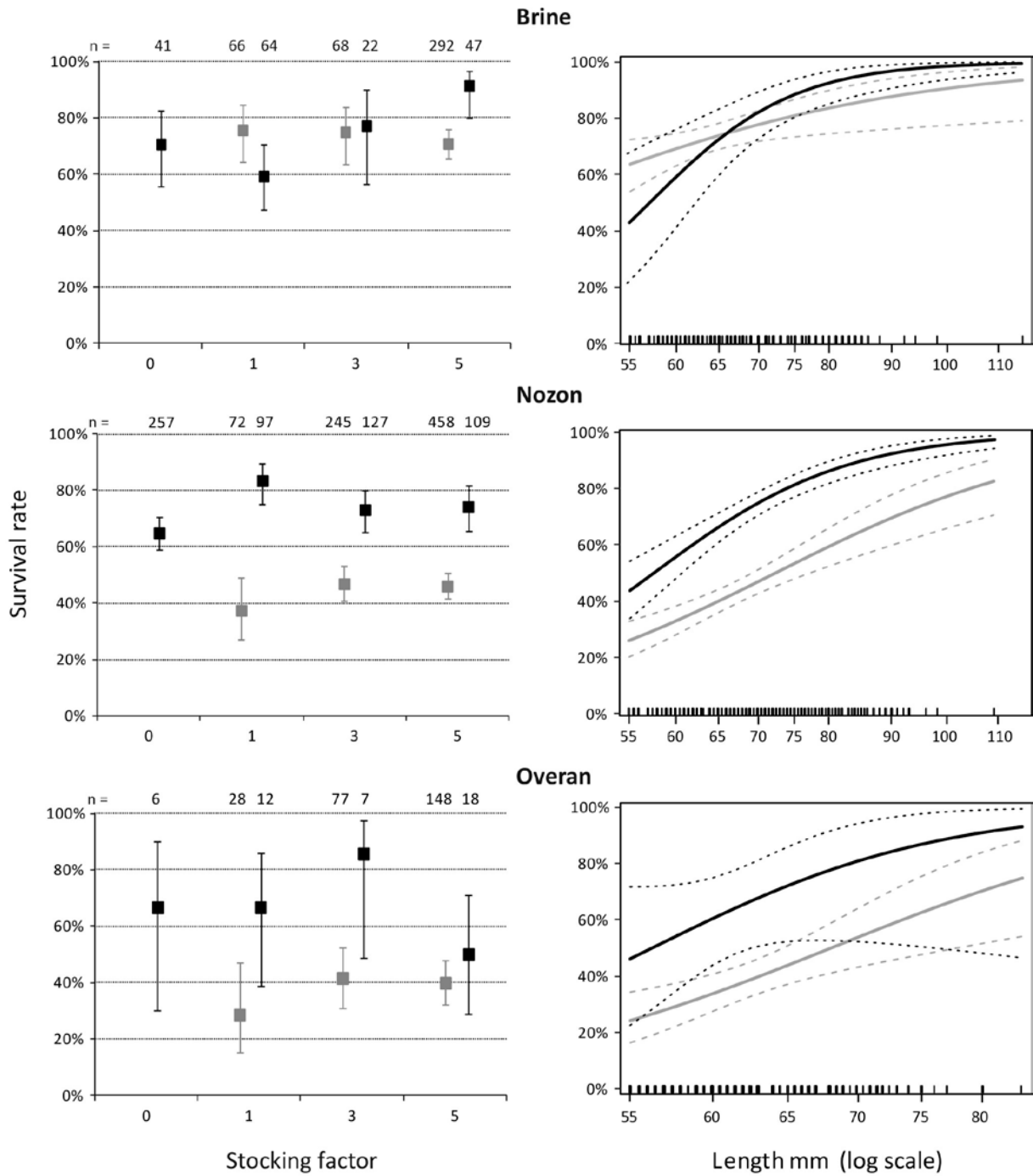
The survival rate was assessed by pooling recaptured fish and migrating ones (considered alive); “UNKNOWN” fish were pooled with “DEAD” fish. The mean  $\pm$  SD survival for wild fish was  $62.2 \pm 8.1$  %. For stocked fish, higher survival rate was recorded in Brine (64.5%) than in Nozon (26.7%) and Overan (25.6%) [multiple  $\chi^2$  tests,  $p < 0.05$ ]. In further analyses of survival, the “UNKNOWN” status was not retained.



The analyses of survival were performed at the river scale because of the strong between-river differences observed in preliminary analyses. In all three rivers, survival probability was significantly higher for wild fish than for stocked fish (*LR* tests,  $p = 0.023$  for Brine,  $p < 0.001$  for Nozon and  $p = 0.001$  for Overan), and was also positively related to fish initial length (*LR* tests,  $p < 0.01$  for each river). In the Brine River, all main effects were significant together with two interactions involving fish origin (Table 2). The significant interaction between origin and stocking density was only due to a positive effect of stocking density on wild fish survival (Fig. 4). The decrease of survival probability with decreasing fish size was more pronounced for wild fish, which certainly explains the significant interacting effect (*LR* test;  $p = 0.032$ ). In the Nozon, stocking density was also a significant effect in the logistic regression model (*LR* test;  $p < 0.001$ ), but exerted an unexpected positive effect on survival probability. In the Overan, fish origin and initial size were the only significant effects.

**Table 2: Logistic regressions on fish survival in the three rivers, as a function of log-transformed initial length (TLini), ORIGIN (stocked or wild) and stocking density (STO-DENS). Tag loss was considered with random selections of a known number of “dead” fish that were switched “alive”. The proportion of significant simulations ( $n = 10'000$ ) were indicated. \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$**

Parameter	Brine (n=600)		Nozon (n=1365)		Overan (n=296)	
	Estimate	% significant simulations	Estimate	% significant simulations	Estimate	% significant simulations
ORIGIN	-20.52*	73.2	1.18***	100.0	1.09**	100.0
TLini	2.86**	67.4	4.56***	100.0	0.09***	100.0
STO-DENS	-0.08	2.3	0.13***	97.2	0.02	0.0
ORIGIN : TLini	4.62*	45.5	1.78	-	0.05	-
ORIGIN : STO-DENS	0.33*	65.5	-0.04	-	-0.33	-
TLini : STO-DENS	-0.08	-	0.35	-	0.01	-



**Fig. 4:** Survival rates of PIT tagged juvenile brown trout in autumn as a function of fish origin (in grey: stocked fish; in black: wild fish), stocking density and initial length in the three studied rivers.

*Determinants of movement*

Fish movement from initial release site significantly differed according to fish origin, with stocked fish moving more than wild fish in all three rivers (Fig. 5). In the Brine, both stocked and wild fish tended to migrate upstream; the median distance was 21 m for wild and 31 m for stocked fish (Kruskal Wallis test,  $H = 3.93$ ,  $p = 0.047$ ). In the Nozon, most wild fish were resident or migrated slightly upstream (median, 10 m), whereas stocked fish moved significantly downstream (median, -66 m;  $H = 20.81$ ,  $p < 0.001$ ). Lastly, in the Overan, both origins moved downstream but stocked fish migrated further (medians -14.5 m for wild fish and -92.5 m for stocked fish;  $H = 6.70$ ,  $p = 0.010$ ).

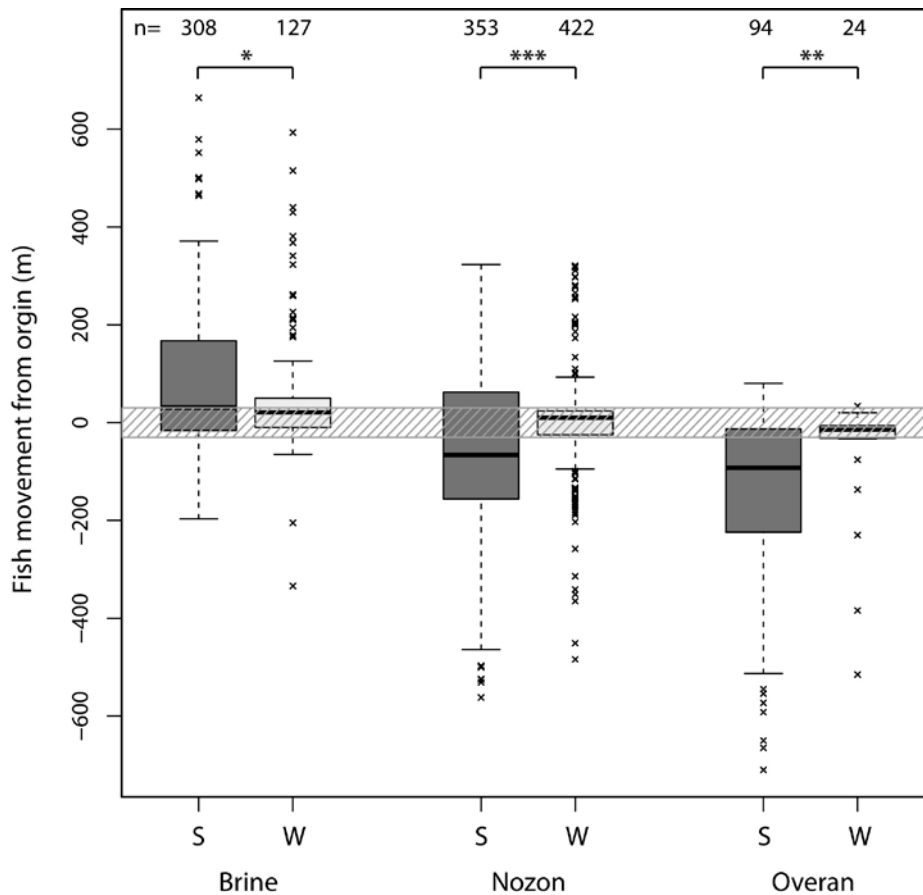


Fig. 5: Fish movement at recapture from initial release site, according to fish origin (S: stocked; W: wild) for the three rivers. The shaded area (from -30 to 30 m) represents non-moving fish. The bottom and top of the boxes correspond to the first and third quartiles; the whiskers extend to the most extreme data point which is no more than 1.5 times the interquartile range from the box (× outliers).

Among all the fish that were considered alive at recapture, most of the wild fish remained close to their originate site in the three rivers (i.e.  $\pm 30$  meters, Brine 57.5%; Nozon 64.7%; Overan 66.7%;  $\chi^2 = 2.31$ ,  $p = 0.314$ ). Conversely, a low part of the stocked fish remained in the released site, more particularly in the Nozon River (Brine 36.0%; Nozon 12.5%; Overan 31.9%;  $\chi^2 = 52.60$ ,  $p < 0.001$ ). In the Brine 50.0% of the stocked fish migrated upstream; conversely in the Nozon and Overan, most stocked fish migrated downstream (55.5% and 63.8%, respectively).

**Table 3: Multinomial regressions on fish movement based on three levels (resident was defined as the baseline level; up = upstream migration; down = downstream migration) in each stream. Likelihood-ratio tests are reported ( $\chi^2$  values and significance of the tests) for main effects and significant interactions only. Wald tests are also indicated (coefficient and significance of the test) for each direction (up- or downstream). \*  $P < 0.05$ ; \*\*  $P < 0.01$ ; \*\*\*  $P < 0.001$ .**

Parameter	df	Brine			Nozon			Overan		
		LR $\chi^2$	up	down	LR $\chi^2$	up	down	LR $\chi^2$	up	down
ORIGIN	2	<b>11.1**</b>	<b>25.3*</b>	<b>43.0**</b>	<b>6.3*</b>	<b>22.7*</b>	12.6	<b>10.8**</b>	-0.2	<b>-1.6**</b>
TLini	2	3.4	0.2	2.9	<b>73.8***</b>	<b>10.6***</b>	0.6	6.0	9.3	-2.5
STO-DENS	2	0.2	0.0	0.0	<b>11.1**</b>	0.1	<b>0.2**</b>	2.6	0.3	0.2
ORIGIN : TLini	2	<b>11.7**</b>	<b>-6.1**</b>	<b>-10.4**</b>	<b>7.8*</b>	<b>-5.9*</b>	-3.5	3.4	-	-

The direction of movement (independently from distance) was further analysed using multinomial regressions (Table 3). Fish origin was significant for the three rivers (LR tests,  $p < 0.05$ ). In the Brine, fish size differently affected movement probability patterns of stocked and wild fish (interaction ORIGIN : TLini;  $LR \chi^2 = 11.67$ ;  $p = 0.003$ ). Stocked fish movement did not strongly depend on fish size, whereas wild fish of small size were more prone to move (mainly upstream) than larger ones (Fig. 6). In the Nozon, the upstream migration probability increased with initial size ( $LR \chi^2 = 73.8$ ;  $p < 0.001$ ) whatever fish origin, although this was more pronounced for stocked fish (Fig.6). Downstream migration from both origins also significantly increased with stocking density in this river ( $LR \chi^2 = 11.12$ ;  $p = 0.004$ ). In the Overan, the movement probability differed only according to fish origin (Table 3).

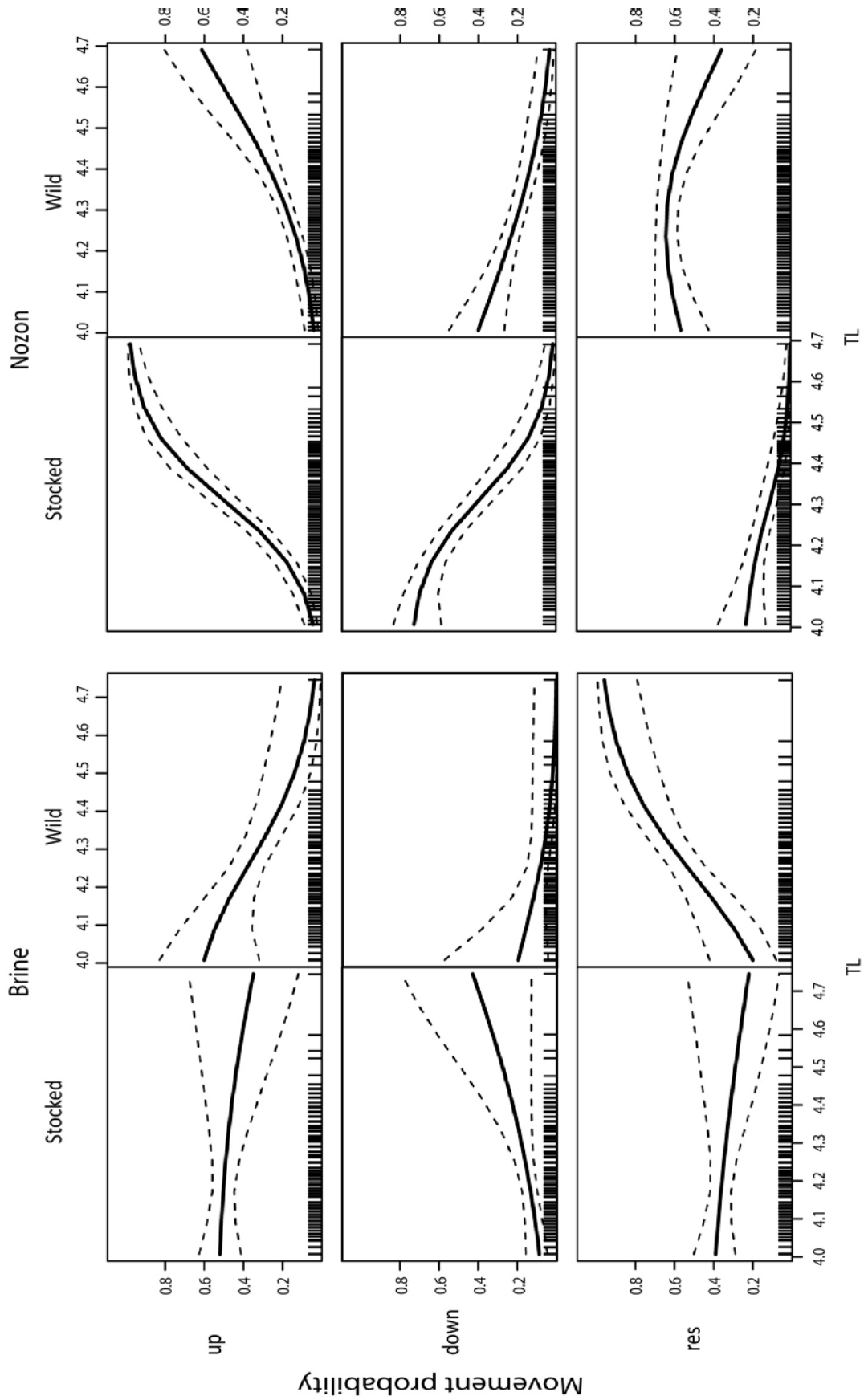


Fig. 6: Interactive effects of the origin of fish (stocked vs wild) and log-transformed initial total length (TL) on 0+ migration between summer and autumn in Brine and Nozon. Dashed lines represent the confidence bands at 95%.

*Temporal patterns of movements*

The temporal pattern of fish migrations varied across rivers (Fig.7). Most movements reported in the Brine and Nozon occurred early during the first 3 intervals. After that, movements were anecdotic. Conversely in the Overan, downstream migrations (i.e., state C or state D) were reported until the last tracking session.

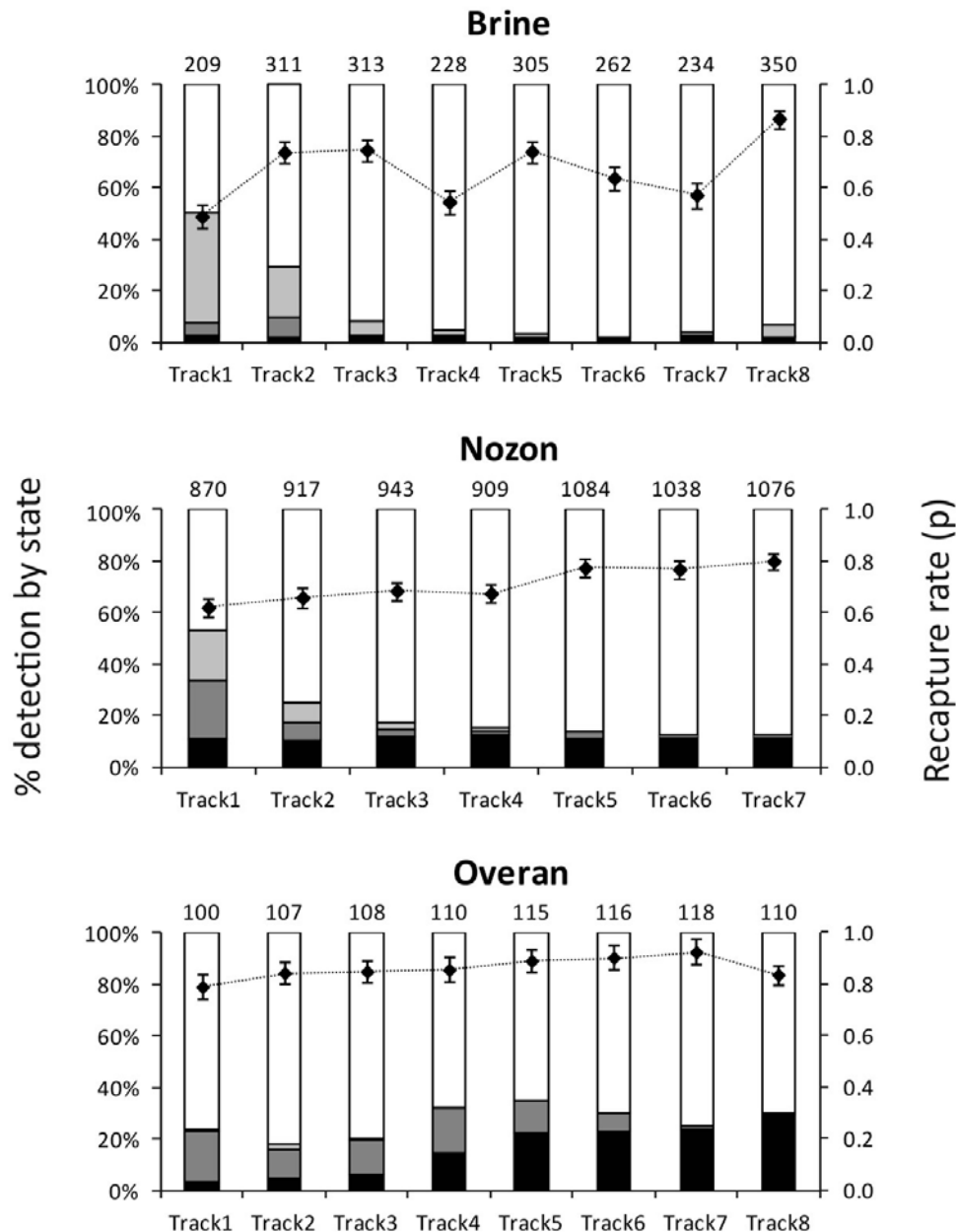


Fig. 7: Distribution of PIT detections at each tracking session according to states: □ = state A (resident fish); ■ state B (upstream migration >30 m); ■ state C (downstream migration >30 m); ■ state D (detection by either fixed antennas). Note that when state D is reached, this state is maintained during the following tracking sessions with a probability of 1.

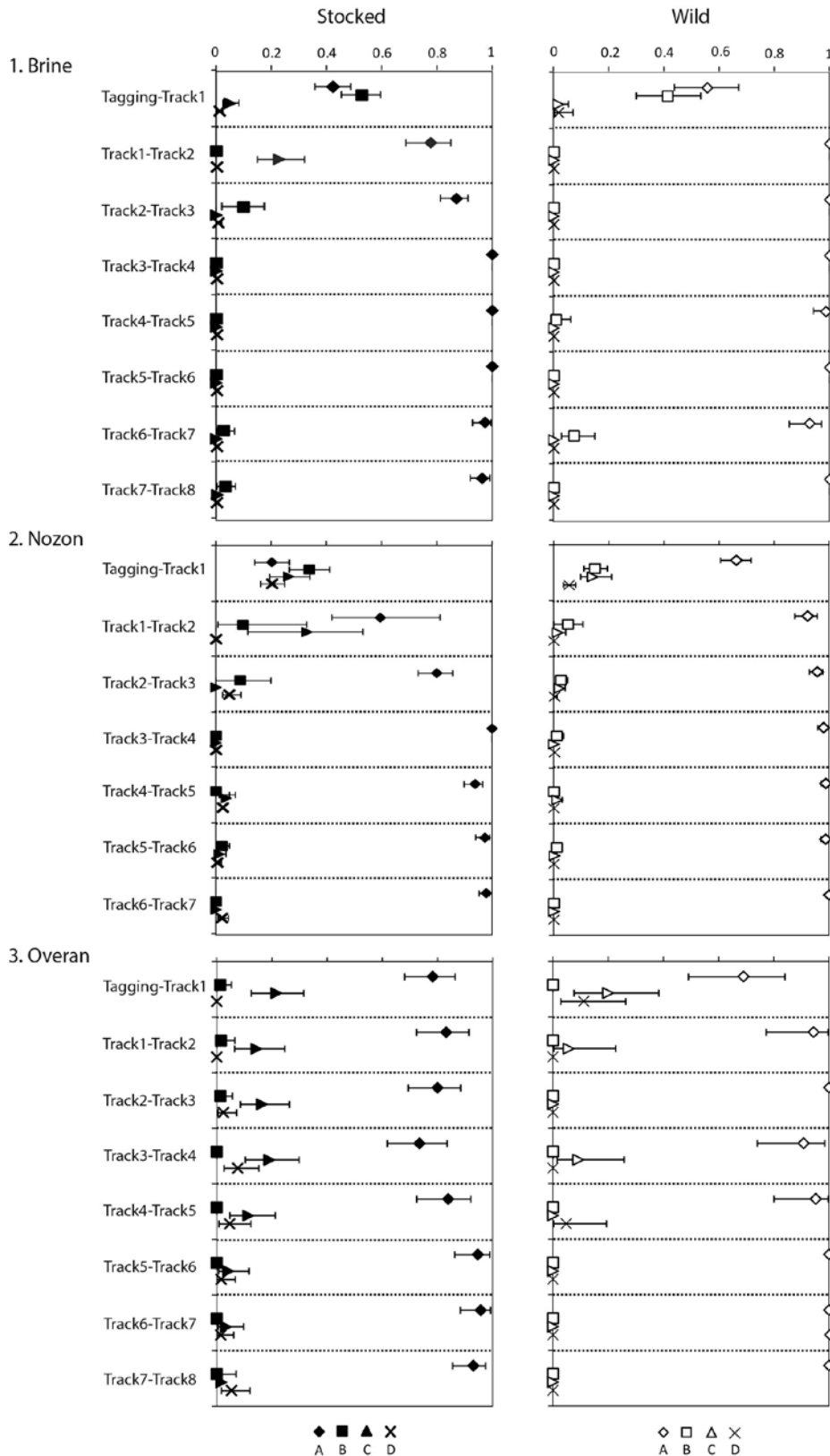
For the Brine, the two best models displayed very close AICc ( $\Delta = 0.4$ ); we retained the most parsimonious one  $\{S p^t \Psi^{txg}\}$ , which considered constant survivals, capture probability varying over time and transition probabilities varying according to time and group (Table 4). Similarly this model was the best-ranked one for the Nozon. For the Overan the capture probability was stable over time (Fig. 7); the best model was  $\{S p \Psi^{txg}\}$ . In all three rivers survivals ( $S^A$  and  $S^B$ ) were very close to 1. Capture probabilities at each tracking session ranged between 0.62 and 0.80 for the Nozon (mean  $\pm$  SD,  $0.71 \pm 0.07$ ), between 0.49 and 0.87 for the Brine (mean  $\pm$  SD,  $0.69 \pm 0.11$ ), and between 0.79 and 0.92 for the Overan (mean  $\pm$  SD,  $0.87 \pm 0.03$ ).

**Table 4: Selection of the best multistates CMR models (for each river) fitted on detection histories. The effects considered on survival (S), recapture probability (p) and movement probabilities (psi) are shown. For each model, the number of estimable parameters (Np), the AICc and the difference in AICc between the best-ranked model and the current model (noted  $\Delta$ ) are given.**

River	S	p	$\Psi$	Np	AICc	$\Delta$
Brine	constant	time x group	time x group	43	5411.8	0.0
	constant	time	time x group	34	5412.2	0.4
	group	time	time x group	37	5414.2	2.4
	group	time x group	time x group	45	5415.4	3.6
	constant	time	time	26	5424.3	12.5
	time	time	time	39	5437.8	25.9
Nozon	constant	time	time x group	57	8317.7	0.0
	group	time	time x group	59	8321.2	3.4
	constant	time x group	time x group	64	8329.7	12.0
	group	time x group	time x group	66	8332.9	15.1
	time x group	time x group	time x group	85	8344.7	27.0
	constant	constant	time x group	49	8385.1	67.3
Overan	constant	constant	time x group	36	1513.7	0.0
	constant	group	time x group	37	1514.7	1.0
	constant	time	time x group	43	1517.8	4.1
	group	constant	time x group	38	1518.1	4.4
	group	group	time x group	39	1519.1	5.4
	group	time	time x group	45	1521.9	8.1

The transition probabilities were reported from state A (resident) to emphasize on the first migrations and to exclude fish continually moving during the period (Fig. 8). In the Brine, the probability for wild fish to move upstream between tagging and the first tracking was 0.41. Then, the probability of being resident was very close to 1 until the end of the experiment. For stocked fish, the movement probability was 0.53 during the first interval; then a few fish migrated (mainly downstream) during the second and third interval. Most movements stopped thereafter. In the Nozon, movement of wild fish occurred during the first interval. A resident pattern was prevalent ( $p = 0.66$ ), although some fish migrated upstream ( $p = 0.15$ ) and other downstream (states C+ D,  $p = 0.19$ ). During the second interval, new movements were limited and the probability of residence reached 0.96. Conversely only a few stocked fish were resident during the first interval ( $p = 0.20$ ); most fish migrated upstream (state B,  $p = 0.34$ ) and downstream (state C,  $p = 0.26$ ; state D,  $p = 0.20$ ). During the second interval (track1-track2), non-moving fish after the first interval were mostly resident ( $p = 0.59$ ), although some migrated downstream ( $p = 0.33$ ). In the third interval, most stocked fish were resident ( $p = 0.80$ ). In the Overan, a majority of wild fish were resident ( $p = 0.69$ ) during the first interval after tagging, even though some movements were reported in the downstream direction (state C,  $p = 0.20$ ; state D,  $p = 0.11$ ). Then, movements were reduced and residence probability was above 0.90. For stocked fish, movement occurred continuously until the end of the fifth tracking session and mainly downstream (states C + D, mean  $\pm$  SD downstream probability,  $0.19 \pm 0.05$ ).





**Fig. 8:** Transition probabilities (95% CI) for resident fish (state A) according to their origin (stocked / wild) and towards one of the four states: A (no movement), B (upstream migration >30 m), C (downstream migration >30 m) or D (detection by either fixed antennas).

### *Environmental effects on migration*

The probability of residence ( $\psi^{AA}$ ) for stocked and wild fish were not significantly correlated with  $Q_m$  nor  $Q_{max}$  in the Brine and Overan rivers ( $p > 0.05$ ). In the Nozon River, significant correlations were observed between  $\psi^{AA}$  and  $Q_{max}$  both for stocked and wild fish ( $p = 0.047$  and  $p = 0.027$ , respectively). However, after removing the first interval, no correlation was observed ( $p > 0.05$ ). The first interval corresponded to most movements (i.e., lower probability of residence) in the three streams.

### **Discussion**

This study aimed to investigate the expression of density-dependence in stocked populations and more specifically to dissociate mortality and migration patterns of wild and stocked 0+ brown trout in natural rivers during the summer. Using an experimental approach based on individual tagging, we found out some similarities between the results obtained in contrasted rivers. True survivals were similar in the three studied streams for wild 0+ (overall mean  $\pm$  SD;  $62.2 \pm 8.1$  %). Migrations rates (in both directions) ranged between 8 and 12% of the tagged fish. The ratio of "UNKNOWN" fish did not exceed 20% of the tagged fish. These fish may have skewed our estimates of survival since we ignored their fate. Some of them were regularly detected by tracking throughout the study but none were detected at recapture, neither by electrofishing nor by tracking post-EF2. Various explanations can help interpret this disappearance. If alive and resident in the study section, the fish may have escaped to the 3-run electrofishing; it is however unlikely that more than 2-3% of the live fish were uncaught given the high mean capture probability for 0+ fish at each run (0.84 for Brine; 0.77 for Nozon; 0.81 for Overan). A second explanation could be the failure in downstream detection, which was mostly assessed from detections by the fixed antennas.

The efficiency of the system was calculated from direct and indirect methods (Annex S2). The results provided by both methods slightly differed. For the Nozon River, antennas' efficiency ranged between 59 and 82%, whereas for Overan it ranged between 66 and 88%. Therefore a non-negligible part of the fish passing through the antennas in the Nozon and Overan were not detected. However the rate of downstream migrations was rather low in both streams (8%). Therefore the lack of detections alone cannot explain the high number of "UNKNOWN" fish reported in these streams. For this reason and knowing the detection rate using mobile tracking (overall mean = 76%), we assumed that most of the "UNKNOWN" fish were dead, although we cannot reject the hypothesis that a small part migrated out of the studied section without being detected.

Recapture rates of stocked fish were contrasted between streams; they were close to the recapture rate of wild fish in the Brine, but dropped to less than 20% in the Nozon and Overan rivers. This corroborates previous studies that reported a low survival rate of stocked fish compared to wild populations (e.g., Berg & Jorgensen, 1991; Weiss & Schmutz, 1999; Weber & Fausch, 2003), mostly explained by the environmental change between the rearing conditions (nursery stream or tank, no predator, feeding with pellets) and the natural environment. The mortality rate was 29% in Nozon and 41% in Overan but was certainly underestimated, given the high proportion of "UNKNOWN" fish. Cannibalism from wild trout on stocked fish can also explain this higher mortality. Theoretically restricted to the first days consecutive to stocking, fish predation may affect up to 60% of the released fish in some situations (Henderson & Letcher, 2003). Piscivorous birds or mammals may also preferentially prey on stocked fish within a few days post-stocking, thus may remove some tags from the prospected area. This could partly explain the unexpected higher proportion of "UNKNOWN" fish in the Nozon. Another explanation would be the low efficiency of the fixed

antenna in rivers with high water velocity such as Nozon and Overan. In these two rivers, we estimated that a significant amount of tags passing through the antennas were undetected (18 to 41% for Nozon; 10 to 34% for Overan). Therefore the number of fish migrating downstream was underestimated.

Besides fish origin, individual survival was greatly influenced by initial fish size. Smaller fish (55-60 mm) displayed significantly lower survival probability than larger ones (70-80) in the three rivers. This size-selective survival can have two major origins: 1/ the tagging method itself, with an expected lower survival rate when implanting a 12 mm PIT tag in small fish (Acolas *et al.*, 2007), although Richard *et al.* (2013) showed that mortality of hatchery fish larger than 55mm TL was < 8% after 60 days. Fish mortality in the wild can differ from hatchery due to the harsher environmental conditions, thus the negative impact of PIT tagging could be enhanced in the wild; 2/ a size-dependent mortality during summer due to strong competition for habitat. Larger fish would occupy the best-feeding territories and relegate small fish to less profitable sites. Carlson, Olsen & Vøllestad (2008) tested whether brown trout survival was a function of body size across different seasons and age-classes and found no or weak relationship, which is not in accordance with our hypothesis. However the first summer was not reported since 0+ fish were not tagged before autumn.

The present study also allowed the assessment of fish movement across time. The movement of wild fish was limited both in space and time. Most wild fish were resident, and when movements occurred, they were restricted to the first period between tagging and the first tracking session. Our data did not elucidate whether these movements were directly caused by hatchery fish release, since the period was rather long (from 14 to 28 days) and also comprised a few rainfalls and flow peaks which could potentially increase movements. In a small forest stream in southern Norway, Vollestad *et al.* (2012) observed a downstream

movement of wild 0+ fish during summer, at a mean distance of 200 m from the initial redd position, with smaller fish moving significantly longer distances downstream than larger ones. Holmes *et al.* (*in press*) used PIT tags to investigate 0+ trout migration and mortality, over autumn to summer, in a New Zealand headwater tributary. They found that emigration contributed to 60% of total loss, with a first phase of downstream migration occurring in autumn. During summer, Vatland & Caudron (*in revision*) showed restricted movements of PIT tagged 0+ brown trout and explained fish loss by mortality. In our study tagged fish were parr that hatched 4 to 5 months before. Considering the low migration rate reported in the following intervals (from early September until EF2), we can assume that the release of hatchery fish enhanced wild fish movement.

In the three rivers, stocked fish moved more than wild fish at the end of the study, although the direction of movement differed. In the Brine River, which is a lowland slow-flowing stream, stocked fish mostly migrated upstream. Conversely in steeper rivers like the Nozon and Overan, most fish moved downstream. In a marking study on wild and stocked 1+ brown trout, Baer & Brinker (2008) reported that hatchery fish moved more than wild fish, although most of them tended to stay close to their release site. The authors also showed that recapture rates of stocked and wild 1+ fish was negatively related to density, suggesting either emigration or mortality of both origins with increasing densities. In our study, stocking density did not affect survival rate of wild nor stocked 0+. However we reported a positive relationship between downstream migration probability for both wild and stocked fish and stocking density in the Nozon River, which is in agreement with Baer & Brinker (2008) observations.

## Acknowledgements

This research was supported by the Fisheries Department of the Vaud Canton and the Swiss Federal Office for Environment (OFEV). We kindly thank S. Ingold, A.S. Chataigner, I. Nègre and F. Briand for their invaluable help for tagging fish, settling the fixed antennas and performing mobile tracking. We are also grateful to the fisheries guardians from the Vaud canton, the fisheries department of Haute-Savoie (France) for their assistance during the electrofishing campaigns, but also to Eliane, Damien, Valérian, Jean-François, Christiane, David, Cyrille, Pierre-André, Roxane, Marie, Lucie and Mathilde for occasional assistance throughout the study.

## References

- Aarestrup K., Jepsen N., Koed A. & Pedersen S. (2005) Movement and mortality of stocked brown trout in a stream. *Journal of Fish Biology*, 66, 721-728.
- 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.
- Armstrong J.D., Kemp P.S., Kennedy G.J.A., Ladle M. & Milner N.J. (2003) Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research*, 62, 143-170.
- Baer J. & Brinker A. (2008) Are growth and recapture of hatchery-reared and resident brown trout (*Salmo trutta* L.) density dependent after stocking? *Ecology of Freshwater Fish*, 17, 455-464.
- Benjamini Y. & Hochberg Y. (1995) Controlling the false discovery rate: a practical and powerful approach to multiple testing. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, 57, 289-300.
- Berg S. & Jorgensen J. (1991) Stocking experiments with 0+ and 1+ trout parr, *Salmo Trutta* L, of wild and hatchery origin. 1. Post-stocking mortality and smolt yield. *Journal of Fish Biology*, 39, 151-169.
- Bovee K.D. (1982) A guide to stream habitat analysis using the instream flow incremental methodology. FWS/OBS 82/26. US Fish and Wildlife Service, Cooperative Instream Flow Service Group, Fort Collins, USA, pp. 248.

Burnett N.J., Stamplecoskie K.M., Thiem J.D. & Cooke S.J. (2013) Comparison of detection efficiency among three sizes of half-duplex passive integrated transponders using manual tracking and fixed antenna arrays. *North American Journal of Fisheries Management*, 33, 7-13.

Carlson S.M., Olsen E., M. & Vøllestad L.A. (2008) Seasonal mortality and the effect of body size: a review and an empirical test using individual data on brown trout. *Functional Ecology*, 22, 663-673.

Caudron A., Champigneulle A., Vigier L., Hamelet V. & Guyomard R. (2012) Early effects of the strategies of creating a genetic refuge and direct translocation for conserving and restoring populations of native brown trout. *Freshwater Biology*, 57, 1702-1715.

Choquet R., Lebreton J.-D., Gimenez O., Reboulet A.-M. & Pradel R. (2009) U-CARE: Utilities for performing goodness of fit tests and manipulating CAPture-REcapture data. *Ecography*, 32, 1071-1074.

Cresswell R.C. (1981) Post-stocking movements and recapture of hatchery-reared trout released into flowing waters - a review. *Journal of Fish Biology*, 18, 429-442.

Crisp D.T. (1993) Population densities of juvenile trout (*Salmo trutta*) in five upland streams and their effects upon growth, survival and dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 30, 759-771.

Cucherousset J., Britton J.R., Beaumont W.R.C., Nyqvist M., Sievers K. & Gozlan R.E. (2010) Determining the effects of species, environmental conditions and tracking method on the detection efficiency of portable PIT telemetry. *Journal of Fish Biology*, 76, 1039-1045.

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.

Einum S., Sundt-Hansen L. & Nislow K.H. (2006) The partitioning of density-dependent dispersal, growth and survival throughout ontogeny in a highly fecund organism. *Oikos*, 113, 489-496.

Fox J. (2003) Effect displays in R for generalised linear models. *Journal of Statistical Software*, 8, 1-27.

Fox J. & Weisberg S. (2011) *An (R) companion to applied regression*, second edition, Sage, Thousand Oaks CA.

Frank B.M., Gimenez O. & Baret P.P.V. (2012) Assessing brown trout (*Salmo trutta*) spawning movements with multistate capture-recapture models: a case study in a fully controlled Belgian brook. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 69, 1091-1104.

Gerking S.D. (1959) The restricted movement of fish populations. *Biological Reviews*, 34, 221-242.

Gowan C. & Fausch K.D. (1996) Mobile brook trout in two high-elevation Colorado streams: reevaluating the concept of restricted movement. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53, 1370-1381.

Gowan C. & Fausch K.D. (2002) Why do foraging stream salmonids move during summer? *Environmental Biology of Fishes*, 64, 139-153.

Gowan C., Young M.K., Fausch K.D. & Riley S.C. (1994) Restricted movement in resident stream salmonids: a paradigm lost? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 51, 2626-2637.

Henderson J.N. & Letcher B.H. (2003) Predation on stocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60, 32-42.

Holmes, R., Hayes, J. W., Jiang, W., Quarterman, A. & Davey, L. N. (*in press*). Emigration and mortality of juvenile brown trout in a New Zealand headwater tributary. *Ecology of Freshwater Fish*.

Jorgensen J. & Berg S. (1991) Stocking experiments with 0+ and 1+ trout parr, *Salmo Trutta* L, of wild and hatchery origin. 2. Post-stocking movements. *Journal of Fish Biology*, 39, 171-180.

Kohout J., Jašková I., Papoušek I., Šedivá A. & Šlechta V. (2012) Effects of stocking on the genetic structure of brown trout, *Salmo trutta*, in Central Europe inferred from mitochondrial and nuclear DNA markers. *Fisheries Management and Ecology*, 19, 252-263.

Lamouroux N. & Capra H. (2002) Simple predictions of instream habitat model outputs for target fish populations. *Freshwater Biology*, 47, 1543-1556.

Miller R.B. (1958) The role of competition in the mortality of hatchery trout. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 15, 27-45.

Mohler J.W. (2003) Producing fluorescent marks on Atlantic salmon fin rays and scales with calcein via osmotic induction. *North American Journal of Fisheries Management*, 23, 1108-1113.

Morales J.M., Moorcroft P.R., Matthiopoulos J., Frair J.L., Kie J.G., Powell R.A., Merrill E.H. & Haydon D.T. (2010) Building the bridge between animal movement and population dynamics. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365, 2289-2301.

Newcombe R.G. (1998) Two-sided confidence intervals for the single proportion: comparison of seven methods. *Statistics in Medicine*, 17, 857-872.

Olsen E.M. & Vollestad L.A. (2001) Estimates of survival of stream-dwelling brown trout using mark-recaptures. *Journal of Fish Biology*, 59, 1622-1637.

Ovidio M., Enders E.C., Hallot E.J., Roy M.L., Philippart J.-C., Petit F. & Roy A.G. (2007) Mobility and home-range use of Atlantic salmon parr over short time scales. *Aquatic Living Resources*, 20, 95-101.



Pradel R., Wintrebert C.M.A. & Gimenez O. (2003) A proposal for a goodness-of-fit test to the Arnason-Schwarz multisite capture-recapture model. *Biometrics*, 59, 43-53.

R Development Core Team. (2013) R: A language and environment for statistical computing. In: R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org/>.

Richard A., O'rourke J. & Rubin J.F. (2014) External fluorescence retention of calcein-marked juvenile brown trout *Salmo trutta* raised in natural and artificial environments. *Journal of Fish Biology*, 84, 73-84.

Richard A., O'rourke J., Caudron A. & Cattaneo F. (2013) Effects of passive integrated transponder tagging methods on survival, tag retention and growth of age-0 brown trout. *Fisheries Research*, 145, 37-42.

Riley S.C., Fuss H.J. & Leclair L.L. (2004) Ecological effects of hatchery-reared juvenile Chinook and Coho salmon on wild juvenile salmonids in two Washington streams. *North American Journal of Fisheries Management*, 24, 506-517.

Riley W.D., Maxwell D.L., Pawson M.G. & Ives M.J. (2009) The effects of low summer flow on wild salmon (*Salmo salar*), trout (*Salmo trutta*) and grayling (*Thymallus thymallus*) in a small stream. *Freshwater Biology*, 54, 2581-2599.

Satake A. & Araki H. (2012) Stocking of captive-bred fish can cause long-term population decline and gene pool replacement: predictions from a population dynamics model incorporating density-dependent mortality. *Theoretical Ecology*, 5, 283-296.

Schrank A.J. & Rahel F.J. (2006) Factors influencing summer movement patterns of Bonneville cutthroat trout (*Oncorhynchus clarkii utah*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63, 660-669.

Souchon Y., Trocherie F., E. F. & C. L. (1989) Les modèles numériques des micro-habitats des poissons: application et nouveaux développements. *Revue des sciences de l'eau*, 2, 807-830.

Stubbing D.N. & Moss R.D. (2007) Success of calcein marking via osmotic induction in brown trout fry, *Salmo trutta*. *Fisheries Management and Ecology*, 14, 231-233.

Tatara C.P., Riley S.C. & Berejikian B.A. (2011) Effects of hatchery fish density on emigration, growth, survival, and predation risk of natural steelhead parr in an experimental stream channel. *North American Journal of Fisheries Management*, 31, 224 - 235.

Teixeira A. & Cortes R. (2007) PIT telemetry as a method to study the habitat requirements of fish populations: application to native and stocked trout movements. *Hydrobiologia*, 582, 171-185.

Vatland, S. & Caudron, S. (*in revision*). Integrating movement into survival estimates for early life stages: a case study investigating summer-to-autumn declines in age-0 brown trout. *Freshwater Biology*.

Venables W.N. & Ripley B.D. (2002) Modern applied statistics with S. Fourth edition, Springer, New York.

Vollestad L.A., Serbezov D., Bass A., Bernatchez L., Olsen E.M. & Taugbol A. (2012) Small-scale dispersal and population structure in stream-living brown trout (*Salmo trutta*) inferred by mark-recapture, pedigree reconstruction, and population genetics. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 69, 1513-1524.

Weber E.D. & Fausch K.D. (2003) Interactions between hatchery and wild salmonids in streams: differences in biology and evidence for competition. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 60, 1018-1036.

Weiss S. & Schmutz S. (1999) Performance of hatchery-reared brown trout and their effects on wild fish in two small Austrian streams. Transactions of the American Fisheries Society, 128, 302-316.

White G.C. & Burnham K.P. (1999) Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. Bird Study, 46 Supplement, 120-138.

Zydlewski G.B., Horton G., Dubreuil T., Letcher B., Casey S. & Zydlewski J. (2006) Remote monitoring of fish in small streams. Fisheries, 31, 492-502.

### **Electronic reference**

OFEV, 2010, Statistique de la pêche : repeuplement, <http://www.bafu.admin.ch/jagd-fischerei/07831/07867/07873/index.html>, last access : 12/01/2014

### **Supporting information**

**Annex S1** : Environmental characteristics of the studied rivers and sites

**Annex S2** : Assessing the detection efficiency of the fixed antennas

**Annex S3**: Daily mean flow (black line) and water temperature (grey line) variations in time from EF1 (tagging) to EF2 (recapture electrofishing). Release of stocked fish is indicated (STO), together with the tracking sessions (TR1 to TR8)

## Supporting information

### Annex S1: Environmental characteristics of the studied rivers and sites

Parameter	Brine	Nozon	Overan
catchment area (km <sup>2</sup> )	23.45	59.14	8.74
slope (%)	0.9	2.8	6.5
mean flow (m <sup>3</sup> .s <sup>-1</sup> )	0.11	0.53	0.22
mean temperature (°C)	10.0	9.4	7.9
site elevation (m)	478	545	803
% riffle	38	72	92
% pool	44	18	8
% run	18	0	0
% lotic channel	0	10	0
shading index	0.73	0.80	0.80
mean particle size (cm)	4.7	20.9	14.5
mean wetted width ± SD (m)	2.70	4.44	3.19
conductivity (µS.cm <sup>-1</sup> )	673	481	339
biomass (g.m <sup>-2</sup> )	41.7	21.5	16.1
pH	8.2	8.4	8.5

### Annex S2: Assessing the detection efficiency of the fixed antennas

The detection efficiency of a twin antenna array can be estimated using either direct or indirect methods. Direct methods refer to a known number of tagged fish passing through the interrogation site; indirect methods use the PIT tag detections at other antennas, compared to the detections at the antenna being evaluated (Zydlewski *et al.*, 2006; Connolly *et al.*, 2008).

**1/ Direct method:** using the tags detected downstream of the fixed antenna during the different tracking sessions throughout the study period. The array' efficiency (noted  $E_{direct}$ ) is the ratio of the number of tags detected by at least 1 antenna ( $d_{detect}$ ) relative to the total number of tags located downstream the fixed antennas by mobile tracking ( $d_{track}$ ).

$$E_{direct} = d_{detect} / d_{track}$$

**2/ Indirect method:** the array's efficiency was calculated from the tag detections at each antenna ( $E_{ant1}$  and  $E_{ant2}$ ), combined with the proportion of marker tag detections ( $E_{marker}$ ). The marker tag was set within the read range of the antenna 1 (downstream antenna). The method was described by Vatland & Caudron (*subm.*). The authors proposed a weighted approach by a moving-average of fish detection for the calculation of  $E_{marker}$ , to account for the time-varying migration pattern, and because of several days of power failure during their study period. In the present study, no power failure was recorded over the period, thus  $E_{marker}$  was calculated as the overall proportion of marker tag detection.

-  $E_{marker}$ : ratio of the number of detections of the marker tag ( $m_x$  for each day  $x$ ) by antenna 1 to the theoretical number of detections over the period ( $n$  days). The marker tag reveals itself for detection every 30 minutes, thus 48 times per day.

$$E_{marker} = \sum_{x=1}^n (m_x / 48) / n$$

This ratio indicates the proportion of time during which the antennas were operating. Failed marker tag detection either indicates power-source interruption, abnormal read-range decrease (noise) or the presence of multiple tags within the detection range (Greenberg & Giller, 2000).

-  $E_{ant1}$ : the indirect estimate of the efficiency for antenna 1 requires the number of tags detected by both antennas ( $d_{both}$ ) and the number of tags only detected by antenna 2 ( $d_{only\ ant2}$ ).  $E_{ant2}$  was calculated similarly (see Zydlewski *et al.*, 2006; Caudron & Vatland, *subm.*):

$$E_{ant1} = d_{both} / [d_{both} + d_{only\ ant2}]$$

$$E_{ant2} = d_{both} / [d_{both} + d_{only\ ant1}]$$

-  $E_{array}$ : combined efficiency of the array (i.e., both antennas).

$$E_{array} = 1 - [(1 - E_{ant1}) * (1 - E_{ant2})]$$

-  $E_{indirect}$ : overall efficiency of the array during the period

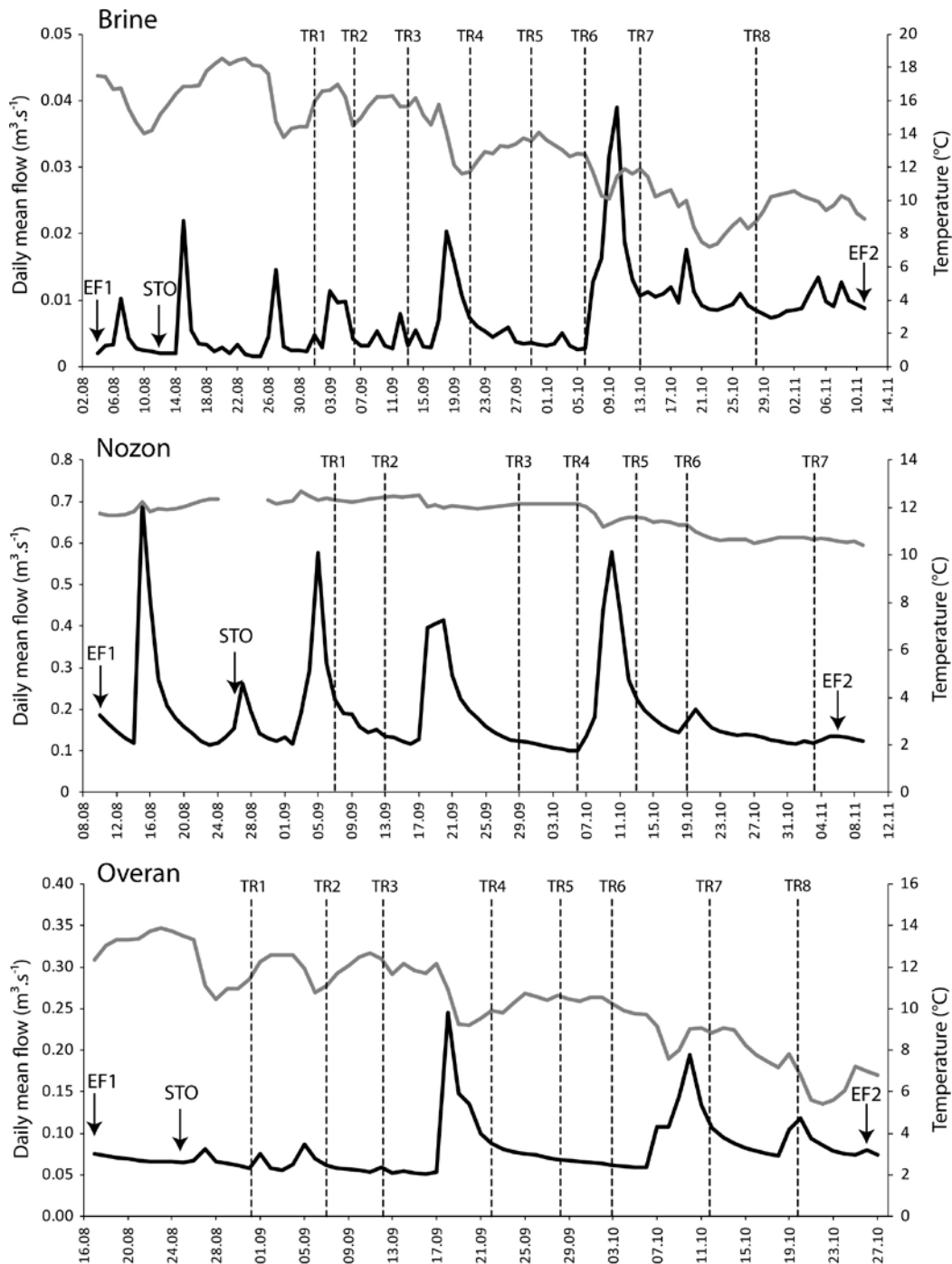
$$E_{indirect} = E_{marker} * E_{array}$$

	Brine	Nozon	Overan
$d_{detect}$	-	54	21
$d_{track}$	-	66	32
<b><math>E_{direct}</math></b>	-	<b>0.82</b>	<b>0.66</b>
$E_{marker}$	0.99	0.64	0.94
$d_{both}$	4	68	20
$d_{only\ ant1}$	2	13	6
$d_{only\ ant2}$	6	48	8
$E_{ant1}$	0.40	0.59	0.71
$E_{ant2}$	0.67	0.84	0.77
$E_{array}$	0.80	0.93	0.93
<b><math>E_{indirect}</math></b>	<b>0.79</b>	<b>0.59</b>	<b>0.88</b>

## References

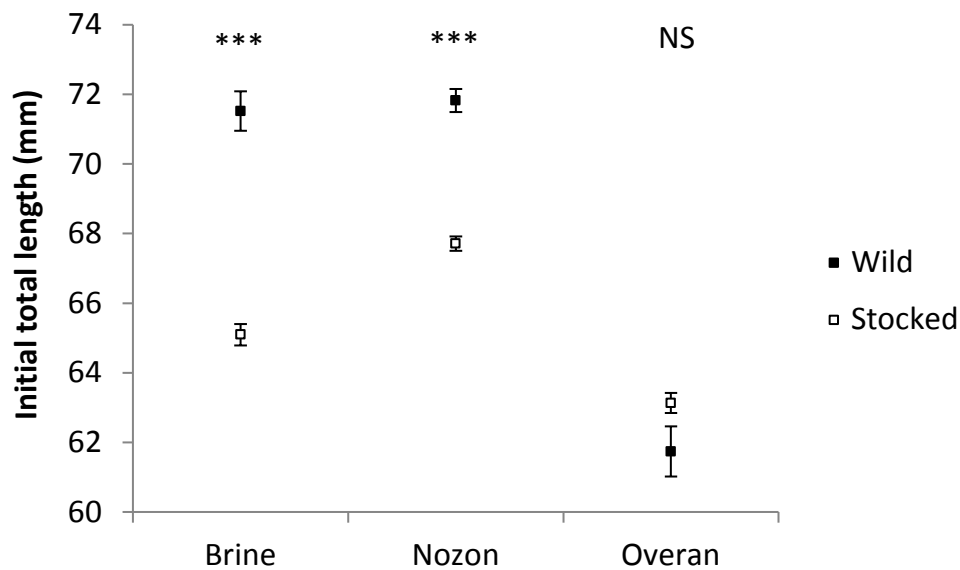
- Connolly P.J., Jezorek I.G., Martens K.D. & Prentice E.F. (2008) Measuring the Performance of Two Stationary Interrogation Systems for Detecting Downstream and Upstream Movement of PIT-Tagged Salmonids. *North American Journal of Fisheries Management*, 28, 402-417.
- Greenberg L.A. & Giller P.S. (2000) The potential of flat-bed passive integrated transponder antennae for studying habitat use by stream fishes. *Ecology of Freshwater Fish*, 9, 74-80.
- Vatland S. & Caudron A. (*subm.*) Integrating movement into survival estimates for early life stages: a case study investigating summer-to-autumn declines in age-0 brown trout. *Oecologia*.
- Zydlewski G.B., Horton G., Dubreuil T., Letcher B., Casey S. & Zydlewski J. (2006) Remote Monitoring of Fish in Small Streams. *Fisheries*, 31, 492-502.

**Annex S3:** Daily mean flow (black line) and water temperature (grey line) variations in time from EF1 (tagging) to EF2 (recapture electrofishing). Release of stocked fish is indicated (STO), together with the tracking sessions (TR1 to TR8).



#### 6.4. Analyse de la croissance

Le taux de croissance dépend souvent de la taille initiale (ou du poids initial). Les poissons introduits étaient de tailles moyennes significativement inférieure aux poissons sauvages sur la Brine (respectivement  $65.1 \pm 7.0$  mm et  $71.5 \pm 8.3$  mm) et le Nozon ( $67.7 \pm 7.7$  mm et  $71.8 \pm 8.8$  mm). Sur l'Overan, les tailles moyennes étaient très proches ( $63.1 \pm 5.6$  mm pour les individus introduits et  $61.7 \pm 5.1$  mm pour les 0+ sauvages, **Figure 18**).



**Figure 18:** Comparaison des tailles initiales des 0+ sauvages et introduits, au moment du marquage.

Le taux de croissance des poissons marqués entre la pêche de marquage (EF1, réalisée en août 2011) et la pêche de recapture (EF2, effectuée fin octobre-début novembre de la même année) correspond au « Specific Growth Rate » (SGR ; Busacker *et al.*, 1990), calculé selon la formule :

$$SGR\% = \frac{\log_e(W_{EF_2}) - \log_e(W_{EF_1})}{t} \times 100$$

avec  $W_{EF_1}$  and  $W_{EF_2}$ , les poids (en g) des individus lors des pêches de marquage et de recapture, et  $t$  le nombre de jours entre les deux pêches. L'analyse des taux de croissance est en cours. Le SGR% des 0+ sauvages est significativement supérieur à celui des 0+ introduits sur le Nozon et l'Overan. Au contraire sur la Brine, les poissons introduits ont un taux de croissance nettement supérieur aux poissons sauvages (**Figure 19**).

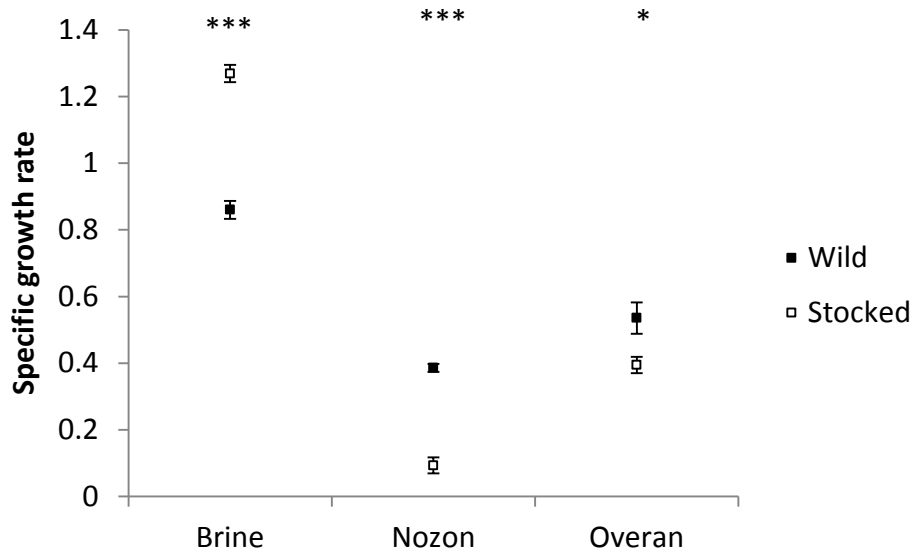


Figure 19 : Comparaison des taux de croissance (SGR) en fonction de l'origine des 0+ pour chaque rivière.

Bien que les 0+ issus de pisciculture soient plus petits que les 0+ sauvages au moment du repeuplement dans le Nozon et la Brine, les taux de croissance des poissons introduits diffèrent nettement entre les deux cours d'eau. Dans ces deux cours d'eau, les individus introduits ont la même origine ; les différences de croissance observées sont donc directement liées aux caractéristiques du cours d'eau. L'analyse détaillée des taux de croissance permettra d'identifier les effets de la taille initiale et de la densité d'alevinage. En outre, la croissance des individus ayant migré sera comparée à celle des individus résidents.

## 6.5. Conclusion

L'introduction de 0+ issus de pisciculture à différentes densités n'a eu d'effet significatif ni sur la mortalité des 0+ sauvages ni sur celle des 0+ introduits, dans les trois rivières dans lesquelles l'expérimentation a été conduite. On constate en revanche une mortalité plus importante des petits individus sur cette période. Les 0+ introduits se déplacent davantage que les 0+ sauvages, peu mobiles, et ces mouvements s'opèrent dans les premiers jours suivant le repeuplement. Le taux de migration des juvéniles vers l'aval est densité-dépendant dans l'une des trois rivières (Nozon), à la fois pour la fraction sauvage et la fraction introduite. Les 0+ introduits à forte densité sont donc susceptibles d'induire un déplacement des poissons sauvages. Les analyses relatives au taux de croissance des 0+ marqués, calculés entre août et novembre, doivent être approfondies, en intégrant les effets de la densité introduite et de la taille initiale des individus.





## 7. Modélisation de la survie après repeuplement et effet des facteurs biotiques et abiotiques

### 7.1. Contexte de l'étude

Les mécanismes qui déterminent la survie des truites élevées en pisciculture et introduites dans des rivières naturelles peuplées de truites sauvages sont complexes. Ils dépendent d'une multiplicité de facteurs susceptibles d'interagir :

- des facteurs abiotiques, liés aux caractéristiques intrinsèques du cours d'eau récepteur, telles que sa taille, sa pente, la diversité de l'habitat, l'hydrologie, la thermie, la qualité de l'eau...
- des facteurs biotiques correspondant aux interactions avec les populations sauvages (densités des différentes classes d'âge dans la population, densité d'individus introduits) et à la nourriture disponible (essentiellement la dérive) ;
- des caractéristiques des individus issus de pisciculture (origine, conditions d'élevage, stade lors de la mise à l'eau).

Au cours de ce projet de thèse, différentes expérimentations de marquage ont été réalisées pour évaluer la survie (apparente ou réelle) des juvéniles élevés en pisciculture et relâchés au stade « estivaux ». Dans une première série expérience, des marquages de masse à la calcéine ont été effectués dans quatre cours d'eau, notamment dans le but d'évaluer l'efficacité du marqueur fluorescent pour un usage *in situ* et un suivi sur le long terme (**Article 2**), mais aussi avec pour objectif de mesurer la contribution des poissons issus de repeuplement dans la cohorte marquée. Dans ces cours d'eau, les marquages ont été réalisés entre 2008 et 2010. Les juvéniles déversés ont été répartis sur des linéaires de plusieurs centaines de mètres à plusieurs kilomètres, à l'intérieur desquels ont été délimités les sites pour la réalisation du suivi. Des inventaires piscicoles ont été effectués avant le relâcher des individus marqués sur plusieurs sites (excepté sur la Drize), puis un suivi démographique a été réalisé pendant 3 ans sur ces mêmes sites, à raison d'un inventaire chaque année (**Tableau 9**).

Dans la seconde série d'expérience, initiée en 2011, nous avons recherché l'effet de la densité d'alevinage et de la taille individuelle sur la survie réelle et la dispersion des poissons sauvages et introduits (**Article 4**). Les poissons introduits ont fait l'objet de marquages individuels en pisciculture par PIT tags, et ont été couplés à des marquages à la calcéine. Quatre stations

d'inventaire ont été définies dans un tronçon d'étude de 540 m environ, dont trois ont été alevinées avec des densités variables d'estivaux. Un protocole de suivi similaire à celui de la première série d'expériences a été appliqué : une pêche d'inventaire initiale estivale pour évaluer les densités de juvéniles, suivi du repeuplement proprement dit (sur les stations d'inventaire uniquement), une pêche de recapture à 3 mois, puis à 12 et 24 mois (**Tableau 9**). Les résultats des deux expériences ont ainsi été regroupés.

Pour évaluer la mortalité des poissons relâchés dans le milieu naturel, le modèle récemment développé par Siegenthaler - Le Drian *et al.* (*subm.*) a été utilisé. Ce modèle suppose que les poissons introduits subissent deux types de mortalités : un premier épisode directement consécutif au repeuplement, puis un second processus, à plus long terme, qui témoigne d'une plus grande sensibilité de ces individus élevés en pisciculture vis-à-vis des facteurs environnementaux et des compétitions intra-spécifiques. Plusieurs études ont relevé une forte mortalité directement consécutive au rempoissonnement (Ersbak et Haase, 1983; Jonsson *et al.*, 1999; Baer et Brinker, 2008b), principalement due au stress engendré par la manipulation, le transport, et par le changement d'environnement. Après cette première phase, d'une durée de quelques jours à quelques semaines, une survie moindre des poissons introduits est généralement observée (Bachman, 1984 ; Deverill *et al.*, 1999). Les poissons introduits ont généralement un désavantage compétitif vis-à-vis des poissons sauvages, qui ont déjà acquis un territoire (« prior residence », Rhodes et Quinn, 1998; Deverill *et al.*, 1999). Ce désavantage compétitif peut être en partie compensé par la taille des poissons introduits généralement supérieure à celle des individus sauvages (Rhodes et Quinn, 1998). Le modèle détermine un facteur de surmortalité ( $f_{mort}$ ), calculé par rapport à la mortalité observée chez les individus sauvages. Ce paramètre est fixé  $\geq 1$  ; cela signifie que les poissons introduits peuvent au mieux avoir le même taux de mortalité que les individus sauvages. La paramétrisation du modèle est résumée succinctement dans l'**Article 5**, et est détaillée par Siegenthaler - Le Drian *et al.* (*subm.*). Parallèlement aux suivis des populations, des caractéristiques environnementales ont été relevées sur ces différents sites :

- topographie : surface de bassin versant, pente, altitude ;
- morphologie : largeur mouillée moyenne à l'étiage, coefficient de variation de la largeur (CV), ombrage ;
- débit moyen (sur certains sites seulement) ;
- habitat : % des différents faciès (radier, mouille, plat), granulométrie moyenne ;
- physico-chimie : pH, conductivité, température.

La quantité de nourriture disponible ou biomasse ( $B_{mod}$ ) a été évaluée selon la méthode proposée par Vuille (1997). L'ensemble des variables prises en compte est récapitulée dans l'Article 5. L'effet de ces variables sur les deux paramètres de mortalité estimés par le modèle a été analysé. Notons que dans cette partie la « mortalité apparente » est analysée, c'est-à-dire la probabilité qu'un individu meurt ou bien émigre du site d'origine. Les données de marquages individuels disponibles sur trois rivières permettront d'évaluer la mortalité réelle et de comparer les paramètres du modèle avec ou sans prise en compte de la migration.

**Tableau 9 : Bilan des opérations de marquage et de suivi piscicole réalisées dans 7 cours d'eau (20 stations, dont 3 ayant fait l'objet de deux opérations de marquage sur la Drize) et intégrées dans le modèle**

Rivière	Station	Code de l'étude	Expérience	Pêche initiale	Rempoissonnement	Recaptures			
						3 mois	12 mois	24 mois	36 mois
Carrouge (Flon de)	CA1	CA1	1	été 2009	été 2009	x	x	x	x
	CA2	CA2	1	-	été 2009	x	x	x	x
	CA3	CA3	1	été 2009	été 2009	x	x	x	x
Seigneux (Rau de)	SX1	SX1	1	été 2009	été 2009	x	x	x	x
	SX2	SX2	1	été 2009	été 2009	x	x	x	x
Vaux (Rau des)	VX1	VX1	1	été 2009	été 2009	x	x	x	x
	VX2	VX2	1	été 2009	été 2009	x	x	x	x
Drize	DR1	DRA1	1	-	été 2008	x	x	x	x
	DR2	DRA2	1	-	été 2008	x	x	x	x
	DR3	DRA3	1	-	été 2008	x	x	x	x
	DR5	DRA5	1	-	été 2008	x	x	x	x
	DR1	DRB1	1	été 2010	été 2010	-	x	x	-
	DR2	DRB2	1	été 2010	été 2010	-	x	x	-
Brine	DR3	DRB3	1	été 2010	été 2010	-	x	x	-
	BR3	BR3	2	été 2011	été 2011	x	x	x	-
	BR5	BR5	2	été 2011	été 2011	x	x	x	-
Nozon	BR9	BR9	2	été 2011	été 2011	x	x	x	-
	NZ3	NZ3	2	été 2011	été 2011	x	x	x	-
	NZ5	NZ5	2	été 2011	été 2011	x	x	x	-
Overan	NZ9	NZ9	2	été 2011	été 2011	x	x	x	-
	OV3	OV3	2	été 2011	été 2011	x	x	x	-
	OV5	OV5	2	été 2011	été 2011	x	x	x	-
	OV9	OV9	2	été 2011	été 2011	x	x	x	-

## 7.2. Résumé

L'efficacité des programmes de rempoissonnement en rivières est une question clé pour les gestionnaires de la pêche, qui investissent chaque année des montants considérables pour l'élevage de poissons destinés à soutenir les stocks. Nous avons utilisé des données de marquage – recapture sur des juvéniles (0+) issues de pisciculture, relâchés pendant leur premier été dans 7 rivières naturelles, contenant des populations de truites sauvages. Nous avons ensuite modélisé la mortalité apparente (mortalité ou émigration) des poissons introduits, en dissociant

la mortalité apparente immédiate ( $r_{ini}$ ), qui intervient dans les tous premiers jours après rempoissonnement, de la surmortalité apparente des individus introduits par rapports aux poissons sauvages (notée  $f_{mort}$ ) mesurable sur le long terme jusqu'à l'âge adulte. Les effets des caractéristiques environnementales des cours d'eau et des variables biotiques, telles que les densités d'individus et la nourriture disponible (dérive) sur  $r_{ini}$  et  $f_{mort}$  ont été analysés en utilisant des modèles linéaires mixtes et du « model-averaging » sur les meilleurs modèles sélectionnés.

Les résultats ont indiqué une forte variabilité dans les estimations des deux paramètres décrivant la mortalité apparente, avec des valeurs comprises entre 0 et 0.99 pour  $r_{ini}$  (médiane = 0.79) et entre 1 et 13 pour  $f_{mort}$  (médiane = 2.3). La mortalité apparente initiale  $r_{ini}$  est positivement corrélée à la largeur mouillée ainsi qu'à la densité initiale des poissons introduits. Une relation négative avec la densité initiale de 0+ sauvage a également été mise en évidence. Concernant  $f_{mort}$ , les modèles ont mis en évidence les effets négatifs de la densité initiale de 0+, de la largeur mouillée et du coefficient de variation de la largeur. Une relation positive avec l'altitude a aussi été observée.

Dans les trois rivières dans lesquels des marquages individuels ont été réalisés (correspondant à 9 des 22 suivis conservés dans l'analyse), les poissons introduits recapturés en-dehors du site d'origine ont été réaffectés dans leur site d'origine, et les paramètres  $r_{ini}$  et  $f_{mort}$  ont été recalculés. Les estimations des deux paramètres n'ont pas significativement changé. Toutefois, des études complémentaires impliquant des approches de marquage-recapture au niveau individuel sont nécessaires pour évaluer les taux de dispersion des poissons introduits et leur survie après dispersion.

Les résultats indiquent que la largeur mouillée et le coefficient de variation de la largeur sont les principales variables environnementales qui déterminent la mortalité apparente des poissons introduits, ainsi que l'altitude. La mortalité apparente dépend également largement de la densité introduite et de la densité de poissons sauvages de la même classe d'âge. Une mortalité densité-dépendante des poissons introduits est fort probable avec l'augmentation de la quantité d'individus déversés. Une meilleure survie des poissons introduits est attendue dans des petits cours d'eau de plaine ou plateau, présentant des habitats diversifiés, déjà partiellement occupés par des congénères sauvages.

### 7.3. Article 5

## Biotic and environmental effects on mortality of hatchery-reared vs wild brown trout in natural rivers

*In prep.* for submission in Aquatic Sciences

Alexandre Richard <sup>a,b</sup>, Mathilde Dumond <sup>a</sup>, Colombe Siegenthaler - Le Drian <sup>c</sup>, Peter Reichert <sup>c</sup>  
and Franck Cattaneo <sup>a</sup>

<sup>a</sup>: hepia, Geneva Technology, Architecture and Landscape, University of Applied Sciences  
Western Switzerland, Earth-Nature-Environment Institute, Jussy (GE), Switzerland

<sup>b</sup>: INRA, UMR 0042 Carrtel, F-74203 Thonon, France

<sup>c</sup>: EAWAG, Swiss Federal Institute of Aquatic Science and Technology, Duebendorf,  
Switzerland

Phone: (+41) 22 546 68 64

Fax: (+41) 22 546 68 14

[alexandre.richard@hesge.ch](mailto:alexandre.richard@hesge.ch)

**Keywords:** stocking, mortality, abiotic factors, density-dependence, migration

### Abstract

The efficiency of brown trout stocking programs in rivers is a great concern for fisheries managers. Using mark-recapture data of hatchery-reared 0+ trout released during summer in seven natural rivers (23 surveys) harbouring wild brown trout population, we fitted a

model on the apparent mortality of stocked trout. This model aimed to unravel the immediate post-release apparent mortality ( $r_{ini}$ ) and the delayed apparent over-mortality of stocked vs wild fish ( $f_{mort}$ ). The effects of environmental characteristics of the rivers and biotic variables (age-class densities and food) on  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$  were then analyzed using linear models and model averaging.

We found high variability in the output estimates of  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$ , with values ranging between 0 and 0.99 for  $r_{ini}$  (median = 0.79) and between 1 and 13 for  $f_{mort}$  (median = 2.3). The initial apparent mortality was positively related to the mean wetted width of the river and to the initial density of stocked fish; a negative relationship with the initial wild density was also observed. The delayed apparent over-mortality  $f_{mort}$  was negatively related to the initial density of wild fish, the mean width and its coefficient of variation. A positive relationship with the elevation was also reported.

The estimated parameters  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$  did not significantly change when reassigning movers into their initial release site in 9 out of 22 surveys where individual tagging was performed. However, further studies using individual mark-recapture approaches were useful to assess the dispersal rate of stocked fish and their fate.

The results suggest that mean stream width and its coefficient of variation are the main environmental features that determine the apparent mortality of stocked individuals, together with the initial densities of stocked and wild 0+ trout. A density-dependent mortality of stocked fish is prone to occur with increasing released density. Higher survival of stocked fish would be expected in small lowland streams with diversified habitat and inhabited by wild congeners.

## Introduction

Stocking efficiency is an important issue for salmonids population management, and thus gives rise to intense scientific debates since the 90's (Waples, 1999). Although some studies have reported the important role of hatchery fish in recovery and supplementation of wild stocks (e.g., Brannon *et al.*, 2004; Hess *et al.*, 2012), fish stock enhancement has been questioned for a long time and several adverse effects of stocking have been pointed out (e.g., Myers *et al.*, 2004; Araki & Schmid, 2010). Stocking reduces the genetically effective size of the total population (Ryman 1991; Ryman & Laikre 1991; Hansen *et al.*, 2009) and domestication selection is suspected to occur in hatchery under the relaxation of natural selection (Araki, Cooper & Blouin, 2007; Ford *et al.*, 2008). The artificial environment in hatchery can select for individual poorly adapted to the natural environment (Johnsson *et al.*, 1996; Pearsons, Fritts & Scott, 2007; Christie *et al.*, 2012). In particular, Araki, Cooper & Blouin (2007) showed that hatchery rearing reduces the reproductive capability of steelhead trout (*Oncorhynchus* spp.) by 37.5% per generation in captivity.

In recent years, stocking practices have changed for an approach towards conservation (Brown and Day, 2002; Berejikian *et al.*, 2008), i.e. maintaining the genetic diversity and preserving the local strains. Stocking, if required, should be implemented using offspring of indigenous broodstocks ("supportive breeding"; Ryman and Laikre, 1991), the fish rearing-period in hatchery should be reduced, and the rearing conditions should be adapted to mimic natural densities and environment. However, even under such precepts, the mortality of hatchery-reared fish after release in natural environment is generally higher than the mortality of wild conspecifics (Horreo *et al.*, 2011).

Fish reared in hatcheries often undergo high mortalities immediately after their release in the wild (Jonsson, Bronnos & Lundqvist, 1999; Einum & Fleming, 2001). This is imputable to



the stress induced by transportation to the release site and by a changing environment (Barton, 2002; Weber & Fausch, 2003), but it is also a consequence of the maladaptation of these fish to their new environment. For instance, their lack of experience in feeding on live preys can lead to nutritional deprivation (Ersbak & Haase, 1983; Brown, Davidson & Laland, 2003); the absence of prior social interactions with wild congeners and other species may be deleterious for territory acquisition and interference competitions (Huntigford & Garcia de Leaniz, 1997). The inexperience of stocked fish may *de facto* increase their vulnerability to predators (Álvarez & Nicieza, 2003). The time for acclimatization can take up to one week (Jonsson, Bronnos & Lundqvist, 1999), thereafter mortality decreases, but remains generally higher than for wild fish (Berg & Jorgensen, 1991; Einum & Fleming, 2001). Moreover hatchery-reared brown trout stocked in streams with the presence of a natural population grow more slowly than wild fish, and their growth is density-dependent (Sundström, Bohlin & Johnsson, 2004; Baer & Brinker, 2008). Detrimental effects of stocked fish on wild congeners have also been reported. The release of stocked fish increases the effect of density-dependence processes in the wild, which in turn can lead to a decrease of growth in wild individuals (Bohlin *et al.*, 2002).

Considering all the above-mentioned processes, the integration of the effect of stocked individuals in the population dynamics is challenging. Borsuk *et al.* (2006) defined a population dynamics model for stage-structured brown trout populations in Switzerland, based on a bayesian probability network. In this model, 0+ fish stocked after the “critical period” of intense mortality (Elliott, 1994) were assumed to initiate a new phase of density-dependent mortality, following a “hockey-stick” shape (Barrowman & Myers, 2000). Interactions with the environment were not considered, although hatchery-reared fish survival was shown to differ substantially when released in contrasted environments

(Gmünder, 2002). Understanding which environmental and biotic factors influence the efficiency of stocking would help fishery managers in adapting their stocking practices.

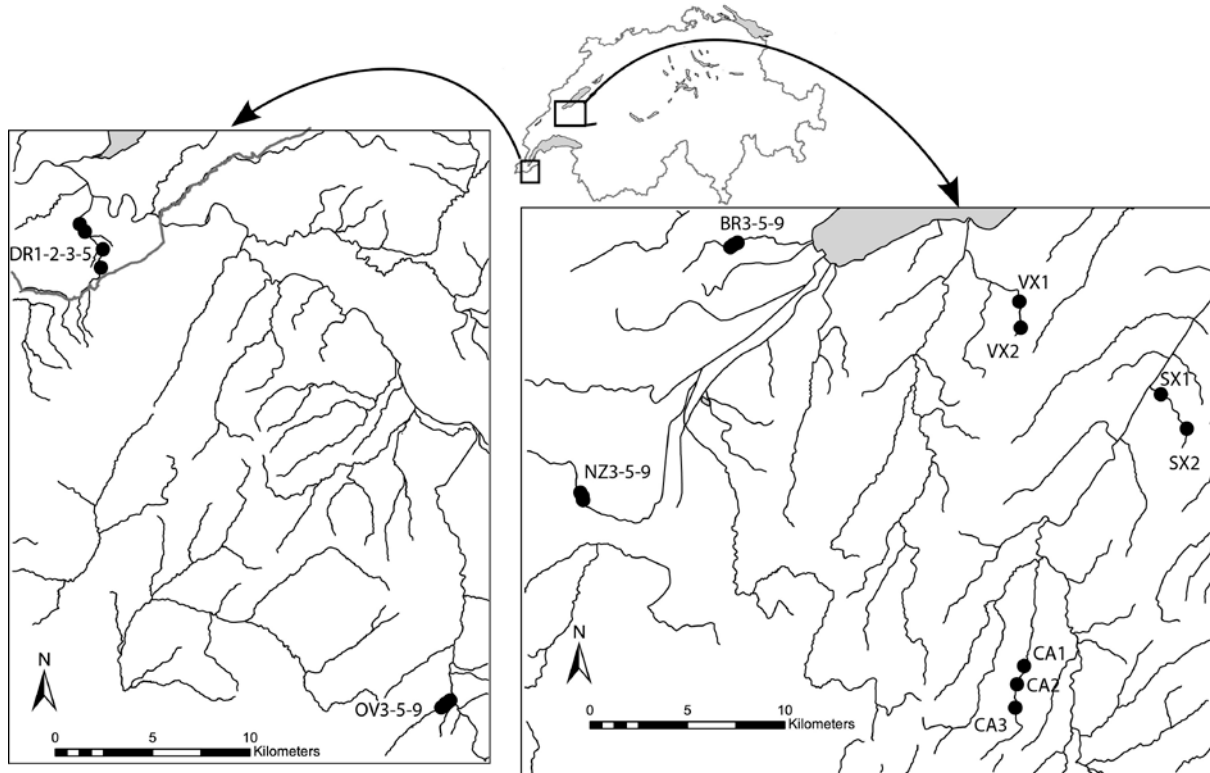
The present study aims to analyze the biotic (i.e., food biomass and age-class densities) and environmental factors affecting the long-term apparent survival (also called recapture rate) of hatchery-reared brown trout relative to wild conspecifics in natural streams. The model defined by Siegenthaler - Le Drian, Peter & Reichert (*subm.*) was applied on demographic data of stocked brown trout populations collected in 20 reaches (23 surveys) located in 7 streams. We used data from two marking experiments (mass-marking and individual marking) carried out between 2008 and 2013, and analyzed the potential factors related to: 1/ the immediate post-stocking apparent mortality (i.e., mortality or emigration) of hatchery-reared fish, and 2/ the apparent over-mortality of stocked vs wild fish throughout the life cycle.

## **Material and methods**

### *Study reaches*

Among the seven selected streams, one is located in France and six in Switzerland, ranging from latitude 45°55' to 46°48'N and longitude 6°09' to 6°53'W (Fig. 1). The Overan (OV) River is a third order tributary of the Rhône drainage located in the French alpine region (Haute-Savoie). The Drize (DR) River is a lowland stream of the Rhône drainage, which flows in Geneva canton, Switzerland. The five other streams are located in the Swiss plateau (in the Vaud canton), enclosed between the Jura chain and the Alps, and belong to the Rhine drainage. The Brine (BR) River is a first order tributary of the Lake Neuchâtel. The Vaux (VX) and Nozon (NZ) rivers are respectively second and third order tributary of the Lake

Neuchâtel. Seigneux (SX) and Carrouge (CA) rivers are second order tributaries of the Lake Morat.



**Fig. 1: Location of the study reaches (BR: Brine; CA: Carrouge; DR: Drize; NZ: Nozon; OV: Overan; SX: Seigneux; VX: Vaux)**

### *Hatchery fish*

The fish used for stocking were a second generation of hatchery-reared fish, i.e., the progeny of the offspring of natural broodstocks caught annually in nearby rivers and bred in hatcheries (except for the Overan River, where first-generation was used). Fish stocked in Carrouge, Vaux and Seigneux rivers were reared in circular tanks in a Swiss hatchery (Morrens, Switzerland). Fish used for stocking in Brine and Nozon rivers were raised from eggs fertilized in the hatchery of Vallorbe (Switzerland) and were then reared in an artificial channel (hatchery of Moudon, Switzerland) until harvest. For stocking in the Overan River, eggs were collected from wild spawners electrofished in the upper Borne River, fertilized

and raised in nursery tanks (hatchery of St-Pierre-en-Faucigny, France). Lastly, fish released in the Drize River came from captive broodstocks of a non-native population, which is part of the same drainage system (Rhône drainage). All fish releases occurred between early and late summer (stocked as “pre-summerling” or “summerling” fish), from years 2008 to 2011 (see Richard, O'Rourke & Rubin, 2014 and Richard *et al.*, *in prep* for more details).

Hatchery fish were marked with calcein ( $C_{30}H_{26}N_2O_{13}$ , CAS number 1461-15-0), provided from Riedel-de Haën™ or Sigma-Aldrich. The marking protocol was adapted from Mohler (2003) and Stubbing & Moss (2007). An osmotic induction in a 2.5% NaCl solution for 3.5 min was followed by a bath in a 0.5% solution of calcein (pH = 8.5) for 7 min (Richard, O'Rourke & Rubin, 2014). The use of calcein produced externally detected marks for a few months using a handheld SE-MARK detector, and did not require fish sacrifice. After calcein marking, all fish were double-marked. In Drize, Seigneux, Vaux and Carrouge rivers, the adipose fin was clipped. In Brine, Nozon and Overan rivers, a PIT-Tag was inserted in the ventral cavity after a short incision with a scalpel (Richard *et al.*, 2013).

### *Stocking*

Between two and four representative reaches were selected in each stream. The length / mean width ratio exceeded 15 in all reaches and included at least two riffle-pool sequences (Keller & Melhorn, 1978). The present study on 7 streams is the combination of two mark-recapture experiments; two different methods were applied for fish release: 1/ in four rivers (Drize, Carrouge, Seigneux and Vaux), stocked fish were dispatched over long river sections (1.7 to 4.5 km), containing the study reaches (Richard, O'Rourke & Rubin, 2014). In the Drize River, two marking campaigns were performed (DRA and DRB, initiated in 2008 and 2010); 2/ in Brine, Nozon and Overan rivers, trout stocking was only performed within three study

reaches per river (e.g., NZ3, NZ5 and NZ9 for Nozon), according to various factors of densities (Richard *et al.*, *in prep.*). The number of released fish in NZ3 was five times the estimate of wild 0+; we released one time the estimate of wild 0+ on NZ5, and three times the estimate of wild 0+ on NZ9.

### *Fish sampling*

Brown trout densities were assessed during summer and prior to stocking in each studied reach using electrofishing with either a 2-run or 3-run removal method, depending on the capture probability. Recapture electrofishing were performed three months post-stocking (except for surveys DRB2 and DRB3 in the Drize River) then every summer until two or three years post-stocking. Trout densities (individuals per 100 m<sup>2</sup> ± 95% C.I.) were calculated per reach and age class following the Carle & Strub (1978) method.

All fish were anesthetized in a 10% clove oil solution (3 ml in 10 l of water for 2-3 min), measured (nearest mm), weighed (nearest 0.1 g), and were visually checked for calcein fluorescence in head and fin rays using the SE-MARK detector under a black opaque curtain. A portable HDX reader (Oregon RFID, Portland, Or.) was used to scan the fish captured in Brine, Nozon and Overan rivers. A few scales were sampled on fish larger than 80 mm total length (TL) for age determination in the laboratory; fish smaller than 80 mm were classified as 0+, following a validation from fish size histograms. After a recovery period of at least 30 minutes in oxygenated tanks, all the fish were released back to their originate site.

### *Physical variables*

Stream habitat was characterized by a number of physical variables (Table 1). The topography was described by the elevation, the mean slope and the catchment area,

determined using ArcGIS software (ESRI, 2011). Stream morphology was depicted by the mean wetted width (W) and its variation around the mean (CV), the mean size of the substrate, the relative proportion of mesohabitat types (run, riffle, pools) and the inter-annual mean flow.

The water temperature and depth were recorded every 10 minutes from May 2011 to August 2013, close to the study reaches (HOBO U20 Water Level Data Logger, Onset, Bourne MA, USA) in three rivers (Brine, Nozon and Overan). The relationship between water depth and discharge was modelled using 10 to 15 flow measurements performed throughout the study and a simple hydraulic geometry relationship (Leopold & Maddock, 1953):  $Q = b \times h^a$ , where Q is the discharge, h the water depth and a and b are constants. The inter-annual mean flow was then calculated. In the four other rivers, the water temperature was recorded every 30 minutes by a logger (HOBO® Water Temp Pro v2 Data Logger, Onset) from May 2011 to May 2013. For each river, the daily mean temperatures were calculated and then averaged monthly. The mean temperatures of the warmest ( $T_{max}$ ) and the coldest ( $T_{min}$ ) months were used to calculate a temperature index  $Th$  (Vuille, 1997):  $Th = T_{min}(T_{max} - T_{min})$ .

Shading was measured at all reaches, using a spherical convex densitometer (Forestry Suppliers, Inc.), modified according to Strickler (1959). Every ten meters along the streambed, four measures were made at each point, each facing cardinal directions (Kelley & Krueger, 2005). The mean of all values characterized the shading of the reach. In each stream, pH and conductivity were measured at different seasons during the study.

#### *Biotic variables*

Initial wild trout densities were expressed by age-class at the first capture ( $D_{w,ini}$  for 0+ fish,  $D_{1+,ini}$  for 1+, and  $D_{>1+,ini}$  for > 1+ fish) and were added as biotic variables (Table 1), together with the initial density of 0+ stocked fish ( $D_{s,ini}$ ). Food density was also assessed in each river.

An index describing the food availability (*Bmod*) was derived from a methodology proposed by Vuille (1997), based on the density of macro-invertebrates. The macrozoobenthos was sampled using a Surber net mounted on a rectangular frame (20 \* 25 cm) at five representative locations. The measured prey density was converted into a score ranging between 0 and 10, which was corrected according to the palatability of taxa for brown trout and the water quality (Vuille, 1997). The score was either raised when the density of profitable preys (e.g., *Gammarus* sp.) was high, or lowered when non-profitable preys (e.g., Gastropods) were dominant.

**Table 1: Environmental and biotic data used in the models. For each river, the range of values corresponding to the different reaches is provided.**

		Drize	Seigneux	Vaux	Carrouge	Brine	Nozon	Ovéran
Experiment		1	1	1	1	2	2	2
Environmental variables	riffle (%)	42-77	75-85	15-55	40-80	30-50	45-90	90-95
	pool (%)	23-42	5	15	10-40	25-60	5-40	5-10
	run (%)	0-13	10-20	30-70	0-30	5-25	0	0
	lotic channel (%)	0-3	0	0	0	0	5-15	0
	shading (%)	70-88	65-87	85-89	71-90	69-76	79-81	74-87
	substrate size (cm)	-	-	-	-	4.7	20.9	14.5
	W (m)	2.85-4.70	2.24-2.85	1.38-2.59	3.45-5.00	2.49-2.93	3.80-4.90	3.11-3.24
	CV	0.18-0.32	0.31-0.41	0.29-0.31	0.24-0.31	0.22-0.30	0.12-0.21	0.21-0.36
	cond. ( $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ )	626-713	530-587	622-675	444-464	673	481	339
	pH	8.3-8.5	8.5-8.6	8.4-8.5	8.3-8.7	8.2	8.4	8.5
	<i>Th</i>	54	57	52	4	20	36	16
	slope (%)	1.1-1.9	3.7-5.4	0.9-2.1	0.7-1.3	0.9	2.8	6.5
	elevation (m)	396-444	503-687	637-675	680-723	478	545	803
	catchment area ( $\text{km}^2$ )	22.32	6.38	4.60	9.27	23.45	29.14	8.74
	mean flow ( $\text{m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ )	0.14-0.27	-	-	-	0.114	0.527	0.220
<i>Bmod</i>	1.5-4	3.5	2.5	5.5	6.5	5.5	4	
Biotic variables	$D_{s,ini}$ ( $\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$ )	0.29-0.45	1.98-2.23	1.67-3.79	1.76-2.41	0.31-2.30	0.39-3.16	0.15-1.11
	$D_{w,ini}$ ( $\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$ )	0.02-0.45	0.07-0.20	0.06-0.15	0.21-0.53	0.11-0.45	0.39-0.61	0.15-0.22
	$D_{1+,ini}$ ( $\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$ )	0.04-0.10	0.12-0.17	0.23-0.48	0.20-0.43	0.06-0.45	0.11-0.25	0.04-0.09
	$D_{>1+,ini}$ ( $\text{ind}\cdot\text{m}^{-2}$ )	0-0.04	0.03-0.04	0.06-0.26	0.09-0.22	0.04-0.05	0.04-0.07	0.03-0.11

### *The model*

The implemented model was adapted from Siegenthaler - Le Drian, Peter & Reichert (*subm.*). It aimed to characterize the apparent survival of stocked and wild individuals of the same cohort. An initial survival rate of stocked fish, noted  $f_{ini}$ , was calculated to account for the short-term mortality (or emigration) due to handling, transport, release stress and higher predation consecutive to the release in natural environment (Siegenthaler - Le Drian, Peter & Reichert, *subm.*). The surviving density of stocked fish  $D_{s,t_0}$  after this initial mortality can be written as:

$$D_{s,t_0} = f_{ini} \cdot D_{s,ini}$$

with  $D_{s,ini}$  the initial density of stocked fish.

In the present study we defined as  $r_{ini} = 1 - f_{ini}$ , the fraction of fish that died or emigrated during this initial phase.

The model assumes a constant mortality rate of wild fish  $z_w$  over time, throughout their lifespan. The density  $D_{w,t_2}$  of the wild cohort at time  $t_2$  depends on  $z_w$  and on the density  $D_{w,t_1}$  at previous time  $t_1$  following the equation:

$$D_{w,t_2} = D_{w,t_1} \cdot e^{-z_w \cdot \Delta t}$$

Similarly, the density of stocked fish (after the initial mortality) can be written as:

$$D_{s,t_2} = D_{s,t_1} \cdot e^{-z_s \cdot \Delta t}$$

with  $z_s$  the mortality rate of stocked fish,  $D_{s,t_1}$  and  $D_{s,t_2}$  the densities at times  $t_1$  and  $t_2$ .

The model assumes a constant ratio of the mortality rates of stocked and resident trout:

$$f_{mort} = z_s / z_w, \text{ with } f_{mort} \geq 1$$

The model therefore depends on three parameters:  $r_{ini}$ ,  $f_{mort}$  and  $z_w$ .

The fit of the model on the data was done by minimizing the sum of squares of the differences of transformed calculated and observed data:



$$\sum_{k=1}^{n_{exp}} \left[ \left( g(D_w(t_k, \theta)) - g(D_w^{obs}(t_k)) \right)^2 + \left( g(D_s(t_k, \theta)) - g(D_s^{obs}(t_k)) \right)^2 \right]$$

Data were transformed using a Box-Cox transformation (Box & Cox, 1964), to consider increasing absolute errors of the observations with increased observed densities (Siegenthaler - Le Drian, Peter & Reichert, *subm.*):

$$g(y) = \frac{(y + \lambda_2)^{\lambda_1} - 1}{\lambda_1}$$

with  $\lambda_1 = 0.3$  and  $\lambda_2 = 0$ . The use of  $\lambda_1 = 0.3$  balances the weights accorded to the subpopulations, and the offset  $\lambda_2$  is assumed to be zero.

Thus, the two parameters  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$  were determined.

### *Effect of movements*

For the three streams (Nozon, Brine and Overan) where individual tagging was performed (experiment 2), the recapture electrofishing were carried out on a broader section (540m), which included the three study reaches. At recapture, stocked fish which were PIT-tagged could be reassigned to their release reach. We applied the pre-defined model on the number of surviving stocked fish, which were reallocated to their originate reach. The number of wild fish in the study reach was not changed.

### *Data analysis*

Data analyses were done using R Software (R Development Core Team, 2012). Redundant variables were deleted from the analysis if correlations were high ( $r > 0.70$ ) or if they did not discriminate the reaches due to a low range within the data (e.g., pH). The percentage of riffles was the only selected variable amongst the four meso-habitat types, because it was

redundant with the percentages of pools and runs. Conductivity, mean flow and substrate size showed strong correlations with other variables and were deleted. Finally nine variables were deleted and 13 were retained for the analyses (correlations coefficients < 0.68).

Linear mixed effects models (*nlme* package, Pinheiro *et al.*, 2012) were used to explore environmental and biotic effects on  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$ . We included all the environmental variables, without interactions because of the high number of variables relative to the number of surveys ( $n = 23$ ). Moreover, most interactions had no biological significance. An effect due to the stocking experiment (1 or 2) was added, as this could potentially affect the results. All the explanatory variables were normalized with a standard deviation of 0.5 as advised in Grueber *et al.* (2011), so that estimators could be compared.

The selection of the best models explaining  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$  was performed using the method described in Grueber *et al.* (2011). A random stream effect was first tested on the full model using restricted maximum likelihood estimation (REML) and a likelihood-ratio test, following the procedure described by Zuur *et al.* (2009). Then, the fixed structure was searched using the maximum likelihood estimation (ML). Model selection and averaging were implemented using the Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AICc) with the *MuMIN* package (Barton 2013). A top model set satisfying the criterion  $\Delta AICc < 2$  from the best model was selected (Burnham & Anderson 2002). Model averaging was processed on the selected models using the zero method for coefficient estimates. This method decreases the effect sizes of the predictor that only appear in models with low weights Grueber *et al.* (2011) and is recommended to determine which factors have the strongest effect on the dependent variable (Nakagawa & Schielzeth, 2010). The influence of a variable is denoted by its standardized coefficient and its relative importance, which is calculated as the sum of the weights of the models in which this variable was included. A relative importance of 1

indicated that the variable was included in all of the selected models. The most explicative variables were back-transformed and their relationships with the studied parameters  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$  were plotted.

## Results

### Parameter estimation

For each survey, the model estimated two parameters  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$  based on the observed densities of wild and stocked fish from release (0+ fish) to adult (2+ or 3+) stage (Fig. 2).

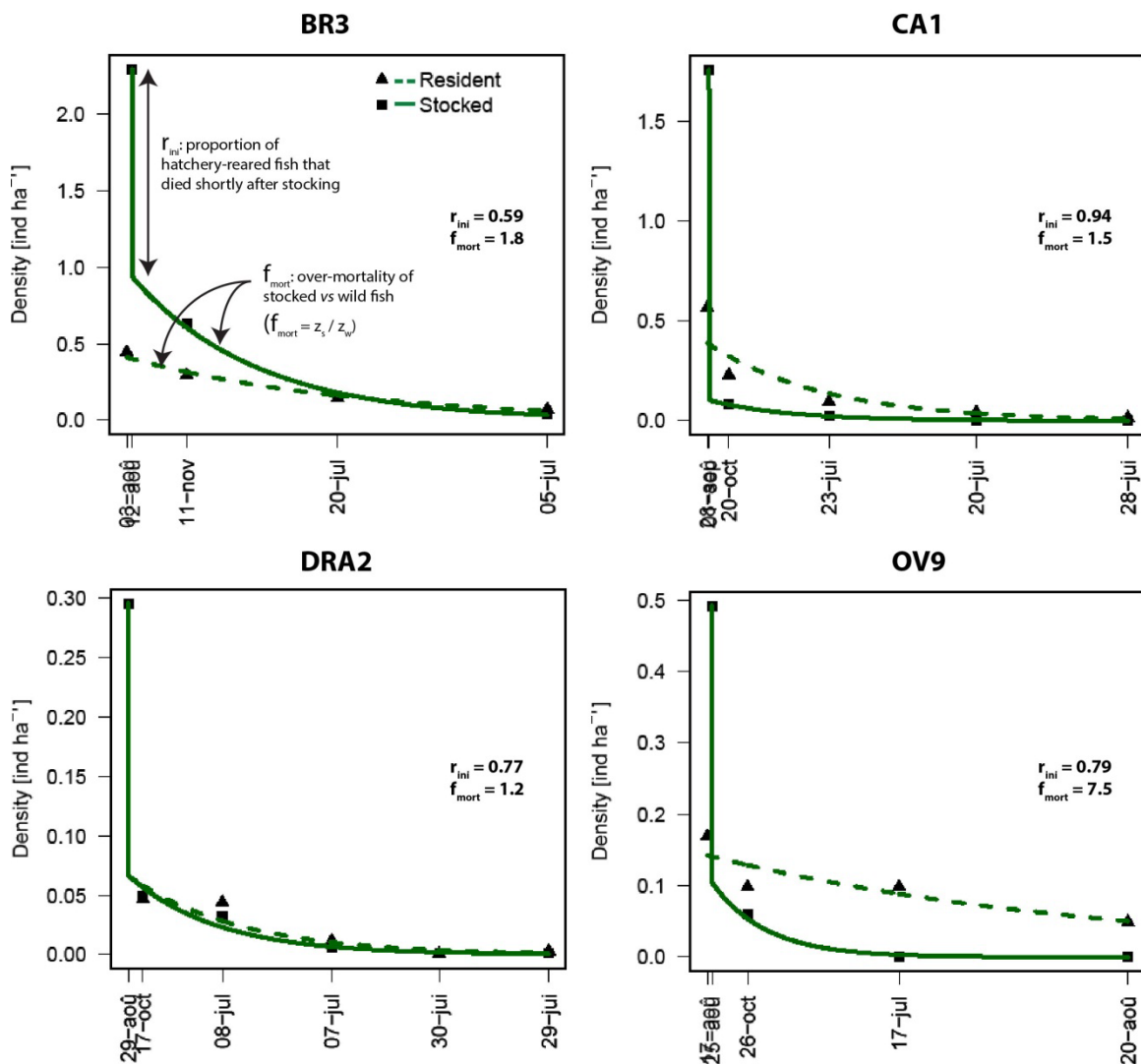
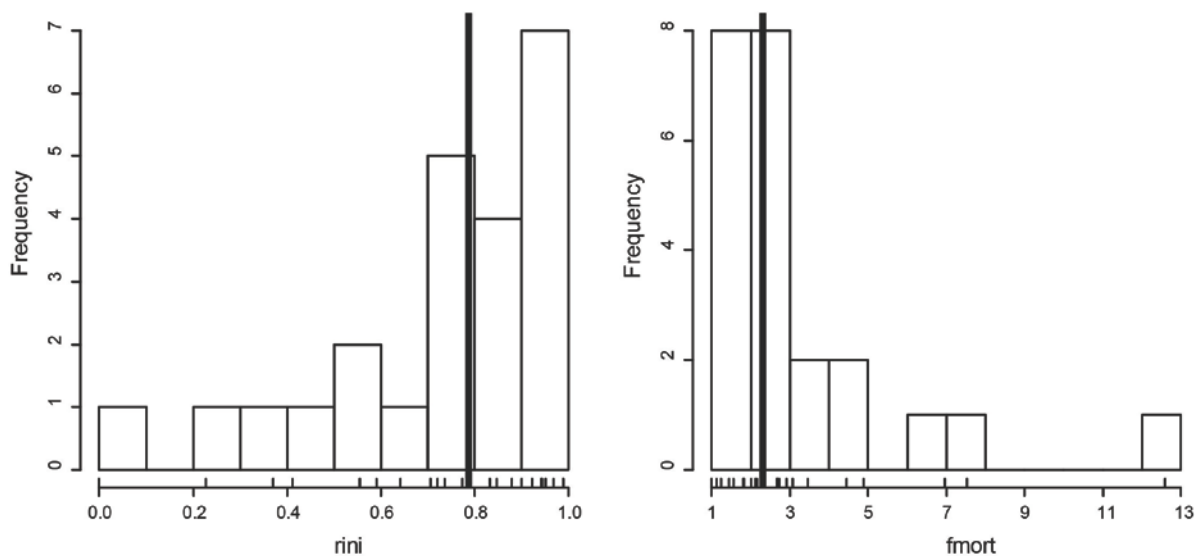


Fig. 2: Model fits in 4 different surveys (BR3, CA1, DRA2 and OV9), figured by dashed green lines for wild (resident) fish, and solid green line for stocked fish. Estimated densities are figured for wild (▲) and stocked (■) cohorts.

For instance on BR3, the model estimated that 59% ( $r_{ini} = 0.59$ ) of the stocked fish did not survive after release. Then, the ratio of the mortality rates of stocked on wild fish was  $f_{mort} = 1.8$ , thus indicating a mortality rate 1.8 times higher for stocked fish relative to wild fish over the three following years. The parameter  $r_{ini}$  ranged between 0 and 0.99 (median = 0.79) and  $f_{mort}$  ranged between 1 and 13 (median = 2.30) (Fig.3).



**Fig. 3: Distributions of  $r_{ini}$  (left) and  $f_{mort}$  (right) estimated for the 23 surveys. The median value is indicated (black solid line) and individual values are figured below the histograms.**

A null  $r_{ini}$  value was reported for the survey DRB3 in Drize River and was associated with a high value for  $f_{mort}$  ( $f_{mort} = 7$ ). For this survey the model failed to estimate the parameters, which is the consequence of the low number of points (no data at 3 months post-stocking). This survey was therefore deleted from subsequent analyses. The survey BR9 displayed a high value for  $f_{mort}$ , which could have high leverage in linear models. Since the number of data was low and we had no *a priori* reason to exclude this data, we performed all the analyses on  $f_{mort}$  with and without this survey.

*Linear models on  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$*

The river random effect was non-significant for  $r_{ini}$  (likelihood ratio tests on random intercepts; LR Chisq = 0.49,  $p > 0.05$ ) and  $f_{mort}$ , (LR Chisq = 0.40,  $p > 0.05$ ). The model selection and averaging was thus carried out using linear models.

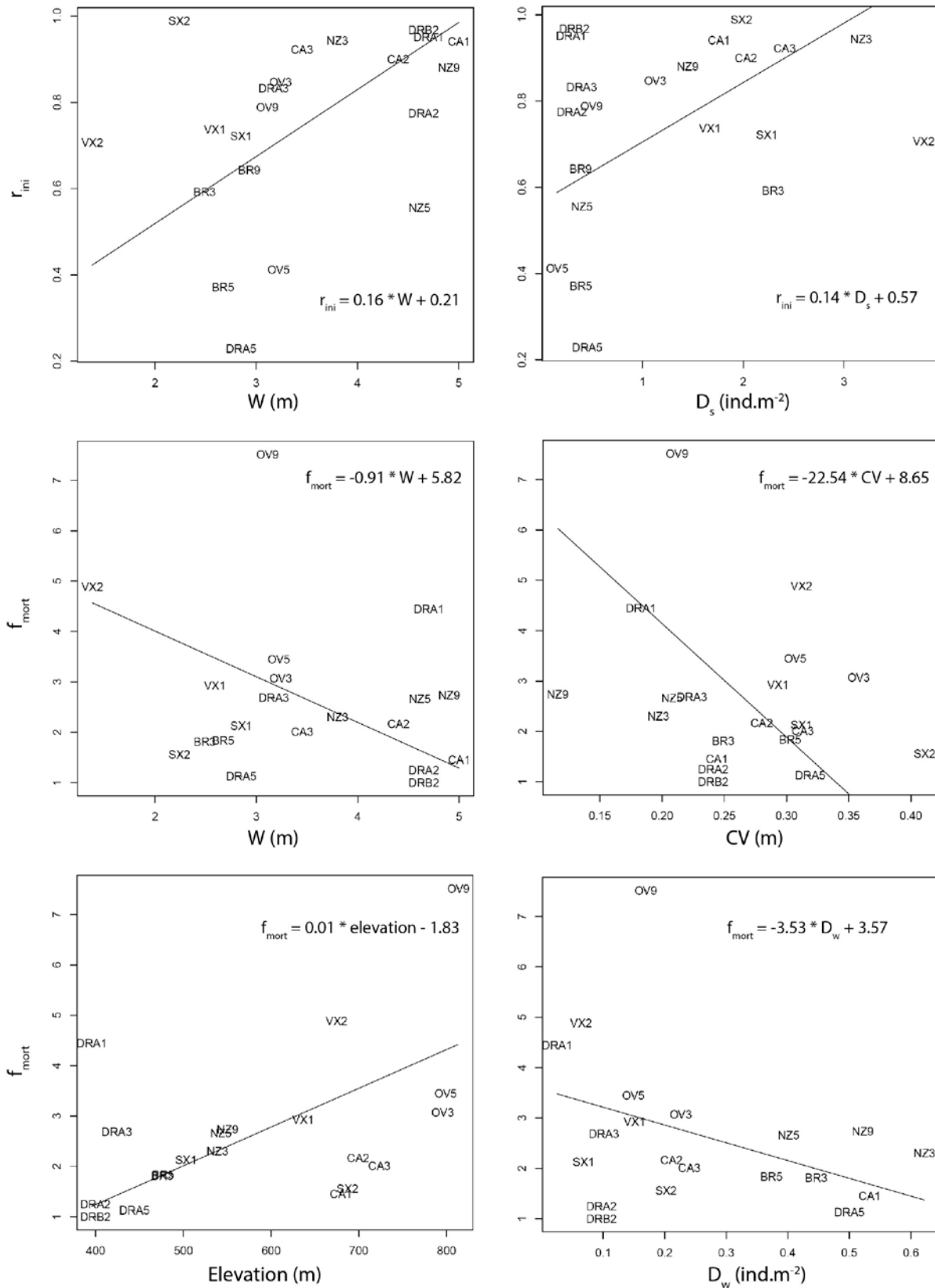
The model selection on  $r_{ini}$  only retained one model with three variables, thus no averaging was performed (Table 2). The mean wetted width (W) and the initial stocked density ( $D_s$ ) were the primary factors affecting  $r_{ini}$ , and both were positively related to  $r_{ini}$  (Fig. 4). The initial density of 0+ individuals ( $D_w$ ) was negatively related to  $r_{ini}$ , but this effect was weaker.

**Table2: Model selection and averaging for initial ( $r_{ini}$ ) and delayed apparent mortality ( $f_{mort}$ ) of stocked fish after release in rivers. Estimates (standardized averaged coefficients) were provided within a 95% confidence interval (CI) and a significant P-value (\*\*\*)  $P < 0.001$ , \*\*  $P < 0.01$  and \*  $P < 0.05$ ). The relative importance (Imp) of each parameter is indicated.**

Dependent variable	n	Fixed factor	Estimate	CI	Imp
$r_{ini}$	21	(intercept)	0.747 <sup>***</sup>	[0.680, 0.815]	
		W	0.316 <sup>***</sup>	[0.158, 0.473]	1.00
		$D_{s,ini}$	0.297 <sup>***</sup>	[0.140, 0.453]	1.00
		$D_{w,ini}$	-0.205 <sup>*</sup>	[-0.356, -0.055]	1.00
$f_{mort}$	21	(intercept)	2.521 <sup>***</sup>	[0.779, 4.263]	
		$D_{w,ini}$	-3.416 <sup>**</sup>	[-5.977, -0.856]	1.00
		CV	-1.776 <sup>*</sup>	-	0.54
		Experiment	1.403 <sup>*</sup>	-	0.46
		Bmod	1.152 <sup>*</sup>	-	0.42
		W	-1.203 <sup>*</sup>	-	0.41
		Th	-0.588	-	0.25
		slope	-0.174	-	0.12

The model selection on  $f_{mort}$  retained 6 models with AICc values that are close ( $\Delta AICc \leq 2$ ). The model averaging highlighted that the initial density of wild 0+ fish displayed a negative effect on  $f_{mort}$  in all the selected models (Imp. = 1). The coefficient of variation for the wetted width showed a negative effect on  $f_{mort}$  (Imp. = 0.54). Three other effects showed a significant but weaker effect on  $f_{mort}$ : the experiment,  $Bmod$  and the temperature coefficient  $Th$ . After removing the survey BR9, two models were retained ( $\Delta AICc \leq 2$ ) and averaged. Four variables were significantly related to  $f_{mort}$  and displayed a relative importance equal to 1:  $D_w$ ,  $CV$ ,  $W$  and elevation (Fig. 4).

This elevation effect was not retained in the previous analysis, which shows the importance of the removed survey BR9 on the outcome of the regression models. Conversely, the effects of  $D_w$  and  $CV$  were asserted, and the effect of  $W$  was more important here than in the first analysis combining all surveys. A supplementary test indicated the absence of significant correlation between the two parameters  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$  ( $r = 0.05$ ,  $n = 21$ ,  $p > 0.05$ ).



**Fig. 4:** Effect of the significant environmental and biotic variables on the estimated parameters  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$ , with  $W$  = mean wetted width (m),  $CV$ = coefficient of variation of wetted width,  $D_s$ = initial density of 0+ stocked fish (ind.m<sup>-2</sup>),  $D_w$ = initial density of 0+ wild fish (ind.m<sup>-2</sup>).

*Effect of movements*

When considering the individual movements of stocked fish, the number of recaptured stocked fish varied accordingly, changing in turn the estimates of  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$  (Table 3). Although some high site-specific differences were observed between the two fitted parameters (e.g., for survey OV5,  $r_{ini}$  increased from 0.11 to 0.80 and  $f_{mort}$  decreased from 5.3 to 1.2), there was no overall significant differences in  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$  values, with or without taking into account individual movements (Wilcoxon paired-tests;  $r_{ini}$ ,  $V = 29$ ,  $p = 0.496$ ;  $f_{mort}$ ,  $V = 37$ ,  $p = 0.097$ ).

**Table 3: Effect of stocked fish movement on the estimates of  $r_{ini}$  and  $f_{mort}$ . In the case of apparent mortality, both parameters were calculated using site-specific recaptured densities. In the case of migration, all the fish that were captured within the study section were reassigned to their originate site.**

Site	$r_{ini}$		$f_{mort}$	
	App. mortality	Migration	App. mortality	Migration
BR3	0.59	0.47	1.8	1.3
BR5	0.37	0.28	1.8	2.2
BR9	0.64	0.35	13	8.2
NZ3	0.94	0.75	2.3	2
NZ5	0.55	0.8	2.7	2.2
NZ9	0.83	0.77	3.9	4.2
OV3	0.85	0.77	3.1	1.7
OV5	0.11	0.8	5.3	1.2
OV9	0.79	0.71	7.5	7.7
<b>Mean (<math>\pm</math> SD)</b>	<b>0.63 <math>\pm</math> 0.26</b>	<b>0.63 <math>\pm</math> 0.21</b>	<b>4.60 <math>\pm</math> 3.65</b>	<b>3.41 <math>\pm</math> 2.72</b>

**Discussion**

Using a model to assess the immediate post-release apparent mortality of stocked 0+ brown trout ( $r_{ini}$ ) and the delayed apparent over-mortality of stocked vs wild trout ( $f_{mort}$ ) in seven natural rivers, we found a high variability in the estimates of the two parameters. This variability was both related to environmental (i.e, mean wetted width of the stream channel,



coefficient of variation of the width, elevation) and biotic factors (i.e., the initial densities of stocked and wild 0+ fish).

Soon after the release of hatchery-reared fish in a natural environment, an important loss of fish occurred. More than 50% of the introduced fish did not survive or emigrated after the stocking event in 18 out of 22 surveys, with a median value close to 80%. A high post-stocking mortality has been reported in previous studies (Ersbak & Haase, 1983; Kelly-Quinn & Bracken, 1989; Jonsson, Bronnos & Lundqvist, 1999). In a stocking experiment of 1+ hatchery-reared brown trout in a Swedish river, Jonsson, Bronnos & Lundqvist (1999) obtained a recapture rate ranging between 6.4 and 17.4%, which is in agreement with our findings. Kelly-Quinn & Bracken (1989) observed that less than 33% of the trout fry stocked in an Irish nursery stream survived beyond the first three weeks. The post-release mortality is a consequence of the stress induced by the transport and the rapid change of environmental conditions. Bachman (1984) also explained this high mortality of stocked fish by an excessive expenditure of energy since these fish generally move more, use less-efficient foraging sites and engage in more agonistic encounters than wild individuals (see also Sundström, Löhmus & Johnsson, 2003). Moreover the prior residence of wild fish (Metcalf, Valdimarsson & Morgan, 2003), biotic interactions with wild congeners for food and space (Jonsson & Jonsson, 2006) and predation by adults can explain this decline. By sampling the stomachs of salmon and trout after the release of salmon fry in natural and artificial streams, Henderson & Letcher (2003) found up to a 60% predation rate, but this was limited to the first 2 days post-stocking.

The initial apparent mortality of stocked fish in our study ( $r_{ini}$ ) was positively related to the mean wetted width and the initial density of stocked fish. A higher initial mortality in larger streams could be the consequence of lower habitat availability for 0+ fish, since at that stage

fish prefer shelters in shallow riffles areas with cobble substrate (Heggenes, 1988), which are proportionally more represented in small streams. In a meta-analysis of 97 river sites in Switzerland, Schagger, Peter & Burkhardt-Holm (2007) showed that wild 0+ brown trout abundance was negatively related to the average width and to the CV of width, and emphasized on the importance of small streams for the recruitment of brown trout.

The positive effect of the initial density of stocked fish on  $r_{ini}$  is the result of density-dependent relationships acting on survival (Jonsson & Jonsson, 2006). Bohlin *et al.* (2002) reported that the mortality effect of released hatchery fish was similar to that of adding wild fish. Our results also showed a significant but weaker negative effect of  $D_w$  on  $r_{ini}$ . This can be explained by an increased carrying capacity in sites where high densities of wild fish currently thrive. This hypothesis relies on a close link between environmental parameters and population density, where low-density populations are the consequences of degraded or unsuitable habitats for brown trout spawning and rearing.

In addition to the initial apparent mortality of hatchery-reared fish, an apparent over-mortality of these fish relative to their wild congeners was observed until the adult stage. The model fitted constant mortality rates ( $z_s$  and  $z_w$  for stocked and wild fish, respectively) throughout the life stage, although Lobón-Cerviá, Budy & Mortensen (2012) showed that mortality rates fluctuate over time and depend on initial density. However, the parameter of interest,  $f_{mort}$ , corresponded to a relative apparent mortality of stocked fish. Therefore we assumed that the patterns of mortality over time were similar for stocked and wild fish, and that stocked fish showed an equal or superior mortality rate than wild fish.

The median  $f_{mort}$  value indicated that the apparent mortality of stocked individuals was 2.3 times higher than the mortality of wild fish. Kelly-Quinn & Bracken (1989) reported a higher mortality of stocked trout in a nursery stream. A high among-stream and among-site

variability was observed, ranging from no over-mortality ( $f_{mort} = 1$  on BRB2; 1.1 on BRA5) to extremely high over-mortality of stocked fish ( $f_{mort} = 13$  in BR9; 7.5 in OV9).

The mean wetted width and the variation of wetted width around the mean (CV) were both negatively related to  $f_{mort}$ . This indicates that higher long-term apparent survival rates of stocked fish are expected in larger stream, especially when habitat is well diversified (indicated by the CV). The positive relationship with elevation indicates a lower apparent survival of fish released in harsher environments (cooler temperatures and higher velocities) than in lowland streams. Lastly, a negative effect of the density of wild individuals was reported, similar to the effect on  $r_{ini}$ . For higher densities of wild fish, both post-release and long-term apparent survival of stocked fish increased, which can be related to a higher carrying capacity in these streams.

The assessment of movement is a key factor in survival models which can overestimate mortality when patterns of migration occur. Considering the movement of stocked individuals in 9 sites where the information was available did not significantly change the estimated mortality parameters, except in a few sites where a high number of tagged stocked fish were recaptured out of their release site (OV5, BR9). Hatchery-reared fish after release tend to move more than wild individuals (Jorgensen & Berg, 1991). However, their movements are generally spatially limited, as most stocked fish remain close to their release site (Cresswell, 1981).

The improvement of rearing conditions to increase the survival of stocked salmonid in the wild is an important concern for fishery managers (Rosenberger *et al.*, 2013), more specifically since the intense debate and controversy about salmon hatcheries (Brannon *et al.*, 2004; Myers *et al.*, 2004). The simple model developed by Siegenthaler - Le Drian, Peter & Reichert (*subm.*) combined with environmental features can provide basic knowledge on

the role of environmental characteristics of streams which in turn will determine the stocking success. Further mark-recapture field studies in contrasted environments should help improve the model, so as to provide fishery managers a useful tool to evaluate the efficiency of stocking practices at the summerling stage.

## References

- Álvarez D. & Nieceza A.G. (2003) Predator avoidance behaviour in wild and hatchery-reared brown trout: the role of experience and domestication. *Journal of Fish Biology*, **63**, 1565-1577.
- Araki H., Cooper B. & Blouin M.S. (2007) Genetic Effects of Captive Breeding Cause a Rapid, Cumulative Fitness Decline in the Wild. *Science*, **318**, 100-103.
- Araki H. & Schmid C. (2010) Is hatchery stocking a help or harm?: Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys. *Aquaculture*, **308**, S2-S11.
- Bachman R.A. (1984) Foraging behavior of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Transactions of the American Fisheries Society*, **113**, 1-32.
- Baer J. & Brinker A. (2008) Are growth and recapture of hatchery-reared and resident brown trout (*Salmo trutta* L.) density dependent after stocking? *Ecology of Freshwater Fish*, **17**, 455-464.
- Barrowman N.J. & Myers R.A. (2000) Still more spawner-recruitment curves: the hockey stick and its generalizations. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **57**, 665-676.
- Barton B.A. (2002) Stress in fishes: a diversity of responses with particular reference to changes in circulating corticosteroids. *Integrative and Comparative Biology*, **42**, 517-525.
- Barton K. (2013) MuMIn: Multi-model inference. In: *R package version 1.9.0*. <http://cran.r-project.org/web/packages/MuMIn/MuMIn.pdf>.
- Berejikian B.A., Johnson T., Endicott R.S. & Lee-Waltermire J. (2008) Increases in steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) redd abundance resulting from two conservation hatchery strategies in the Hamma Hamma River, Washington. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **65**, 754-764.
- Berg S. & Jorgensen J. (1991) Stocking Experiments with 0+ and 1+ trout parr, *Salmo Trutta* L, of wild and hatchery origin .1. Post-stocking mortality and smolt yield. *Journal of Fish Biology*, **39**, 151-169.

- Bohlin T., Sundstrom L.F., Johnsson J.I., Hojesjo J. & Pettersson J. (2002) Density-dependent growth in brown trout: effects of introducing wild and hatchery fish. *Journal of Animal Ecology*, **71**, 683-692.
- Borsuk M.E., Reichert P., Peter A., Schager E. & Burkhardt-Holm P. (2006) Assessing the decline of brown trout (*Salmo trutta*) in Swiss rivers using a Bayesian probability network. *Ecological Modelling*, **192**, 224-244.
- Box G.E.P. & Cox D.R. (1964) An analysis of transformations. *Journal of the Royal Statistical Society. Series B (Methodological)*, **26**, 211-252.
- Brannon E.L., Amend D.F., Cronin M.A., Lannan J.E., Lapatra S., Mcneil W.J., Noble R.E., Smith C.E., Talbot A.J., Wedemeyer G.A. & Westers H. (2004) The controversy about salmon hatcheries. *Fisheries*, **29**, 12-31.
- Brown C., Davidson T. & Laland K. (2003) Environmental enrichment and prior experience of live prey improve foraging behaviour in hatchery-reared Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, **63**, 187-196.
- Brown C. & Day R.L. (2002) The future of stock enhancements: lessons for hatchery practice from conservation biology. *Fish and Fisheries*, **3**, 79-94.
- Burnham K.P. & Anderson D.R. (2002) *Model selection and multi-model inference*, Springer-Verlag, New York.
- Carle F.L. & Strub M.R. (1978) A New Method for Estimating Population Size from Removal Data. *Biometrics*, **34**, 621-630.
- Christie M.R., Marine M.L., French R.A. & Blouin M.S. (2012) Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, **109**, 238-242.
- Cresswell R.C. (1981) Post-stocking movements and recapture of hatchery-reared trout released into flowing waters - a review. *Journal of Fish Biology*, **18**, 429-442.
- E.S.R.I. (2011) ArcGIS Desktop: Release 10. Redlands, CA: Environmental Systems Research Institute.
- Einum S. & Fleming I.A. (2001) Implications of stocking: ecological interactions between wild and released salmonids. *Nordic Journal of Freshwater Research*, **75**, 56-70.
- Elliott J.M. (1994) *Quantitative Ecology and the Brown Trout*, Oxford University Press, Oxford.
- Ersbak K. & Haase B.L. (1983) Nutritional deprivation after stocking as a possible mechanism leading to mortality in stream-stocked brook trout. *North American Journal of Fisheries Management*, **3**, 142-151.

- Ford M.J., Hard J.J., Boelts B., Lahood E. & Miller J. (2008) Estimates of natural selection in a salmon population in captive and natural environments. *Conservation Biology*, **22**, 783-794.
- Gmünder R. (2002) Efficacité des repeuplements piscicoles effectués en Suisse. In: *Informations concernant la pêche n°71*. (Eds OFEFP), p. 55.
- Grueber C.E., Nakagawa S., Laws R.J. & Jamieson I.G. (2011) Multimodel inference in ecology and evolution: challenges and solutions. *Journal of Evolutionary Biology*, **24**, 699-711.
- Hansen M.M., Fraser D.J., Meier K. & Mensberg K.-L.D. (2009) Sixty years of anthropogenic pressure: a spatio-temporal genetic analysis of brown trout populations subject to stocking and population declines. *Molecular Ecology*, **18**, 2549-2562.
- Heggenes J. (1988) Physical habitat selection by brown trout (*Salmo trutta*) in Riverine systems. *Nordic Journal of Freshwater Research*, **64**, 74-90.
- Henderson J.N. & Letcher B.H. (2003) Predation on stocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**, 32-42.
- Hess M.A., Rabe C.D., Vogel J.L., Stephenson J.J., Nelson D.D. & Narum S.R. (2012) Supportive breeding boosts natural population abundance with minimal negative impacts on fitness of a wild population of chinook salmon. *Molecular Ecology*, **21**, 5236-5250.
- Horreo J.L., De La Hoz J., Machado-Schiaffino G., Pola I.G. & Garcia-Vazquez E. (2011) Restoration and enhancement of Atlantic salmon populations: what we have learned from North Iberian rivers. *Knowl. Managt. Aquatic Ecosyst.*, **23**.
- Huntigford F.A. & Garcia De Leaniz C. (1997) Social dominance, prior residence and the acquisition of profitable feeding sites in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, **51**, 1009-1014.
- Johnsson J.I., Petersson E., Jönsson E., Björnsson B.T. & Järvi T. (1996) Domestication and growth hormone alter antipredator behaviour and growth patterns in juvenile brown trout, *Salmo trutta*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **53**, 1546-1554.
- Jonsson B. & Jonsson N. (2006) Cultured Atlantic salmon in nature: a review of their ecology and interaction with wild fish. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil*, **63**, 1162-1181.
- Jonsson S., Bronnos E. & Lundqvist H. (1999) Stocking of brown trout, *Salmo trutta* L.: effects of acclimatization. *Fisheries Management and Ecology*, **6**, 459-473.
- Jorgensen J. & Berg S. (1991) Stocking experiments with 0 + and 1 + trout parr, *Salmo trutta* L., of wild and hatchery origin: 2. Post-stocking movements. *Journal of Fish Biology*, **39**, 171-180.
- Keller E.A. & Melhorn W.N. (1978) Rhythmic spacing and origin of pools and riffles. *Geological Society of America Bulletin*, **89**, 723-730.

- Kelley C.E. & Krueger W.C. (2005) Canopy cover and shade determinations in riparian zones. *Journal of the American Water Resources Association*, **41**, 37-46.
- Kelly-Quinn M. & Bracken J.J. (1989) Survival of stocked hatchery-reared brown trout, *Salmo trutta* L., fry in relation to the carrying capacity of a trout nursery stream. *Aquaculture Research*, **20**, 211-226.
- Leopold L.B. & Maddock T. (1953) The hydraulic geometry of stream channels and some physiographic implications. In: *Geological survey professional paper 252*. p. 64, United States Government Printing Office, Washington.
- Lobón-Cerviá J., Budy P. & Mortensen E. (2012) Patterns of natural mortality in stream-living brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Biology*, **57**, 575-588.
- Metcalfe N.B., Valdimarsson S.K. & Morgan I.J. (2003) The relative roles of domestication, rearing environment, prior residence and body size in deciding territorial contests between hatchery and wild juvenile salmon. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 535-544.
- Mohler J.W. (2003) Producing fluorescent marks on Atlantic salmon fin rays and scales with calcein via osmotic induction. *North American Journal of Fisheries Management*, **23**, 1108-1113.
- Myers R.A., Levin S.A., Lande R., James F.C., Murdoch W.W. & Paine R.T. (2004) Hatcheries and endangered salmon. *Science*, **303**, 1980.
- Nakagawa S. & Schielzeth H. (2010) Repeatability for Gaussian and non-Gaussian data: a practical guide for biologists. *Biological Reviews*, **85**, 935-956.
- Pearsons T.N., Fritts A.L. & Scott J.L. (2007) The effects of hatchery domestication on competitive dominance of juvenile spring Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **64**, 803-812.
- Pinheiro J., Bates D., Debroy S., Sarkar D. & R Development Core Team. (2012) nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects models. R package version 3.1-105.
- R Development Core Team. (2013) R: A language and environment for statistical computing. In: *R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria*. <http://www.R-project.org/>.
- Richard A., Caudron A., Bergerot B., O'rourke J. & Cattaneo F. (In prep.) Unravelling juvenile survival and dispersal in natural brown trout populations after stocking of hatchery-reared individuals. Effects of released density and initial size. *Freshwater Biology*.
- Richard A., O'rourke J. & Rubin J.F. (2014) External fluorescence retention of calcein-marked juvenile brown trout *Salmo trutta* raised in natural and artificial environments. *Journal of Fish Biology*, **84**, 73-84.
- Richard A., O'rourke J., Caudron A. & Cattaneo F. (2013) Effects of passive integrated transponder tagging methods on survival, tag retention and growth of age-0 brown trout. *Fisheries Research*, **145**, 37-42.

- Rosenberger S.J., Connor W.P., Peery C.A., Milks D.J., Schuck M.L., Hesse J.A. & Smith S.G. (2013) Acclimation enhances postrelease performance of hatchery fall chinook salmon subyearlings while reducing the potential for interaction with natural fish. *North American Journal of Fisheries Management*, **33**, 519-528.
- Ryman N. (1991) Conservation genetics considerations in fishery management. *Journal of Fish Biology*, **39**, 211-224.
- Ryman N. & Laikre L. (1991) Effects of supportive breeding on the genetically effective population size. *Conservation Biology*, **5**, 325-329.
- Schager E., Peter A. & Burkhardt-Holm P. (2007) Status of young-of-the-year brown trout (*Salmo trutta fario*) in Swiss streams: factors influencing YOY trout recruitment. *Aquatic Sciences - Research Across Boundaries*, **69**, 41-50.
- Siegenthaler - Le Drian C., Peter A. & Reichert P. (subm.) A model for the survival of stocked and resident brown trout. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Strickler G.S. (1959) Use of the densitometer to estimate density of forest canopy on permanent sample plots., p. 5. US Department of Agriculture Forest Service Research Note 180, Portland, Oregon.
- Stubbing D.N. & Moss R.D. (2007) Success of calcein marking via osmotic induction in brown trout fry, *Salmo trutta*. *Fisheries Management and Ecology*, **14**, 231-233.
- Sundström L.F., Bohlin T. & Johnsson J.I. (2004) Density-dependent growth in hatchery-reared brown trout released into a natural stream. *Journal of Fish Biology*, **65**, 1385-1391.
- Sundström L.F., Löhmus M. & Johnsson J. (2003) Investment in territorial defence depends on rearing environment in brown trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **54**, 249-255.
- Vuille T. (1997) Production potential of patent waters in the Canton Bern (in German). p. 46. Fischereiinspektorat des Kantons Bern, Bern, Switzerland.
- Waples R.S. (1999) Dispelling some myths about hatcheries. *Fisheries*, **24**, 12-21.
- Weber E.D. & Fausch K.D. (2003) Interactions between hatchery and wild salmonids in streams: differences in biology and evidence for competition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, **60**, 1018-1036.
- Zuur A.F., Ieno E.N., Walker N.J., Saveliev A.A. & Smith G.M. (2009) *Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R*, Springer, New York.



#### 7.4. Conclusion

Les résultats de cette étude sont en cours d'analyse et nécessitent des ajustements. En particulier, certains sites n'ont pas fait l'objet d'inventaires piscicoles préalables à l'alevinage en rivière ; d'autres n'ont pas été échantillonnés 3 mois après l'alevinage, ce qui peut affecter l'estimation de  $r_{ini}$  et de  $f_{mort}$ . En outre, le jeu de données est encore lacunaire pour pouvoir explorer d'autres effets (conditions d'élevage, origine des individus), ainsi que l'effet des interactions entre composantes biotiques et abiotiques.

En dépit de ces observations, des tendances intéressantes se dessinent. La composante de mortalité apparente initiale des 0+ introduits  $r_{ini}$  est influencée par trois variables (largeur moyenne, densité introduite et densité de 0+ sauvages) ; les résultats sont robustes après suppression de points pouvant être considérés comme « outliers ». La mortalité apparente initiale augmente avec la largeur du cours d'eau ainsi qu'avec la densité introduite. A l'inverse,  $r_{ini}$  diminue avec l'augmentation de la densité de 0+ sauvages. La variabilité totale expliquée par ces 3 facteurs est de l'ordre de 52 %. En revanche, les modèles sur  $f_{mort}$  apparaissent moins robustes et plus sensibles à l'effet de quelques points en marge de la distribution. Des approches de simulations par « bootstrap » seront envisagées pour tester la robustesse de ces effets.

Le modèle de Siegenthaler - Le Drian *et al.* (*subm.*) est un outil simple permettant d'évaluer concrètement la mortalité apparente initiale et sur le long terme des poissons introduits. Combinée à des relevés environnementaux, la généralisation de cette méthode sur des données de marquage - recapture peut permettre d'identifier plus précisément les facteurs qui régulent la survie dans le milieu naturel.

## 8. Discussion générale et perspectives

Les résultats accumulés au cours de ce travail mettent en lumière différents modes de régulation des populations de truites, en l'absence et en présence de repeuplement. L'approche utilisée se base exclusivement sur des essais en milieu naturel ; une telle approche est à la fois originale et critiquable. Originale, car au travers de différentes expériences de marquages de masse et individuels et de suivis de populations, nous avons collecté des données permettant d'évaluer les pratiques des gestionnaires dans différents cours d'eau. L'efficacité du repeuplement est en effet généralement évaluée à une échelle locale (Berg et Jorgensen, 1991 ; Champigneulle et Cachera, 2003 ; Baer et Brinker, 2008a), mais rarement à plus large échelle, dans des contextes biogéographiques contrastés (voir cependant Caudron et Champigneulle, 2009). L'approche utilisée dans cette thèse est aussi critiquable car les mécanismes régulateurs sont étroitement liés au contexte environnemental (cours d'eau d'étude) et aux conditions d'élevage, qui diffèrent d'une rivière à l'autre. Pour cette raison, des expérimentations en milieu contrôlé sont généralement privilégiées, car elles permettent d'isoler certains facteurs de variation, tous les autres étant contrôlés par ailleurs (Weber et Fausch, 2003). Dans notre étude, les cours d'eau 'test' appartiennent à des secteurs biogéographiques différents, et les pratiques d'élevage en pisciculture sont diverses. Toutefois, ces cours d'eau constituent un panel représentatif de la diversité des cours d'eau de l'arc lémanique et du plateau suisse. Nous discuterons de la variabilité locale des résultats observés ainsi que des convergences, en s'appuyant sur la littérature.

Cette discussion se structure en plusieurs points, dans lesquels nous insisterons sur les résultats originaux accumulés au cours de ce travail de thèse, mais aussi sur les lacunes et les perspectives :

- Régulation naturelle au stade juvénile ;
- Survie des juvéniles issus de pisciculture ;
- Effet des poissons introduits sur les poissons sauvages ;
- Vers un modèle pour évaluer l'efficacité du repeuplement
- Conclusions et perspectives

### 8.1. Régulation naturelle au stade juvénile

- effet sur la mortalité

Dans la population de truite à forte densité du Black Brows Beck, Elliott (1994) a observé que la densité-dépendance s'exprimait sur la mortalité et l'émigration essentiellement pendant la période critique, à cause d'une compétition pour le territoire (Grant et Kramer, 1990). En outre, il relevait que la croissance était peu ou pas affectée par la densité. Dans les cours d'eau à faible densité ( $< 1 \text{ ind.m}^{-2}$ ), des expériences en milieu contrôlé et *in situ* ont indiqué que la densité-dépendance s'exprime essentiellement sur la croissance des 0+ (Jenkins *et al.*, 1999) et sur la dispersion (Einum *et al.*, 2006), mais généralement peu ou pas sur la mortalité. Les données analysées dans l'**article 1** ont indiqué une diminution du taux de changement ou « survie apparente » avec l'augmentation de la densité initiale, pour chacune des trois périodes (1<sup>er</sup> été, 1<sup>er</sup> hiver et 2<sup>ème</sup> été). Ceci est en contradiction avec une partie de la littérature (p. ex. Jenkins *et al.*, 1999 ; Milner *et al.*, 2003 ; Lobón-Cerviá, 2012), qui n'a pas montré de régulation de ce type dans des cours d'eau à faible densité. Toutefois, ils sont en accord avec les conclusions de Vøllestad et Olsen (2008), indiquant que la densité dépendance s'exercerait à la fois sur la mortalité et la croissance des individus, mais selon des intensités variables en fonction des conditions environnementales.

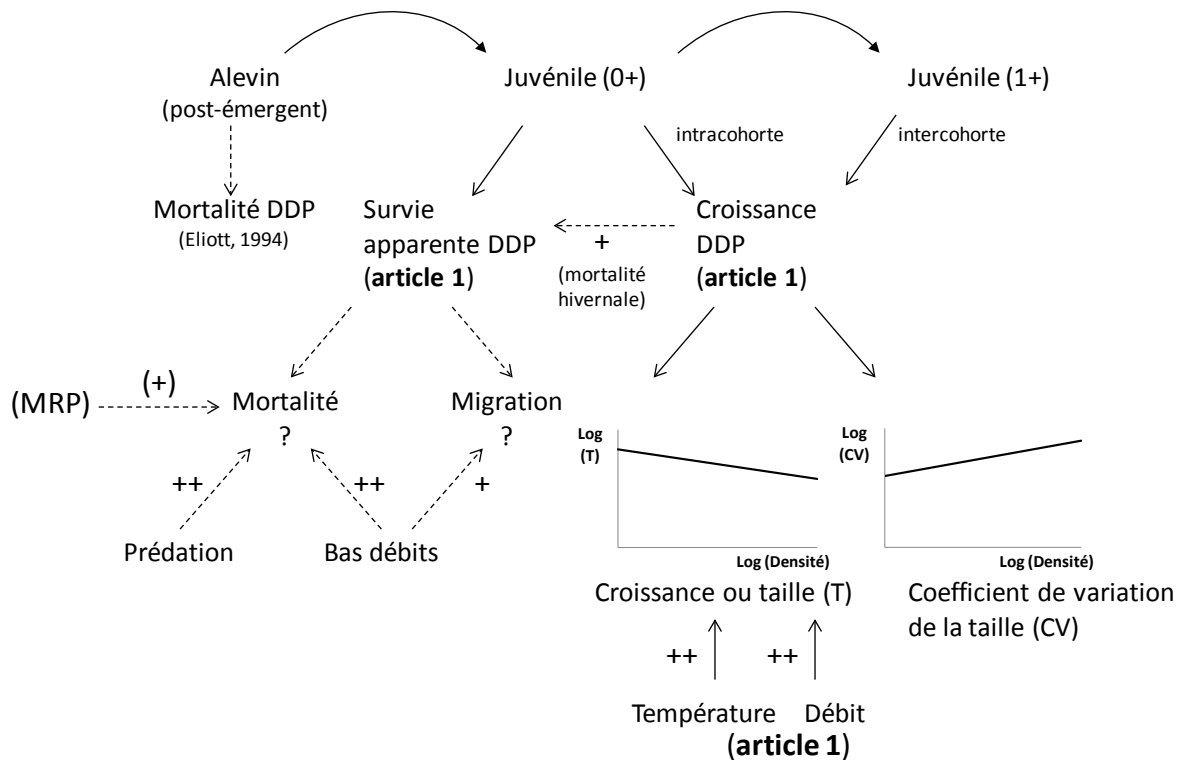
Dans les cours d'eau du plateau suisse, plusieurs facteurs sont susceptibles d'induire une mortalité des juvéniles, parfois accentuée par les fortes densités : les étiages prolongés, certaines années sévères (ex : 2003 ; 2010), la prédation par les truites adultes ou par les oiseaux piscivores, ou encore la Maladie Rénale Proliférative (MRP). Au cours du premier été, la relation négative entre survie apparente et densité est d'autant plus forte que le débit est faible (**Article 1**). En effet, les faibles débits estivaux s'accompagnent généralement d'une baisse significative de l'habitat disponible, d'une augmentation forte de température ou encore d'anoxie, facteurs de stress susceptibles d'engendrer des mortalités (Elliott *et al.*, 1997 ; Riley *et al.*, 2009). L'interaction entre débit et densité a également été reportée par Vøllestad et Olsen (2008) et Carlson *et al.* (2008), bien que les auteurs n'aient pas observé les mêmes processus. Dans le Boiron-de-Morges, nous avons observé un effet densité-dépendant sur la survie apparente des 0+ pour les faibles débits, similaire aux résultats de Carlson *et al.* (2008) sur des truites de 2 ans. A l'inverse, Vøllestad et Olsen (2008) ont observé une régulation densité-dépendante pour des gammes de débits moyens à hauts et une densité-indépendance en période de sécheresse. Cet effet peut être la conséquence d'étiages très sévères sur la rivière Ulvåa, impliquant des mortalités massives à très bas débit, indépendamment de la densité. La mortalité densité-

dépendante est généralement plus facile à détecter en l'absence de phénomène climatique majeur, dans des contextes environnementaux « stables » (Vøllestad et Olsen, 2008). Toutefois, elle opère également dans des environnements plus instables et dominés par une régulation densité-indépendante liée aux fluctuations de débit (Carline, 2006).

La prédation peut aussi être densité-dépendante, ce qui a déjà été démontré chez les poissons de récif (Hixon et Carr, 1997). Chez les salmonidés, le cannibalisme sur les juvéniles peut être une cause importante de mortalité (Vik *et al.*, 2001). Henderson et Letcher (2003) ont montré que la mortalité totale des alevins post-émurgents due à la prédation par des truites et des saumons de fontaine variait entre 4.3 et 60.7% selon les sites et les années. Les prédateurs sont souvent consommateurs de drift, et pour un juvénile le risque de rencontrer un prédateur augmente avec la dispersion précoce (Einum et Nislow, 2005). Dans le Boiron et les autres cours d'eau du plateau suisse, les oiseaux piscivores, tels que le héron ou le martin-pêcheur, gros consommateurs de poissons (Harris *et al.*, 2008) peuvent également être des prédateurs de juvéniles. La prédation par les oiseaux piscivores est susceptible d'être accentuée en période de bas débit (estival ou hivernal) ; elle peut devenir densité-dépendante lorsque les juvéniles sont concentrés dans des habitats réduits et exposés, comme suggéré par Vøllestad et Olsen (2008). La prédation par les oiseaux piscivores est également accentuée par certaines actions humaines qui limitent les abris piscicoles : retrait des bois morts en rivière, coupes de ripisylve ou aménagement de berges.

La MRP est une maladie température-dépendante en pleine expansion au sein des populations de salmonidés sauvages et d'élevage en Europe (Okamura *et al.*, 2011). Elle est causée par le parasite *Tetracapsula bryosalmonae*, appartenant aux myxozoaires, avec comme hôte intermédiaire des bryozoaires. Les parasites pénètrent à travers la peau et les branchies des salmonidés et infectent principalement les reins (Feist *et al.*, 2001), pouvant conduire à une mortalité importante au stade juvénile, en particulier lorsque la température de l'eau dépasse les 15°C (Gay *et al.*, 2001). Le Boiron-de-Morges a fait l'objet de plusieurs prélèvements de 0+ pour des analyses de MRP, depuis 2001, en différents points le long du cours d'eau. La partie amont de la rivière (en amont de la chute infranchissable de Lussy) ne présente pas d'infection ; à l'inverse, dans le secteur aval, plusieurs individus ont été détectés positifs à la MRP, avec une prévalence comprise entre 40 et 80% des 0+ analysés entre 2001 et 2009 (données non publiées, J.F. Rubin, comm. pers.). Ce secteur n'a pas été inclus dans les analyses de l'**article 1**. Seules deux stations situées en aval de la chute de Lussy ont été intégrées ; des analyses récentes sur ces deux stations ont tout de même révélé un cas positif sur les 25 individus analysés, au niveau

de la station la plus en aval. Les analyses réalisées dans l'**article 1** ont montré que la suppression de ces deux stations ne changeait pas les résultats obtenus. En outre, des analyses ont été réalisées au niveau des sept autres cours d'eau dans lesquels des expérimentations ont été conduites dans le cadre de ce travail. Aucun individu infecté n'a été détecté (J.F. Rubin, comm. pers.). Etant donné les périodes d'échantillonnage (fin juin à fin août) et les quantités d'individus analysés (20 à 25), il est peu probable que les populations étudiées aient subi d'importantes infections au cours de la période d'étude.



**Figure 20 : Bilan des processus de régulation biotique (densité-dépendants ; DDP) et abiotiques observés dans une population naturelle à faible densité ( $< 1 \text{ ind} \cdot \text{m}^{-2}$ ). Les flèches pleines indiquent des processus observés ; les flèches discontinues se réfèrent aux processus supposés d'après la littérature et les données collectées.**

- effet sur la migration

La question de la migration n'a pas pu être élucidée dans l'**article 1** (Figure 20). Il est possible que la diminution observée de la survie apparente avec la densité soit le résultat de mouvements d'individus et d'une redistribution spatiale, depuis des sites « nursery » contenant une quantité importante de juvéniles, vers d'autres secteurs, moins densément peuplés et donc favorables pour l'installation d'individus émigrants (Lund *et al.*, 2003). D'après Einum et Nislow (2005), la distribution des sites de ponte en « patch » crée des zones à plus fortes densités dans lesquelles une compétition entre individus opère. Einum *et al.*, (2006) ont observé une augmentation de la dispersion des parrs de saumons avec l'augmentation de la densité. Une

augmentation de la dispersion avec la densité est donc possible, et pourrait expliquer les résultats observés dans l'**article 1**.

Toutefois une faible mobilité des 0+ est généralement relevée au cours de la première année. Riley *et al.* (2009) ont constaté une augmentation des mouvements des 0+ de truites en périodes de bas débit estival, très limités spatialement et sans tendance nette à la dévalaison. Les déplacements de juvéniles sont orientés vers la recherche d'habitats plus profonds en période sèche, généralement vers l'amont (Huntingford *et al.*, 1999). Les résultats de marquages individuels sur des 0+ de truites sauvages dans trois rivières ont indiqué globalement des mouvements très restreints des 0+ entre l'été et l'automne (**article 4**), avec une distance médiane de déplacement <30 m pour les trois cours d'eau. De la même manière, Vatland et Caudron (*in revision*) ont récemment montré dans deux affluents du Léman que plus de 80% des 0+ restaient à moins de 100 m de leur site de relâcher au cours de la période estivale.

Les mouvements d'individus, même limités sur de courtes distances, sont susceptibles d'influencer les taux de survie apparents sur les sites d'étude ; pour cette raison, il est nécessaire d'utiliser des données de marquage individuel pour dissocier la survie réelle de la migration.

- effet sur la croissance

La densité initiale exerce un effet négatif sur la taille moyenne des individus, en particulier à faible densité (**Figure 18**). Imre *et al.* (2005) ont suggéré qu'à faible densité, l'effet négatif de la densité sur la croissance est la conséquence d'une compétition par exploitation de la ressource (essentiellement le drift) plutôt que par interférence, et que l'augmentation de la densité réduit *de facto* la quantité de proies capturables par individu. Ward *et al.* (2007) ont nuancé ces conclusions, en indiquant que la relation densité-dépendante sur la croissance peut être la conséquence d'une compétition pour le territoire (par interférence) au même titre qu'une compétition pour la ressource. Les deux processus semblent agir de manière concomitante, même si l'un d'entre eux est généralement prédominant.

Les résultats de l'**article 1** sont similaires à ceux reportés par Jenkins *et al.* (1999), Imre *et al.* (2005), ou encore Lobón-Cerviá (2007). Bien que la variabilité intersites et interannuelle soit élevée et très significative dans l'ensemble de ces études, une relation négative entre taille (ou taux de croissance) et densité a été décelée. L'effet des variables abiotiques (débit, température) sur la croissance est significatif. La température et le débit ont un effet positif sur la croissance, en particulier durant le premier été, pouvant dissimuler les processus densité-dépendants. L'augmentation de la température accélère le métabolisme des animaux ectothermes comme

les poissons et facilite le transfert énergétique (Elliott, 1976) ; toutefois, la relation liant croissance et température suit une courbe en cloche, avec un optimum autour de 13-14°C (Elliott *et al.*, 1995) au-delà duquel la croissance diminue. L'effet du débit s'exprime par une baisse de la croissance lorsque le débit diminue, certainement en lien avec le stress et/ou la réduction de la quantité de nourriture fournie par la dérive. L'analyse multi-sites, multi-années et multi-paramètres (biotiques et abiotiques) permet ainsi d'évaluer les effets respectifs des différents facteurs et leurs interactions.

La croissance agit directement sur différents traits liés à la fitness, tels que la survie individuelle, l'âge à maturité, la fécondité et la taille des œufs (voir la revue de Vincenzi *et al.*, 2012). Ainsi, Jenkins *et al.* (1999) suggéraient que l'effet densité-dépendant sur la croissance des 0+ pouvait se traduire par une mortalité densité-dépendante au cours du premier hiver, ce qui peut expliquer les résultats de l'**article 1**.

## **8.2. Survie des juvéniles issus de pisciculture**

### 8.2.1. Méthodes de suivi

Les techniques de marquages, testées en pisciculture puis dans le milieu naturel (**articles 2 et 3**), se révèlent des outils très utiles pour évaluer la survie et le comportement des poissons d'élevage. Les marquages de masse à la calcéine sont un réel atout pour des suivis de cohortes, à moindre coût et relativement simples à mettre en œuvre, bien que l'observateur doive être expérimenté avec l'usage du détecteur (**article 2**). La méthode de marquage est en voie d'homologation aux Etats-Unis (U.S. Fish and Wildlife Service, Aquatic Animal Drug Approval Partnership Program, Bozeman, MT) et est autorisée en Suisse selon la Directive Protection des Animaux 4.03. Ces marquages sont toutefois insuffisants pour étudier les interactions entre poissons introduits et poissons sauvages. Pour cela des marquages individuels sont nécessaires, et les marquages PIT tags sont les plus intéressants, en particulier par la possibilité d'une détection à distance. En effet, les études sur le mouvement des juvéniles impliquent habituellement la réalisation de pêches électriques réitérées dans le temps, dont on connaît par ailleurs les effets néfastes (Berg et Jorgensen, 1991). A l'inverse, le couplage de la télémétrie mobile et des systèmes de détection fixes permettent un suivi précis des déplacements individuels (**article 4**) sans recapture.

### 8.2.2. Mortalité dans le milieu naturel

La mortalité des 0+ introduits a été évaluée trois mois après repeuplement, dans trois cours d'eau (**article 4**). Dans deux des trois rivières, la mortalité a dépassé les 70%, alors que dans le troisième cours d'eau, elle avoisinait 35%. A partir des données de marquage – recapture à disposition dans sept cours d'eau, la mortalité apparente des poissons introduits dans le milieu naturel a été évaluée par deux paramètres (**article 5**) : la mortalité apparente initiale ( $r_{ini}$ ) et la surmortalité apparente par rapport aux poissons sauvages ( $f_{mort}$ ). Cette mortalité apparente traduit soit une mortalité réelle des individus ou bien une émigration. Toutefois, les premiers tests effectués dans l'**article 5** tendent à montrer que la prise en compte des migrations n'influe pas significativement sur l'estimation des deux paramètres, qui semblent être par conséquent de bons estimateurs de la mortalité réelle. Un taux de mortalité initial médian de l'ordre de 79% des quantités introduites a été observé et un indice de surmortalité médian de 2.3 a été relevé (**article 5**). Il est délicat de comparer ces valeurs avec la littérature, puisque le modèle utilisé a été peu appliqué. Au cours des premiers tests d'implémentation du modèle, Siegenthaler – Le Drian *et al.* (*subm.*) ont obtenu des mortalités initiales supérieures à 70% dans les sept stations prises en compte, et des valeurs de  $f_{mort}$  comprises entre 1.2 et 6.4. Toutefois, seulement trois des sept expériences de marquage-recapture étaient réalisées avec des 0+, et une seule concernait des 0+ relâchés en période estivale. Des fortes mortalités, supérieures à 60-70%, sont communément observées dans les semaines après l'alevinage (Kelly-Quinn et Bracken, 1989 ; Jonsson *et al.*, 1999 ; Weber and Fausch, 2003) et sont la conséquence du stress engendré par le transport et le changement d'environnement, ainsi que par la mauvaise acclimatation.

### 8.2.3. Origine des individus et conditions d'élevage

Dans le cadre de cette étude, les poissons introduits provenaient de différentes piscicultures, mais étaient originaires de bassins versants proches des cours d'eau rempoissonnés. Pour six des sept cours d'eau, les juvéniles déversés étaient issus de la génération F2, c'est-à-dire de la descendance de la génération F1, née, élevée et reproduite en captivité, mais dont les parents étaient des géniteurs sauvages. Ces pratiques favorisent nettement la domestication puisque deux générations ont éclos et grandi en captivité, augmentant ainsi la sélection de caractères propres aux conditions d'élevage : croissance forte, agressivité et capacité à exploiter l'aliment en surface (Weber et Fausch, 2003). Seul l'Overan a été rempoissonné à partir de 0+ issus directement de géniteurs sauvages ; dans ce cas, il s'agit d'une pratique de « supportive



breeding », largement plébiscitée par rapport aux stocks de géniteurs captifs (p. ex. Hess *et al.*, 2012). Dans l'Overan, les résultats n'indiquent pas une meilleure survie des poissons introduits (**article 5**). Si la mortalité initiale est similaire aux autres cours d'eau ( $r_{ini} = 0.68$  en moyenne) ; la mortalité sur le long terme est très élevée ( $f_{mort} > 3$  dans les trois stations). Ainsi, le « supportive breeding » n'a pas été associé à une meilleure survie. Toutefois il faudrait davantage de sites expérimentaux où cette pratique a été appliquée pour en évaluer les effets, et si possible comparer le « supportive breeding » avec les poissons issus de stocks captifs au niveau des mêmes cours d'eau. Une expérience dédiée impliquant des marquages de masse différentiels de poissons élevés pisciculture issus des deux méthodes (« supportive breeding » vs stock captif) et relâchés en sympatrie permettrait d'apporter des éléments concrets sur l'évaluation des pratiques. La diversité des pratiques reste l'une des faiblesses de cette étude ; la survie après relâcher dépend non seulement de la capacité d'accueil du cours d'eau et de la population en place, mais aussi des conditions d'élevage et du niveau d'acclimatation.

Dans une synthèse portant sur les implications de la domestication et des conditions d'élevage sur le comportement des poissons de pisciculture, Huntingford (2004) a indiqué que les environnements contrastés, entre poissons sauvages et d'élevage, génèrent des différences fortes de comportements consécutives à la sélection de traits différents et à l'acquisition d'expériences variables au sein des deux environnements. Ainsi, Glover *et al.* (2004) ont montré qu'une même famille de truite pouvait être sélectionnée différemment en fonction de la disponibilité en nourriture. Les conditions d'élevage modifient également le comportement vis-à-vis des prédateurs. Des poissons de première (F1) ou deuxième génération (F2) élevés en pisciculture présentent une sensibilité moindre au risque de prédation, par rapport aux poissons sauvages qui se réfugient dans les abris (Álvarez et Nicieza, 2003). Les poissons domestiqués présentent en outre une plus faible capacité à sélectionner de nouvelles proies (Sundström et Johnsson, 2001), et présentent des comportements plus agonistiques que leurs congénères sauvages (Weber et Fausch, 2003).

Les effets de la domestication peuvent être réduits en agissant sur les conditions d'élevage et l'acclimatation avant le relâcher (Brown et Day, 2002). Dans le cadre de cette étude, les poissons utilisés n'ont pas subi de processus d'acclimatation et ont été transférés directement dans le cours d'eau récepteur. Jonsson *et al.* (1999) ont montré l'effet bénéfique de l'acclimatation sur la survie et le taux de croissance de truites 1+ relâchées dans la rivière Laisälven, en installant des enclos dans la rivière et en laissant les individus s'habituer à leur nouvel environnement. La réduction de la densité au cours de l'élevage favoriserait également l'instauration d'une

hiérarchie sociale, ce qui augmenterait la survie et la croissance des truites après relâcher (Brockmark et Johnsson, 2010).

Dans le cadre de nos expérimentations, des 0+ « estivaux » ont été relâchés (courant juillet-août). Ce stade correspond aux pratiques majoritaires en Suisse. Il présente l'inconvénient d'avoir subi plusieurs mois d'élevage et donc de sélection en pisciculture. Dans une étude comparative sur l'efficacité de l'alevinage en fonction du stade, Caudron et Champigneulle (2009) ont montré que le stade « alevins nourris » (2-3 cm) présentait la meilleure survie par rapport au stade plus jeune (embryons en fin de résorption vitelline) et une survie similaire à celle du stade plus âgé (juvéniles de 4-5 cm), proche des estivaux que nous avons utilisés. Toutefois, les juvéniles de 4-5 cm présentaient une croissance plus faible que le stade « alevins nourris » lors des captures automnales. Letcher *et al.* (2004) ont aussi reporté que la « prior residence » permettait aux individus introduits plus tôt dans le milieu naturel d'atteindre une taille plus importante. La domestication et l'absence d'acclimatation préalable au relâcher ont certainement contribué à augmenter la mortalité à court terme après le déversement en milieu naturel. En outre, les investigations menées dans le cadre de ce travail de thèse étaient dépendantes de la taille minimale requise pour l'implantation des PIT tags (55 mm ; **article 3**), raison pour laquelle l'étude s'est focalisée sur des « estivaux » et non pas sur des stades plus jeunes.

#### 8.2.4. Densités introduites

Dans cette étude, la densité d'alevinage n'a pas eu d'effet direct sur la mortalité des poissons introduits et individuellement marqués (**article 4**). Toutefois, les analyses de survies apparentes sur 20 stations (23 suivis après marquages) issues de sept rivières (**article 5**), ont montré une relation densité-dépendante sur la mortalité initiale ( $r_{ini}$ ). Ces résultats contradictoires peuvent avoir plusieurs explications. Dans le premier cas (**article 4**), des quantités progressives de juvéniles ont été déversées dans trois stations par rivière, en fonction des densités de juvéniles sauvages (méthode similaire à Baer et Brinker (2008a)). Cette approche suggère que les densités de juvéniles sauvages observées sont étroitement liées à la capacité d'accueil de la station. L'alevinage proportionnel à la densité initiale de 0+ sauvages (1x, 3x et 5x la densité de 0+ sauvages), tendrait à saturer l'habitat disponible et à intensifier la compétition intraspécifique. Cette hypothèse n'a pas pu être vérifiée car la capacité d'accueil n'a pas été précisément évaluée. Les densités de juvéniles estimées en été 2011 étaient très différentes entre stations (en particulier sur la Brine). Les relevés effectués selon le protocole Estimhab (Lamouroux et

Capra, 2002 ; Souchon *et al.*, 2003) indiquent pourtant des valeurs d'habitat assez homogènes entre les trois stations alevinées au sein d'une même rivière (**article 4**). Cette méthode est davantage appropriée pour mettre en évidence des différences inter-rivières, en particulier lorsque ces rivières sont morphologiquement très contrastées, ce qui est le cas dans la présente étude. En revanche, il n'y a pas assez de différences morpho-hydrauliques entre les stations d'un même cours d'eau pour les distinguer sur la valeur d'habitat. Une approche plus judicieuse aurait consisté à évaluer finement la capacité d'accueil théorique à l'aide de mesures d'habitat précises, incluant si possible les abris et caches (p. ex. Ayllon *et al.*, 2012) et à se baser sur cette capacité d'accueil estimée pour calculer les densités d'alevinage.

Dans les cours d'eau du plateau suisse, les densités de 0+ supérieures à 0.25 ind.m<sup>-2</sup> (respectivement 0.35 dans le Jura et 0.05 ind.m<sup>-2</sup> dans les Alpes) sont considérées « fortes » (Schager et Peter, 2004). Les densités de juvéniles observées dans les trois cours d'eau étudiés dans l'**article 4** se situent dans les densités « fortes », excepté dans une station de la Brine (densité « moyenne »). Les densités introduites sont variables en fonction des cours d'eau : 0.1 à 1.2 ind.m<sup>-2</sup> pour l'Overan, 0.4 à 2.3 ind.m<sup>-2</sup> pour la Brine, et 0.4 à 3.2 ind.m<sup>-2</sup> pour le Nozon. Dans le Nozon et la Brine, les densités maximales déversées sont supérieures aux densités traditionnellement déversées. Ainsi, dans une synthèse portant sur l'alevinage des salmonidés, Aprahamian *et al.* (2003) ont relevé des densités introduites inférieures à 2 ind.m<sup>-2</sup> aux stades 0+ et 1+, et des préconisations inférieures à 1 ind.m<sup>-2</sup> pour le stade 0+. Ces données suggèrent que les densités introduites dans le cadre de cette étude se situent au-dessus de la capacité d'accueil, du moins pour le Nozon et la Brine. Il aurait été intéressant de tester des densités plus fortes (> 5 ind.m<sup>-2</sup>), et de procéder à des répliquas (plusieurs stations avec le même facteur de densité) pour mieux appréhender les effets de la densité sur la mortalité. Toutefois, les limitations en termes de nombre de marques PIT tags à disposition et d'effort de marquage ne permettaient pas d'explorer de telles densités *in situ*.

Plusieurs travaux ont montré une survie densité-dépendante de la fraction introduite (Bohlin *et al.*, 2002 ; Jonsson et Jonsson, 2006). Dans notre étude, la mortalité (apparente) initiale ( $r_{ini}$ ) a augmenté avec la densité introduite (**article 5**). Le nombre de sites plus important dans cette seconde analyse (par rapport à l'**article 4**) peut expliquer le résultat significatif. Toutefois, il s'agit de données de recapture et non de survie réelle ; les poissons non recapturés peuvent être morts ou s'être déplacés. La prise en compte de la migration pour évaluer la survie réelle dans 9 sites n'a toutefois pas montré d'effet significatif sur les paramètres du modèle (**article 5**), bien

que localement des différences importantes aient été observées. L'hypothèse d'une mortalité densité-dépendante de la fraction introduite semble ainsi se confirmer.

**Tableau 10 : Bilan des effets (++) fortement positif ; + positif ; - négatif) de la densité introduite ( $D_{0+}$  introduits) et de la taille initiale sur les traits (survie, croissance, migration) des poissons sauvages et introduits.**

	$D_{0+}$ introduits	Taille initiale
<b>Survie</b>		
<i>natifs</i>	pas d'effet	++
<i>introduits</i>	-	++
<b>Migration</b>		
<i>natifs</i>	+ (Nozon)	++
<i>introduits</i>	+ (Nozon)	++
<b>Croissance</b>		
<i>natifs</i>	en cours	en cours
<i>introduits</i>	en cours	en cours

#### 8.2.5. Taille initiale

La survie des juvéniles marqués est positivement corrélée avec leur taille au moment du marquage, ceci pour les juvéniles sauvages et introduits (**article 4 ; Tableau 10**). Cet effet peut être la conséquence de la méthode de marquage, qui défavoriserait les plus petits individus. En milieu contrôlé, l'implantation de PIT tag n'a pas significativement altéré la survie des poissons de plus de 55 mm (**article 3**). Un doute subsiste cependant sur l'effet du PIT tag sur des individus relâchés immédiatement dans le milieu naturel, comme le sont les poissons sauvages. A l'inverse, les poissons introduits sont conservés plusieurs jours en pisciculture, pour permettre un début de cicatrisation et contrôler la survie. En moyenne, la mortalité a représenté moins de 1% du total des individus marqués en pisciculture, pour les trois cours d'eau, dans les deux à trois jours suivant le marquage. L'effet de la taille initiale pourrait aussi refléter une mortalité plus élevée des petits individus au cours de l'été. Carlson *et al.* (2008) n'ont pas montré de relation forte entre la mortalité saisonnière de différentes classes d'âge de truites et la taille des individus. Toutefois, dans cette étude les 0+ n'étaient marqués qu'à partir du premier automne. Des investigations complémentaires seraient à envisager pour évaluer l'effet de l'implantation de PIT tags sur la survie des 0+ de taille inférieure à 65 - 70mm dans le milieu naturel.

### 8.3. Effets des poissons introduits sur les poissons sauvages

Trois mois après repeuplement, la survie des poissons introduits apparaît nettement inférieure à celle des poissons sauvages dans deux des trois rivières (**article 4**), avec une survie de l'ordre de 60% pour les poissons sauvages et seulement 25% pour les poissons de pisciculture. Dans la Brine, les deux origines ont montré une survie similaire au cours des trois premiers mois, voisine de 63%. Quel que soit le taux de survie des poissons introduits, notre étude n'a pas mis en évidence d'effet de la densité introduite sur la survie des juvéniles sauvages (**article 4**). Les taux de survie des poissons sauvages sont très semblables dans la station non alevinée et dans les trois stations alevinées. L'effet négatif des individus introduits sur la survie ou la productivité des poissons sauvages a pourtant été observé en milieu contrôlé (Bohlin *et al.*, 2002) et en milieu naturel (Fleming *et al.*, 2000). Bohlin *et al.* (2002) ont observé des effets densité-dépendants similaires en ajoutant des individus sauvages ou issus de pisciculture. Au cours de cette thèse, une mortalité densité-dépendante a été fortement suspectée dans une population de truites sauvages (**article 1**) mais pas en présence de repeuplement, dont on a fait varier les densités (**article 4**) ; cela pourrait indiquer une faible capacité compétitive des poissons introduits.

Les résultats mettent toutefois en évidence une augmentation de la dévalaison des 0+ (introduits et sauvages) avec l'augmentation de la densité introduite (**article 4**) dans la rivière où de fortes densités de 0+ ont été déversées ( $> 3 \text{ ind.m}^{-2}$ ). Parmi les survivants, le taux de 0+ sauvages dévalant est de 6% dans la station non alevinée et 24% dans la station la plus densément repeuplée. L'absence d'un tel effet sur les deux autres cours d'eau peut être due à un effort d'alevinage trop faible. Les poissons introduits en grand nombre seraient à l'origine du déplacement des poissons sauvages, préférentiellement vers l'aval. Ce mécanisme mériterait d'être davantage étudié en milieu contrôlé, à une échelle individuelle, puisque la taille des individus rentre également en ligne de compte. Les plus petits individus migrent davantage vers l'aval que les plus grands.

La littérature relative à la dispersion des jeunes stades dans le milieu naturel est encore limitée. Les avancées technologiques et l'utilisation des tags HDX 12 mm permettent d'explorer le comportement individuel des 0+ (Vatland et Caudron, *in revision*) et d'en déduire les patterns précis de migration. De telles investigations sont nécessaires pour une meilleure quantification des flux d'individus entre différentes sections de rivière. La prise en compte de ces flux est en outre nécessaire pour modéliser la dynamique de population.

#### 8.4. Vers un modèle pour évaluer l'efficacité du repeuplement ?

Le modèle développé par Siegenthaler – Le Drian *et al.* (*subm.*) constitue un outil simple pour évaluer la mortalité immédiate et différée des poissons introduits, sous réserve d'effectuer un suivi piscicole rigoureux des poissons marqués. Il faut en effet 4 à 5 évènements de recapture pour obtenir une bonne évaluation des deux paramètres qui définissent la mortalité de ces poissons *in situ*. Un inventaire préalable à l'alevinage doit être réalisé pour évaluer la densité de la population. Puis, une première pêche de recapture doit avoir lieu quelques mois suivant le relâcher, afin de modéliser au mieux la mortalité initiale. La réalisation de pêches de recapture chaque année permet au modèle d'estimer le paramètre  $f_{mort}$ . La constitution d'une base de données de marquages – recaptures, selon ce protocole, permettrait par la suite de tester les effets de différentes pratiques d'alevinage (« supportive breeding » vs géniteurs captifs; pré-estivaux vs estivaux ; poissons acclimatés vs non acclimatés).

En parallèle, il est nécessaire de récolter des données environnementales précises à une échelle stationnelle, pour caractériser le milieu récepteur. Des analyses préliminaires indiquent que la largeur moyenne et le coefficient de variation de la largeur influent fortement sur les paramètres  $r_{ini}$  et  $f_{mort}$ . Le couplage des opérations de captures-recaptures avec une base de données environnementales doit permettre d'évaluer dans quels cas le repeuplement peut être employé pour soutenir les stocks. En outre, un suivi génétique doit être entrepris sur ces populations pour s'assurer que la taille efficace de la population ne diminue pas.

#### 8.5. Perspectives pour la gestion

Dans une synthèse consacrée aux risques écologiques associés aux programmes de repeuplement de deux espèces anadromes, le saumon et la truite arc-en-ciel, Kostow (2009) a proposé 12 actions concrètes visant à réduire ces risques :

1. Développer ces programmes dans le cadre d'objectifs de gestion clairement définis ;
2. Ne mettre en place que des programmes dont le bénéfice est avéré ;
3. Réduire le nombre d'individus relâchés ;
4. Adapter les programmes en fonction de la capacité d'accueil des milieux ;
5. Limiter le nombre d'individus relâchés au niveau régional ;
6. Relâcher préférentiellement des smolts (dans le cas de populations migratrices) ;
7. Relâcher des individus plus petits, afin de ne pas induire de phénomène de dominance sur les poissons sauvages ;

8. Utiliser des étangs d'acclimatation ;
9. Ne pas déverser les poissons de pisciculture à proximité des sites de reproduction des poissons sauvages ;
10. Etaler les périodes des relâchers pour minimiser les risques écologiques ;
11. Limiter l'accès des adultes issus de pisciculture aux zones de reproduction des poissons sauvages ;
12. Marquer 100% des poissons introduits et suivre dans le temps l'effet des programmes d'introduction.

Ces actions résument bien la littérature récente en matière de repeuplement. Les points 3, 4 et 12 en particulier sont en adéquation avec les résultats et les perspectives de ce travail de thèse. La densité d'alevinage peut être préjudiciable pour les populations naturelles et doit être réduite ( $< 1 \text{ ind.m}^{-2}$ ) pour ne pas engendrer de mécanismes densité-dépendants avec ces populations. En outre, l'effort doit être investi sur l'évaluation de la capacité d'accueil des cours d'eau. De telles actions sont actuellement en cours dans plusieurs cantons suisses (par exemple Berne et Vaud) et doivent être généralisées. Les premiers résultats obtenus avec le modèle de Siegenthaler – Le Drian et al. (*subm.*) indiquent une meilleure survie du repeuplement dans les petits cours d'eau de plaine ou plateau, présentant des faciès variés et des populations sauvages. Dans ce type de milieu, l'utilité du repeuplement doit être évaluée en fonction des objectifs de gestion. A l'inverse, la survie apparaît plus faible dans les cours d'eau larges présentant de faibles densités de truites sauvages. Ce type de milieu est pourtant susceptible de faire l'objet de programmes de repeuplement, notamment si un déficit dans la reproduction est avéré (accès difficile aux sites de ponte, absence de substrat favorable, colmatage). Les programmes de repeuplement doivent chercher à maximiser la survie en augmentant l'acclimatation par différents biais : étangs d'acclimatation, systèmes de nasses en rivière, utilisation d'aliments naturels, baisse des densités en période d'élevage. Les pratiques de « supportive breeding » sont également préférables à la constitution de stocks domestiques.

Ces actions visent à limiter les interactions densité-dépendantes entre poissons sauvages et introduits, à privilégier le recrutement naturel et à tenir compte de la capacité d'accueil pour définir les quotas d'alevinage. Ces recommandations ne sont que partiellement suivies à l'heure actuelle dans les plans de gestion. Le repeuplement doit rester une action de soutien visant à rétablir des populations décimées, en particulier par des perturbations climatiques ou anthropiques, et ne peut constituer une méthode durable de gestion des stocks. En outre, le

marquage systématique des poissons introduits est indispensable pour évaluer et adapter les plans de repeuplement. Enfin, ces programmes doivent également s'accompagner d'un suivi génétique de la population réceptrice pour évaluer les conséquences des pratiques d'alevinage sur le long terme, tant au niveau de la taille de la population effective qu'au niveau de la fitness des descendants.

Les résultats de cette étude s'orientent vers la définition d'un outil de gestion pour évaluer l'efficacité des pratiques d'alevinage, en dissociant la mortalité directe (initiale) consécutive à l'alevinage et la mortalité sur le long terme. Des investigations complémentaires doivent être menées afin d'atteindre cet objectif, en particulier :

- enrichir la base de données à partir d'expériences de marquages-recaptures sur d'autres cours d'eau ;
- collecter des données environnementales sur ces mêmes cours d'eau et choisir une méthode standard simple pour évaluer la capacité d'accueil, d'après la littérature mais aussi en fonction des résultats obtenus avec les modèles ;
- réaliser des investigations complémentaires pour quantifier les taux de migration des juvéniles introduits (jusqu'au stade adulte) et les taux de mortalité ;
- sélectionner des stations de référence, non repeuplées, dans les cours d'eau alevinés pour les comparer avec les stations alevinées. Réaliser des suivis pour mesurer l'effet des poissons introduits sur les stocks de poissons sauvages.



## 9. Références

- Acolas, M. L., Labonne, J., Baglinière, J. L. & Roussel, J. M. (2012). The role of body size versus growth on the decision to migrate: a case study with *Salmo trutta*. *Naturwissenschaften* **99**, 11-21.
- 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.
- Alcobendas, M., Lecomte, F., Castanet, J., Meunier, F. J., Maire, P. & Holl, M. (1991). Technique de marquage en masse de civelles (*Anguilla anguilla* L.) par balnéation rapide dans le fluorochrome. Application au marquage à la tétracycline de 500 Kg de civelles. *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture*, 43-54.
- Álvarez, D. & Nicieza, A. G. (2003). Predator avoidance behaviour in wild and hatchery-reared brown trout: the role of experience and domestication. *Journal of Fish Biology* **63**, 1565-1577.
- Aprahamian, M. W., Martin Smith, K., McGinnity, P., McKelvey, S. & Taylor, J. (2003). Restocking of salmonids—opportunities and limitations. *Fisheries Research* **62**, 211-227.
- Araki, H., Berejikian, B. A., Ford, M. J. & Blouin, M. S. (2008). Fitness of hatchery-reared salmonids in the wild. *Evolutionary Applications* **1**, 342-355.
- Araki, H., Cooper, B. & Blouin, M. S. (2007). Genetic effects of captive breeding cause a rapid, cumulative fitness decline in the wild. *Science* **318**, 100-103.
- Araki, H., Cooper, B. & Blouin, M. S. (2009). Carry-over effect of captive breeding reduces reproductive fitness of wild-born descendants in the wild. *Biology Letters* **5**, 621-624.
- Araki, H. & Schmid, C. (2010). Is hatchery stocking a help or harm?: Evidence, limitations and future directions in ecological and genetic surveys. *Aquaculture* **308**, S2-S11.
- Armstrong, J. D., Braithwaite, V. A. & Rycroft, P. (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.
- Armstrong, J. D. & Griffiths, S. W. (2001). Density-dependent refuge use among over-wintering wild Atlantic salmon juveniles. *Journal of Fish Biology* **58**, 1524-1530.
- Armstrong, J. D., Kemp, P. S., Kennedy, G. J. A., Ladle, M. & Milner, N. J. (2003). Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research* **62**, 143-170.
- Armstrong, J. D. & Nislow, K. H. (2006). Critical habitat during the transition from maternal provisioning in freshwater fish, with emphasis on Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*Salmo trutta*). *Journal of Zoology* **269**, 403-413.

- Association Truite-Léman (2004). Projet pilote. Suivi du Boiron de Morges. Rapport 2003-2004, p. 65. Tolochenaz.
- Bachman, R. A. (1984). Foraging behavior of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Transactions of the American Fisheries Society* **113**, 1-32.
- Baer, J. & Brinker, A. (2008a). Are growth and recapture of hatchery-reared and resident brown trout (*Salmo trutta* L.) density dependent after stocking? *Ecology of Freshwater Fish* **17**, 455-464.
- Baer, J. & Brinker, A. (2008b). Pre-stocking acclimatisation of brown trout *Salmo trutta* : effects on growth and capture in a fast-flowing river. *Fisheries Management and Ecology* **15**, 119-126.
- Baer, J. & Rösch, R. (2008). Mass-marking of brown trout (*Salmo trutta* L.) larvae by alizarin: method and evaluation of stocking. *Journal of Applied Ichthyology* **24**, 44-49.
- Bærum, K. M., Haugen, T. O., Kiffney, P., Moland Olsen, E. & Vøllestad, L. A. (2013). Interacting effects of temperature and density on individual growth performance in a wild population of brown trout. *Freshwater Biology* **58**, 1329-1339.
- Baglinière, J. L. & Maisse, G. (2002). La biologie de la truite commune (*Salmo trutta* L.) dans la rivière Scorff, Bretagne : une synthèse des études de 1972 à 1997. *INRA Productions animales* **15**, 319-331.
- Bal, G., Rivot, E., Prévost, E., Piou, C. & Baglinière, J. L. (2011). Effect of water temperature and density of juvenile salmonids on growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar*. *Journal of Fish Biology* **78**, 1002-1022.
- Balon, E. K. (1975). Terminology of intervals in fish development. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **32**, 1663-1670.
- Baran, P., Delacoste, M., Lascaux, J. M. & Belaud, A. (1993). Relations entre les caractéristiques de l'habitat et les populations de truites communes (*Salmo trutta* L.) de la vallée de la Neste d'Aure. *Bull. fr. pêche piscic.* **331**, 321-340.
- Baran, P., Lek, S., Delacoste, M. & Belaud, A. (1996). Stochastic models that predict trout population density or biomass on a mesohabitat scale. *Hydrobiologia* **337**, 1-9.
- Bardonnnet, A., Gaudin, P. & Thorpe, J. E. (1993). Diel rhythm of emergence and of first displacement downstream in trout (*Salmo trutta*), Atlantic salmon (*S. salar*) and grayling (*Thymallus thymallus*). *Journal of Fish Biology* **43**, 755-762.
- Bart, A. N., Kindschi, G. A., Ahmed, H., Clark, J., Young, J. & Zohar, Y. (2001). Enhanced transport of calcein into rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, larvae using cavitation level ultrasound. *Aquaculture* **196**, 189-197.
- Bateman, D. S. & Gresswell, R. E. (2006). Survival and growth of age-0 steelhead after surgical implantation of 23-mm passive integrated transponders. *North American Journal of Fisheries Management* **26**, 545-550.

- Bell, V. A., Elliott, J. M. & Moore, R. J. (2000). Modelling the effects of drought on the population of brown trout in Black Brows Beck. *Ecological Modelling* **127**, 141-159.
- Berejikian, B. A., Tezak, E. P., Schroder, S. L., Flagg, T. A. & Knudsen, C. M. (1999). Competitive differences between newly emerged offspring of captive-reared and wild coho salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* **128**, 832-839.
- Berg, S. & Jorgensen, J. (1991). Stocking experiments with 0+ and 1+ trout parr, *Salmo trutta* L, of wild and hatchery origin .1. Post-stocking mortality and smolt yield. *Journal of Fish Biology* **39**, 151-169.
- Bernatchez, L. (2001). The evolutionary history of brown trout (*Salmo trutta* L.) inferred from phylogeographic, nested clade, and mismatch analyses of mitochondrial DNA variation. *Evolution* **55**, 351-379.
- Beverton, R. J. H. & Holt, S. J. (1957). *On the dynamics of exploited fish populations.*: UK Min. Agric. Fish., Fish. Invest. (Ser. 2), 19, p. 533.
- Bjornstad, O. N., Fromentin, J.-M., Stenseth, N. C. & Gjosaeter, J. (1999). A new test for density-dependent survival: the case of coastal cod populations. *Ecology* **80**, 1278-1288.
- Blanchet, S., Páez, D. J., Bernatchez, L. & Dodson, J. J. (2008). An integrated comparison of captive-bred and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*): Implications for supportive breeding programs. *Biological Conservation* **141**, 1989-1999.
- Bohlin, T., Sundstrom, L. F., Johnsson, J. I., Hojesjo, J. & Pettersson, J. (2002). Density-dependent growth in brown trout: effects of introducing wild and hatchery fish. *Journal of Animal Ecology* **71**, 683-692.
- Borsuk, M. E., Reichert, P., Peter, A., Schager, E. & Burkhardt-Holm, P. (2006). Assessing the decline of brown trout (*Salmo trutta*) in Swiss rivers using a Bayesian probability network. *Ecological Modelling* **192**, 224-244.
- Borsuk, M. E., Stow, C. A. & Reckhow, K. H. (2004). A Bayesian network of eutrophication models for synthesis, prediction, and uncertainty analysis. *Ecological Modelling* **173**, 219-239.
- Bouza, C., Arias, J., Castro, J., Sánchez, L. & Martínez, P. (1999). Genetic structure of brown trout, *Salmo trutta* L., at the southern limit of the distribution range of the anadromous form. *Molecular Ecology* **8**, 1991-2001.
- Bovee, K. D. (1982). A guide to stream habitat analysis using the instream flow incremental methodology. FWS/OBS 82/26. US Fish and Wildlife Service, Cooperative Instream Flow Service Group, Fort Collins, USA, pp. 248.
- Bowerman, T. & Budy, P. (2012). Incorporating movement patterns to improve survival estimates for juvenile bull trout. *North American Journal of Fisheries Management* **32**, 1123-1136.
- Brabrand, Å., Koestler, A. G. & Borgstrøm, R. (2002). Lake spawning of brown trout related to groundwater influx. *Journal of Fish Biology* **60**, 751-763.

- Brännäs, E., Lundqvist, H., Prentice, E., Schmitz, M., Brännäs, K. & Wiklund, B.-S. (1994). Use of the passive integrated transponder (PIT) in a fish identification and monitoring system for fish behavioral studies. *Transactions of the American Fisheries Society* **123**, 395-401.
- Breau, C., Cunjak, R. A. & Peake, S. J. (2011). Behaviour during elevated water temperatures: can physiology explain movement of juvenile Atlantic salmon to cool water? *Journal of Animal Ecology* **80**, 844-853.
- Brockmark, S. & Johnsson, J. I. (2010). Reduced hatchery rearing density increases social dominance, postrelease growth, and survival in brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**, 288-295.
- Brooks, R. C., Heidinger, R. C. & Kohler, C. C. (1994). Mass-marking otoliths of larval and juvenile walleyes by immersion in oxytetracycline, calcein, or calcein blue. *North American Journal of Fisheries Management* **14**, 143-150.
- Brown, C. & Day, R. L. (2002). The future of stock enhancements: lessons for hatchery practice from conservation biology. *Fish and Fisheries* **3**, 79-94.
- Brown, R., Oldenburg, E., Seaburg, A., Cook, K., Skalski, J., Eppard, M. & Deters, K. (2013). Survival of seaward-migrating PIT and acoustic-tagged juvenile Chinook salmon in the Snake and Columbia Rivers: an evaluation of length-specific tagging effects. *Animal Biotelemetry* **1**, 8.
- Brown, R. S., Cooke, S. J., Anderson, W. G. & McKinley, R. S. (1999). Evidence to challenge the "2% rule" for biotelemetry. *North American Journal of Fisheries Management* **19**, 867-871.
- Burkhardt-Holm, P. (2008). Decline of brown trout (*Salmo trutta*) in Switzerland - How to assess potential causes in a multi-factorial cause-effect relationship. *Marine Environmental Research* **66**, 181-182.
- Burkhardt-Holm, P. & Scheurer, K. (2007). Application of the weight-of-evidence approach to assess the decline of brown trout (*Salmo trutta*) in Swiss rivers. *Aquatic Sciences - Research Across Boundaries* **69**, 51-70.
- Busacker, G., Adelman, I. & Goolish, E. (1990). Growth. In *Methods for Fish Biology* (Schreck, C. B. & Moyle, P. B., eds.), pp. 363-387: American Fisheries Society, Bethesda, Maryland.
- Capra, H., Sabaton, C., Gouraud, V., Souchon, Y. & Lim, P. (2003). A population dynamics model and habitat simulation as a tool to predict brown trout demography in natural and bypassed stream reaches. *River Research and Applications* **19**, 551-568.
- Capra, H., Valentin, S. & Breil, P. (1995). Chroniques d'habitat et dynamique de populations de truite. *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture* **337/338/339**, 337-344.
- Carline, R. F. (2006). Regulation of an unexploited brown trout population in Spruce Creek, Pennsylvania. *Transactions of the American Fisheries Society* **135**, 943-954.

- Carlson, S. M., Olsen, E., M. & Vøllestad, L. A. (2008). Seasonal mortality and the effect of body size: a review and an empirical test using individual data on brown trout. *Functional Ecology* **22**, 663-673.
- Carlsson, J. & Nilsson, J. (2000). Population genetic structure of brown trout (*Salmo Trutta* L.) within a northern boreal forest stream. *Hereditas* **132**, 173-181.
- Caswell, H. (2001). *Matrix Population Models. Construction, analysis and interpretation*: Sinsuer Associates, Sunderlands, Massachussets, 2nd edition, 2001.
- Cattaneo, F., Lamouroux, N., Breil, P. & Capra, H. (2002). The influence of hydrological and biotic processes on brown trout (*Salmo trutta*) population dynamics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 12-22.
- Caudron, A. (2008). Etude pluridisciplinaire des populations de truite commune (*Salmo trutta* L.) des torrents haut-savoyards soumises à repeuplements : diversité intra-spécifique, évaluation de pratiques de gestion et ingénierie de la conservation de populations natives. p. 202. Chambéry: Université de Savoie.
- Caudron, A. & Champigneulle, A. (2006). Large-scale otolith fluoromarking of sac fry of brown trout (*Salmo trutta*) with alizarin red S. *Cybio* **30**, 65-72.
- Caudron, A. & Champigneulle, A. (2009). Multiple marking of otoliths of brown trout, *Salmo trutta* L., with alizarin redS to compare efficiency of stocking of three early life stages. *Fisheries Management and Ecology* **16**, 219-224.
- Caudron, A., Champigneulle, A. & Guyomard, R. (2009). Evidence of two contrasting brown trout *Salmo trutta* populations spatially separated in the River Borne (France) and shift in management towards conservation of the native lineage. *Journal of Fish Biology* **74**, 1070-1085.
- Champigneulle, A. & Cachera, S. (2003). Evaluation of large-scale stocking of early stages of brown trout, *Salmo trutta*, to angler catches in the French-Swiss part of the River Doubs. *Fisheries Management and Ecology* **10**, 79-85.
- Champigneulle, A. & Escomel, J. (1984). Marquage des salmonidés de petite taille par ablation de l'adipeuse ou des nageoires pelviennes. *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture* **293-294**, 52-58.
- Chapman, D. W. (1966). Food and space as regulators of salmonid populations in streams. *The American Naturalist* **100**, 345-357.
- Chapman, D. W. (1988). Critical review of variables used to define effects of fines in redds of large salmonids. *Transactions of the American Fisheries Society* **117**, 1-21.
- Charles, K., Guyomard, R., Hoyheim, B., Ombredane, D. & Baglinière, J.-L. (2005). Lack of genetic differentiation between anadromous and resident sympatric brown trout (*Salmo trutta*) in a Normandy population. *Aquatic Living Resources* **18**, 65-69.
- Charles, K., Roussel, J. M., Lebel, J. M., Bagliniere, J. L. & Ombredane, D. (2006a). 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.
- Charles, S., Bravo de la Parra, R., Mallet, J.-P., Persat, H. & Auger, P. (1998). A density dependent model describing *Salmo trutta* population dynamics in an arborescent river network. Effects of dams and channelling. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie* **321**, 979-990.
- Charles, S., Mallet, J. P. & Persat, H. (2006b). Population dynamics of grayling: modelling temperature and discharge effects. *Math. Model. Nat. Phenom.* **1**, 31-48.
- Christie, M. R., Marine, M. L., French, R. A. & Blouin, M. S. (2012). Genetic adaptation to captivity can occur in a single generation. *Proceedings of the National Academy of Sciences* **109**, 238-242.
- Cowx I.G. (Ed.) (1998). *Stocking and Introduction of Fish.*: Fishing News Books, Oxford.
- Cowx, I. G. (1994). Stocking strategies. *Fisheries Management and Ecology* **1**, 15-30.
- Cowx, I. G. (1999). An appraisal of stocking strategies in the light of developing country constraints. *Fisheries Management and Ecology* **6**, 21-34.
- Crisp, D. T. (1981). A desk study of the relationship between temperature and hatching time for the eggs of five species of salmonid fishes. *Freshwater Biology* **11**, 361-368.
- Crisp, D. T. (1988). Prediction, from temperature, of eyeing, hatching and 'swim-up' times for salmonid embryos. *Freshwater Biology* **19**, 41-48.
- Crisp, D. T. (1991). Stream channel experiments on downstream movement of recently emerged trout, *Salmo trutta* L., and salmon, *S. salar* L.-III. Effects of developmental stage and day and night upon dispersal. *Journal of Fish Biology* **39**, 371-381.
- Crisp, D. T. (1993). Population densities of juvenile trout (*Salmo trutta*) in five upland streams and their effects upon growth, survival and dispersal. *Journal of Applied Ecology* **30**, 759-771.
- Crisp, D. T. (1995). Dispersal and growth rate of 0-group salmon (*Salmo salar* L.) from point-stocking together with some information from scatter-stocking. *Ecology of Freshwater Fish* **4**, 1-8.
- Crook, D. A., O'Mahony, D. J., Gillanders, B. M., Munro, A. R. & Sanger, A. C. (2012). Quantitative measurement of calcein fluorescence for non-lethal, field based discrimination of hatchery and wild fish. In *Advances in fish tagging and marking technology* (McKenzie, J. R., Parsons, B., Seitz, A. C., Kopf, R. K., Mesa, M. & Phelps, Q., eds.), pp. 389-396. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, Symposium 76.
- Crozier, W. W. & Ferguson, A. (1986). Electrophoretic examination of the population structure of brown trout, *Salmo trutta* L., from the Lough Neagh catchment, Northern Ireland. *Journal of Fish Biology* **28**, 459-477.

- 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.
- Cunjak, R. A., Linnansaari, T. & Caissie, D. (2013). The complex interaction of ecology and hydrology in a small catchment: a salmon's perspective. *Hydrological Processes* **27**, 741-749.
- Cunjak, R. A. & Power, G. (1987). The feeding and energetics of stream-resident trout in winter. *Journal of Fish Biology* **31**, 493-511.
- Cushing, D. H. (1973). Dependence of recruitment on parent stock. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **30**, 1965-1976.
- Dabrowski, K. & Tsukamoto, K. (1986). Tetracycline tagging in coregonid embryos and larvae. *Journal of Fish Biology* **29**, 691-698.
- Dahl, J., Pettersson, E., Dannewitz, J., Järvi, T. & Löf, A. C. (2006). No difference in survival, growth and morphology between offspring of wild-born, hatchery and hybrid brown trout (*Salmo trutta*). *Ecology of Freshwater Fish* **15**, 388-397.
- Dannewitz, J., Petersson, E., Dahl, J., Prestegard, T., Löf, A.-C. & Järvi, T. (2004). Reproductive success of hatchery-produced and wild-born brown trout in an experimental stream. *Journal of Applied Ecology* **41**, 355-364.
- Dare, M. R. (2003). Mortality and long-term retention of passive integrated transponder tags by spring chinook salmon. *North American Journal of Fisheries Management* **23**, 1015-1019.
- Daufresne, M., Capra, H. & Gaudin, P. (2005). Downstream displacement of post-emergent brown trout: effects of development stage and water velocity. *Journal of Fish Biology* **67**, 599-614.
- Daufresne, M. & Renault, O. (2006). Population fluctuations, regulation and limitation in stream-living brown trout. *Oikos* **113**, 459-468.
- Dellefors, C. & Faremo, U. (1988). Early sexual maturation in males of wild sea trout, *Salmo trutta* L., inhibits smoltification. *Journal of Fish Biology* **33**, 741-749.
- Deverill, J. I., Adams, C. E. & Bean, C. W. (1999). Prior residence, aggression and territory acquisition in hatchery-reared and wild brown trout. *Journal of Fish Biology* **55**, 868-875.
- Eberhardt, L. L. (2002). A paradigm for population analysis of long-lived vertebrates. *Ecology* **83**, 2841-2854.
- Eckmann, R. (2003). Alizarin marking of whitefish, *Coregonus lavaretus* otoliths during egg incubation. *Fisheries Management and Ecology* **10**, 233-239.
- Einum, S. (2005). Salmonid population dynamics: stability under weak density dependence? *Oikos* **110**, 630-633.
- Einum, S. & Fleming, I. A. (2001). Implications of stocking: ecological interactions between wild and released salmonids. *Nordic Journal of Freshwater Research* **75**, 56-70.

- Einum, S. & Nislow, K. H. (2005). Local-scale density-dependent survival of mobile organisms in continuous habitats: an experimental test using Atlantic salmon. *Oecologia* **143**, 203-210.
- Einum, S., Sundt-Hansen, L. & Nislow, K. H. (2006). The partitioning of density-dependent dispersal, growth and survival throughout ontogeny in a highly fecund organism. *Oikos* **113**, 489-496.
- Eldridge, W. H., Myers, J. M. & Naish, K. A. (2009). Long-term changes in the fine-scale population structure of coho salmon populations (*Oncorhynchus kisutch*) subject to extensive supportive breeding. *Heredity* **103**, 299–309.
- Elle, F. S., Koenig, M. K. & Meyer, K. A. (2010). Evaluation of calcein as a mass mark for rainbow trout raised in outdoor hatchery raceways. *North American Journal of Fisheries Management* **30**, 1408-1412.
- Elliott, J. M. (1976). The energetics of feeding, metabolism and growth of brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. *Journal of Animal Ecology* **45**, 923-948.
- Elliott, J. M. (1984). Numerical changes and population regulation in young migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream, 1966-83. *Journal of Animal Ecology* **53**, 327-350.
- Elliott, J. M. (1985). Population regulation for different life-stages of migratory trout *Salmo trutta* in a Lake District stream, 1966-83. *Journal of Animal Ecology* **54**, 617-638.
- Elliott, J. M. (1990). Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour. *Journal of Animal Ecology* **59**, 803-818.
- Elliott, J. M. (1994). *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. Oxford: Oxford University Press.
- Elliott, J. M. (1995). Fecundity and egg density in the redd for sea trout. *Journal of Fish Biology* **47**, 893-901.
- Elliott, J. M. & Hurley, M. A. (1999). A new energetics model for brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biology* **42**, 235-246.
- Elliott, J. M. & Hurley, M. A. (2001). Modelling growth of brown trout, *Salmo trutta*, in terms of weight and energy units. *Freshwater Biology* **46**, 679-692.
- Elliott, J. M., Hurley, M. A. & Elliott, J. A. (1997). Variable effects of droughts on the density of a sea-trout *Salmo trutta* population over 30 years. *Journal of Applied Ecology* **34**, 1229-1238.
- Elliott, J. M., Hurley, M. A. & Fryer, R. J. (1995). A new, improved growth model for brown trout, *Salmo trutta*. *Functional Ecology* **9**, 290-298.
- Ennevor, B. C. & Beames, R. M. (1993). Use of lanthanide elements to mass mark juvenile salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**, 1039-1044.
- Ersbak, K. & Haase, B. L. (1983). Nutritional deprivation after stocking as a possible mechanism leading to mortality in stream-stocked brook trout. *North American Journal of Fisheries Management* **3**, 142-151.



- Eschmeyer, W. N. & Fong, J. D. (2013). Species by family / subfamily.
- Feist, S. W., Longshaw, M., Canning, E. U. & Okamura, B. (2001). Induction of proliferative kidney disease (PKD) in rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* via the bryozoan *Fredericella sultana* infected with *Tetracapsula bryosalmonae*. *Diseases of Aquatic Organisms* **45**, 61-68.
- Ferguson, A. (1989). Genetic differences among brown trout, *Salmo trutta*, stocks and their importance for the conservation and management of the species. *Freshwater Biology* **21**, 35-46.
- Ferguson, A. (2006). Genetic impacts of stocking on indigenous brown trout populations. In *Science Report: SC040071/SR*, p. 106. Bristol, UK: Environment Agency.
- Finstad, B., Iversen, M. & Sandodden, R. (2003). Stress-reducing methods for releases of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts in Norway. *Aquaculture* **222**, 203-214.
- Fischnetz (2004). Sur la trace du déclin piscicole. Rapport final. Dübendorf, Bern: EAWAG/OFEFP.
- Fleming, I. A., Agustsson, T., Finstad, B., Johnsson, J. I. & Björnsson, B. T. (2002). Effects of domestication on growth physiology and endocrinology of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**, 1323-1330.
- Fleming, I. A., Hindar, K., Mjølnerød, I. B., Jonsson, B., Balstad, T. & Lamberg, A. (2000). Lifetime success and interactions of farm salmon invading a native population. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **267**, 1517-1523.
- Foldvik, A., Teichert, M. A. K., Einum, S., Finstad, A. G., Ugedal, O. & Forseth, T. (2012). Spatial distribution correspondence of a juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* cohort from age 0+ to 1+ years. *Journal of Fish Biology* **81**, 1059-1069.
- Ford, M. J., Hard, J. J., Boelts, B., LaHood, E. & Miller, J. (2008). Estimates of natural selection in a salmon population in captive and natural environments. *Conservation Biology* **22**, 783-794.
- Forseth, T., Nesje, T. F., Jonsson, B. & Hårsaker, K. (1999). Juvenile migration in brown trout: a consequence of energetic state. *Journal of Animal Ecology* **68**, 783-793.
- Frank, B. M., Gimenez, O. & Baret, P. P. V. (2012). Assessing brown trout (*Salmo trutta*) spawning movements with multistate capture-recapture models: a case study in a fully controlled Belgian brook. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **69**, 1091-1104.
- Frank, B. M., Piccolo, J. J. & Baret, P. V. (2011). A review of ecological models for brown trout: towards a new demogenetic model. *Ecology of Freshwater Fish*, no-no.
- Frenkel, V., Kindschi, G. & Zohar, Y. (2002). Noninvasive, mass marking of fish by immersion in calcein: evaluation of fish size and ultrasound exposure on mark endurance. *Aquaculture* **214**, 169-183.
- Freyhof, J. & Brooks, E. (2011). *European Red List of freshwater fishes*. Luxembourg: Publications Office of the European Union.

- Friedl, C. (1999). Baisse des captures de poissons dans les cours d'eau suisses. In *Informations concernant la pêche n°63* (OFEFP, ed.), p. 38.
- Gaudin, P., Heland, M. & Vignes, J. C. (1995). Stratégies d'utilisation de l'habitat par les alevins post-émurgents de truite commune (*Salmo trutta*) et de saumon Atlantique (*Salmo salar*). *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture* **337-338-339**, 199-205.
- Gay, M., Okamura, B. & Kinkelin, P. d. (2001). Evidence that infectious stages of *Tetracapsula bryosalmonae* for rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* are present throughout the year. *Diseases of Aquatic Organisms* **46**, 31-40.
- Gerking, S. D. (1959). The restricted movement of fish populations. *Biological Reviews* **34**, 221-242.
- Gibbons, J. W. & Andrews, K. M. (2004). PIT Tagging: Simple Technology at Its Best. *BioScience* **54**, 447-454.
- Glova, G. J. & Field-Dodgson, M. S. (1995). Behavioral interaction between chinook salmon and brown trout juveniles in a simulated stream. *Transactions of the American Fisheries Society* **124**, 194-206.
- Glover, K. A., Taggart, J. B., Skaala, Ø. & Teale, A. J. (2004). A study of inadvertent domestication selection during start-feeding of brown trout families. *Journal of Fish Biology* **64**, 1168-1178.
- Gmünder, R. (2002). Efficacité des repeuplements piscicoles effectués en Suisse. In *Informations concernant la pêche n°71* (OFEFP, ed.), p. 55.
- Gonseth, Y., Wohlgemuth, T., Sansonnens, B. & Buttler, A. (2001). Les régions biogéographiques de la Suisse - Explications et division standard. In *Cahier de l'environnement n° 137* (Office fédéral de l'environnement des forêts et du paysage, ed.), p. 48. Berne.
- Gouraud, V., Baglinière, J. L., Baran, P., Sabaton, C., Lim, P. & Ombredane, D. (2001). Factors regulating brown trout populations in two French rivers: application of a dynamic population model. *Regulated Rivers: Research & Management* **17**, 557-569.
- Gouraud, V., Capra, H., Sabaton, C., Tissot, L., Lim, P., Vandewalle, F., Fahrner, G. & Souchon, Y. (2008). Long-term simulations of the dynamics of trout populations on river reaches bypassed by hydroelectric installations - analysis of the impact of different hydrological scenarios. *River Research and Applications* **24**, 1185-1205.
- Gouraud, V., Sabaton, C. & Capra, H. (2004). Role of habitat variability in trout population dynamics: Application of a dynamic population model to three French rivers. *Hydroécologie appliquée* **14**, 221-244.
- Gowan, C. & Fausch, K. D. (1996). Mobile brook trout in two high-elevation Colorado streams: reevaluating the concept of restricted movement. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**, 1370-1381.

- Gowan, C., Young, M. K., Fausch, K. D. & Riley, S. C. (1994). Restricted movement in resident stream salmonids: a paradigm lost? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **51**, 2626-2637.
- Grant, J. W. A. & Imre, I. (2005). Patterns of density-dependent growth in juvenile stream-dwelling salmonids. *Journal of Fish Biology* **67**, 100-110.
- Grant, J. W. A. & Kramer, D. L. (1990). Territory size as a predictor of the upper limit to population density of juvenile salmonids in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**, 1724-1737.
- Grant, J. W. A., Steingrimsson, S. O., Keeley, E. R. & Cunjak, R. A. (1998). Implications of territory size for the measurement and prediction of salmonid abundance in streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 181-190.
- Gries, G. & Letcher, B. H. (2002). Tag retention and survival of age-0 Atlantic salmon following surgical implantation with passive integrated transponder tags. *North American Journal of Fisheries Management* **22**, 219-222.
- Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F., Eliassen, S., Ginot, V., Giske, J., Goss-Custard, J., Grand, T., Heinz, S. K., Huse, G., Huth, A., Jepsen, J. U., Jørgensen, C., Mooij, W. M., Müller, B., Pe'er, G., Piou, C., Railsback, S. F., Robbins, A. M., Robbins, M. M., Rossmanith, E., Rügen, N., Strand, E., Souissi, S., Stillman, R. A., Vabø, R., Visser, U. & DeAngelis, D. L. (2006). A standard protocol for describing individual-based and agent-based models. *Ecological Modelling* **198**, 115-126.
- Grossman, G. D., Nuhfer, A., Zorn, T., Sundin, G. & Alexander, G. (2012). Population regulation of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in Hunt Creek, Michigan: a 50-year study. *Freshwater Biology* **57**, 1434-1448.
- Guyomard, R. (1989). Diversité génétique de la truite commune. *Bulletin Francais De La Peche Et De La Pisciculture* **314**, 118-135.
- Hansen, M. M., Nielsen, E. E., Ruzzante, D. E., Bouza, C. & Mensberg, K.-L. D. (2000). Genetic monitoring of supportive breeding in brown trout (*Salmo trutta* L.), using microsatellite DNA markers. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**, 2130-2139.
- Harris, C. M., Calladine, J. R., Wernham, C. V. & Park, K. J. (2008). Impacts of piscivorous birds on salmonid populations and game fisheries in Scotland: a review. *Wildlife Biology* **14**, 395-411.
- Heggenes, J. (1988). Substrate preferences of brown trout fry (*Salmo trutta*) in artificial stream channels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**, 1801-1806.
- Heggenes, J. (2002). Flexible summer habitat selection by wild, allopatric brown trout in lotic environments. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**, 287-298.
- Heggenes, J., Baglinière, J. L. & Cunjak, R. A. (1999). Spatial niche variability for young Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brown trout (*S. trutta*) in heterogeneous streams. *Ecology of Freshwater Fish* **8**, 1-21.

- Héland, M. (1980). La dévalaison des alevins de truite commune, *Salmo trutta* L. II. Activité des alevins "dévalants" comparés aux sédentaires. *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology* **16**, 247-254.
- Héland, M. (1999). Social organization and territoriality in brown trout juveniles during ontogeny. In *Biology and Ecology of the Brown and Sea Trout* (Baglinière, J. L. & Maisse, G., eds.), p. 286 pp. Chichester(UK): Springer-Praxies Publishing.
- Henderson, J. N. & Letcher, B. H. (2003). Predation on stocked Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 32-42.
- Hess, M. A., Rabe, C. D., Vogel, J. L., Stephenson, J. J., Nelson, D. D. & Narum, S. R. (2012). Supportive breeding boosts natural population abundance with minimal negative impacts on fitness of a wild population of Chinook salmon. *Molecular Ecology* **21**, 5236-5250.
- Hill, M. S. & Quesada, C. J. (2010). Calcein mark retention in chinook salmon and steelhead fry in artificial and natural rearing environments. *North American Journal of Fisheries Management* **30**, 1370-1375.
- 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.
- Hindar, K., Jonsson, B., Ryman, N. & Stahl, G. (1991). Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. *Heredity* **66**, 83-91.
- Hixon, M. A. & Carr, M. H. (1997). Synergistic predation, density dependence, and population regulation in marine fish. *Science* **277**, 946-949.
- Honeyfield, D. C., Ostrowski, C. S., Fletcher, J. W. & Mohler, J. W. (2006). Dietary calcein marking of brook trout, Atlantic salmon, yellow perch, and coho salmon scales. *North American Journal of Fisheries Management* **26**, 431-437.
- Huntingford, F. A. (2004). Implications of domestication and rearing conditions for the behaviour of cultivated fishes. *Journal of Fish Biology* **65**, 122-142.
- Huntingford, F. A., Aird, D., Joiner, P., Thorpe, K. E., Braithwaite, V. A. & Armstrong, J. D. (1999). How juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., respond to falling water levels: experiments in an artificial stream. *Fisheries Management and Ecology* **6**, 357-364.
- Huntingford, F. A. & Garcia de Leaniz, C. (1997). Social dominance, prior residence and the acquisition of profitable feeding sites in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* **51**, 1009-1014.
- Hutchings, J. A. & Jones, M. E. (1998). Life history variation and growth rate thresholds for maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 22-47.
- Huusko, A., Greenberg, L., Stickler, M., Linnansaari, T., Nykänen, M., Vehanen, T., Koljonen, S., Louhi, P. & Alfredsen, K. (2007). Life in the ice lane: the winter ecology of stream salmonids. *River Research and Applications* **23**, 469-491.

- 
- Imre, I., Grant, J. W. A. & Cunjak, R. A. (2005). Density-dependent growth of young-of-the-year Atlantic salmon *Salmo salar* in Catamaran Brook, New Brunswick. *Journal of Animal Ecology* **74**, 508-516.
- Imre, I., Grant, J. W. A. & Cunjak, R. A. (2010). Density-dependent growth of young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*) revisited. *Ecology of Freshwater Fish* **19**, 1-6.
- Jenkins, T. M. (1969). Social structure, position choice and micro-distribution of two trout species (*Salmo trutta* and *Salmo gairdneri*) resident in mountain streams. *Animal Behaviour Monographs* **2, Part 2**, 55-123.
- Jenkins, T. M., Diehl, S., Kratz, K. W. & Cooper, S. D. (1999). Effects of population density on individual growth of brown trout in streams. *Ecology* **80**, 941-956.
- Jensen, A. J., Forseth, T. & Johnsen, B. O. (2000). Latitudinal variation in growth of young brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Animal Ecology* **69**, 1010-1020.
- Johnsson, J. I. (1997). Individual recognition affects aggression and dominance relations in rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Ethology* **103**, 267-282.
- Johnsson, J. I. & ÅKerman, A. (1998). Watch and learn: preview of the fighting ability of opponents alters contest behaviour in rainbow trout. *Animal Behaviour* **56**, 771-776.
- Johnsson, J. I., Carlsson, M. & Sundström, L. F. (2000). Habitat preference increases territorial defence in brown trout (*Salmo trutta*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* **48**, 373-377.
- Johnsson, J. I., Nöbbelin, F. & Bohlin, T. (1999). Territorial competition among wild brown trout fry: effects of ownership and body size. *Journal of Fish Biology* **54**, 469-472.
- 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. (2006). Cultured Atlantic salmon in nature: a review of their ecology and interaction with wild fish. *ICES Journal of Marine Science: Journal du Conseil* **63**, 1162-1181.
- Jonsson, N. & Jonsson, B. (1999). Trade-off between egg mass and egg number in brown trout. *Journal of Fish Biology* **55**, 767-783.
- Jonsson, S., Bronnos, E. & Lundqvist, H. (1999). Stocking of brown trout, *Salmo trutta* L.: effects of acclimatization. *Fisheries Management and Ecology* **6**, 459-473.
- Jørgensen, S. E. (2008). Overview of the model types available for development of ecological models. *Ecological Modelling* **215**, 3-9.
- Kasperson, R. (2010). Age-class interactions in Atlantic salmon and brown trout. p. 62. Göteborg, Sweden: University of Gothenburg, Faculty of science.
-

- 
- Kaspersson, R., Höjesjö, J. & Bohlin, T. (2012). Habitat exclusion and reduced growth: a field experiment on the effects of inter-cohort competition in young-of-the-year brown trout. *Oecologia* **169**, 733-742.
- Keddy, P. A. (2001). *Competition*. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers.
- Keller, I., Taverna, A. & Seehausen, O. (2011). Evidence of neutral and adaptive genetic divergence between European trout populations sampled along altitudinal gradients. *Molecular Ecology* **20**, 1888-1904.
- Kelly-Quinn, M. & Bracken, J. J. (1989). Survival of stocked hatchery-reared brown trout, *Salmo trutta* L., fry in relation to the carrying capacity of a trout nursery stream. *Aquaculture Research* **20**, 211-226.
- Kirchhofer, A., Breitenstein, M. & Zaugg, B. (2007). Liste rouge poissons et cyclostomes – Liste rouge des espèces menacées en Suisse. In *L'environnement pratique n° 0734*, p. 64: Office fédéral de l'environnement, Berne et Centre suisse de cartographie de la faune, Neuchâtel.
- Klemetsen, A., Amundsen, P.-A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F. & Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. *Ecology of Freshwater Fish* **12**, 1-59.
- Kohout, J., Jašková, I., Papoušek, I., Šedivá, A. & Šlechta, V. (2012). Effects of stocking on the genetic structure of brown trout, *Salmo trutta*, in Central Europe inferred from mitochondrial and nuclear DNA markers. *Fisheries Management and Ecology* **19**, 252-263.
- Kostow, K. (2009). Factors that contribute to the ecological risks of salmon and steelhead hatchery programs and some mitigating strategies. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **19**, 9-31.
- Kostow, K. E., Marshall, A. R. & Phelps, S. R. (2003). Naturally spawning hatchery steelhead contribute to smolt production but experience low reproductive success. *Transactions of the American Fisheries Society* **132**, 780-790.
- Kostow, K. E. & Zhou, S. (2006). The effect of an introduced summer steelhead hatchery stock on the productivity of a wild winter steelhead population. *Transactions of the American Fisheries Society* **135**, 825-841.
- 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. *Genetics Selection Evolution* **17**, 1-18.
- Labonne, J., Vignon, M., Prévost, E., Lecomte, F., Dodson, J. J., Kaeuffer, R., Aymes, J.-C., Jarry, M., Gaudin, P., Davaine, P. & Beall, E. (2013). Invasion dynamics of a fish-free landscape by brown trout (*Salmo trutta*). *PLoS ONE* **8**, e71052.
- Lahti, K., Huuskonen, H., Laurila, A. & Piironen, J. (2002). Metabolic rate and aggressiveness between brown trout populations. *Functional Ecology* **16**, 167-174.
-

- Laikre L. (Ed.) (1999). Conservation genetic management of brown trout (*Salmo trutta*) in Europe. Report by the concerted action on identification, management and exploitation of genetic resources in the brown trout (*Salmo trutta*) ("Troutconcert"; EU FAIR CT97-3882). p. 91.
- Lamouroux, N. & Capra, H. (2002). Simple predictions of instream habitat model outputs for target fish populations. *Freshwater Biology* **47**, 1543-1556.
- Lans, L. (2012). Behaviour and metabolic rates of brown trout and Atlantic salmon. Influence of food, environment and social interactions. In *Faculty of Social and Life Sciences*, p. 35: Karlstad University.
- Largiadèr, C. R. & Scholl, A. (1995). Effects of stocking on the genetic diversity of brown trout populations of the Adriatic and Danubian drainages in Switzerland. *Journal of Fish Biology* **47**, 209-225.
- Largiadèr, C. R., Scholl, A. & Guyomard, R. (1996). The role of natural and artificial propagation on the genetic diversity of brown trout (*Salmo trutta* L.) of the upper Rhône drainage. In *Conservation of Endangered Freshwater Fish in Europe* (Kirchhofer, A. & Hefti, D., eds.), pp. 181-197: Birkhäuser Basel.
- LaVoie, W. I. V. & Hubert, W. (1996). Use of three types of stream-margin habitat by age-0 brown trout late in the growing season. *Hydrobiologia* **317**, 89-95.
- LaVoie, W. J. & Hubert, W. A. (1994). Use of drifting invertebrates by young-of-year brown trout in stream-margin habitat. *Journal of Freshwater Ecology* **9**, 37-43.
- Lebreton, J.-D. & Gimenez, O. (2013). Detecting and estimating density dependence in wildlife populations. *The Journal of Wildlife Management* **77**, 12-23.
- Lecomte, F., Beall, E., Chat, J., Davaine, P. & Gaudin, P. (2013). The complete history of salmonid introductions in the Kerguelen Islands, Southern Ocean. *Polar Biology* **36**, 457-475.
- Leslie, P. H. (1945). The use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika* **33**, 183-212.
- Letcher, B. H., Dubreuil, T., O'Donnell, M. J., Obedzinski, M., Griswold, K. & Nislow, K. H. (2004). Long-term consequences of variation in timing and manner of fry introduction on juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) growth, survival, and life-history expression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **61**, 2288-2301.
- Lobón-Cerviá, J. (1996). Response of a stream fish assemblage to a severe spate in Northern Spain. *Transactions of the American Fisheries Society* **125**, 913-919.
- Lobón-Cerviá, J. (2005). The importance of recruitment for the production dynamics of stream-dwelling brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **62**, 2484-2493.
- Lobón-Cerviá, J. (2007). Density-dependent growth in stream-living Brown Trout *Salmo trutta* L. *Functional Ecology* **21**, 117-124.

- Lobón-Cerviá, J. (2010). Density dependence constrains mean growth rate while enhancing individual size variation in stream salmonids. *Oecologia* **164**, 109-115.
- Lobón-Cerviá, J. (2012). Density-dependent mortality in adults, but not juveniles, of stream-resident brown trout (*Salmo trutta*). *Freshwater Biology* **57**, 2181-2189.
- Lobón-Cerviá, J. & Rincón, P., A. (2004). Environmental determinants of recruitment and their influence on the population dynamics of stream-living brown trout *Salmo trutta*. *Oikos* **105**, 641-646.
- Lobón-Cerviá, J. & Rincón, P. A. (1998). Field assessment of the influence of temperature on growth rate in a brown trout population. *Transactions of the American Fisheries Society* **127**, 718-728.
- Lorenzen, K. & Enberg, K. (2002). Density-dependent growth as a key mechanism in the regulation of fish populations: evidence from among-population comparisons. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **269**, 49-54.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S. & De Poorter, M. (2000). 100 of the world's worst invasive alien species. A selection from the Global Invasive Species database. (The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), ed.), p. 12.
- Lund, E., Olsen, E. M. & Vøllestad, L. A. (2003). First-year survival of brown trout in three Norwegian streams. *Journal of Fish Biology* **62**, 323-340.
- MacCrimmon, H. R. & Marshall, T. L. (1968). World Distribution of Brown Trout, *Salmo trutta*. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **25**, 2527-2548.
- Maisse, G., Bagliniere, J. L. & Bail, P. Y. (1987). Dynamique de la population de truite commune (*Salmo trutta*) d'un ruisseau breton (France): les géniteurs sédentaires. *Hydrobiologia* **148**, 123-130.
- Malthus, T. R. (1798). An essay on the principle of population. London: J. Johnson.
- Massa, F., Baglinière, J. L., Prunet, P. & Grimaldi, C. (2000). Survie embryo-larvaire de la truite (*Salmo trutta*) et conditions chimiques dans la frayère. *Cybium* **24**, suppl:129-140.
- Maynard, D. J., Frost, D. A., Waknitz, F. W. & Prentice, E. F. (1996). Vulnerability of marked age-0 steelhead to a visual predator. *Transactions of the American Fisheries Society* **125**, 330-333.
- McGinnity, P., Jennings, E., deEyto, E., Allott, N., Samuelsson, P., Rogan, G., Whelan, K. & Cross, T. (2009). Impact of naturally spawning captive-bred Atlantic salmon on wild populations: depressed recruitment and increased risk of climate-mediated extinction. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **276**, 3601-3610.
- McGinnity, P., Prodöhl, P., Ferguson, A., Hynes, R., Maoiléidigh, N. ó., Baker, N., Cotter, D., O'Hea, B., Cooke, D., Rogan, G., Taggart, J. & Cross, T. (2003). Fitness reduction and potential extinction of wild populations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, as a result of



- interactions with escaped farm salmon. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences* **270**, 2443-2450.
- Metcalfe, N. B., Taylor, A. C. & Thorpe, J. E. (1995). Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behaviour* **49**, 431-436.
- Metcalfe, N. B., Valdimarsson, S. K. & Morgan, I. J. (2003). The relative roles of domestication, rearing environment, prior residence and body size in deciding territorial contests between hatchery and wild juvenile salmon. *Journal of Applied Ecology* **40**, 535-544.
- Milinski, M. & Parker, G. A. (1991). Competition for resources. In *Behavioural Ecology* (Krebs, J. R. & Davies, N. B., eds.), pp. 137-168. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Milner, N. J., Elliott, J. M., Armstrong, J. D., Gardiner, R., Welton, J. S. & Ladle, M. (2003). The natural control of salmon and trout populations in streams. *Fisheries Research* **62**, 111-125.
- Mohler, J. W. (1997). Immersion of larval Atlantic salmon in calcein solutions to induce a non-lethally detectable mark. *North American Journal of Fisheries Management* **17**, 751-756.
- Mohler, J. W. (2003). Producing fluorescent marks on Atlantic salmon fin rays and scales with calcein via osmotic induction. *North American Journal of Fisheries Management* **23**, 1108-1113.
- Mohler, J. W., Millard, M. J. & Fletcher, J. W. (2002). Predation by captive wild brook trout on calcein-marked versus nonmarked Atlantic salmon fry. *North American Journal of Fisheries Management* **22**, 223-228.
- Mortensen, E. (1977). The population dynamics of young trout (*Salmo trutta* L.) in a Danish brook. *Journal of Fish Biology* **10**, 23-33.
- Murdoch, W. W. (1994). Population regulation in theory and practice. *Ecology* **75**, 271-287.
- Murray, C. B. & Beacham, T. D. (1990). Marking juvenile pink and chum salmon with hot brands in the form of a binary code. *The Progressive Fish-Culturist* **52**, 122-124.
- Negus, M. T. & Tureson, F. T. (2004). Retention and nonlethal external detection of calcein marks in rainbow trout and chinook salmon. *North American Journal of Fisheries Management* **24**, 741-747.
- Newman, R. M. (1993). A conceptual model for examining density dependence in the growth of stream trout. *Ecology of Freshwater Fish* **2**, 121-131.
- Nicola, G., Almodóvar, A. & Elvira, B. (2009). Influence of hydrologic attributes on brown trout recruitment in low-latitude range margins. *Oecologia* **160**, 515-524.
- Nislow, K. H. & Armstrong, J. D. (2012). Towards a life-history-based management framework for the effects of flow on juvenile salmonids in streams and rivers. *Fisheries Management and Ecology* **19**, 451-463.

- Nordwall, F., Näslund, I. & Degerman, E. (2001). Intercohort competition effects on survival, movement, and growth of brown trout (*Salmo trutta*) in Swedish streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 2298-2308.
- Ojanguren, A. F. & Braña, F. (2003). Thermal dependence of embryonic growth and development in brown trout. *Journal of Fish Biology* **62**, 580-590.
- Okamura, B., Hartikainen, H., Schmidt-Posthaus, H. & Wahli, T. (2011). Life cycle complexity, environmental change and the emerging status of salmonid proliferative kidney disease. *Freshwater Biology* **56**, 735-753.
- Økland, F., Jonsson, B., Jensen, A. J. & Hansen, L. P. (1993). Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon? *Journal of Fish Biology* **42**, 541-550.
- Olla, B. L., Davis, M. W. & Ryer, C. H. (1998). Understanding how the hatchery environment represses or promotes the development of behavioral survival skills. *Bulletin of Marine Science* **62**, 531-550.
- 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., Bagliniere, J. & Marchand, F. (1998). The effects of Passive Integrated Transponder tags on survival and growth of juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.) and their use for studying movement in a small river. *Hydrobiologia* **371-372**, 99-106.
- Ottaway, E. M. & Clarke, A. (1981). A preliminary investigation into the vulnerability of young trout (*Salmo trutta* L.) and Atlantic salmon (*S. salar* L.) to downstream displacement by high water velocities. *Journal of Fish Biology* **19**, 135-145.
- Ovidio, M., Enders, E. C., Hallot, E. J., Roy, M. L., Philippart, J.-C., Petit, F. & Roy, A. G. (2007). Mobility and home-range use of Atlantic salmon parr over short time scales. *Aquatic Living Resources* **20**, 95-101.
- Panfili, J., Pomuai, H., Troadec, H. & Wright, P. J. (2002). Manuel de sclérochronologie des poissons. p. 464: Coédition Ifremer-IRD.
- Parra, I., Almodóvar, A., Ayllón, D., Nicola, G. & Elvira, B. (2012). Unravelling the effects of water temperature and density dependence on the spatial variation of brown trout (*Salmo trutta*) body size. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **69**, 821-832.
- Peterson, N. P., Prentice, E. F. & Quinn, T. P. (1994). Comparison of sequential coded wire and passive integrated transponder tags for assessing overwinter growth and survival of juvenile coho salmon. *North American Journal of Fisheries Management* **14**, 870-873.
- Phinney, D. E., Miller, D. M. & Dahlberg, M. L. (1967). Mass-marking young salmonids with fluorescent pigment. *Transactions of the American Fisheries Society* **96**, 157-162.
- Pianka, E. R. (1970). On *r*- and *K*-selection. *American Naturalist* **104**, 592-597.

- Pont, D., Allardi, J., Belliard, J., Boet, P., Carrel, G., Changeux, T., Oberdorff, T., Olivier, J. M., Persat, H. & Poizat, G. (1995). Stratégies démographiques des poissons des rivières françaises : premiers résultats. *Bulletin Français De La Peche Et De La Pisciculture* **337-338-339**, 113-119.
- Prentice, E. F., Flagg, T. A. & McCutcheon, C. S. (1990a). Feasibility of using implantable passive integrated transponder (PIT) tags in salmonids. *American Fisheries Society Symposium* **7**, 317-322.
- Prentice, E. F., Flagg, T. A., McCutcheon, C. S. & Brastow, D. F. (1990b). PIT-Tag monitoring systems for hydroelectric dams and fish hatcheries. *American Fisheries Society Symposium* **7**, 323-334.
- Rhodes, J. S. & Quinn, T. P. (1998). Factors affecting the outcome of territorial contests between hatchery and naturally reared coho salmon parr in the laboratory. *Journal of Fish Biology* **53**, 1220-1230.
- Ricker, W. E. (1954). Stock and recruitment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **11**, 559-623.
- Riley, W. D., Maxwell, D. L., Pawson, M. G. & Ives, M. J. (2009). The effects of low summer flow on wild salmon (*Salmo salar*), trout (*Salmo trutta*) and grayling (*Thymallus thymallus*) in a small stream. *Freshwater Biology* **54**, 2581-2599.
- Roff, D. A. (1991). Life history consequences of bioenergetic and biomechanical constraints on migration. *American Zoologist* **31**, 205-216.
- Roussel, J.-M. & Bardonnnet, A. (1999). Ontogeny of diel pattern of stream-margin habitat use by emerging brown trout, *Salmo Trutta*, in experimental channels: influence of food and predator presence. *Environmental Biology of Fishes* **56**, 253-262.
- Roussel, J. M. & Bardonnnet, A. (2002). The habitat of juvenile brown trout (*Salmo trutta* L.) in small streams: preferences, movements, diel and seasonal variations. *Bull. fr. pêche piscic.* **365-366**, 435-454.
- 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 Fur Hydrobiologie* **146**, 413-429.
- Roussel, J. M., Haro, A. & Cunjak, R. A. (2000). Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive integrated transponder (PIT) technology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**, 1326-1329.
- Roy, M. L., Roy, A. G., Grant, J. W. A. & Bergeron, N. E. (2013). Individual variability in the movement behaviour of juvenile Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **70**, 339-347.
- Rubin, J. F. & Richard, A. (2011). Suivi piscicole du Boiron-de-Morges. Rapport 2010. (Service des Forêts de la Faune et de la Nature, ed.), p. 22. St-Sulpice.

- Ryman, N. & Laikre, L. (1991). Effects of supportive breeding on the genetically effective population size. *Conservation Biology* **5**, 325-329.
- Sabaton, C., Siegler, L., Gouraud, V., Baglinière, J. L. & Manné, S. (1997). Presentation and first applications of a dynamic population model for brown trout, *Salmo trutta* L.: aid to river management. *Fisheries Management and Ecology* **4**, 425-438.
- Schager, E. & Peter, A. (2004). Méthodes d'analyse et d'appréciation des cours d'eau en Suisse. Poissons – niveau R (région). In *Information concernant la protection des eaux n°44* (OFEFP, ed.). Berne.
- Schager, E., Peter, A. & Burkhardt-Holm, P. (2007). Status of young-of-the-year brown trout (*Salmo trutta fario*) in Swiss streams: factors influencing YOY trout recruitment. *Aquatic Sciences - Research Across Boundaries* **69**, 41-50.
- Schroder, S. L., Knudsen, C. M. & Volk, E. C. (1995). Marking salmon fry with strontium chloride solutions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**, 1141-1149.
- Siegenthaler - Le Drian, C., Indermaur, L., Peter, A. & Reichert, P. (2012). A stochastic trout metapopulation model for supporting fish management. In *International Environmental Modelling and Software Society (iEMSs) 2012 International Congress on Environmental Modelling and Software, Sixth Biennial Meeting, Leipzig, Germany* (Seppelt, R., Voinov, A. A., Lange, S. & Bankamp, D., eds.).
- Siegenthaler - Le Drian, C., Peter, A. & Reichert, P. (2012). A model for the survival of stocked and resident brown trout. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*.
- Sigourney, D. B., Horton, G. E., Dubreuil, T. L., Varaday, A. M. & Letcher, B. H. (2005). Electroshocking and PIT tagging of juvenile Atlantic salmon: are there interactive effects on growth and survival? *North American Journal of Fisheries Management* **25**, 1016-1021.
- Sinclair, A. R. E. (1989). Population regulation in animals. In *Ecological concepts* (Cherrett, J. M., ed.), pp. 197-241. Oxford, United Kingdom: Blackwell Scientific Publishers.
- Skalski, J. R., Buchanan, R. A. & Griswold, J. (2009). Review of marking methods and release-recapture designs for estimating the survival of very small fish: examples from the assessment of salmonid fry survival. *Reviews in Fisheries Science* **17**, 391-401.
- Solomon, D. J. (1985). Salmon stock and recruitment, and stock enhancement. *Journal of Fish Biology* **27**, 45-57.
- Souchon, Y., Lamouroux, N., Capra, H. & Chandèsris, A. (2003). La méthodologie Estimhab dans le paysage des méthodes de microhabitat. Note Cemagref Lyon, Unité Bely, Laboratoire d'hydroécologie quantitative, 9p.
- Stelkens, R. B., Jaffuel, G., Escher, M. & Wedekind, C. (2012). Genetic and phenotypic population divergence on a microgeographic scale in brown trout. *Molecular Ecology* **21**, 2896-2915.
- Stubbing, D. N. & Moss, R. D. (2007). Success of calcein marking via osmotic induction in brown trout fry, *Salmo trutta*. *Fisheries Management and Ecology* **14**, 231-233.

- Suárez, J., Bautista, J. M., Almodóvar, A. & Machordom, A. (2001). Evolution of the mitochondrial control region in Palaearctic brown trout (*Salmo trutta*) populations: the biogeographical role of the Iberian Peninsula. *Heredity* **87**, 198-206.
- Sundström, L. F., Bohlin, T. & Johnsson, J. I. (2004). Density-dependent growth in hatchery-reared brown trout released into a natural stream. *Journal of Fish Biology* **65**, 1385-1391.
- Sundström, L. F. & Johnsson, J. I. (2001). Experience and social environment influence the ability of young brown trout to forage on live novel prey. *Animal Behaviour* **61**, 249-255.
- Tatara, C. P., Riley, S. C. & Berejikian, B. A. (2011). Effects of hatchery fish density on emigration, growth, survival, and predation risk of natural steelhead parr in an experimental stream channel. *North American Journal of Fisheries Management* **31**, 224 - 235.
- Turchin, P. (2003). *Complex Population Dynamics: a Theoretical/Empirical Synthesis*: Princeton University, 450p.
- UICN-France, MNHN, SFI & ONEMA (2010). La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitre poissons d'eau douce de France métropolitaine. Paris, France.
- Unfer, G., Hauer, C. & Lautsch, E. (2011). The influence of hydrology on the recruitment of brown trout in an Alpine river, the Ybbs River, Austria. *Ecology of Freshwater Fish* **20**, 438-448.
- Unfer, G. & Pinter, K. (2013). Marking otoliths of brown trout (*Salmo trutta* L.) embryos with alizarin red S. *Journal of Applied Ichthyology* **29**, 470-473.
- Valdimarsson, S. K. & Metcalfe, N. B. (1998). Shelter selection in juvenile Atlantic salmon, or why do salmon seek shelter in winter? *Journal of Fish Biology* **52**, 42-49.
- van der Walt, B. & Faragher, R. A. (2003). Otolith marking of rainbow trout fry by immersion in low concentrations of alizarin complexone. *North American Journal of Fisheries Management* **23**, 141-148.
- Van Winkle, W., Jager, H. I., Railsback, S. F., Holcomb, B. D., Studley, T. K. & Baldrige, J. E. (1998). Individual-based model of sympatric populations of brown and rainbow trout for instream flow assessment: model description and calibration. *Ecological Modelling* **110**, 175-207.
- Vatland, S. & Caudron, S. (*in revision*). Integrating movement into survival estimates for early life stages: a case study investigating summer-to-autumn declines in age-0 brown trout. *Freshwater Biology*.
- Vik, J. O., Borgstrøm, R. & Skaala, Ø. (2001). Cannibalism governing mortality of juvenile brown trout, *Salmo trutta*, in a regulated stream. *Regulated Rivers: Research & Management* **17**, 583-594.
- Vila-Gispert, A. & Moreno-Amich, R. (2002). Life-history patterns of 25 species from European freshwater fish communities. *Environmental Biology of Fishes* **65**, 387-400.

- Vincenzi, S., Crivelli, A., Jesensek, D., Rubin, J.-F. & De Leo, G. (2007). Density-dependent individual growth of marble trout (*Salmo marmoratus*) in the Soca and Idrijca river basins, Slovenia. *Hydrobiologia* **583**, 57-68.
- Vincenzi, S., Satterthwaite, W. & Mangel, M. (2012). Spatial and temporal scale of density-dependent body growth and its implications for recruitment, population dynamics and management of stream-dwelling salmonid populations. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **22**, 813-825.
- Vøllestad, L. A. & Olsen, E. M. (2008). Non-additive effects of density-dependent and density-independent factors on brown trout vital rates. *Oikos* **117**, 1752-1760.
- Vøllestad, L. A., Olsen, E. M. & Forseth, T. (2002). Growth-rate variation in brown trout in small neighbouring streams: evidence for density-dependence? *Journal of Fish Biology* **61**, 1513-1527.
- Vøllestad, L. A., Serbezov, D., Bass, A., Bernatchez, L., Olsen, E. M. & Taugbol, A. (2012). Small-scale dispersal and population structure in stream-living brown trout (*Salmo trutta*) inferred by mark-recapture, pedigree reconstruction, and population genetics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **69**, 1513-1524.
- Vuille, T. (1997). Production potential of patent waters in the Canton Bern (in German). p. 46. Bern, Switzerland: Fischereiinspektorat des Kantons Bern.
- Wahli, T., Knuesel, R., Bernet, D., Segner, H., Pugovkin, D., Burkhardt-Holm, P., Escher, M. & Schmidt-Posthaus, H. (2002). Proliferative kidney disease in Switzerland: current state of knowledge. *Journal of Fish Diseases* **25**, 491-500.
- Wallach, D. F. H., Surgenor, D. M., Soderberg, J. & Delano, E. (1959). Preparation and Properties of 3,6-Dihydroxy-2,4-bis-[N-N'-di-(carboxymethyl)-aminomethyl] fluoran. *Analytical Chemistry* **31**, 456-460.
- Ward, D. M., Nislow, K. H., Armstrong, J. D., Einum, S. & Folt, C. L. (2007). Is the shape of the density-growth relationship for stream salmonids evidence for exploitative rather than interference competition? *Journal of Animal Ecology* **76**, 135-138.
- Ward, R. D. (2006). The importance of identifying spatial population structure in restocking and stock enhancement programmes. *Fisheries Research* **80**, 9-18.
- Weber, E. D. & Fausch, K. D. (2003). Interactions between hatchery and wild salmonids in streams: differences in biology and evidence for competition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 1018-1036.
- Wilson, C. A., Beckman, D. W. & Dean, J. M. (1987). Calcein as a fluorescent marker of otoliths of larval and juvenile fish. *Transactions of the American Fisheries Society* **116**, 668-670.
- Winemiller, K. O. (1992). Life-history strategies and the effectiveness of sexual selection. *Oikos* **63**, 318-327.
- Winter, J. D. (1983). Underwater biotelemetry. In *Fisheries Techniques* (Nielsen, L. A. & Johnson, D. L., eds.), pp. 371-395. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society.

- Young, K. A. (2013). The balancing act of captive breeding programmes: salmon stocking and angler catch statistics. *Fisheries Management and Ecology* **20**, 434-444.
- Zimmerli, S., Bernet, D., Burkhardt-Holm, P., Schmidt-Posthaus, H., Vonlanthen, P., Wahli, T. & Segner, H. (2007). Assessment of fish health status in four Swiss rivers showing a decline of brown trout catches. *Aquatic Sciences - Research Across Boundaries* **69**, 11-25.
- Zydlowski, G. B., Haro, A., Whalen, K. G. & McCormick, S. D. (2001). Performance of stationary and portable passive transponder detection systems for monitoring of fish movements. *Journal of Fish Biology* **58**, 1471-1475.

## Annexe

- Boiron de Morges (photos J.F. Rubin)



**BO1**



**BO2**



**BO3**

- Ruisseau de Seigneux (photos A. Richard)



**SX1**



**SX1**



- **Flon de Carrouge** (photos A. Richard)



**CA1**



**CA2**

- **Drize** (photos A. Richard)

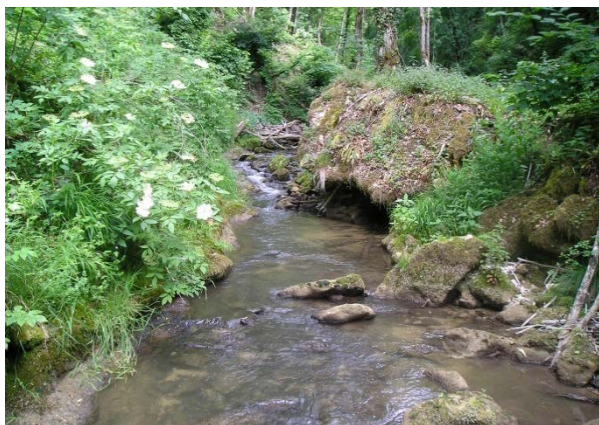


**DR2**



**DR3**

- **Nozon** (photos A. Richard)

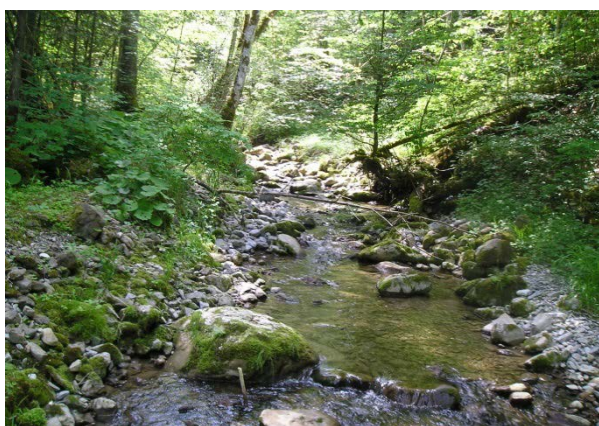


**NZ7**

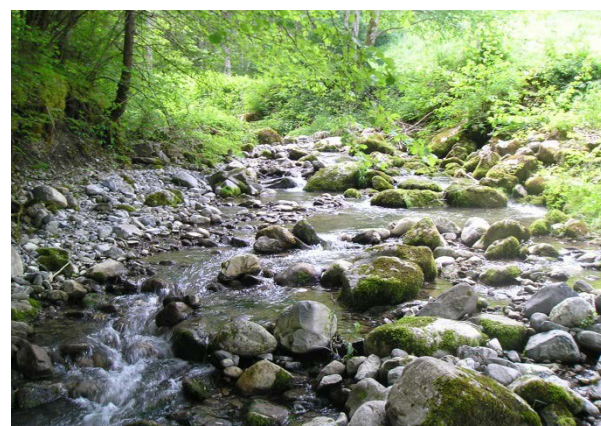


**NZ9**

- **Overan** (photos A. Richard)



**OV3**



**OV5**

- **Brine** (photos A. Richard)



**BR3**



**BR5**