

2m11.2789.12

Université de Montréal

Modélisation des coûts de la nage spontanée des poissons.

par

Annie Gauthier

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la faculté des études supérieures

en vue de l'obtention du grade de

Maître ès sciences (M. Sc.)

en sciences biologiques

Novembre 1998

© Gauthier 1998



SI 9850 04E

QH
302
U54
1999
V.010

Department of Science and Technology

Department of Science and Technology

For

Science and Technology

Department of Science and Technology

Department of Science and Technology

Department of Science and Technology

Department of Science and Technology

Department of Science and Technology

Department of Science and Technology

Department of Science and Technology

Department of Science and Technology



Université de Montréal
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé

Modélisation des coûts de la nage spontanée des poissons.

présenté par

Annie Gauthier

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

Richard Carignan, président rapporteur

Michel Anctil, membre

Daniel Boisclair, directeur de recherche

Mémoire accepté le.....10 juin 1999.....

Sommaire

L'activité est une composante importante du budget énergétique des poissons. Les estimés des coûts de l'activité sont utilisés, entre autre, pour modéliser les coûts associés pour la recherche et la capture de nourriture, pour estimer les coûts d'utilisation d'habitat, pour quantifier les coûts de migration et pour évaluer les effets de la compétition et des interactions sociales sur le budget énergétique des poissons. Toutefois, l'activité est souvent identifiée comme responsable de la discordance entre les observations et les prédictions des modèles bioénergétiques. En effet, les coûts associés à l'activité peuvent être estimés par différentes méthodes indirectes qui reposent sur de nombreuses prémisses. L'activité peut être estimée par différence entre la consommation et les dépenses énergétiques autres que l'activité ou représentée comme un multiple fixe (un à trois) du métabolisme standard. Une méthode d'estimation directe nécessite de développer une relation entre le taux de respiration du poisson et sa vitesse de nage.

Nous avons estimé les taux de respiration de perchaudes, de différentes masses gardées à différentes températures, par des expériences de respirométrie combinés à une analyse détaillée des caractéristiques de nage des poissons (vitesse, accélération et taux de virage). Ceci nous a permis de quantifier et de modéliser l'influence de la masse du poisson, de la température de l'eau et des caractéristiques de nage sur le taux de respiration de la perchaude. Nous avons aussi comparé les taux de respiration de la perchaude avec ceux de la truite mouchetée ainsi qu'avec prédictions des modèles existants pour la nage spontanée et la nage forcée. Nos analyses suggèrent que la température de l'eau (R^2 partiel moyen = 0,26) et la masse du poisson (R^2 partiel moyen = 0,20) sont les deux

variables qui expliquent le mieux les coûts de la nage spontanée de la perchaude. Les caractéristiques de nage n'ont jamais expliqué plus de 16% des variations des coûts de la nage spontanée. La méthode employée face aux coûts de la nage surplace a eu un effet déterminant sur les résultats de notre étude. Les coûts associés à l'activité ont différé par un facteur de 5 selon la méthode utilisée pour considérer le temps de nage surplace (coût négligeable ou le même que de nager à une vitesse $>0,5$ cm/s). Nos analyses indiquent que suite aux corrections apportées aux taux de respiration de la truite pour les coûts potentiels de la nage surplace, les prédictions du modèle développé pour la perchaude diffèrent en moyenne de 23% des prédictions du modèle pour la truite. Nous avons regroupé les données de perchaude de cette étude avec les données de truite pour évaluer la possibilité que les coûts de la nage spontanée pour plusieurs espèces puissent être prédits par un même modèle. Les variations des coûts de la nage spontanée de la perchaude et de la truite sont expliquées par la masse du poisson (R^2 partiel = 0,55) et sa vitesse moyenne de nage (R^2 partiel = 0,04). Les prédictions du modèle empirique de la nage spontanée sont en moyenne 47% plus élevées que les prédictions du modèle perchaude-truite. Toutefois, des analyses supplémentaires ont démontré que les deux modèles produisaient des estimés des coûts nets de la nage spontanée similaires selon le pourcentage de temps utilisé pour nager et pour nager surplace. Notre étude appuie l'hypothèse selon laquelle la nage surplace a des conséquences énergétiques significatives et que les coûts de la nage spontanée pour différentes espèces peuvent être représentés par un seul modèle.

Table des matières

Sommaire.....	i
Table des matières.....	iii
Liste des tableaux.....	v
Liste des figures.....	vi
Liste des abréviations.....	viii
Dédicace.....	ix
Remerciements.....	x
Introduction.....	1
Modélisation des coûts de la nage spontanée des poissons.....	6
Résumé.....	7
Introduction.....	9
Méthodologie.....	12
Design expérimental.....	12
Procédure expérimentale.....	12
Estimation des coûts de la nage spontanée.....	12
Estimation des caractéristiques de nage.....	16
Traitement des données.....	18
Estimation des coûts de la nage spontanée.....	18
Analyses statistiques.....	20
Coûts de la nage spontanée.....	20

Caractéristiques de nage.....	21
Modèles et simulations.....	22
Résultats	27
Portion du temps disponible utilisée pour nager.....	27
Coûts de la nage spontanée.....	27
Caractéristiques de nage.....	28
Modèles et simulations.....	39
Discussion.....	52
Remerciements.....	56
Références.....	57
Conclusion.....	62
Références.....	71
Annexe I.....	xi
Annexe II.....	xiv
Annexe III.....	xvi

Liste des Tableaux

Tableau I. Conditions expérimentales.....	13
Tableau II. Valeurs de masse, vitesse de nage, pourcentage de temps de nage et de nage surplace utilisées pour les simulations des coûts de la nage spontanée.....	24
Tableau III. Caractéristiques de nage.....	35
Tableau IV. Statistiques des analyses de variance effectuées pour tester la signification de l'influence de la masse du poisson, de la température de l'eau et du volume du respiromètre sur la vitesse de nage et le taux de virage.....	37
Tableau V. Modèles développés pour prédire les coûts de la nage spontanée. Le modèle de Boisclair et Tang (1993) pour la nage spontanée est présenté à titre comparatif (h).....	40

Liste des figures

Figure 1. Portion du temps utilisée par les poissons pour nager ou pour nager surplace.....	29
Figure 2. Coûts de la nage spontanée de la perchaude pour les 38 combinaisons de masse du poisson, de température de l'eau et de volume de respiromètre.....	31
Figure 3. Relation entre les coûts de la nage spontanée de la perchaude estimés avec et sans correction pour le temps de nage surplace.....	33
Figure 4. Relation entre les valeurs prédites et observées pour les coûts de la nage spontanée de la perchaude et de la truite. Les prédictions proviennent du modèle perchaude-truite et les observations des données de notre analyse, de Tang et Boisclair (1993) et Tang et al. (soumis).....	43
Figure 5. Rapport entre les coûts de la nage spontanée pour le modèle perchaude-truite et les coûts de la nage forcée pour différentes combinaisons de masses de poisson et vitesses moyennes de nage.....	45
Figure 6. Relation entre les prédictions du modèle perchaude-truite et les prédictions du modèle empirique de Boisclair et Tang (1993). Les valeurs ont été estimées pour une température de 20°C.....	47

Figure 7. Relation entre les coûts de la nage spontanée simulés par le modèle perchaude-truite et par le modèle de Boisclair et Tang (1993) pour 1000 secondes pour des poissons de 10, 20 et 40 g nageant de 10 à 100% du temps et faisant du surplace de 4 à 90% du temps (voir Tableau II). Symboles: grosseur indique la masse, la forme le % Ps et plein le % Pt.....49

Liste des abréviations

Abréviation	Signification
BOD	demande biologique en oxygène (biological oxygen demand)
C_R	métabolisme spontané
C_S	coût net de la nage spontanée
P_s	proportion du temps utilisée par les poissons pour nager
P_t	proportion du temps utilisée par les poissons à nager surplace
PV	pseudovaleur
SCR	ration des coûts de la nage (swimming cost ratio)
SD	écart-type (standard deviation)
SMR	métabolisme standard (standard metabolic rate)

La vie est une suite d'évènements.

À Robert, Monique, Liliane et Michel

Remerciements

Je tiens à remercier mon directeur Daniel Boisclair d'avoir cru en moi et de m'avoir fourni les outils nécessaires à la réalisation de ce projet. Ses nombreux conseils, suggestions ainsi que sa capacité à transmettre ses connaissances ont su m'éclairer à chacune des étapes. Sa présence et sa grande disponibilité m'ont permis de toujours persévérer.

À mes amis et collègues, Nadia Aubin-Horth, Frédéric Burton, Nathalie Gaudreau, Jérôme Gingras, Jean-Christophe Guay, David Harper, Patrick Lafrance, Henrique Martins, Marc Trudel, mes plus sincères remerciements pour les discussions scientifiques et personnelles, pour toute l'aide apportée pour capturer les perchaudes mais aussi pour vous en être occupées lors de mon absence. Ces années à la maîtrise auraient été très différentes sans votre présence et votre amitié. Merci à Marie-Hélène Forget pour avoir eu la patience d'analyser des films, à Valérie Lapointe, Sébastien Lévesque, Isabelle Marineau et Amélie Rioux pour leur assistance lors des séances de capture de perchaudes. Mes remerciements à Pierre Jolicoeur et Matthew Norton pour avoir pris le temps de répondre à mes questions concernant mes analyses statistiques. Merci aux responsables de la station de recherche de McGill du lac Hertel et aux propriétaires du camping du lac d'Argent pour leurs accueils.

Ce projet de maîtrise a été financé par une subvention de recherche CRSNG et une subvention FCAR-Équipe à Daniel Boisclair. Annie Gauthier était financée par La Fondation J.A. Paulhus.

Introduction

L'approche bioénergétique a plusieurs applications dans le domaine de la gestion des pêcheries, en particulier pour explorer des scénarios et évaluer leur potentiel d'action, et en écologie pour comparer la production des proies à la consommation des prédateurs (Stewart et al. 1981; Stewart et Ibarra 1991), pour analyser les interactions écologiques (Hayward et Margraf 1987; Lyons et Magnuson 1987; Hewett 1989), et pour estimer les risques écologiques d'un changement de température et de la bioaccumulation de polluants dans les populations de poissons (Hill et Magnuson 1990; Borgmann et Whittle 1992). Les modèles bioénergétiques permettent de décrire, de quantifier et éventuellement de prédire l'allocation d'énergie consommée entre les différents besoins énergétiques tels la croissance, le métabolisme et la reproduction (Kitchell 1977; Tytler et Calow 1985; Ney 1993). La formule générale du modèle bioénergétique est la suivante:

$$G = C - (R + HI + F + U + A) \quad (1)$$

où G représente la croissance, C correspond à la consommation, R à l'énergie allouée au métabolisme standard, HI aux coûts de digestion, F aux pertes fécales, U aux pertes urinaires et A à l'énergie associée à l'activité (Kitchell et al. 1977). Une variable manquante de cette équation peut être déterminée par différence si toutes les autres composantes sont connues. Chaque composante du modèle est estimée par un sous-modèle empirique ayant comme variables indépendantes soit la masse du poisson, la température de l'eau et/ou le taux de consommation (Annexe I). Les sous-modèles reposent sur de nombreuses prémisses telles la transposition des résultats, obtenus en laboratoire, en milieu naturel, l'utilisation de paramètres estimés sur une autre espèce ou

la généralisation des résultats pour une certaine classe de masse à un autre intervalle de masse (Hewett et Johnson 1992; Ney 1993).

L'activité est une composante importante du budget énergétique des poissons; elle peut représenter jusqu'à 40% du budget total (Boisclair et Leggett 1989). Les estimés des coûts d'activité sont utilisés pour modéliser les comportements associés à la recherche et à la capture de nourriture (Godin et Rangeley 1989; van der Lingen 1995), pour estimer les coûts d'utilisation d'habitat (Fausch 1983; Rincón et Lobón-Cerviá 1993), pour quantifier les coûts de migration (Brett 1986; Rand et Hinch 1998) et pour évaluer les effets de la compétition et des interactions sociales sur le budget énergétique des poissons (Jobling 1985; Jobling et Reinsness 1986; Marchand et Boisclair 1998). L'activité est souvent identifiée comme étant la cause principale de la discordance entre les prédictions des modèles et les observations (Minton et McLean 1982; Boisclair et Leggett 1989; Walh et Stein 1991; Ney 1993). L'utilisation de prémisses inadéquates concernant les taux d'activité peut entraîner des différences de deux à trois fois dans les prédictions des modèles bioénergétiques (Boisclair et Leggett 1989; Lucas et al. 1991; Madon et Culver 1993; Ney 1993). Il est donc difficile d'évaluer la validité des prédictions et des décisions qui découlent de l'utilisation de modèles qui nécessitent l'estimation des coûts associés à l'activité, principalement dû à l'incertitude entourant les taux d'activités, particulièrement en milieu naturel.

En nature, les taux d'activité peuvent être estimés par différence entre la consommation et la somme de l'énergie nécessaire pour la croissance, les dépenses métaboliques et les pertes (approche indirecte; Boisclair et Leggett 1989) (Annexe I). Toutefois, cette approche a le désavantage d'accumuler toutes les erreurs de mesure dans les estimés des coûts d'activité (Boisclair et Leggett 1989). Une autre approche indirecte

consiste à définir l'activité comme un multiple fixe, généralement entre un et trois, du métabolisme standard (Annexe I). Il n'existe pas de modèles ou de règles permettant de sélectionner *a priori* une valeur de multiplicateur d'activité. Les coûts d'activité peuvent aussi être quantifiés directement par télémétrie (Stewart et al. 1983; Armstrong et al. 1989; Lucas et al. 1991) ou en combinant des données d'utilisation de temps et de caractéristiques de nage des poissons à un modèle qui transforme les mouvements en dépenses énergétiques (approche directe; Boisclair 1992; Hughes et Kelly 1996). La télémétrie nécessite des organismes suffisamment gros pour permettre l'implantation de l'émetteur. En contrepartie, la méthode stéréocinématographique (Boisclair 1992) permet d'estimer l'activité de poissons de petite taille. La similitude entre les estimés obtenus par l'approche indirecte et directe (Trudel et Boisclair 1996; Aubin-Horth et al., sous presse) semble suggérer l'utilisation de l'approche indirecte pour développer des modèles afin de prédire l'activité selon les conditions environnementales (Madon et Culver 1993; Boisclair et Rasmussen 1996). Par contre, le manque d'indépendance statistique lorsque l'activité est estimée par différence demeure un désavantage si on teste les relations entre des variables bioénergétiques (Kerr 1982). Par conséquent, l'approche directe demeure essentielle pour valider les coûts d'activité obtenus par l'approche indirecte, en plus de procurer des valeurs d'activité statistiquement indépendantes des autres composantes du modèle bioénergétique (Marchand et Boisclair 1998).

Pour transformer les vitesses de nage observées en dépenses énergétiques, il est nécessaire de développer des modèles empiriques qui permettent de prédire les coûts de la nage selon les conditions environnementales. Le modèle développé par Beamish (1978) est la méthode la plus couramment utilisée pour transformer les vitesses de nage en dépenses énergétiques. La force de ce modèle réside en deux points: premièrement, il

fournit une indication que les coûts de la nage peuvent être prédits en utilisant des variables simples telles la masse du poisson et sa vitesse de nage; deuxièmement, il suggère que les coûts de la nage pour plusieurs espèces de poissons (10 espèces pour ce modèle) ayant un mode de nage carangiforme ou subcarangiforme peuvent être représentés par un seul modèle. Forstner et Wieser (1990) ont analysé la nage spontanée (qui incluent des changements de vitesse et de direction) de gardons juvéniles (*Rutilus rutilus* L.) par un système de respiromètre et de vidéo. Leur étude suggère que les mouvements linéaires demanderaient moins d'énergie que des mouvements plus complexes sans toutefois quantifier les différences observées. Ils attribuent la différence entre les coûts de la nage spontanée et de la nage forcée (vitesse et direction constantes; patron de nage utilisé pour développer le modèle de Beamish 1978) aux coûts associés aux accélérations et virages. Des analyses empiriques ont démontré que les coûts de la nage spontanée peuvent demander de 6 à 14 fois plus d'énergie que la nage forcée pour une masse et une vitesse de nage données (Boisclair et Tang 1993; voir aussi Beamish et Dickie 1967). Les changements de vitesse et de direction ne peuvent être considérés dans les expériences sur la nage forcée mais, combinés à la vitesse, représentent de façon plus complète le type de nage retrouvé en milieu naturel. En effet, les déplacements à vitesse constante sont rares (Forstner et Wieser 1990; Webb 1991). Des expériences de respirométrie combinées à une description détaillée des caractéristiques de nage des poissons (vitesse, accélération et taux de virage) ont confirmé les résultats de Boisclair et Tang (1993). Ces expériences ont indiqué que des variables telles l'accélération et le taux de virage peuvent expliquer une fraction similaire ou même davantage des variations des coûts de la nage spontanée que la vitesse seule (Krohn et Boisclair 1994; Tang et Boisclair 1995; Tang et al., soumis). Des analyses aussi complètes pour la nage spontanée ont porté

uniquement sur la truite mouchetée (*Salvelinus fontinalis* Mitchill). C'est pourquoi, il est présentement difficile d'évaluer l'application de ces résultats à d'autres espèces de poissons.

Dans les expériences de respirométrie de Krohn et Boisclair (1994) et de Tang et Boisclair (1995 et soumis), de même que pour la présente étude, la diminution d'oxygène mesurée correspond au métabolisme spontané des poissons (somme des coûts associés à l'activité et au métabolisme standard). Par conséquent, il est nécessaire de soustraire la consommation d'oxygène due au métabolisme standard. Le métabolisme standard peut être estimé à partir d'une relation entre les coûts de l'activité (nage forcée) et la vitesse de nage du poisson par une extrapolation linéaire des coûts associés à une vitesse nulle (Holeton 1980). Une autre méthode consiste à mesurer la consommation d'oxygène de poissons libres de leurs mouvements mais démontrant un faible niveau d'activité (Brett 1964; Fry 1971).

Les objectifs de cette étude étaient 1) de quantifier et de modéliser l'influence de la masse du poisson, de la température de l'eau et des caractéristiques de nage (vitesse, accélération et taux de virage) sur les coûts de la nage spontanée de la perchaude (*Perca flavescens* Mitchill), et 2) de comparer les taux de respiration de la perchaude avec ceux de la truite mouchetée ainsi qu'aux prédictions des modèles existants pour la nage spontanée et la nage forcée.

Modeling the spontaneous swimming costs of fish.

A. Gauthier and D. Boisclair

Université de Montréal, Département de sciences biologiques, C.P. 6128,
Succursale Centre-ville, Montréal, Québec, Canada H3C 3J7

Gauthier, A. and D. Boisclair. 19---. Modeling the spontaneous swimming costs of fish.
Can. J. Fish. Aquat. Sci. (submitted).

Résumé

Nous avons estimé les taux de respiration de perchaudes (*Perca flavescens* Mitchill) d'une masse variant de 2 à 23 g humide à l'intérieur de volumes rectangulaires pour des températures de 4, 12, 18 et 23 °C. Pour chaque expérience, l'enregistrement vidéo a permis une analyse détaillée des caractéristiques de nage des poissons (vitesse, accélération et taux de virage). La température de l'eau (R^2 partiel = 0.32), la masse du poisson (R^2 partiel = 0.18) et la vitesse moyenne de nage (R^2 partiel = 0.09) sont les variables qui prédisent le mieux les coûts nets de la nage spontanée. Les coûts de la nage spontanée prédits en supposant que le coût de la nage surplace (mouvement <0.5 cm/s) est nul étaient, en moyenne, cinq fois plus élevés qu'en assumant que la nage surplace demande autant d'énergie que de nager à >0.5 cm/s. Lorsque les valeurs de la littérature des coûts de la nage spontanée de la truite ont été corrigées pour les coûts potentiels associés à la nage surplace, les modèles pour la perchaude et pour la truite produisaient des prédictions similaires (23%). La combinaison des données de perchaude et de truite a produit un modèle selon lequel les coûts de la nage spontanée sont prédits par la masse du poisson (R^2 partiel = 0.55) et la vitesse moyenne de nage (R^2 partiel = 0.04). Notre étude appuie l'hypothèse que la nage surplace a des conséquences énergétiques significatives et que les coûts de la nage spontanée pour différentes espèces peuvent être représentés par un seul modèle.

Abstract

We estimated respiration rates of yellow perch (*Perca flavescens* Mitchill) ranging from 2 to 23 g wet in rectangular chambers held at 4, 12, 18, and 23 °C. For each experiment, filming permitted a detailed analysis of swimming characteristics (speed, and acceleration and turning rates). The net costs of spontaneous swimming were best predicted by water temperature (partial $R^2=0.32$), fish weight (partial $R^2=0.18$), and average swimming speed (partial $R^2=0.09$). Spontaneous swimming costs predicted assuming that the cost of swimming in place (off-bottom movement <0.5 cm/s) was nil were, on average, five times higher than when assuming that swimming in place was as energetically demanding as moving >0.5 cm/s. When literature values of the spontaneous swimming costs of trout were corrected for the potential costs associated with swimming in place, the perch and trout models produced similar predictions (within 23%). Combination of data for perch and trout resulted in a model in which spontaneous swimming costs were best explained by fish weight (partial $R^2=0.55$) and swimming speed (partial $R^2=0.04$). Our study supports the suggestion that swimming in place has significant energetic consequences and that the spontaneous swimming costs of different species may be represented by a single model.

Introduction

Activity costs have been used to model fish foraging behavior (Godin and Rangeley 1989; van der Lingen 1995), to estimate habitat profitability or potential fish growth (Fausch 1983; Rincón and Lobón-Cerviá 1993), to quantify the energetic requirements of migration (Brett 1986; Rand and Hinch 1998), and to evaluate the mechanism by which fish are affected by competition and social interactions (Jobling 1985; Jobling and Reinsnes 1986; Madon and Culver 1993; Marchand and Boisclair 1998). The validity of the predictions, and of the decisions, derived using models that involve activity costs is difficult to assess partly because of the uncertainty surrounding estimates of activity rates particularly under natural conditions.

Fish activity rates in the field can be estimated using the difference between consumption and the sum of growth and metabolic expenditures and losses (indirect approach; Boisclair and Leggett 1989). This approach has the disadvantage of accumulating all measurement errors in resulting activity estimates (Boisclair and Leggett 1989). Activity costs can also be quantified by combining data on fish time budget and swimming characteristics to models that transform movements in energy expenditures (direct approach; Boisclair 1992b; Hughes and Kelly 1996). The similarity between indirect and direct estimates of activity (Trudel and Boisclair 1996; Aubin-Horth et al., in press) legitimized attempts to use indirect activity rates to develop models to predict activity with environmental conditions (Madon and Culver 1993; Boisclair and Rasmussen 1996). However, the lack of statistical independence between, for instance, activity and consumption rates, remains a disadvantage when testing for relationships among bioenergetic variables (Kerr 1982). Hence, the direct approach is essential to validate activity costs obtained using the indirect approach and to provide activity values

that are statistically independent from other components of fish energy budget (Marchand and Boisclair 1998).

The model of Beamish (1978) is the most common method for converting swimming speed to energy expenditures. The strength of this model resides in two attributes; first, it indicates that swimming costs can be predicted using simple variables such as fish weight and speed; second, it suggests that the cost of swimming for many fish species having a carangiform or subcarangiform swimming mode (in the Beamish model, 10 species) may be represented by a single model. However, empirical analyses indicated that the costs of spontaneous swimming (which includes changes in speed and direction) may be 6 to 14 times more expensive than forced swimming (constant speed and direction used to develop the model of Beamish 1978) for a given fish weight and average speed (Boisclair and Tang 1993; see also Beamish and Dickie 1967). The difference between forced and spontaneous swimming costs has been attributed to the costs of performing accelerations and turns (Forstner and Wieser 1990; Webb 1991). Respirometry experiments with detailed descriptions of fish swimming characteristics confirmed the findings of Boisclair and Tang (1993) and, depending on fish size, indicated that variables such as acceleration and turning rates could explain a similar or even larger fraction of variations in spontaneous swimming costs than speed (Krohn and Boisclair 1994; Tang and Boisclair 1995; Tang et al., submitted). Such complete analyses have been done only for the brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill) and it is presently difficult to evaluate the applicability of these results for other fish species.

Our objectives were 1) to quantify and model the influence of fish weight, water temperature, and swimming characteristics (speed, acceleration, and turning rates) on spontaneous swimming costs of yellow perch (*Perca flavescens* Mitchill), and 2) to

compare respiration rates of perch to those of brook trout, and to predictions of existing models for forced and spontaneous swimming costs.

Methods

Experimental Design

We determined the influence of water temperature, fish weight, and swimming characteristics on spontaneous swimming costs by performing a series of 38 experiments with yellow perch of 2, 7, 13 and 23 g wet kept at 4, 12, 18 and 23°C using respirometers of 27, 54 and 108 L (Table 1). Yellow perch were selected as a species for study because they have the same swimming mode as the brook trout (subcarangiform) but they differ in the relative position of their pectoral and pelvic fins. This may affect swimming behavior and allow to assess the effect of contrasting movements during comparisons of spontaneous swimming costs between brook trout and yellow perch. The rectangular shape of the respirometers allowed fish to swim freely and without currents. One experiment was performed for each combination of fish weight, water temperature, and respirometer size except for the 23 g-group that was not tested in the 27 L respirometer because the space available for swimming was insufficient (longest dimension of the respirometer <2.1 body length). Furthermore, an insufficient number of yellow 2 g - perch, did not allow to perform experiments at 4 and 12°C for that group of fish.

Spontaneous swimming costs were quantified by measuring oxygen depletion over time. Swimming characteristics (speed, acceleration and turning rates) were estimated using the stereocinematographic method (Ménard 1991; Boisclair 1992a, 1992b).

Experimental procedure

Estimation of spontaneous swimming cost

Yellow perch used in this study originated from Lakes Hertel (45° 34' N / 73° 10' W) and d'Argent (45° 18' N / 72° 19' O), located respectively in the Montreal and Eastern

Table 1. Experimental conditions.

Experiment	Water temperature (°C)	Respirometer volume (L)	Mean fish weight (g)
1	18	27	7.83
2	18	27	12.13
3	18	54	8.19
4	18	54	22.86
5	18	54	11.63
6	18	108	7.34
7	18	108	12.77
8	18	108	22.48
9	12	27	8.01
10	12	27	12.45
11	12	54	7.20
12	12	54	12.53
13	12	54	22.50
14	12	108	7.59
15	12	108	12.87
16	12	108	22.11
17	4	108	8.01
18	4	108	12.18
19	4	108	23.46
20	4	54	7.75
21	4	54	12.39
22	4	54	22.69
23	4	27	11.88
24	4	27	7.72
25	19	27	2.20
26	18	54	2.26
27	18	108	2.15
28	23	54	2.16
29	23	27	1.90
30	23	108	1.73
31	22	108	5.99
32	22	108	10.66
33	22	108	18.52
34	22.5	54	12.50
35	23	54	4.70
36	23	54	17.47
37	23	27	10.22
38	23	27	4.26

Townships regions of Quebec. Fish were collected using a beach seine and transported to our laboratory within 2 h of capture. Perch were then acclimatized to a given water temperature in a 500 L Living Stream aquarium (LSW 700). During this acclimatization period, water temperature was increased or decreased 1°C per day until it reached the level required for our experiments. Fish were maintained at a specific temperature for a period of 7 to 14 days before an experiment. To avoid interference from respiration related to digestion fish were not fed for 4 days prior to an experiment below 6°C, for 3 days prior an experiment between 9 and 15°C, and for 2 days for experiments performed above 18°C (Brett 1964; Beamish 1978).

The respirometers consisted of Plexiglas boxes which had three sides covered with black tape to improve fish visibility and minimize fish stress. The respirometers were placed in a second LSW 700 aquarium to insure better control of water temperature during the experiments. Two pumps (A and B) were installed inside the respirometer: pump A was used to mix and maintain a homogenous oxygen concentration within the respirometer during the experimental period and pump B allowed a connection between the inside and the outside of the respirometer.

Four perch were introduced inside a respirometer 24 hours before the beginning of an experiment to allow them to adapt to their new environment. The smallest and largest fish used during a given experiment were always within 23% of the mean fish weight for this experiment, and was within 10% of mean fish weight for 92% of the experiments. After the introduction of the fish, the respirometer was sealed without residual air bubbles. During the 24 h preceding an experiment, pump B generated a small exchange between the respirometer and the aquarium. At the beginning of an experiment, pump B was connected to the oxymeter (Intab 565; ± 0.005 ppm) preventing

an external water supply. The initial oxygen concentration was taken after pump A had been turned on for a minute to homogenize the oxygen concentration in the respirometer. Subsequently, every half hour, the oxygen concentration was measured without turning on pump A to reduce energetic costs of reacting to turbulence and respiration due to stress. An experiment ended when 0.5 ppm of oxygen was consumed or after 12 hours. No observation was made under 7.6 ppm to minimize the influence of low oxygen concentrations on fish behavior (Graham 1949). The biological oxygen demand (BOD) was determined within 24 hours following each experiment using the same procedure but without fish inside the respirometer. The biological oxygen demand is the oxygen consumption or the oxygen production which is not due to fish respiration but to bacteria and algae. We performed another experiment following the same procedure, without fish, but we filled the respirometer (27L) with distilled water which should not contain any bacteria or algae. We observed a 0.01 ppm reduction from the initial oxygen concentration during a 7 hours period, that represent the average duration of our experiments. If we apply an error of ± 0.01 ppm to the estimates of the total consumption of oxygen and of BOD, the estimates of the net oxygen consumption have an error of ± 0.02 ppm. An error of ± 0.02 ppm correspond to an incertitude, in average, of $\pm 5\%$ (2 to 15%). However, the reduction we observe is probably due to residual bacteria inside the respirometer still the care for cleaning.

Estimation of swimming characteristics

The movements executed by fish during each experiment were filmed through a glass window (0.3×1.5 m) of the aquarium by a pair of video-cameras (Panasonic WV-BL602). The two cameras were parallel and separated by a distance of 10 cm. Images

obtained by the two cameras were synchronized and combined by a videoprocessor (Panasonic Quad WJ-450). The time of the recording was added to the film by a time and date camera titler (Panasonic WJ-810) accurate to ± 0.005 second. The final images were recorded by a 8 mm video. Fish were filmed 10-60 minutes per hour of experiment and, depending on the duration of an experiment (2 to 12 hours), for a maximum of 2 hours.

Images recorded were analyzed using the Jandel video analysis software. The calibrations necessary to convert filmed images in x, y, and z positions were performed by the method described by Boisclair (1992a, 1992b) and Krohn and Boisclair (1994). Fish positions were quantified by four pairs of coordinates; the x and y coordinates of the head and tail of the fish as observed by each of the two cameras. Fish coordinates were estimated at 1-s intervals. A sample of 100-150 movements per hour was judged sufficient to adequately describe fish swimming characteristics (Boisclair 1992a). Fish movements were selected at random and equally distributed to cover the entire experiment. For 12 experiments, the number of movements performed by fish were relatively low, and all movements observed were quantified.

During any given 1 sec interval, each fish inside the respirometer was classified as resting or swimming. Fish were defined as 'swimming' when moving more than 0.5 cm/s. Following their observations on the swimming behavior of smallmouth bass (*Micropterus dolomieu*), Hinch and Collins (1991) suggested that the time spent swimming in place (maintaining a position off the bottom using both pectoral and pelvic fins in antagonism with the caudal fin), may require non-negligible energy expenditures. Similarly, Thetmeyer (1997) defined the time spent swimming by Gobiidae using off-bottom activities that included the time spent swimming in place. Consequently, a behavior further referred to as 'swimming in place' (speed < 0.5 cm/s; off the bottom)

was also quantified during the analysis of our films. Our classification of fish behavior allowed us to estimate the proportion of time fish spent swimming, swimming in place, and resting during each experiment.

Computation

Estimation of spontaneous swimming cost

Total oxygen depletion was determined from the difference in oxygen concentration at the beginning and the end of an experiment. Spontaneous metabolism of the fish (C_R ; mg O_2 per fish), which included standard metabolism and activity costs, was calculated as;

$$(1) \quad C_R = (\Delta[O_2] - BOD) \cdot V / 4$$

where $\Delta[O_2]$ (mg O_2 /L) is the oxygen depletion during the experiment, BOD (mg O_2 /L) is the biological oxygen demand, V (L) is the volume of the respirometer and 4 corresponds to the number of fish in the respirometer. Oxygen depletion due exclusively to spontaneous swimming (the net cost of spontaneous swimming: C_S ; mg O_2 h⁻¹ fish⁻¹) was calculated using two procedures;

$$(2) \quad C_S = [(C_R / t) - SMR] / (P_t)$$

$$(3) \quad C_S = [(C_R / t) - SMR] / (P_t + P_s)$$

where t (h) is the duration of an experiment, SMR (mg O_2 h⁻¹ fish⁻¹) is the standard metabolism rate of the fish, P_t is the proportion of time used by the fish for swimming

and P_s is the proportion of time spent swimming in place. Equation 2 assumes that swimming in place has no energetic consequences (costs of swimming in place is nil) while equation 3 assumes that swimming in place is, on average, as energetically demanding as swimming >0.5 cm/s within the range of speeds observed during our experiments.

SMR was obtained using a modified version of the model presented by Kitchell et al. (1977). This model was developed using respiration rates of Eurasian perch (*Perca fluviatilis*) allowed to swim in rectangular respirometers (Solomon and Brafield 1972). Consequently, respiration rates obtained using this model include an unspecified activity component. Trudel and Boisclair (1994) suggested that a 60% reduction in the intercept of the model for standard respiration of redbelly dace (*Phoxinus eos* x *P. neogaeus*), also obtained using rectangular respirometers, may correct for the activity component and bring predictions of these models closer to true standard metabolic rates. Consequently, in our study, C_s calculated using equations 2 and 3 were estimated with an intercept of SMR set to a value of $0.00432 \text{ g O}_2 \cdot \text{g}^{-1} \text{ day}^{-1}$ instead of the original value of 0.0108 proposed by Kitchell et al. (1977). When we applied a 60% reduction to the intercept of the model presented by Kitchell et al. (1977), one of our estimates of spontaneous swimming costs obtained with equation 3 was negative. However, arbitrarily selecting a 65% reduction of the intercept of this SMR model to 0.00378 rendered the spontaneous activity estimates obtained using either equation 2 or 3 positive. This slight modification from the suggestion of Trudel and Boisclair (1994) allowed us to perform an analysis on all our data and had no effect on the general structure of the models we developed and on our interpretation (see Results and Discussion).

P_t was calculated as;

$$(4) \quad P_t = \left(\sum_{k=1}^k P_k \right) / k \cdot 240$$

where P_k represents the total number of seconds that fish were swimming during 1 minute selected at random within every 5 min of filming, k is the number of 1 min intervals for which P_k was estimated during an experiment ($k = 24$), and 240 is the maximum number of swimming seconds possible during a minute (4 fish \times 60 sec per min). When more than one fish was swimming during a given second, the number of seconds added to P_k was equal to the number of fish swimming. The same procedure was used to estimate P_s .

Statistical analysis

Spontaneous swimming costs

Comparisons of spontaneous swimming costs among experiments were performed using a permutation procedure. A total of 19 000 pseudovalues (PV) of spontaneous swimming costs (nominal sets of PV) were created for the 38 experiments. Each set of 500 PV was generated by adding 500 values of error to the estimated spontaneous swimming costs. Error values were selected at random from a normal distribution having a mean of 0 and a standard deviation of 0.007. The standard deviation was estimated using the instrumental error (0.005 mg O₂/L), the number of readings necessary to estimate fish respiration (four; two for the total respiration and two for the BOD), and the property that 99% of the observations of a normal distribution are within ± 3 SD of the mean ($0.005 \cdot 4/3 = 0.007$). Variations in the spontaneous swimming costs among the 38 nominal sets of PV were tested using a parametric three-way ANOVA. F-

values were calculated to test for the effect of fish weight, water temperature, and respirometer volume on spontaneous swimming costs. Interaction terms were not tested. An additional series of 99 three-way ANOVA were executed using each time different reconstructed sets of PV. Reconstruction was achieved by sorting the 19 000 nominal PV according to random numbers. Variations among experiments were considered significant when the nominal F-value was greater than 95% of the corresponding values derived by permutation.

Swimming characteristics

Among-experiment variations in swimming characteristics were tested by a permutation procedure similar to that employed for the spontaneous swimming cost but, in this case, 200 swimming characteristics were used per experiment. The permutation procedure we used requires a symmetric data set (equal sample size for each experiment). However, for 12 of the 38 experiments, we had fewer than 200 of each of the swimming characteristics. In these cases, we completed the number of swimming characteristics to 200 by creating 8 to 145 PV of swimming characteristics using the mean and the standard deviation from the corresponding experiment.

Homogeneity of the variance of the swimming characteristics among experiments was assessed using Bartlett's test following a permutation procedure described by Sirois and Boisclair (1993).

Variations in the proportion of time fish from different experiment spent in the three swimming modes (resting, swimming, swimming in place) were tested using a three-way ANOVA without replicates.

Models and simulations

Multiple regression analyses were performed to develop relationships between spontaneous swimming costs (obtained from equations 2 or 3 with 60 or 65% reduction in the intercept of SMR) and fish weight, water temperature and swimming characteristics. Linear and logarithmic values of the average and the variance of each swimming characteristic were used as independent variables except for the average of acceleration rates which is expected to be 0. We also explored polynomial models using all independent variables raised to an exponent up to 4.

Part of our objective was to compare spontaneous swimming costs of perch with values published for trout by Tang and Boisclair (1995) and Tang et al. (submitted). However, these studies did not consider the potential costs of swimming in place. We therefore reanalyzed their video-recordings to estimate the percent of time fish spent swimming in place during their experiments. We also re-estimated their spontaneous swimming costs following our equation 3. This allowed us to compare both data sets and to use the multiple regression approach described above to develop models based on the results obtained for both species. Models developed using data sets from both species are further referred to as perch-trout models.

The purpose of our work was also to compare results of our study with those of existing models for forced and spontaneous swimming costs (Boisclair and Tang 1993). During forced swimming experiments, fish are continuously swimming. Consequently, in these experiments the costs of swimming in place is nil, and no corrections need to be applied when comparing forced to spontaneous swimming costs. We compared the costs of spontaneous and forced swimming using estimates of swimming cost ratios (SCR= expected spontaneous cost / expected forced swimming cost). Expected spontaneous

swimming costs were calculated using the perch-trout model and expected forced swimming costs were obtained using the model proposed by Boisclair and Tang (1993). Comparisons between our estimates of spontaneous swimming costs and existing models for that swimming pattern required some precautions. The model for spontaneous swimming costs developed by Boisclair and Tang (1993) was based on data from respirometry experiments published from 1964 to 1990. While swimming in place may have occurred in these experiments, it was rarely quantified by the original authors. Hence, if swimming in place does have energetic consequences, the models developed using our data and those of Tang and Boisclair (1995) and Tang et al. (submitted) are predestined to differ from that of Boisclair and Tang (1993). We evaluated the consequence of this situation by comparing estimates of spontaneous swimming costs calculated for a period of 1000 seconds using the model of Boisclair and Tang (1993) to those obtained using a model based on data for which the time spent swimming in place could be considered (this study; Tang and Boisclair 1995; Tang et al. submitted). This objective was achieved by creating, for three size classes of fish (10, 20, and 40 g), four time series of 1000 seconds during which fish may swim. Each time series are further referred to as a simulation. The average speed and the variance of speed used to create this data set was taken to mimic the values obtained by our work, that of Tang and Boisclair (1995), and that of Tang et al. (submitted) for the size classes used in our simulations (Table 2). The four time series created for each size classes of fish represented different values of the percent of time spent swimming >0.5 cm /s (P_t) and swimming in place (P_s). The P_t -values (range = 4% to 50%) and the P_s -values selected during our simulations (0%, 10%, 50%, and 90%) covered the range obtained during our study. Four

Table 2. Values of fish weight, swimming speed and percent of time spent swimming and swimming in place used for the simulations of spontaneous swimming costs.

Simulation	Fish weight (g)	Swimming speed (cm/s)		P _s (%)	P _t (%)
		average	standard deviation		
1	10	4.1	2.91	0	100
2	10	4.1	2.91	10	10
3	10	4.1	2.91	10	30
4	10	4.1	2.91	10	50
5	10	4.1	2.91	50	10
6	10	4.1	2.91	50	30
7	10	4.1	2.91	50	50
8	10	4.1	2.91	90	4
9	10	4.1	2.91	90	8
10	20	3.5	2.14	0	100
11	20	3.5	2.14	10	10
12	20	3.5	2.14	10	30
13	20	3.5	2.14	10	50
14	20	3.5	2.14	50	10
15	20	3.5	2.14	50	30
16	20	3.5	2.14	50	50
17	20	3.5	2.14	90	4
18	20	3.5	2.14	90	8
19	20	7.0	2.14	0	100
20	20	7.0	2.14	10	10
21	20	7.0	2.14	10	30
22	20	7.0	2.14	10	50
23	20	7.0	2.14	50	10
24	20	7.0	2.14	50	30
25	20	7.0	2.14	50	50
26	20	7.0	2.14	90	4
27	20	7.0	2.14	90	8
28	40	8.6	2.24	0	100
29	40	8.6	2.24	10	10
30	40	8.6	2.24	10	30
31	40	8.6	2.24	10	50
32	40	8.6	2.24	50	10
33	40	8.6	2.24	50	30
34	40	8.6	2.24	50	50
35	40	8.6	2.24	90	4
36	40	8.6	2.24	90	8

additional simulations were performed for 20 g fish to illustrate the effect of doubling the average speed (Table 2). For each simulation, the cost of the movements performed during 1000 seconds was estimated using two procedures. The first procedure consisted in estimating the costs of swimming, for each second, by implementing the model of Boisclair and Tang (1993) with fish weight and swimming speed at that second. When fish were swimming in place, costs were set to zero as always assumed (Boisclair and Sirois 1993; Sirois and Boisclair 1995; Trudel and Boisclair 1996; Marchand and Boisclair 1998) when calculating spontaneous swimming costs using the model of Boisclair and Tang (1993). The costs obtained for each second were further summed over 1000 seconds to represent the total cost of spontaneous swimming during this time period. The second procedure was identical to the first with the exception that the model used to transform mass and speed in energy expenditure was developed using a multiple regression analysis performed on a combination of our data on spontaneous swimming costs (from equation 3 with a 65% reduction of the intercept of the SMR from Kitchell et al. 1977) with those of Tang and Boisclair (1995) and Tang et al. (submitted) re-estimated using the procedure described above and our equation 3. The costs obtained for each seconds were summed over 1000 seconds and further multiplied by $([P_t+P_s]/P_t)$. This correction by P_s is consistent with the structure of our equation 3 that assumes that swimming in place is, on average, as energetically demanding as swimming >0.5 cm/s.

Results

The proportion of time spent swimming

The proportion of time spent swimming (moving >0.5 cm/s) ranged from 2.2 to 48.9% (Figure 1). Fish spent as little as 11.4% and as much as 92.0% of the time available swimming in place (Figure 1). The proportion of time fish spent either swimming or swimming in place ranged from 18.1 to 99.8% and was independent of fish weight ($F_{[3,37]} = 1.30$; $p = 0.29$), water temperature ($F_{[3,37]} = 0.18$; $p = 0.91$) and respirometer volume ($F_{[2,37]} = 3.19$; $p = 0.06$). Fish spent from 0.2% to 81.9% of the time resting on the bottom of the aquarium.

Spontaneous swimming costs

The net costs of spontaneous swimming estimated with the assumption that the cost of swimming in place was nil and with the 60% reduction of the intercept of the SMR model ranged from -0.18 to 30.88 mg O₂ h⁻¹ fish⁻¹. Corresponding values using a 65% reduction of the intercept of the SMR model were 0.04 and 34.25 mg O₂ h⁻¹ fish⁻¹. Reduction of the intercept of the SMR model by 65% instead of 60%, on average, increased C_s by 17%, and for 85% of our experiments, caused a < 25% variation of spontaneous swimming costs. The two intercepts used in our analyses therefore had a relatively small effect on estimates of spontaneous swimming costs except to make them all positive.

The net costs of spontaneous swimming ranged from 0.017 to 4.07 mg O₂ h⁻¹ fish⁻¹ when using both the 65% reduction of the intercept of SMR and the assumption that swimming in place is, on average, as costly as swimming >0.5 cm/s (Figure 2). These estimates of spontaneous swimming costs represented from 6 to 804% of the

corresponding standard metabolic rates. C_s were positively affected by fish weight ($F_{[3,37]} = 3501.75$; $p < 0.01$), water temperature ($F_{[3,37]} = 5574.26$; $p < 0.01$), and respirometer size ($F_{[2,37]} = 2721.09$; $p < 0.01$). Spontaneous swimming costs estimated using the 65% reduction of the intercept of SMR and the assumption that the cost of swimming in place is negligible were, on average, 5.5 times higher than when swimming in place was assumed to be as costly as swimming >0.5 cm/s (Figure 3).

Swimming characteristics

Average swimming speed ranged from 1.04 to 6.37 cm/s and average turning rates varied 4-fold among experiments (Table 3). Both swimming characteristics were significantly influenced by fish weight, water temperature, and respirometer volume (Table 4). Swimming speed tended to increase with water temperature and respirometer size ($0.0006 < p < 0.0035$). However, average turning rate tended to increase with water temperature but to decrease with fish weight and respirometer size ($0.0004 < p < 0.0018$). On average, the variance of speed (0.35 to 32.76), acceleration rates (0.50 to 22.92), and turning rates (41 to 1461) varied 60-fold among experiments (Table 3). These variations were all statistically significant ($289.71 < \chi^2 < 2554.42$; $p < 0.01$). The variance of speed tended to increase only with respirometer volume ($p < 0.011$). The variance of acceleration rates tended to increase with both water temperature and respirometer volume ($0.034 < p < 0.036$). In contrast, the variance of turning rates generally increased with water temperature but decreased with fish weight and respirometer size ($0.0007 < p < 0.015$).

Figure 1. Proportion of time used by the fish for swimming or swimming in place.

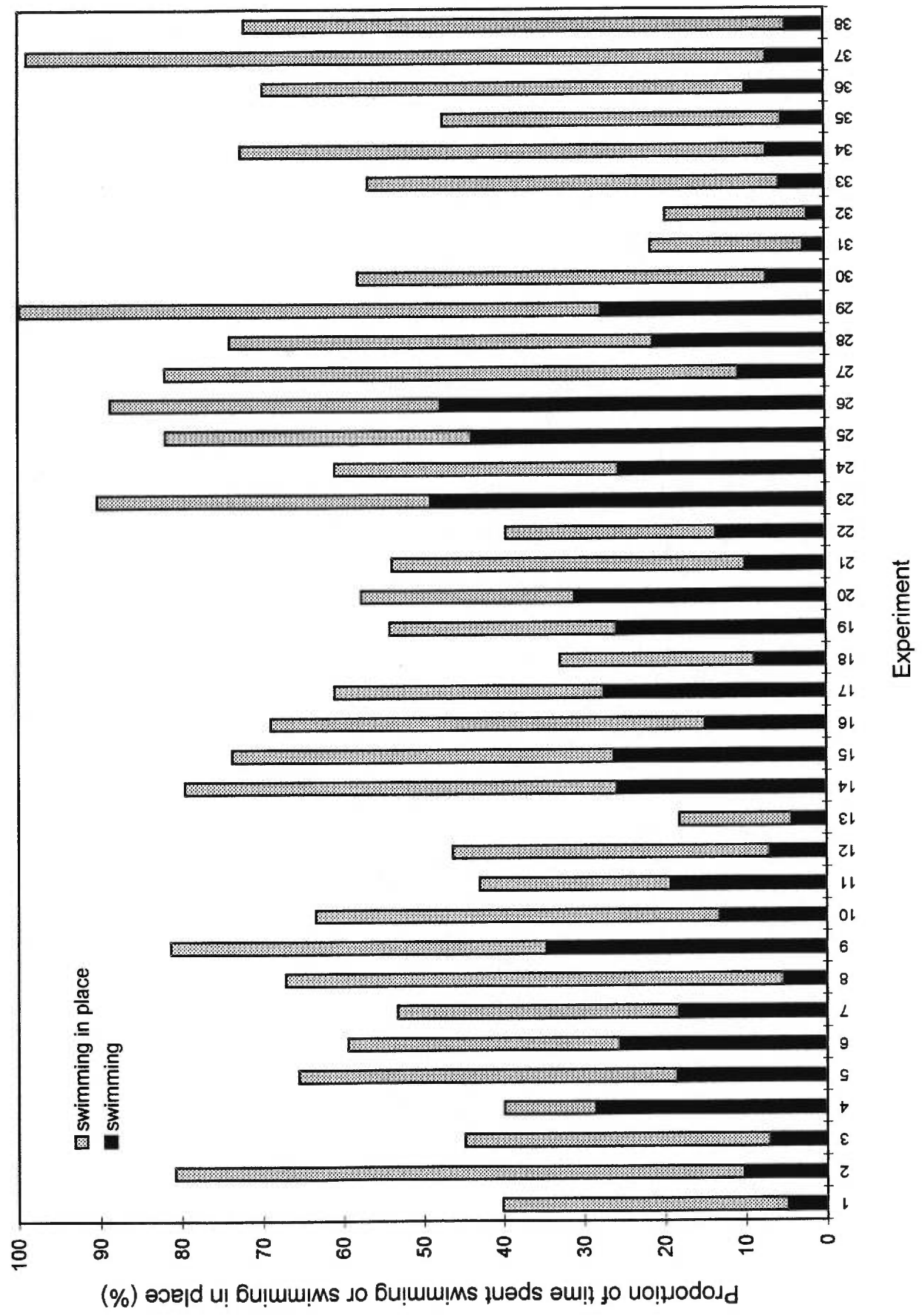


Figure 2. Spontaneous swimming costs of the yellow perch for the 38 combinations of fish weight, water temperature and respirometer volume.

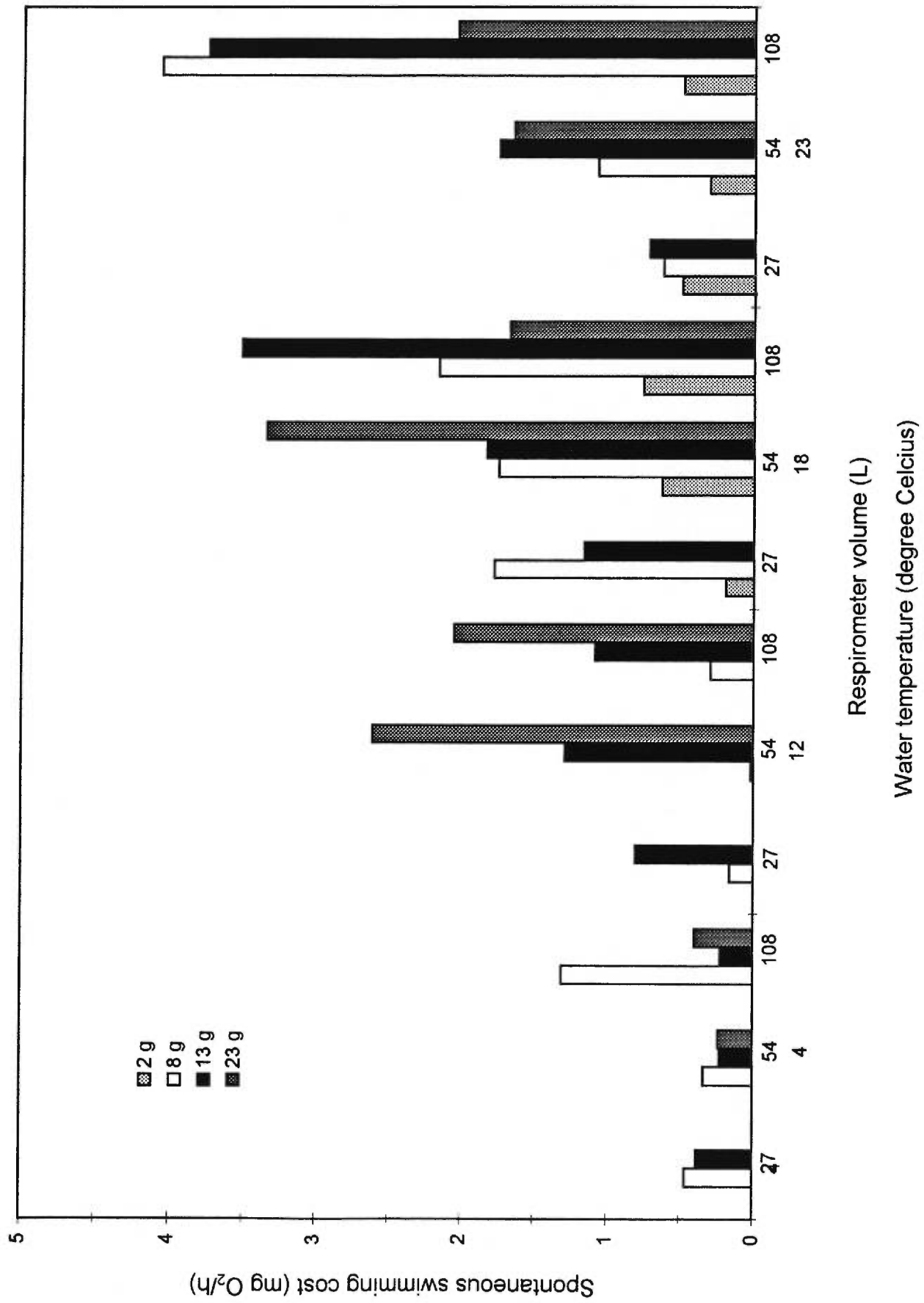
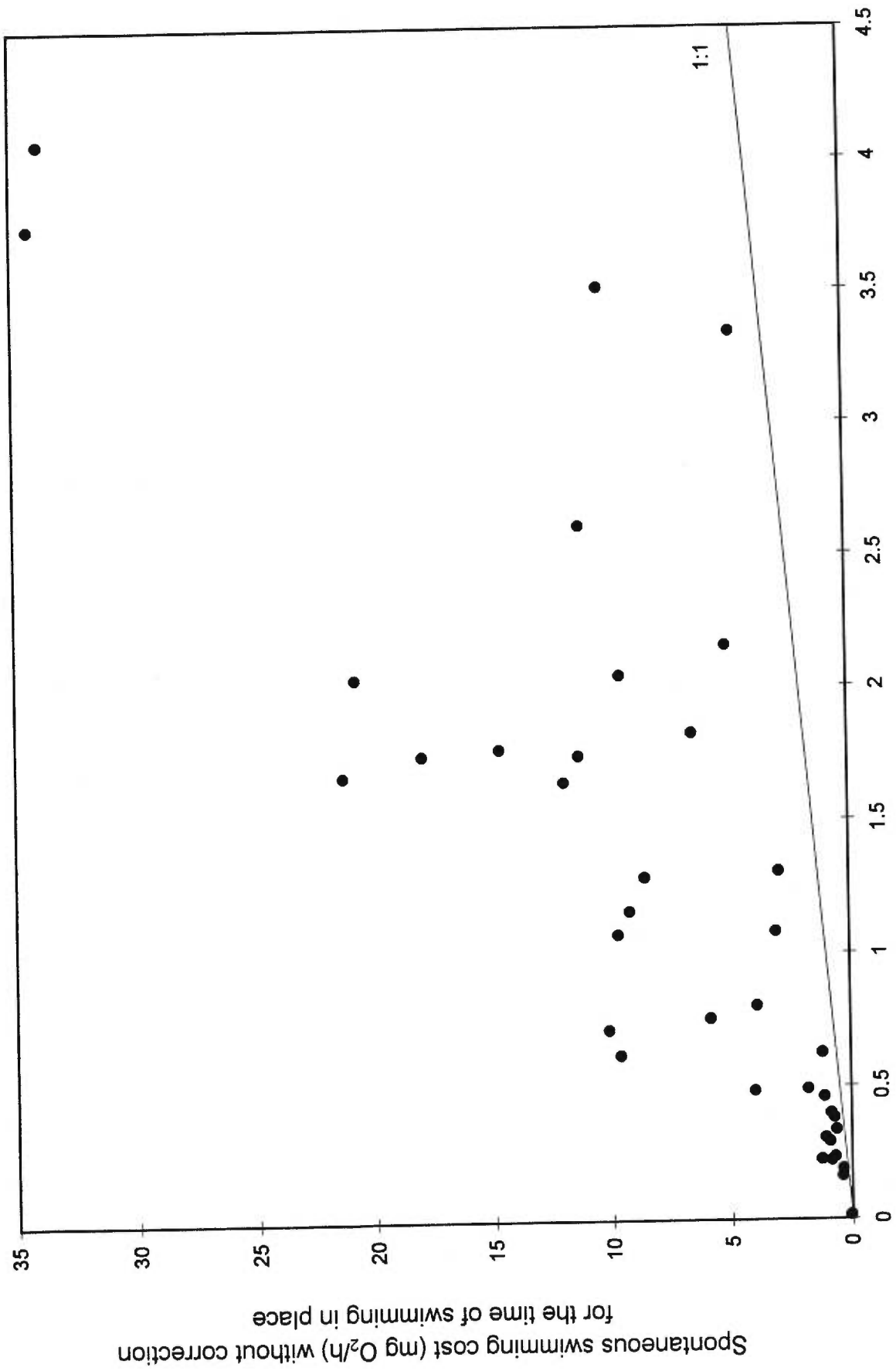


Figure 3. Relationship between the costs of spontaneous swimming estimated with and without correction for the time of swimming in place.



Spontaneous swimming cost (mg O₂/h) when correcting for the time spent swimming in place

Table 3. Swimming characteristics.

Experiment	Speed		Acceleration	Turning rate	
	Average (cm/s)	Variance	Variance	Average (degrees/s)	Variance
1	2.04	3.39	2.09	29.0	1095
2	1.69	1.26	1.04	18.1	469
3	2.61	3.52	3.13	26.2	932
4	2.40	2.39	2.12	21.3	770
5	2.48	2.51	2.42	21.0	488
6	5.11	16.51	9.45	20.4	552
7	6.37	32.76	22.92	17.6	758
8	4.21	8.24	7.21	15.4	340
9	1.78	1.13	1.26	20.9	685
10	2.26	2.14	2.33	20.1	599
11	1.66	2.00	1.42	17.0	533
12	1.77	1.06	0.62	14.6	345
13	1.04	0.35	0.65	11.3	72
14	4.11	13.94	7.87	17.7	424
15	2.75	4.26	2.51	10.5	79
16	2.24	2.56	1.59	12.4	207
17	2.87	2.79	2.61	12.0	203
18	3.11	4.15	2.28	10.4	232
19	3.31	3.65	1.83	10.8	116
20	2.35	2.74	2.98	14.8	254
21	2.12	1.21	1.17	15.8	395
22	1.45	0.70	0.50	9.5	157
23	2.34	1.33	1.61	18.1	426
24	1.82	0.96	1.02	15.5	208
25	3.33	4.23	4.07	28.8	959
26	4.26	5.18	4.71	21.2	748
27	5.09	7.07	7.11	18.3	815
28	3.94	5.84	3.65	19.7	476
29	3.53	4.05	3.81	33.7	964
30	3.46	4.94	2.76	14.2	90
31	3.10	3.93	4.22	12.3	395
32	4.90	6.79	5.71	26.9	1461
33	3.60	3.35	2.53	8.7	41
34	4.09	11.91	8.33	23.9	1145
35	3.53	7.49	6.10	19.0	525
36	3.18	3.91	1.96	18.7	518
37	2.89	3.64	3.16	26.2	675
38	3.32	6.12	7.86	34.1	1356

Table 4. Statistics of analyses of variance performed to test the significance of the influence of fish weight, water temperature and respirometer volume on swimming speed and turning rate.

	Swimming speed		Turning rate	
Fish weight	$F_{[3,37]} = 75.76$	$p < 0.01$	$F_{[3,37]} = 29.37$	$p < 0.01$
Water temperature	$F_{[3,37]} = 171.66$	$p < 0.01$	$F_{[3,37]} = 60.25$	$p < 0.01$
Respirometer volume	$F_{[2,37]} = 394.68$	$p < 0.01$	$F_{[2,37]} = 103.84$	$p < 0.01$

Models and simulations

Water temperature (partial $R^2=0.25$) and fish weight (partial $R^2=0.15$) explained 40% of the variations of spontaneous swimming costs estimated using the assumption that the cost of swimming in place was nil and with a 60% reduction of the intercept of the SMR model (Table 5). Corresponding C_s values obtained with a 65% reduction of the intercept of the SMR model were represented by a relationship in which fish weight and water temperature explained respectively 17% and 24% of the variations of spontaneous swimming costs (Table 5). The coefficients of these models did not differ by more than 18%. A reduction of 60 or 65% of the intercept of the SMR equation had no effect on the structure of the models we developed. Our analyses hereafter focus only on results based on a 65% reduction of this parameter.

The best model we found for C_s values estimated assuming that the cost of swimming in place was nil explained 55% of variations in spontaneous swimming costs and used water temperature (partial $R^2=0.31$) and fish weight (partial $R^2=0.24$) as independent variables (Table 5). Spontaneous swimming costs determined using the assumption that swimming in place is as expensive as swimming >0.5 cm/s were best represented by a model in which water temperature, fish weight, and variance of the acceleration explained respectively 17, 27, and 6% of the variability of C_s (Table 5). Activity costs were positively correlated to these three variables. Removal of Experiment 31 modified the percent variation explained by water temperature (partial $R^2=0.32$), fish weight (partial $R^2=0.18$), and swimming speed (partial $R^2=0.09$), and improved the performance of the model ($R^2=0.59$). Predictions of this model were compared to those of the spontaneous swimming model proposed by Boisclair and Tang (1993) for a range of fish weight (6, 10, 14, 18 and 22 g wet), swimming speed (2, 4 and 6 cm/s), and water

Table 5. Predictive models of spontaneous swimming costs developed during our analysis. The model of Boisclair and Tang (1993) is presented for comparative purposes (h).

	Model	R ²	p
<i>Perch</i>			
(a)	$C = 16.90 \log_{10} T + 9.45 \log_{10} W - 20.90$	0.40	0.0001
(b)	$C = 19.40 \log_{10} T + 11.29 \log_{10} W - 24.43$	0.41	0.0001
	$\log_{10} C = 0.071 T + 1.035 \log_{10} W - 1.507$	0.55	0.0001
(c)	$C = 2.02 \log_{10} T + 1.50 \log_{10} W - 2.55$	0.40	0.0001
(d)	$C = 2.29 \log_{10} T + 1.79 \log_{10} W - 2.96$	0.44	0.0001
	$C = 1.96 \log_{10} T + 1.82 \log_{10} W + 0.072 VA - 2.90$	0.50	0.0001
(e)	$C = 2.10 \log_{10} T + 1.84 \log_{10} W - 2.87$	0.50	0.0001
	$C = 1.70 \log_{10} T + 2.04 \log_{10} W + 0.28 S - 3.46$	0.59	0.0001
<i>Perch and trout</i>			
(f)	$\log_{10} C = 0.98 \log_{10} W + 0.52 \log_{10} S - 1.30$	0.59	0.0001
<i>Trout</i>			
(g)	$\log_{10} C = 1.13 \log_{10} W - 0.98$	0.82	0.0001
<i>Empirical</i>			
(h)	$\log_{10} C = 0.54 \log_{10} W + 1.09 \log_{10} S - 0.93$	0.76	0.0001

Where C is the swimming cost ($\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ fish}^{-1}$), T is the water temperature ($^{\circ}\text{C}$), W is the fish weight (g), VA is the variance of the acceleration rate and, S is the average swimming speed (cm/s).

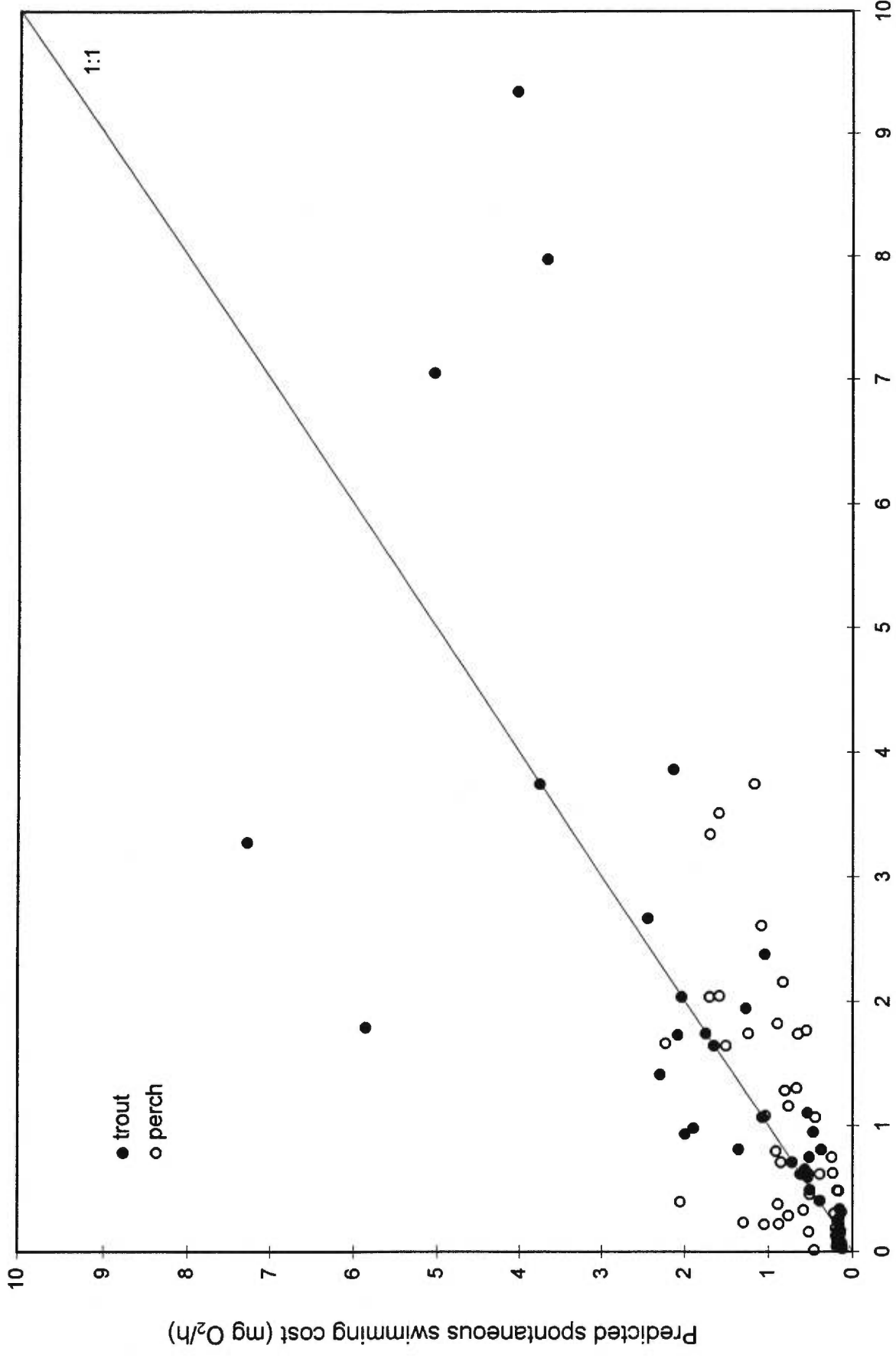
- (a) C_S estimated with Equation 2 and with a 60% reduction of the intercept for SMR,
 (b) C_S estimated with Equation 2 and with a 65% reduction of the intercept for SMR,
 (c) C_S estimated with Equation 3 and with a 60% reduction of the intercept for SMR,
 (d) C_S estimated with Equation 3 and with a 65% reduction of the intercept for SMR (n=38),
 (e) C_S estimated with Equation 3 and with a 65% reduction of the intercept for SMR (n=37),
 (f) this study and Tang et al. (submitted),
 (g) Tang and Boisclair (1995) corrected for time of swimming in place,
 (h) Boisclair and Tang (1993).

temperature (20°C) common to both studies. The predictions of both models differed, on average, by 22% (range = 0.2 - 45%). Similar comparisons were made with the original model developed by Tang et al. (submitted) for brook trout and with a new model for that species. The new brook trout model was developed by correcting the data of Tang et al. (submitted) for the potential costs associated with swimming in place using our Equation 3. Predictions were calculated over a range of fish weight (2, 6, 10, 14, 18, and 22 g wet) and water temperature (4, 8, 12, 16, 20°C), and with a swimming speed of 3 cm/s (average speed in our study). There was, on average, a two-fold difference between the predictions made by the perch model and the original brook trout model (max difference =13-fold). However, the perch and new brook trout models differed, on average, by 23%.

The best perch-trout model explained 59% of the variations of spontaneous swimming costs for these species. Fish weight and average swimming speed explained respectively 55% and 4% of the variations of C_S (Table 5; Figure 4). SCR values estimated for fifteen combinations of fish weight (6, 10, 14, 18 and 22 g wet), swimming speed (2, 4 and 6 cm/s), and water temperature (20°C) ranged from 5 to 15 (average SCR= 9.2; Figure 5). Predictions of spontaneous swimming costs derived from the model of Boisclair and Tang (1993) using the same fifteen combinations of independent variables were, on average, 47% higher than those found using the perch-trout model (Figure 6). However, at the lowest speed modeled (2 cm/s) predictions of both models differed by less than 18 % over the range of fish weight modeled.

Spontaneous swimming costs summed over 1000 seconds ranged from 0.27 to 4.70 mg O₂ h⁻¹ fish⁻¹ using the perch-trout model. Corresponding values predicted by the model of Boisclair and Tang (1993) ranged from 0.05 to 2.51 mg O₂ h⁻¹ fish⁻¹ (Figure 7). For similar fish weight and swimming speed, spontaneous swimming costs predicted by the

Figure 4. Relationship between predicted and observed values of spontaneous swimming costs for perch and trout. Predictions come from the perch-trout model and observations from data of this study, Tang and Boisclair (1995), and Tang et al. (submitted).



Observed spontaneous swimming cost (mg O₂/h)

Figure 5. Ratio of spontaneous swimming costs for the perch-trout model versus forced swimming costs for different combination of fish weight and average swimming speed.

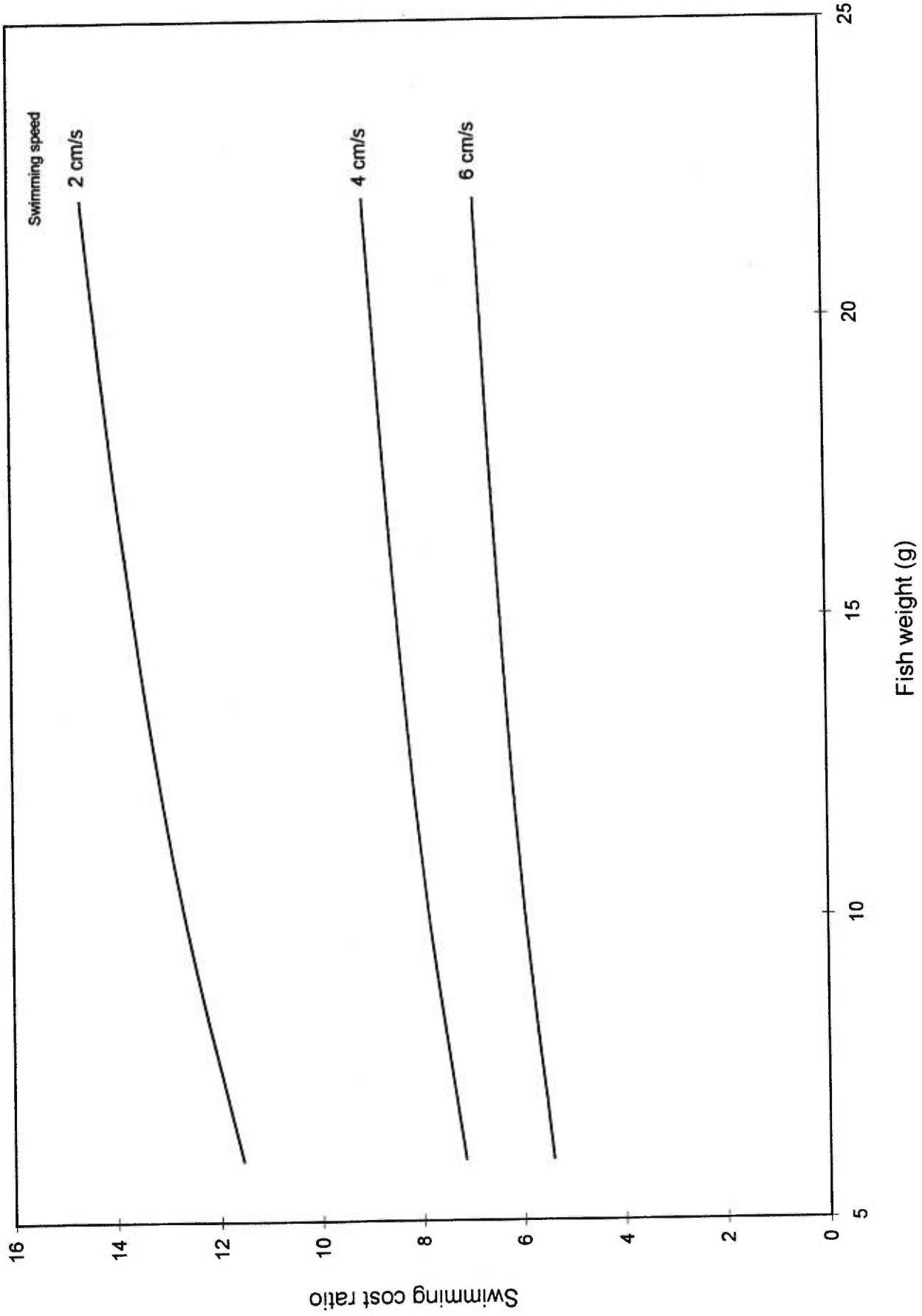
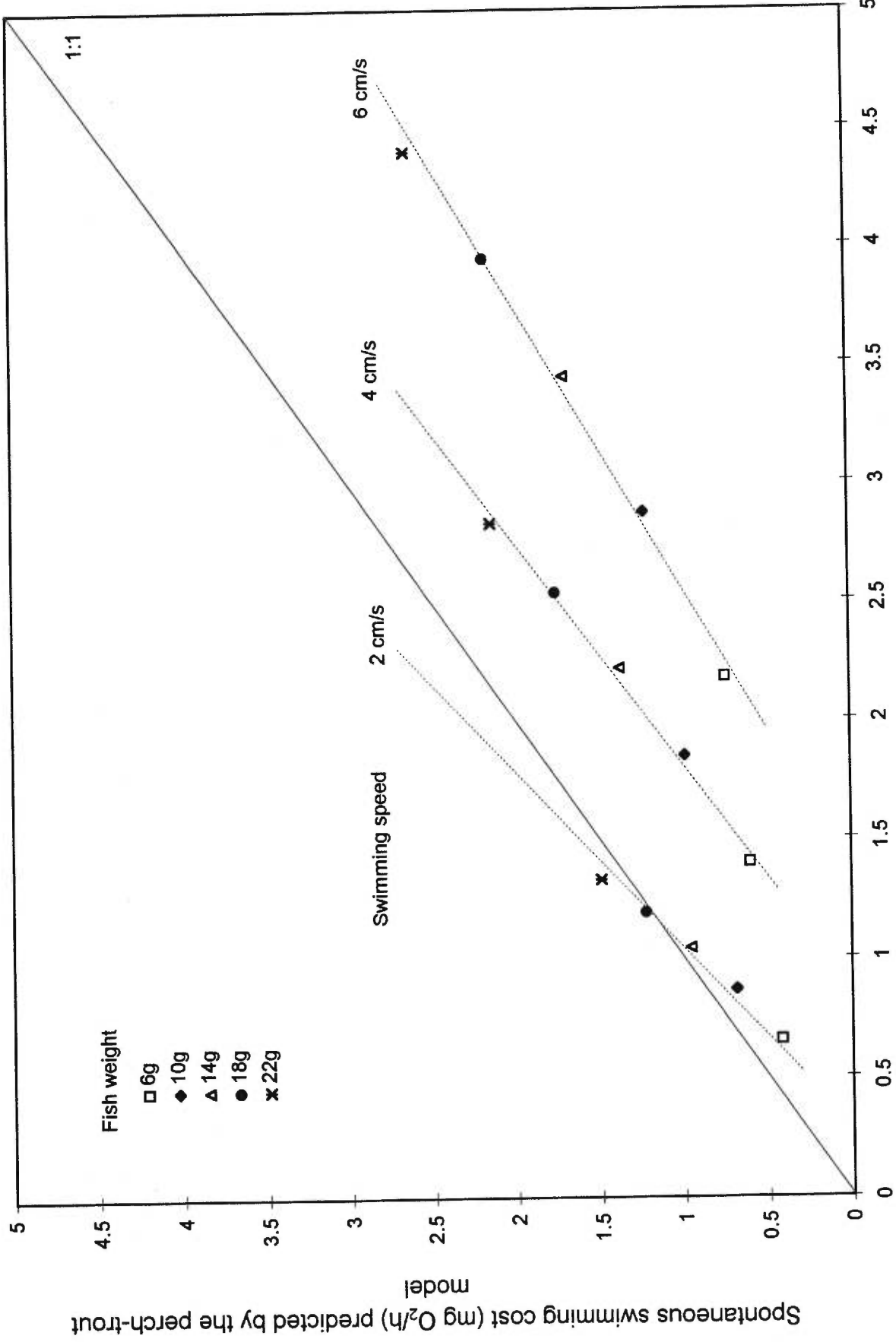
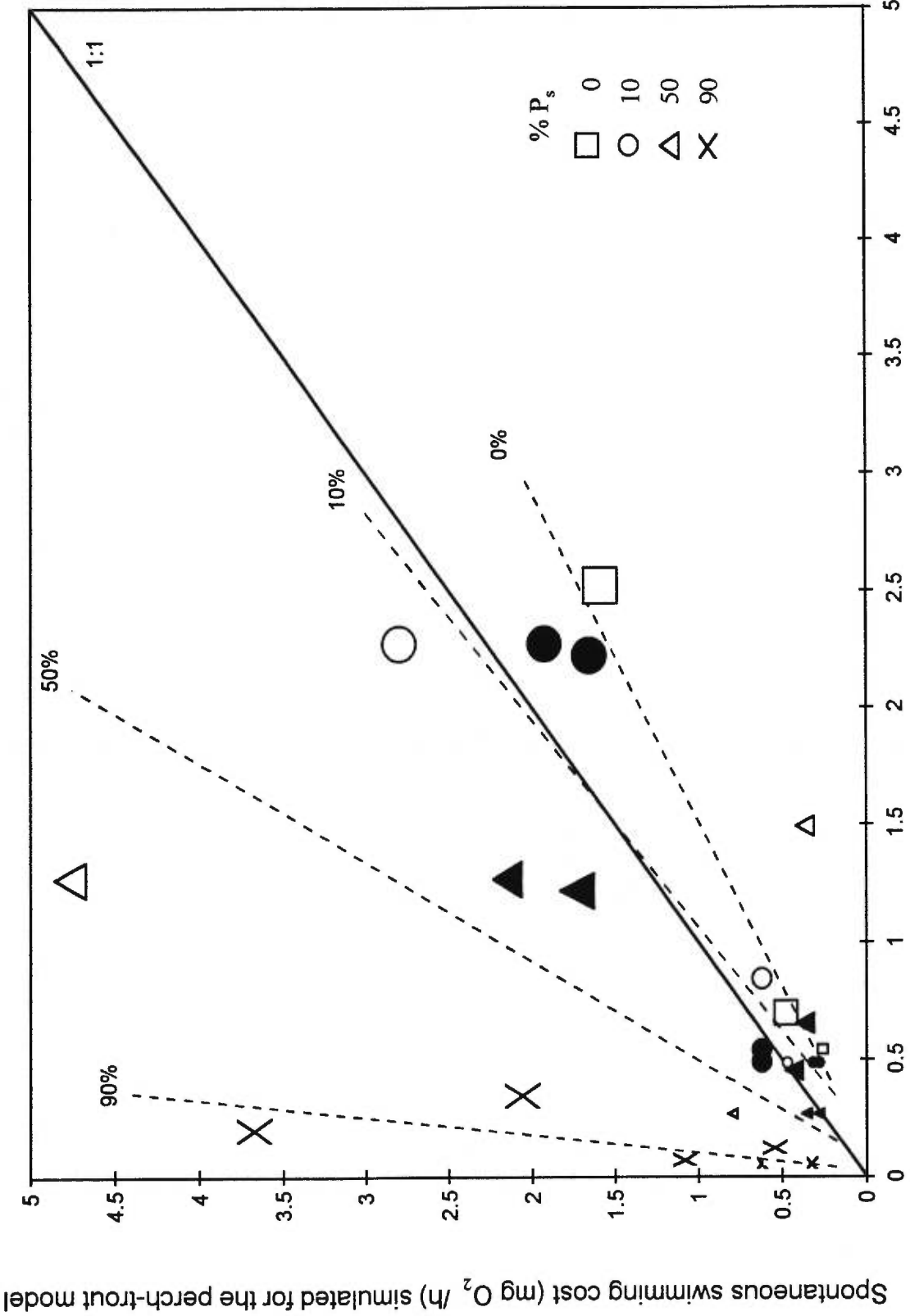


Figure 6. Relationship between predictions from the perch-trout model and predictions from the empirical model of Boisclair and Tang (1993). Values were estimated for a water temperature of 20°C.



Spontaneous swimming cost (mg O₂/h) predicted by the model of Boisclair and Tang (1993)

Figure 7. Relationship between spontaneous swimming costs simulated for the perch-trout model and spontaneous swimming costs simulated for the model of Boisclair and Tang (1993) for 1000 seconds for fish of 10, 20 and 40 g, swimming from 4 to 100% of the time and swimming in place from 0 to 90% of the time (See Table 2). Size of symbols increases with fish weight. Filled symbols correspond to a $P_t > 25\%$ and empty symbols correspond to a $P_t < 25\%$.



Spontaneous swimming cost (mg O₂/h) simulated for the model of Boisclair and Tang (1993)

model of Boisclair and Tang (1993) were as much as 16-fold lower than corresponding values using the perch-trout model when the percent of time swimming in place was 90% (Figure 7). Inversely, the predictions of Boisclair and Tang (1993) were consistently higher than values obtained with the perch-trout model (as much as 2-fold higher) when the percent time swimming in place was 0%. Depending on the size class and swimming speed combination, both models produced similar predictions when the time spent swimming in place was approximately 10% (Figure 7). Doubling swimming speed increased spontaneous swimming costs predicted using the model of Boisclair and Tang (1993) by 69% and increased predictions of the perch-trout model by 40%.

Discussion

Our analyses suggest that variations of spontaneous swimming cost of perch are best explained by water temperature and fish weight. Swimming characteristics alone never accounted for more than 16% of the variations of spontaneous swimming costs. Although these results differ from indications provided by other studies, the identity of the predictors of spontaneous swimming costs and the magnitude of their contribution to predictive models may be more closely related to the range of variables available to develop each model than to fundamental differences among models or fish species. For instance, in the empirical analyses of Boisclair and Tang (1993), swimming speed, fish weight, and water temperature varied respectively 21-, 13-, and 1.5-fold among experiments. In this work, speed explained 60% of the variations of spontaneous swimming costs. In particular, water temperature never significantly contributed to their model. Comparisons between our results and those of Tang and Boisclair (1995) are difficult to interpret because their work focused only on brook trout ranging from 1.1 to 1.3 g wet. Nevertheless, in their study, which underlined the effect of water temperature (partial $R^2 = 0.44$), this variable varied 5-fold and swimming speed 2.4-fold among experiments. The same degree of variation for speed and temperature was used by Tang et al. (submitted), together with a 40-fold range of fish weight which explained 84% of C_s in this study.

Despite their structural differences, our analyses suggest that models of spontaneous swimming cost developed for different species and using contrasting approaches can be reconciled. We found relatively small differences between predictions of our best perch model and those of the empirical model of Boisclair and Tang (1993). While there was a two-fold difference between the values of spontaneous swimming cost

predicted by our best perch model and the original trout model proposed by Tang et al. (submitted), correcting the respiration data of the latter to consider the potential costs of swimming in place decreased this difference to an average of 23%. Our work indicates that the approach adopted towards swimming in place greatly influences the predictions of models to quantify spontaneous swimming costs of fish. This situation is also illustrated by the 4-fold difference between predictions of perch models developed by our analyses using alternative assumptions regarding the costs of swimming in place (no costs or as costly as swimming >0.5 cm/sec).

Our observations regarding the identity of the variables used to explain variations of spontaneous swimming costs and the relative similarity among models developed for different species support our contention that more general models may be obtained by combining compatible (same treatment of the cost of swimming in place) and symmetrical data (same kind of independent variables), that maximize the range of potentially important variables (temperature, swimming characteristics, and fish weight). This was achieved by combining our data on perch to those of Tang and Boisclair (1995) and Tang et al. (submitted) on brook trout. The resulting perch-trout model had a structure slightly different from either specific models (brook trout or perch) but identical to the multispecies model of Boisclair and Tang (1993). However, the perch-trout and the multispecific models resulted in different individual predictions for given fish weight and swimming speed combinations. This also reflected on estimates of spontaneous swimming costs over 1000 seconds. Our simulations indicated that values obtained using the model of Boisclair and Tang (1993) could be similar, higher, or lower than values obtained using the model perch-trout. The most important aspect of the difference

between our perch-trout model and the model proposed by Boisclair and Tang (1993) may not reside in their predictions per se but in their relative accuracy and flexibility.

The potential accuracy of the perch-trout model can be illustrated by comparing spontaneous swimming costs predicted using both models to spontaneous swimming costs measured during our experiments. For 23 of our 38 experiments, the perch-trout model produced predictions that were closer to measured swimming costs than the model of Boisclair and Tang (1993). For 6 experiments, both predictions differed by less than 12 %. On 9 occasions, the model of Boisclair and Tang (1993) predicted respiration rates closer to measured values than our perch-trout model. This analysis, however, does not represent a true validation of the perch-trout model because of the lack of independence between data sets used to develop the perch-trout model and to 'validate' it.

The only approach we found that could reconcile our perch data with the trout data and our perch-trout model with the multispecific model of Boisclair and Tang (1993) was to use the proposition of Hinch and Collins (1991) that swimming in place may have energetic implications similar to those of moving. The best support to their suggestion may be that the smallest differences between predictions of spontaneous swimming costs from both models were observed for low P_s -values. Indeed, the energetic consequences of swimming in place can be expected to be minimal when little time is spent swimming in place. Our simulations also indicated that when the proportion of time spent swimming in place is nil (0%), the model of Boisclair and Tang (1993) predicts respiration rates higher than those of the perch-trout model. We speculate that this may be due to the imprecision of either models or to the model of Boisclair and Tang (1993) that was not corrected for the time spent swimming in place. It is probable that swimming in place

may have occurred in many of the experiments used by Boisclair and Tang (1993) to develop their model. As illustrated by our own analyses, models not corrected for the costs of swimming in place predict respiration rates higher than those corrected for such behavior. If our interpretation regarding the energetic consequences of swimming in place is correct, we would also expect that spontaneous swimming costs predicted using the model of Boisclair and Tang (1993) could be biased by as much as 16-fold when P_s is large. Unfortunately, in contrast to the model of Tang et al. (submitted) for which we had video-recordings of fish movements, the model Boisclair and Tang (1993) cannot be corrected for the costs of swimming in place because P_s was not reported in the studies used to develop their model. Consequently, our work suggests that the perch-trout model may be more flexible than the model of Boisclair and Tang (1993) because it can be used regardless of the proportion of the time spent swimming in place.

We interpret that our results support the hypothesis that swimming in place may be as energy-demanding as swimming >0.5 cm/s. It is important to emphasize, however, that this may be true only within the range of swimming speeds observed during our experiments. In our study, fish swam at speeds always < 3 body length /s. We do not expect that the cost of swimming in place can be similar to that of swimming at $\gg 3$ body length/s. Hence, it is important to use the perch-trout model with fish weight and swimming speed data within the range of variable used to develop this model. This will not only warrant the validity of individual predictions (respiration for a given mass and speed) but also insure a realistic extrapolation of the costs of swimming to the costs of swimming in place using the ratio $(P_s+P_i)/P_i$.

Acknowledgments

We thank Nadia Aubin-Horth, Frédéric Burton, Nathalie Gaudreau, Jérôme Gingras, Marie-Hélène Forget, Jean-Christophe Guay, David Harper, Valérie Lapointe, Henrique Martins for their help in the field and in the laboratory. Funding for this research was provided by a NSERC research grant and a FCAR-Equip grant to Daniel Boisclair. Annie Gauthier was supported by La Fondation J.A. Paulhus.

References

- Aubin-Horth, N., Gingras, J., and Boisclair, D. in press. Comparison of activity rates of I+ yellow perch (*Perca flavescens* Mitchill) from populations of contrasting growth rates using underwater video-observations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
- Beamish, F.W.H. 1978. Swimming capacity. *In* Fish physiology. Vol. 7. Edited by W.S. Hoar and D.J. Randall. Academic Press, New York. pp. 101-187.
- Beamish, F.W.H., and Dickie, L.M. 1967. Metabolism and biological production in fish. *In* The biological basis of freshwater fish production. Edited by S.D. Gerking. J. Wiley and Sons Inc., New York. pp. 215-242.
- Boisclair, D. 1992a. An evaluation of the stereocinematographic method to estimate fish swimming speed. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 523-531.
- Boisclair, D. 1992b. Relationship between feeding and activity rates for actively foraging juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 2566-2573.
- Boisclair, D., and Leggett, W.C. 1989. The importance of activity in bioenergetic models applied to actively foraging fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1859-1867.
- Boisclair, D., and Rasmussen, J.B. 1996. Empirical analysis of the influence of environmental variables on perch growth, consumption, and activity rates. *Ann. Zool. Fenici* 33: 507-515.
- Boisclair, D., Sirois, P. and 1993. Testing the assumptions of fish bioenergetics models by direct estimation of growth, consumption, and activity rates. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122: 784-796.

- Boisclair, D., and Tang, M. 1993. Empirical analysis of the influence of swimming pattern of the net energetic cost of swimming in fishes. *J. Fish Biol.* 42: 169-183.
- Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish. Res. Board Can.* 21: 1183-1226.
- Brett, J.R. 1986. Production energetics of a population of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Can. J. Zool.* 64: 555-564.
- Fausch, K.D. 1983. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Can. J. Zool.* 62: 441-451.
- Forstner, H. and, Wieser, W. 1990. Patterns of routine swimming and metabolic rate in juvenile cyprinids at three temperatures: analysis with a respirometer-activity-monitoring system. *J. Comp. Physiol. B.* 160: 71-76.
- Godin, J-G. J. and, Rangeley, R.W. 1989. Living in the fast lane: effects of cost of locomotion on foraging behavior in juvenile Atlantic salmon. *Anim. Behav.* 37: 943-954.
- Graham, J.M. 1949. Some effects of temperature and oxygen pressure on the metabolism and activity of the speckled trout, *Salvelinus fontinalis*. *Can. J. Res.* 27(D): 270-288.
- Hinch, S.G. and, Collins, N.C. 1991. Importance of diurnal and nocturnal nest defense in the energy budget of male smallmouth bass: insights from direct video observations. *Trans. Am. Fish. Soc.* 120: 657-663.
- Hughes, N.F., and Kelly, L.H. 1996. A hydrodynamic model for estimating the energetic cost of swimming maneuvers from a description of their geometry and dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 2484-2493.

- Jobling, M. 1985. Physiological and social constraints on growth of fish with special reference to Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L). *Aquaculture*, 44: 83-90.
- Jobling, M., and Reinsnes, T.G. 1986. Physiological and social constraints on growth of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L): an investigation of factors leading to stunting. *J. fish Biol.* 28: 379-384.
- Kerr, S.R. 1982. Estimating the energy budgets of actively predatory fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 371-379.
- Kitchell, J.F., Stewart, D.J., and Weininger, D. 1977. Application of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 1922-1935.
- Krohn, M., and Boisclair, D. 1994. The use of stereo-video system to estimate the energy expenditure of free-swimming fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 1119-1127.
- Madon, S.P., and Culver, D.A. 1993. Bioenergetics model for larval and juvenile walleyes: an in situ approach with experimental ponds. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122: 797-813.
- Marchand, F., and Boisclair, D. 1998. Influence of fish density on the energy allocation pattern of juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 796-805.
- Ménard, C. 1991. Utilisation de la vidéo pour mesurer les poissons in situ. Mémoire de maîtrise, Université de Montréal, Montréal, Qué.
- Rand, P.S., and Hinch, S.G. 1998. Swim speeds and energy use of upriver-migrating sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): simulating metabolic power and assessing risk of energy depletion. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 55: 1832-1841.

- Rincón, P. A., and Lobón-Cerviá, J. 1993. Microhabitat use by stream-resident brown trout: bioenergetic consequences. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122: 575-587.
- Sirois, P., and Boisclair, D. 1995. The influence of prey biomass on activity and consumption rates of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell). *J. Fish. Biol.* 46: 787-805.
- Solomon, D.J. and A.E. Bradfield. 1972. The energetics of feeding, metabolism and growth of perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.* 41: 699-718.
- Tang, M., and Boisclair, D. 1995. Relationship between respiration rate of juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*), water temperature, and swimming characteristics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 2139-2145.
- Tang, M., Boisclair, D., Ménard, C., and Downing, J.A. submitted. The influence of body weight, swimming characteristics, and water temperature on the net cost of spontaneous swimming of juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
- Thetmeyer, H. 1997. Diel rhythms of swimming activity and oxygen consumption in *Gobiusculus flavescens* (Fabricus) and *Pomatoschistus minutus* (Pallas) (Teleostei: Gobiidae). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 218: 187-198.
- Trudel, M., and Boisclair, D. 1994. Seasonal consumption of dace (*Phoxinus eos* × *P. neogaeus*): a comparison between field and bioenergetic model estimates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2558-2567.
- Trudel, M., and Boisclair, D. 1996. Estimation of fish activity costs using underwater video cameras. *J. Fish Biol.* 48: 40-53.

van der Lingen, C.D. 1995. Respiration rate of adult pilchard *Sardinops sagax* in relation to temperature, voluntary swimming speed and feeding behavior. Mar. Ecol. Prog. Ser. 129: 41-54.

Webb, P.W. 1991. Composition and mechanics of routine swimming of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 583-590.

Conclusion

Le premier objectif de cette étude était de quantifier et de modéliser les coûts de la nage spontanée de la perchaude. Pour obtenir des valeurs positives des coûts nets de la nage spontanée, nous avons dû revoir la prémisse de Trudel et Boisclair (1994), utilisée aussi dans les travaux de Aubin-Horth *et al.* (sous presse), pour ce qui est de la réduction de l'ordonnée à l'origine du modèle pour le métabolisme standard. En effet, une réduction de 65% au lieu de 60% nous a permis de rendre l'ensemble de nos données positif. La méthode d'estimation du métabolisme standard employée par Solomon et Brafield (1972) permettait aux poissons de nager volontairement. Toutefois, la proportion du temps utilisée par les poissons à nager ou à nager surplace n'est pas rapportée dans l'article. Les auteurs ne définissent pas ce qu'ils entendent par un "faible" niveau d'activité. Nous supposons qu'ils ont considéré les déplacements de faible vitesse ainsi que la nage surplace comme un "faible" niveau d'activité. Notre étude suggère donc qu'une réduction de 65% est nécessaire pour éliminer complètement la portion d'activité incluse dans les expériences de Solomon et Bradfield (1972) utilisées pour développer le modèle pour le métabolisme standard. Contrairement à l'étude de Trudel et Boisclair (1994), notre prémisse repose sur des valeurs mesurées expérimentalement. Une réduction de 65% de l'ordonnée à l'origine a entraîné, en moyenne, une variation de 17% des coûts de la nage spontanée. Toutefois, les modèles développés selon une réduction de 60% ou de 65% ont une structure générale identique. Nous avons aussi, suite à une comparaison sommaire de nos résultats avec les prédictions des modèles existants pour la nage spontanée, inclus dans l'équation pour le calcul des C_s , la portion de temps utilisée par les perchaudes pour la nage surplace. En effet, nos mesures étaient en

moyenne 6,5 fois plus élevées que les prédictions des modèles pour la nage spontanée. Par ailleurs, cette suggestion de Hinch et Collins (1991), nous a permis de caractériser plus adéquatement la totalité du budget d'utilisation du temps des perchaudes.

Nos analyses suggèrent que ce sont la température de l'eau (R^2 partiel moyen = 0,26) et la masse du poisson (R^2 partiel moyen = 0,20) qui expliquent le mieux les variations des coûts de la nage spontanée de la perchaude. Les caractéristiques de nage seule n'ont jamais expliqué plus de 16% des variations des coûts de la nage spontanée. Ces résultats diffèrent des indications provenant des analyses empiriques de Boisclair et Tang (1993) dans lesquelles la vitesse de nage et la masse du poisson expliquaient respectivement 60% et 16% des variations des coûts de la nage spontanée. La température de l'eau n'a jamais contribué de façon significative à l'élaboration de leurs modèles. Les comparaisons entre nos résultats et ceux de Tang et Boisclair (1995) sont difficiles à interpréter car leur travail n'a porté que sur des truites mouchetées de 1,1 à 1,3 g humide. Toutefois, leur étude a indiqué que les caractéristiques de nage, seules ou combinées, pouvaient expliquer de 30% à 50% des variations des coûts de la nage spontanée. Par contre, dans l'étude de Tang et al. (soumis), seule la masse du poisson explique une portion significative des variations des coûts de la nage spontanée ($r^2 = 0,84$).

L'identité des prédicteurs des coûts de la nage spontanée et l'importance de leurs contributions aux modèles pourraient être plus reliées à l'intervalle des variables utilisées pour développer chacun des modèles qu'à des différences fondamentales entre les modèles ou les espèces. Par exemple, dans les analyses de Boisclair et Tang (1993), la vitesse de nage, la masse du poisson et la température de l'eau variaient respectivement par un facteur de 21, 13 et 1,5 entre les expériences. Dans l'étude de Tang et Boisclair

(1995), la température de l'eau variait par un facteur de 5 et la vitesse de nage par un facteur de 2,4 entre les expériences. Le même degré de variation pour la température de l'eau et la vitesse de nage a été utilisé par Tang et al. (soumis), combiné à un intervalle de 40 pour la masse du poisson (qui explique 84% des C_s dans cette étude).

Les prédictions du modèle pour la nage spontanée de la perchaude étaient, en moyenne, 10 fois (5 à 23) plus élevées que les prédictions du modèle pour la nage forcée de Boisclair et Tang (1993). Ces résultats viennent appuyer les conclusions de l'étude de Boisclair et Tang (1993), que la nage spontanée demande plus d'énergie que la nage forcée, et confirme que l'utilisation d'un modèle développé avec la nage forcée pour estimer les coûts associés à l'activité est inappropriée. Par contre, ce type de modèle demeure essentiel pour estimer le métabolisme standard des poissons.

Les estimés des coûts associés à l'activité obtenus pour la perchaude peuvent représenter jusqu'à 8 fois (moyenne = 2,5) les valeurs estimées pour le métabolisme standard. Si l'on ne considère que la moyenne, la prémisse selon laquelle l'activité peut être considérée comme un multiple fixe (un à trois) du métabolisme standard semble applicable. Par contre, tel qu'illustré par nos résultats et démontré par Boisclair et Leggett (1989), l'activité peut souvent représenter une part plus considérable et surtout variable du métabolisme standard selon la masse du poisson, la température de l'eau et la vitesse de nage.

Malgré les différences structurales entre les modèles développés pour la perchaude et pour la truite, nos analyses suggèrent que les modèles des coûts de la nage spontanée développés pour différentes espèces pouvaient être réconciliés en utilisant d'autres approches. Nous avons trouvé des différences relativement faibles entre les prédictions de notre meilleur modèle pour la perchaude et les prédictions du modèle

empirique de Boisclair et Tang (1993). Les valeurs des coûts de la nage spontanée prédites par notre meilleur modèle pour la perchaude différaient par un facteur de 2 de celles du modèle original pour la truite proposé par Tang et al. (soumis). Mais en corrigeant leurs données de respiration de façon à considérer les coûts potentiels de la nage surplace, la différence a diminué, à en moyenne 23%. Notre travail indique que l'approche adoptée face à la nage surplace peut influencer considérablement les prédictions des modèles visant à quantifier les coûts de la nage spontanée chez les poissons. Cette situation est aussi illustrée par la différence (4 fois) entre les prédictions des modèles pour la perchaude développés par nos analyses en utilisant différentes prémisses pour les coûts de la nage surplace (coûts = 0, ou même quantité d'énergie que de nager à $>0,5$ cm/s).

Nos observations concernant l'identité des variables utilisées pour expliquer les variations des coûts de la nage spontanée et la similarité relative entre les modèles développés pour différentes espèces supportent notre allégation que des modèles plus appropriés pourraient être développés en combinant des données compatibles (même traitement pour les coûts de la nage surplace) et symétriques (même type de variables indépendantes) qui maximiseraient l'intervalle des variables potentiellement importantes (température de l'eau, masse du poisson et caractéristiques de nage).

Différentes espèces de poisson peuvent avoir différentes stratégies pour créer une caractéristique de nage donnée. Les stratégies ainsi que les conséquences énergétiques peuvent varier avec la température de l'eau (Tang et Boisclair 1995). Toutefois, nos résultats ne nous permettent pas de décrire les différentes stratégies utilisées par les poissons pour créer les mouvements observés dans cette étude. Tang et Boisclair (1995) ont exclu de leurs analyses les expériences où la température de l'eau était de 21°C à

cause de l'influence potentiellement négative de la température au-dessus de ce seuil. Ils suggèrent un changement dans la stratégie de nage adoptée par les truites afin de minimiser les dépenses énergétiques. Nous n'observons pas ce phénomène chez les perchaudes. La gamme de températures sélectionnées pour nos expériences correspond aux températures, à nos latitudes en milieu naturel, auxquelles on retrouve des perchaudes (25°C, août; Aubin-Horth et al. sous presse).

La combinaison des données de truite et de perchaude a produit un modèle ayant une structure quelque peu différente des deux modèles spécifiques mais identique au modèle multispèces de Boisclair et Tang (1993). Toutefois, les prédictions du modèle perchaude-truite et du modèle multispécifique diffèrent pour une même combinaison de masse et de vitesse moyenne de nage. Cette situation se reflète aussi sur les estimés des coûts de la nage spontanée simulés pour une période de 1000 secondes. Nos simulations ont indiqué que les valeurs obtenues par le modèle de Boisclair et Tang (1993) pouvaient être similaires, plus élevées ou inférieures aux valeurs obtenues par le modèle perchaude-truite. L'aspect le plus important de la comparaison entre le modèle perchaude-truite et le modèle proposé par Boisclair et Tang (1993) peut ne pas être la différence entre les prédictions individuelles pour une certaine masse de poisson et vitesse de nage mais leur exactitude et flexibilité relatives.

L'exactitude potentielle du modèle perchaude-truite peut être illustrée en comparant les coûts de la nage spontanée prédits par les deux modèles utilisés pour mesurer les coûts de la nage spontanée lors de nos expériences. Pour 23 de nos 38 expériences, le modèle perchaude-truite a produit des prédictions plus près des coûts de la nage spontanée mesurés que le modèle de Boisclair et Tang (1993). Pour 6 expériences, les prédictions des deux modèles différaient par moins de 12%. Dans 9 cas, le modèle de

Boisclair et Tang (1993) a prédit des taux de respiration plus près des valeurs mesurées que le modèle perchaude-truite. Les différences observées sont difficiles à interpréter puisque chacun des paramètres, ou une combinaison de ceux-ci, employés pour les simulations semble contribuer à expliquer une fraction des variations. Cependant, cette analyse ne peut représenter une validation réelle du modèle perchaude-truite en raison du manque d'indépendance entre les données utilisées pour développer le modèle perchaude-truite et pour le "valider".

La seule approche que nous avons trouvée pour réconcilier nos données sur la perchaude et notre modèle perchaude-truite avec le modèle multispécifique de Boisclair et Tang (1993) a été d'utiliser la proposition de Hinch et Collins (1991). Ils ont suggéré que la nage surplace pouvait avoir des implications énergétiques similaires à celle de la nage. Le meilleur appui à leur suggestion est peut être que les différences les plus petites entre les prédictions des coûts de la nage spontanée pour les deux modèles ont été observées pour des valeurs de P_s faibles. En fait, on s'attendrait à ce que les conséquences énergétiques de la nage surplace soient minimales lorsque peu de temps est utilisé pour nager surplace. Nos simulations ont aussi indiqué que lorsque la portion de temps utilisée pour la nage surplace est nulle (0%), le modèle de Boisclair et Tang (1993) prédit des taux de respiration plus élevés que le modèle perchaude-truite. Nous présumons que cela pourrait être dû aux imprécisions des modèles mais aussi au fait que le modèle de Boisclair et Tang (1993) n'a pas été corrigé pour le temps de nage surplace. Il est probable qu'il y est eu de la nage surplace dans plusieurs des expériences utilisées par Boisclair et Tang (1993) pour développer leur modèle. D'ailleurs, nos propres analyses illustrent que les modèles non corrigés pour le temps de nage surplace prédisent des taux de respiration plus élevés que ceux corrigés pour un tel comportement. Si notre

interprétation des conséquences énergétiques de la nage surplace est exacte, nous nous attendrions à ce que les coûts de la nage spontanée prédits par le modèle de Boisclair et Tang (1993) puissent être biaisés jusqu'à 16 fois lorsque P_s est élevé. Malheureusement, contrairement au modèle de Tang et al. (soumis) pour lequel nous possédions les enregistrements vidéo des mouvements des poissons, le modèle de Boisclair et Tang (1993) n'a pu être corrigé pour les coûts de la nage surplace puisque P_s n'est pas reporté dans les études avec lesquelles ils ont développé leur modèle. Par conséquent, notre travail suggère que le modèle perchaude-truite semble plus flexible que le modèle de Boisclair et Tang (1993) puisqu'il peut être utilisé peu importe la portion de temps utilisée pour la nage surplace.

L'anaérobie est un phénomène relativement peu important dans notre étude puisque les poissons, qui n'utilisent pas l'oxygène pour la contraction musculaire, le font pour une courte période de temps. Un niveau d'activité modéré n'est pas associé, à niveau significatif, de respiration anaérobique et les demandes totales en énergie sont fournies par le métabolisme aérobie sauf pour des vitesses supérieures à 80% de la vitesse critique (Beamish 1978). Les valeurs de vitesse critique augmentent avec la température de l'eau et la longueur du poisson. Les vitesses de nage qui ont été utilisées pour développer notre modèle ne dépassaient que très rarement les vitesses critiques présentées dans l'étude de Beamish (1978). Quelques espèces de cyprinidés utilisent leur métabolisme anaérobique même à de faibles vitesses de nage mais cela semble être une exception (Bone 1975). De plus, le poisson qui utilise son métabolisme anaérobique doit à un moment récupérer et payer sa dette en oxygène puisqu'une concentration élevée d'acide lactique est toxique pour les muscles. La durée de nos expériences (quelques heures) et les faibles vitesses moyennes estimées lors des expériences nous permettent

d'affirmer que le métabolisme anaérobique a un effet négligeable sur nos estimés des coûts de la nage spontanée.

Selon notre interprétation, nos résultats supportent l'hypothèse que la nage surplace peut demander autant d'énergie que de nager à >0.5 cm/s. Par contre, il est important de noter que cette interprétation n'est valide que pour l'intervalle des vitesses observées lors de nos expériences. Dans notre étude, les poissons ont nagé à une vitesse toujours < 3 longueur corporelle/s. Nous ne nous attendons pas à ce que le coût de la nage surplace soit similaire à celui de nager à $\gg 3$ longueur corporelle/s. Pour cette raison, il est important d'employer le modèle perchaude-truite pour un intervalle de masses et de vitesses compris dans celui utilisé pour développer ce modèle. Cela ne fait pas que garantir la validité des prédictions individuelles (taux de respiration pour une certaine masse et vitesse) mais nous assure aussi une extrapolation réaliste des coûts de la nage aux coûts de la nage surplace en utilisant le rapport $(P_s + P_t) / P_t$.

Une validation, en milieu naturel, des modèles présentés dans cette étude est indispensable pour déterminer si les modèles peuvent être applicables à de plus grands intervalles de masse et de vitesse de nage. Les vitesses moyennes des perchaudes et des truites utilisées pour développer les modèles pour la nage spontanée sont inférieures à celles estimées en milieu naturel. En effet, l'espace disponible pour la nage a une influence significative sur les caractéristiques de nage (Tang et Boisclair 1993). De plus, d'autres espèces que celles qui ont servi à l'élaboration du modèle, mais ayant le même type de nage, devraient être sélectionnées afin de vérifier l'application générale du modèle multi-espèce proposé. Les études futures devraient considérer la turbulence dans l'élaboration d'un modèle pour les coûts de la nage spontanée afin d'étendre les

applications du modèle perchaude-truite à la variété des conditions hydrologiques retrouvée en nature.

Références

- Armstrong, J.D., Lucas, M.C., Friede, I.G. et De Vera, L. 1989. An acoustic telemetry system for monitoring the heart rate of pike, *Exos lucius* L., and other fish in their natural environment. *J. Exp. Biol.* 143: 522-549.
- Aubin-Horth, N., Gingras, J., et Boisclair, D. sous presse. Comparison of activity rates of I+ yellow perch (*Perca flavescens* Mitchill) from populations of contrasting growth rates using underwater video-observations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*
- Beamish, F.W.H. 1978. Swimming capacity. *In* Fish physiology. Vol. 7. Edited by W.S. Hoar and D.J. Randall. Academic Press, New York. pp. 101-187.
- Beamish, F.W.H., et Dickie, L.M. 1967. Metabolism and biological production in fish. *In* The biological basis of freshwater fish production. Edited by S.D. Gerking. J. Wiley and Sons Inc., New York. pp. 215-242.
- Boisclair, D. 1992. Relationship between feeding and activity rates for actively foraging juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 2566-2573.
- Boisclair, D., et Leggett, W.C. 1989. The importance of activity in bioenergetic models applied to actively foraging fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1859-1867.
- Boisclair, D., et Rasmussen, J.B. 1996. Empirical analysis of the influence of environmental variables on perch growth, consumption, and activity rates. *Ann. Zool. Fenici* 33: 507-515.
- Boisclair, D., et Tang, M. 1993. Empirical analysis of the influence of swimming pattern of the net energetic cost of swimming in fishes. *J. Fish Biol.* 42: 169-183.

- Bone, Q. 1975. Muscular and energetic aspects of fish swimming. *In* swimming and flying in nature. Eds. Wu, T.Y., Brokaw, C.J. et Bennen, C. Plenum press, New York, 493 pp.
- Borgmann, U., et Whittle, D.M. 1992. Bioenergetics and PCB, DDE, mercury dynamics in Lake Ontario lake trout (*Salvelinus namaycush*): a model based on surveillance data. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1086-1096.
- Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young socheye salmon. *J. Fish Res. Board Can.* 21: 1183-1226.
- Brett, J.R. 1986. Production energetics of a population of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Can. J. Zool.* 64: 555-564.
- Fausch, K.D. 1983. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Can. J. Zool.* 62: 441-451.
- Forstner, H. et, Wieser, W. 1990. Patterns of routine swimming and metabolic rate in juvenile cyprinids at three temperatures: analysis with a respirometer-activity-monitoring system. *J. Comp. Physiol. B.* 160: 71-76.
- Fry, F.E.J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. *In* Fish physiology. Vol. 6. Edited by W.S. Hoar and D.J. Randall. Academic Press, New York. pp. 1-99.
- Godin, J-G. J. et, Rangeley, R.W. 1989. Living in the fast lane: effects of cost of locomotion on foraging behavior in juvenile Atlantic salmon. *Anim. Behav.* 37: 943-954.
- Hayward, R.S., et Margraf, F.J. 1987. Eutrophication effects on prey size and food available to yellow perch in Lake Erie. *Trans. Am. Fish. Soc.* 116: 210-223.

- Hewett, S.W. 1989. Ecological applications of bioenergetics models. *Am. Fish. Soc. Symp.* 6: 113-120.
- Hewett, S.W., et Johnson, B.L. 1992. A generalized bioenergetics model of fish growth for microcomputers. University of Wisconsin, Sea Grant Institute, Technical report WIS-SG-87-245, Madison.
- Hill, D.K., et Magnuson, J.J. 1990. Potential effects of global warming on the growth and prey consumption of Great Lakes fishes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119: 265-275.
- Hinch, S.G. et, Collins, N.C. 1991. Importance of diurnal and nocturnal nest defense in the energy budget of male smallmouth bass: insights from direct video observations. *Trans. Am. Fish. Soc.* 120: 657-663.
- Holeton, G.F. 1980. Oxygen as an environmental factor of fishes. *In* Environmental physiology of fishes. Edited by M.A. Ali. Plenum Press, New York in London, pp 7-32.
- Hughes, N.F., et Kelly, L.H. 1996. A hydrodynamic model for estimating the energetic cost of swimming maneuvers from a description of their geometry and dynamics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 2484-2493.
- Jobling, M. 1985. Physiological and social constraints on growth of fish with special reference to Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L). *Aquaculture*, 44: 83-90.
- Jobling, M., et Reinsnes, T.G. 1986. Physiological and social constraints on growth of Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L): an investigation of factors leading to stunting. *J. fish Biol.* 28: 379-384.
- Kerr, S.R. 1982. Estimating the energy budgets of actively predatory fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 371-379.

- Kitchell, J.F., Stewart, D.J., et Weininger, D. 1977. Application of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). J. Fish. Res. Board Can. 34: 1922-1935.
- Krohn, M., et Boisclair, D. 1994. The use of stereo-video system to estimate the energy expenditure of free-swimming fish. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 51: 1119-1127.
- Lucas, M.C., Priede, I.G., Armstrong, J.D., Gindy, A.N.Z., et De Vera, L. 1991. Direct measurements of metabolism, activity and feeding behaviour of pike, *Esox lucius* L., in the wild, by the use of heart rate telemetry. J. Fish Biol. 39: 325-345.
- Lyons, J., et Magnuson, J.J. 1987. Effects of walleye predation on the population dynamics of small littoral-zone fishes in a northern Wisconsin Lake. Trans. Am. Fish. Soc. 116: 29-39.
- Madon, S.P., et Culver, D.A. 1993. Bioenergetics model for larval and juvenile walleyes: an in situ approach with experimental ponds. Trans. Am. Fish. Soc. 122: 797-813.
- Minton, J.W., et McLean, R.B. 1982. Measurements of growth and consumption of sauger (*Stizostedion canadense*): Implication for fish energetics studies. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 1396-1403.
- Marchand, F., et Boisclair, D. 1998. Influence of fish density on the energy allocation pattern of juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55: 796-805.
- Ney, J.J. 1993. Bioenergetics modeling today: growing pains on the cutting edge. Trans. Am. Fish. Soc. 122: 736-748.
- Rand, P.S., et Hinch, S.G. 1998. Swim speeds and energy use of upriver-migrating sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*): simulating metabolic power and assessing risk of energy depletion. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 55: 1832-1841.

- Rincón, P. A., et Lobón-Cerviá, J. 1993. Microhabitat use by stream-resident brown trout: bioenergetic consequences. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122: 575-587.
- Solomon, D.J. and A.E. Bradfield. 1972. The energetics of feeding, metabolism and growth of perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.* 41: 699-718.
- Stewart, D.J., et Ibarra, M. 1991. Predation and production by salmonine fishes in Lake Michigan, 1978-1988. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 909-922.
- Stewart, D.J., Kitchell, J.F., et Crowder, L.B. 1981. Forage fishes and their salmonid predators in Lake Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.* 110: 751-753.
- Stewart, D.J., Weininger, D., Rottiers, D.V., et Edsall, T.A. 1983. An energetics model for lake trout, *Salvelinus namaycush*: application to the Lake Michigan population. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 40: 681-698.
- Tang, M., et Boisclair, D. 1993. Influence of the size of enclosures on the swimming characteristics of juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 1786-1793.
- Tang, M., et Boisclair, D. 1995. Relationship between respiration rate of juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*), water temperature, and swimming characteristics. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 2139-2145.
- Tang, M., Boisclair, D., Ménard, C., et Downing, J.A. submitted. The influence of body weight, swimming characteristics, and water temperature on the net cost of spontaneous swimming of juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchill). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*

- Trudel, M., et Boisclair, D. 1994. Seasonal consumption of dace (*Phoxinus eos* × *P. neogaeus*): a comparison between field and bioenergetic model estimates. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2558-2567.
- Trudel, M., et Boisclair, D. 1996. Estimation of fish activity costs using underwater video cameras. *J. Fish Biol.* 48: 40-53.
- Tylter, P., et Calow, P. 1985. *Fish energetics: new perspectives*. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland.
- van der Lingen, C.D. 1995. Respiration rate of adult pilchard *Sardinops sagax* in relation to temperature, voluntary swimming speed and feeding behavior. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 129: 41-54.
- Walsh, D.H., et Stein, R.A. 1991. Food consumption and growth of three esocids: field tests of bioenergetic model. *Trans. Am. Fish. Soc.* 120: 230-246.
- Webb, P.W. 1991. Composition and mechanics of routine swimming of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 583-590.

Annexe I. Équations des sous-modèles empiriques et des modèles bioénergétiques.

Modèle général (Kitchell 1977)

$$G = C - (R + F + U)$$

Croissance (G)

$G = dB / Bdt$ où B est la masse du poisson

Consommation (C)

$$C = C_{\max} P r_C$$

$C_{\max} = a_1 B^{b_1}$ (consommation maximale pour une masse donnée à la température optimale; a_1 et b_1 constantes de régression, ordonnée et pente)

$P =$ entre 0 et 1 (constante proportionnelle pour ajuster la consommation avec des données observées de croissance)

$r_C = (V^x) (e^{x(1-V)})$ (ajustement proportionnel de la consommation selon la température ambiante)

Respiration (R), Activité (A), Digestion (HI)

$$R = R_{\max} A r_R + HI$$

$R_{\max} = a_2 B^{b_2}$ (respiration maximale pour une masse donnée à la température optimale)

$A = 2$ (Winberg 1956) (paramètre de l'activité pour spécifier le taux de respiration au-dessus de la respiration standard)

$r_R = (V^x) (e^{x(1-V)})$ (ajustement proportionnel de la respiration selon la température ambiante)

$HI = 0,15$ (énergie associée aux coûts de digestion)

$$V = T_m - T / T_m - T_o \quad (\text{température maximale, ambiante et optimale})$$

$$x = (w^2 (1 (1 + 40 / y)^{1/2})^2) / 400$$

$$w = (\ln Q) (T_m - T_o) \quad (Q: \text{pente selon la température} \cong Q_{10})$$

$$y = (\ln Q) (T_m - T_o + 2)$$

Les valeurs de T_m , T_o et Q ne sont pas les mêmes pour la consommation que pour la respiration.

Égestion (U) et excrétion (F)

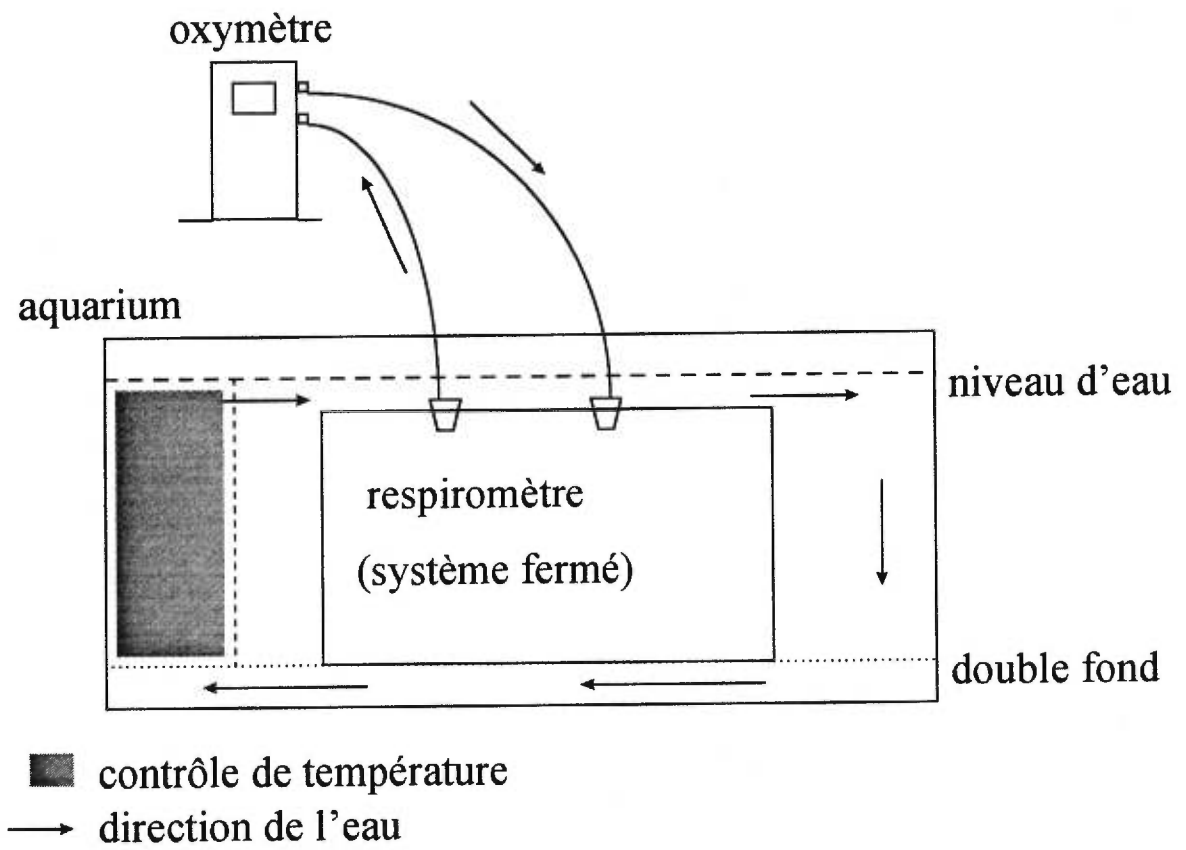
$$U, F = C_\alpha T^\beta e^{\gamma P}$$

α : ordonnée à l'origine de la proportion de nourriture consommée qui est égestée ou excrétée

β : coefficient pour l'excrétion ou l'égestion selon la température

γ : coefficient pour l'excrétion ou l'égestion selon le niveau de consommation

Annexe II. Schéma du dispositif expérimental.



Annexe III. Résultats bruts des expériences de respirométrie.

Expérience	Diminuation totale O ₂ (ppm)	Demande biologique en oxygène (ppm)	Durée de l'expérience (h)
1	0,49	0,04	2,5
2	0,55	0,06	2
3	0,52	-0,11	6,5
4	0,53	-0,03	3
5	0,52	-0,04	4
6	0,52	-0,23	11,5
7	0,51	-0,17	7
8	0,50	0,08	5
9	0,64	0,14	7,5
10	0,61	-0,18	5,5
11	0,45	0,18	12
12	0,52	-0,11	8
13	0,56	-0,11	7,5
14	0,23	-0,01	12
15	0,39	-0,17	12
16	0,52	-0,15	8,5
17	0,38	-0,05	12
18	0,12	-0,01	12
19	0,25	-0,02	12
20	0,24	-0,07	12
21	0,26	-0,04	12
22	0,31	-0,10	12
23	0,54	-0,22	9
24	0,52	-0,16	10,5
25	0,50	0,24	5
26	0,51	-0,04	10
27	0,40	0,05	12
28	0,48	0,23	7
29	0,53	0,16	3,5
30	0,43	0,21	12
31	0,51	0,12	7,5
32	0,50	0,15	6
33	0,52	0,11	4,5
34	0,53	0,03	3
35	0,51	0,19	6
36	0,42	0,10	3,5
37	0,63	0,05	2,5
38	0,48	0,14	3,5