

Université de Montréal

Comparaison de taux de consommation de la perchaude (*Perca flavescens* Mitchill) estimés  
par l'approche utilisant le taux de remplacement du contenu du tractus digestif et par  
l'approche radio-isotopique utilisant le  $^{137}\text{Cs}$  comme traceur

par

Jérôme Gingras

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

Septembre 1999

© Gingras, 1999



PH

302

054

1999

V.011

Comparaison de taux de consommation de la population (l'âge (années) estimés par l'approche utilisant le taux de remplacement du revenu de retraite et par l'approche radio-isotopique utilisant le <sup>14</sup>C comme traceur)

par

Jérôme Gingras

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

Maîtrise en sciences (M. Sc.)

en sciences biologiques



Supervisé par

le professeur

Université de Montréal  
Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé

Comparaison de taux de consommation de la perchaude (*Perca flavescens* Mitchill) estimés  
par l'approche utilisant le taux de remplacement du contenu du tractus digestif et par  
l'approche radio-isotopique utilisant le  $^{137}\text{Cs}$  comme traceur

présenté par

Jérôme Gingras

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes:

Dr. Jean-Pierre Simon      président-rapporteur

Dr. Joseph B. Rasmussen    membre du comité

Dr. Daniel Boisclair    superviseur de recherche

Mémoire accepté le ..... 1er novembre 1999 .....

## SOMMAIRE

Le taux de consommation des poissons est un concept central et intégrateur de la biologie des poissons. Il est central car les dépenses énergétiques reliées à la digestion, aux pertes urinaires et aux pertes fécales sont calculées à partir des taux de consommation. De plus, il est intégrateur car il est simultanément impliqué dans différents niveaux d'organisation des systèmes biologiques: de la population à la communauté, des nutriments aux écosystèmes.

Dans notre étude, nous avons comparé deux approches permettant d'estimer les taux de consommation en milieu naturel. La première, utilise le taux de remplacement moyen du contenu du tractus digestif (CTD) pour les poissons de la population. Ce taux de remplacement étant rapide et variable, il requiert un effort d'échantillonnage important. La deuxième, est basée sur le taux de remplacement d'un contaminant radioactif du poisson moyen de la population. L'approche radio-isotopique offre le potentiel de simplifier grandement l'échantillonnage requis pour estimer les taux de consommation.

Au cours de l'été 1998, nous avons échantillonné des perchaudes d'âge 1+, 2+ et 3+ provenant de trois lacs différents pour un total de six combinaisons lac-classes d'âge. Cet échantillonnage nous a permis de calculer des taux de consommation moyens sur une période de temps variant de 28 jours à 70 jours. La comparaison entre l'approche utilisant le taux de remplacement du CDT avec l'approche radio-isotopique utilisant le  $^{137}\text{Cs}$  n'a révélé aucune corrélation significative entre les deux approches lorsque l'intervalle

d'échantillonnage couvre de 28 à 35 jours. Par contre, lorsque l'intervalle d'échantillonnage couvre 70 jours, les approches convergent en présentant des différences relatives de  $\pm 20\%$ . De plus, nos données indiquent qu'une troisième période d'échantillonnage n'est pas nécessaire pour estimer le taux de consommation moyen à l'aide de l'approche radio-isotopique sur une période de 70 jours.

L'intervalle de 70 jours entre les périodes d'échantillonnage est spécifique aux conditions de notre étude. Toutefois, nous proposons que le ratio entre l'intervalle de temps entre les deux échantillonnages et la demi-vie biologique du contaminant puisse indiquer la validité de l'approche radio-isotopique. Nous avons estimé ce ratio à 45 % pour les conditions notre étude.

Nous avons comparé deux formulations mathématiques décrivant la dynamique du  $^{137}\text{Cs}$ , celle de Forseth *et al.* (1992) et celle de Rowan et Rasmussen (1996). Nos calculs démontrent l'équivalence des deux méthodes pour les niveaux de consommation observés et l'échelle temporelle de notre étude. La convergence observée entre l'approche radio-isotopique et l'approche du taux de remplacement du CDT suggère la validité du  $^{137}\text{Cs}$  pour estimer la consommation de la perchaude en milieu naturel. Plus précisément, notre étude suggère que les paramètres décrivant la dynamique du  $^{137}\text{Cs}$  provenant d'autres espèces puissent être valides pour la perchaude.

Finalement, nous avons corroboré l'approche radio-isotopique pour des systèmes où le  $^{137}\text{Cs}$  utilisé comme traceur biologique est présent à l'état de traces.

## TABLE DES MATIÈRES

Sommaire.....	i
Table des matières.....	iii
Liste des tableaux.....	vi
Liste des figures.....	vii
Dédicace.....	ix
Remerciements.....	x
Introduction.....	1
Comparaison de taux de consommation de la perchaude ( <i>Perca flavescens</i> Mitchill) estimés par l'approche utilisant le taux de remplacement du contenu du tractus digestif et par l'approche radio-isotopique utilisant le <sup>137</sup> Cs comme traceur.....	6
Résumé.....	7
Abstract.....	8
Introduction.....	10
Méthodologie.....	13
Espèce et lacs étudiés.....	13
Échantillonnage.....	13
Traitement des échantillons.....	15
Traitement des données.....	16

Taux de consommation selon le taux de remplacement du contenu du

tractus digestif.....	16
Taux de consommation selon la méthode radio-isotopique de Forseth <i>et al.</i> (1992).....	17
Taux de consommation selon la méthode radio-isotopique de Rowan et Rasmussen (1996).....	20
Résultats.....	22
Taux de consommation selon le taux de remplacement du contenu du tractus digestif.....	22
Paramètres de calculs pour la modélisation radio-isotopique.....	23
Taux de consommation selon l'approche radio-isotopique.....	36
Comparaison entre l'approche utilisant le taux de remplacement du contenu du tractus digestif et l'approche radio-isotopique.....	37
Discussion.....	44
Remerciements.....	52
Références.....	53
Conclusion.....	57
Formulation mathématique de la modélisation.....	57
Comparaison entre les approches radio-isotopique et du CDT, aspects temporels...	59
Relation entre le coefficient d'assimilation du $^{137}\text{Cs}$ et le taux d'évacuation du CDT.....	61
Emprunts inter-espèces des paramètres décrivant la dynamique du $^{137}\text{Cs}$ .....	63
Précision analytique des mesures de radioactivité.....	65
Perspectives.....	68

Références.....69

Annexe 1.....74



**LISTE DES TABLEAUX**

<b>Tableau I.</b> Statistiques descriptives des paramètres de calculs utilisés dans la modélisation radio-isotopique.....	28
<b>Tableau II.</b> Pourcentage volumétrique des proies présentes dans la diète des poissons.....	34

## LISTE DES FIGURES

- Figure 1.** Taux de consommation mensuels selon le modèle de Eggers (1977), le modèle de Forseth *et al.* (1992) et le modèle de Rowan et Rasmussen (1996). **A:** Masson, 1+, juillet-août; **B:** Masson 1+, juin-juillet; **C:** Beaulac, 1+, juillet-août; **D:** Masson, 2 +, juin-juillet; **E:** Raymond, 2+, juin-juillet; **F:** Masson, 2+, juillet-août; **G:** Masson, 3+, juillet-août; **H:** Raymond, 3+, juin-juillet; **I:** Masson, 3+, juin-juillet. Les lignes verticales représentent l'intervalle de confiance à 95 % associé à chacune des valeurs.....24
- Figure 2.** Taux de consommation saisonniers selon le modèle de Eggers (1977) , le modèle de Forseth *et al.* (1992) et le modèle de Rowan et Rasmussen (1996). Le nombre en indice indique le nombre de campagnes d'échantillonnage impliquées (2: juin et août; 3: juin, juillet et août). Les lignes verticales représentent l'intervalle de confiance à 95 % associé à chacune des valeurs.....26
- Figure 3.** Masse moyenne des poissons observée à chaque campagne d'échantillonnage. Les lignes verticales représentent l'intervalle de confiance à 95 % associé à chacune des valeurs.....32

**Figure 4.** Comparison des taux de consommation mensuels obtenus par l'approche radio-isotopique utilisant le  $^{137}\text{Cs}$  avec la méthode de Eggers (1977;  $r^2 = 0,03$ ;  $p > 0.05$ ). Les lignes verticales et horizontales représentent les intervalles de confiance à 95 % propres à chacune des valeurs.....39

**Figure 5.** Différence relative à la moyenne entre l'approche radio-isotopique et la méthode de Eggers (1977) en relation avec la durée de l'intervalle entre les deux campagnes d'échantillonnage.....41

**Figure 6.** Valeur absolue de la différence relative entre l'approche radio-isotopique et la méthode de Eggers (1977), en relation avec le ratio entre l'intervalle de temps entre les deux échantillonnages et la demi-vie biologique du contaminant. Les lignes correspondent au modèle de régression (formule 10) et son intervalle de confiance à 95 %.....46

...

«Dis-moi maman: Pourquoi pas rien au lieu de ça? »

«Pour allonger ma main, quand tu passeras.»

...

*Richard Desjardins*

*16-03-48*

## REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur de maîtrise, Daniel Boisclair, de m'avoir donné ma première chance dans le monde passionnant de l'écologie des poissons. La liberté académique à laquelle j'ai eu droit, nos nombreuses discussions sur le monde de la science, et sa vision critique sur mes travaux représentent des éléments positifs de mon environnement d'apprentissage qui étaient absolument essentiel pour ma progression. Je suis convaincu qu'encore biens des années me seront nécessaires pour prendre conscience de tout l'apprentissage réalisé dans son laboratoire.

Pour l'aide immense et multidimensionnelle, merci à tous les gens du département, aux membres du laboratoire Boisclair, soit Frédéric Burton, Patrick Burton, Eva Enders, Nathalie Gaudreau, Annie Gauthier, Patrick Lafrance, Jean-Christophe Guay, et Matthew Norton. Je remercie chaleureusement Marc Trudel pour m'avoir littéralement lancé sur les bonnes pistes en tout début de projet et pour les nombreuses discussions qui en suivirent. Merci à Marie-Noëlle Chouinard, Marie-Hélène Forget, et Guillaume Rivest pour l'aide apportée sur le terrain et en laboratoire.

Le support et l'énergie provenant de l'amitié et de l'amour sont essentiels pour mener à terme un tel projet. A vous tous qui sachez vous reconnaître dans ces propos, je veux vous témoigner ma reconnaissance la plus sincère. Merci Mélanie pour la confiance dont tu me portes, j'en fait ma fierté et la plus belle des responsabilités.

Ce projet a reçu le financement du CRSNG, du FCAR-Nouveau chercheur, et du FCAR-équipe à Daniel Boisclair. L'auteur a reçu l'aide financière du FCAR et de la Fondation J.A. Paulhus.

## INTRODUCTION

L'estimation des taux de consommation des poissons vise la quantification de l'importante relation trophique entre les poissons et leurs proies. Au niveau d'organisation des populations de poissons, les taux de consommation ont été utilisés pour expliquer des taux de croissance contrastants entre différents sites (Hayward et Margraf 1987); pour appuyer la proposition selon laquelle l'activité représente une composante importante et variable des bilans énergétiques (Boisclair et Leggett 1989b); pour expliquer les changements de niches alimentaires et l'atteinte de la maturité sexuelle en fonction des bilans énergétiques (Forseth *et al.* 1994); pour évaluer les implications énergétiques des migrations horizontales journalières des poissons dans les lacs (Gauthier et Boisclair 1997). De plus, à l'aide de comparaisons inter-lacs, les taux de consommation des poissons ont été utilisés pour dresser des bilans énergétiques et pour développer des modèles empiriques prédictifs des taux de consommation, de croissance et d'activité en fonction de paramètres limnologiques clés (Boisclair et Rasmussen 1996). Au niveau d'organisation des écosystèmes aquatiques, les taux de consommation de la communauté de poissons représentent une composante centrale des processus internes du recyclage des nutriments (Schindler et Eby 1997) et du transfert des contaminants entre proies et prédateurs dans les réseaux trophiques (Thomann 1981).

Les méthodes permettant d'évaluer les taux de consommation basées sur le taux de remplacement du contenu du tractus digestif (Bajkov 1935, Eggers 1977, Elliott et Persson 1978) présentent les estimés de consommation les plus directs, mais requièrent un effort

d'échantillonnage important et n'offrent que des valeurs ponctuels dans le temps. Davis et Foster (1958) ont proposé que les taux de consommation des poissons puissent simplement être estimés à partir du taux de remplacement d'un contaminant radioactif dans le poisson moyen d'une population. Le césium-137 ( $^{137}\text{Cs}$ ; isotope radioactif du césium dont la demi-vie de 30,2 ans) pourrait être utilisé à cette fin. En effet, ce contaminant, présent en concentrations importantes dans les écosystèmes touchés par les accidents impliquant des réacteurs nucléaires (par exemple Chernobyl; voir Medvedev 1994, Ugedal *et al.* 1997, Jonsson *et al.* 1999), est présent à l'état de traces dans les écosystèmes ayant reçu les retombées des essais nucléaires atmosphériques des années 1960-1970 (Rowan et Rasmussen 1994).

Une modélisation du  $^{137}\text{Cs}$  en vue d'estimer la consommation des poissons, telle qu'invoquée par Davis et Foster (1958), nécessite la connaissance de deux paramètres de base, soit le coefficient d'assimilation du contaminant et le taux d'élimination du contaminant (Davis et Foster 1958, Kevern 1966, Kolehmainen 1974, Hakonson *et al.* 1975, Forseth *et al.* 1992, Rowan et Rasmussen 1996, Tucker et Rasmussen 1999).

Le premier paramètre, le coefficient d'assimilation, représente la fraction du contaminant présent dans la diète passant à travers la paroi du tractus digestif du poisson lors de la consommation (Reinfelder *et al.* 1998). Les travaux de Forseth *et al.* (1992) ont démontré que le coefficient d'assimilation du césium chez la truite brune (*Salmo trutta* L.) varie en fonction du type de proie présent dans la diète, avec des valeurs de 0,231 pour les larves d'éphéméroptères à 0,821 pour le zooplancton.

Le deuxième paramètre, le taux d'élimination, est fonction de la température et de la masse du poisson (Gallegos et Whicker 1971). Toutefois, le premier modèle fonctionnel d'élimination du césium n'a été présenté qu'en 1992 par les travaux d'Ugedal *et al.* portant sur la truite brune avec 13 résultats expérimentaux. Suite à une revue de la littérature, Rowan et Rasmussen (1995) ont construit un modèle général d'élimination du césium basé sur 20 résultats expérimentaux où la masse du poisson, la température, et l'équilibre dynamique entre le poisson et son environnement sont présentés. Ce modèle général d'élimination du césium, présenté comme applicable à la majorité des taxons ichthyologiques communs (Rowan et Rasmussen 1996, 1997), est construit à partir de trois espèces: la truite brune, le crapet arlequin (*Lepomis macrochirus* Rafinesques) et le cardeau d'été (*Paralichthys dentatus* L.). Toutefois, des travaux récents (Forseth *et al.* 1998) ont démontré que 50 % de 12 nouvelles expériences effectuées sur la brème (*Abramis brama* L.), le saumon de l'Atlantique (*Salmo salar* L.), l'omble arctique (*Salvelinus alpinus* L.) et le corégone (*Coregonus lavaretus* L.) présentaient des taux d'élimination du césium différents de façon significative (de -85 % à 63 %) du modèle de Rowan et Rasmussen (1995). Ces travaux remettent en question la possibilité d'obtenir un modèle général d'élimination du césium.

La première corroboration de l'approche radio-isotopique pour estimer la consommation des poissons par comparaison avec l'approche du taux de remplacement du contenu du tractus digestif provient des travaux de Forseth *et al.* sur la truite brune (1992) et l'omble arctique (1994), utilisant les valeurs d'assimilation et d'élimination du césium obtenues en laboratoire pour la truite brune. De plus, l'étude de Forseth *et al.* (1994)



suggère la possibilité d'emprunter des valeurs d'assimilation et d'élimination du césium provenant d'une autre espèce pour réaliser des bilans énergétiques. Il convient toutefois de souligner que la truite brune et l'omble arctique étant tous deux des salmonidés, il s'agit d'espèces fonctionnellement similaires.

Du point de vue de la formulation mathématique de la modélisation, Forseth *et al*, (1992) ont proposé un protocole d'utilisation d'un radio-isotope pour estimer la consommation, utilisant comme paramètres de calculs: la température, la masse du poisson, la description de la diète, la concentration en  $^{137}\text{Cs}$  dans la diète et dans les poissons. Ce protocole, décrit par les auteurs comme la méthode à court terme, procure des estimés de rations journalières calculés sur une base quotidienne, en réalisant des interpolations linéaires des différents paramètres de calculs entre les dates d'échantillonnage.

Rowan et Rasmussen (1996) ont proposé un protocole de modélisation simplifié de la dynamique du  $^{137}\text{Cs}$  qui intègre la consommation sur une période de temps en assumant, 1) une croissance exponentielle du poisson moyen et 2) des valeurs constantes pour l'assimilation, l'élimination et la concentration en  $^{137}\text{Cs}$  dans la diète. Toutefois, la validité du modèle de Rowan et Rasmussen (1996) est difficile à évaluer puisqu'il n'a jamais été corroboré par une méthode indépendante. De plus, ce modèle a été critiqué sur plusieurs aspects par He et Stewart (1997). L'une des critiques soulevées concerne la simplification de la croissance par une forme exponentielle. Malheureusement, ni dans la critique ni dans la réplique qui s'en est suivie (Rowan et Rasmussen 1997), des données empiriques ne sont venues appuyer les arguments des auteurs.

Faisant face aux incertitudes entourant l'emprunt des paramètres d'assimilation et d'élimination du césium d'une espèce à l'autre, et en raison des différents protocoles de modélisation du  $^{137}\text{Cs}$  pour estimer les taux consommation, ce travail a comme objectif général d'apporter des précisions sur les débats en cours. Les objectifs spécifiques de ce travail sont 1) de comparer l'approche du taux de remplacement du contenu du tractus digestif avec l'approche radio-isotopique en utilisant le  $^{137}\text{Cs}$ , 2) d'utiliser ces données pour discuter des prémisses entourant l'utilisation du  $^{137}\text{Cs}$  comme radio-isotope, et 3) de proposer un protocole de modélisation du  $^{137}\text{Cs}$  pour estimer la consommation des poissons en milieu naturel où le  $^{137}\text{Cs}$  est présent à l'état de traces.

Comparison between consumption rates of yellow perch (*Perca flavescens* Mitchill) estimated with a digestive tract model and with a radioisotope approach using  $^{137}\text{Cs}$  as a tracer.

Gingras, J., and D. Boisclair

Submitted to Can. J. Fish. Aquat. Sci.

## RÉSUMÉ

Nous avons comparé des taux de consommation de la perchaude estimés à partir du taux de remplacement du contenu du tractus digestif (CTD) du poisson avec l'approche radio-isotopique utilisant le  $^{137}\text{Cs}$  comme traceur biologique. Nous avons également comparé deux méthodes radio-isotopiques, soit celle de Forseth *et al.* (la méthode à court terme; 1992) et celle de Rowan et Rasmussen (1996). Nous avons échantillonné des poissons d'âge 1+, 2+ et 3+ provenant de trois différents lacs, pour un total de six combinaisons de lac-classes d'âge. La comparaison des deux méthodes radio-isotopiques a révélé leur équivalence pour les niveaux de consommation rencontrés dans notre étude et l'échelle temporelle couverte par notre échantillonnage. La différence relative entre les taux de consommation estimés par l'approche du taux de remplacement du CTD et par l'approche radio-isotopique a varié de -67 % à 128 % pour un intervalle d'échantillonnage de 28-35 jours. À l'échelle temporelle de 70 jours, la différence relative entre les deux approches a été de -15 % à 20 %. Nous proposons que le ratio, entre l'intervalle de temps entre les deux échantillonnages et la demi-vie biologique du contaminant, puisse représenter un indicateur de la validité de l'approche radio-isotopique. Ce ratio a été estimé à 45 % pour les conditions spécifiques de notre étude. Nos travaux représentent une corroboration de l'approche radio-isotopique dans des systèmes où le  $^{137}\text{Cs}$  est présent à l'état de traces.

Mot clés: taux de consommation, approche radio-isotopique,  $^{137}\text{Cs}$ , taux de remplacement du contenu du tractus digestif, *Perca flavescens*.

## ABSTRACT

We compared consumption rates of yellow perch obtained from surveys of digestive tract contents (DTC) with the radioisotope approach using  $^{137}\text{Cs}$  as a biological tracer. We also compared the radioisotope method of Forseth *et al.* (short-term method; 1992) with the radioisotope method of Rowan and Rasmussen (1996). We sampled fish of age 1+, 2+, and 3+ from three lakes for a total of six lake-age classes combinations. The comparison of the two radioisotope methods revealed their equivalence for the consumption rate levels observed in our study and for the time scale covered by our sampling. The relative differences between the DTC approach and the radioisotope approach ranged from - 67 % to 128 % when the sampling interval length was 28-35 days. At the time scale of 70 days, the relative differences between the approaches ranged from - 15 % to 20 %. We propose the ratio of the sampling interval length to the biological half-life of the contaminant as an indicator of the validity of the radioisotope approach. That ratio was estimated at 45 % for the specific conditions encountered in our study. Our work represents a corroboration of the radioisotope approach in systems where the  $^{137}\text{Cs}$  is present at trace levels.


Key words: consumption rates, radioisotope approach,  $^{137}\text{Cs}$ , digestive tract contents approach, *Perca flavescens*.

**Comparison between consumption rates of yellow perch (*Perca flavescens* Mitchill)  
estimated with a digestive tract model and with a radioisotope  
approach using  $^{137}\text{Cs}$  as a tracer.**

**Jérôme Gingras and Daniel Boisclair**

Université de Montréal, Département de sciences biologiques

C.P. 6128, Succursale Centre-ville, Montréal, Canada H3C 3J7

Phone: (514) 343-6875; Fax: (514) 343-2293; e-mail: 

## INTRODUCTION

Estimates of fish consumption rates are useful to quantify trophic interactions between fish and their prey (Thomann 1981, Hayward and Margraf 1987, Forseth *et al.* 1994, Gauthier and Boisclair 1997, Schindler and Eby 1997). Field surveys of fish digestive tract contents have been argued to provide the most direct estimates of *in situ* consumption rates (Eggers 1977, Elliott and Persson 1978, Boisclair and Leggett 1988). However, these methods require an intense sampling effort. Davis and Foster (1958) suggested that fish consumption rates could be more easily obtained by evaluating the turn-over rate of a radioactive contaminant within organisms. For instance, radiocesium-137, or Cesium-137 ( $^{137}\text{Cs}$ ; half-life of 30.2 years) is ubiquitous in the environment and is found at relatively high concentrations in regions affected by nuclear reactor incidents (for example, Chernobyl; see Medvedev 1994, Ugedal *et al.* 1997, Jonsson *et al.* 1999) and at traces level in areas that have received fallout from nuclear weapon tests (Rowan and Rasmussen 1994).

Modelling of the dynamics of  $^{137}\text{Cs}$  requires information on the assimilation efficiency and the elimination rate of this contaminant by fish (Davis and Foster 1958, Keven 1966, Kolehmainen 1974, Hakonson *et al.* 1975, Forseth *et al.* 1992, Rowan and Rasmussen 1996, Tucker and Rasmussen 1999). Elimination rate of radiocesium is expected to be a function of fish weight and water temperature (Gallegos and Whicker 1971). Ugedal *et al.* (1992) developed the first functional model of elimination rate for radiocesium using 13 experiments performed on brown trout (*Salmo trutta*). Using this model, Forseth *et al.* (1992, 1994) corroborated a radioisotope approach to estimate the consumption rate of brown trout and arctic char (*Salvelinus alpinus*) by comparing their results to those obtained using surveys of digestive tract contents. These corroborations are the first and

only indication that radioisotope methods may allow to estimate fish consumption rates and that elimination rates and assimilation efficiency of radiocesium obtained for one fish species may be applicable to another (Forseth *et al.* 1994). It must be recognized, however, that these corroborations involved two relatively similar fish species (trout and char). Rowan and Rasmussen (1995) combined the data from Ugedal *et al.* (1992) to 7 additional published estimates of elimination rates of radiocesium for bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) and flounder (*Paralichthys dentatus*) to develop an empirical model expected to be applicable to many fish species (Rowan and Rasmussen 1996, 1997). However, Forseth *et al.* (1998) found that, for 50 % of the 12 elimination experiments they performed ( $r^2$  from 0.09 to 0.92) on bream (*Abramis brama*), atlantic salmon (*Salmo salar*), arctic char, and whitefish (*Coregonus lavaretus*), the elimination rates of radiocesium predicted by the model of Rowan and Rasmussen (1995) were statistically different from experimental values (difference ranging from -85 to +63 %). The three experiments performed on bream were questionable because of the apparent poor health of the fish. However, the impact of elimination rate deviations from the Rowan and Rasmussen model (1995) could be minimize in consumption rate estimates since the contaminant mass balance modelling is not very sensitive to the elimination rate parameter (Rowan and Rasmussen 1996). Nevertheless, since the model of Rowan and Ramussen (1995) has never been corroborated, it is presently difficult to evaluate its validity. Furthermore, Rowan and Rasmussen (1996) proposed a radioisotope model to estimate fish consumption rates which is based on a series of assumptions including an exponential fish growth trajectory. This model and its assumptions have been criticized (He and Stewart 1997) and a reply has ensued (Rowan and Rasmussen 1997).



Regardless of the nature and the number of assumptions involved in radioisotope methods, the main obstacle to the routine use of this approach appears to be the lack of studies performed to corroborate the use of  $^{137}\text{Cs}$  to estimate fish consumption rates. The objectives of our work were, 1) to compare consumption rates obtained using a digestive tract contents method to estimates determined using radioisotope models with  $^{137}\text{Cs}$  as a tracer, 2) to use these data to evaluate the effect of specific assumptions of radioisotope models, and 3) to propose a modelling strategy of  $^{137}\text{Cs}$  to estimate fish consumption rates.

## METHOD

### SPECIES AND LAKES STUDIED

The species we selected for study is the yellow perch (*Perca flavescens*). This species was selected because it is not comprised in the original data set used by Rowan and Rasmussen (1995) to develop their empirical model for radiocesium elimination rate. A study on perch is therefore expected to represent a true test of the robustness of this part of the modelling exercise. Sampling was performed in three lakes of the Laurentian region of Québec; Lakes Masson (45° 58' N, 74° 01' W), Raymond (46° 01' N, 76° 09' W), and Beaulac (46° 01' N, 73° 53' W). These lakes were chosen because they contained perch densities that can support the sampling effort required by our work, at least for some age classes. For instance, in Lake Masson, we studied fish from three age classes (1+, 2+, and 3+) while, in Lake Raymond, our work focussed on 2+ and 3+ fish. Only one age class (1+) was sampled in Lake Beaulac.

### SAMPLING

Field work involved two (Lake Raymond: June, July; Lake Beaulac: July, August) to three (Lake Masson; June, July, August) sampling sessions of 48 h in each lake during the summer of 1998. Lakes visited during two sampling sessions allowed the calculation of average consumption rates over periods ranging from 28 (age 1+ in Lake Beaulac) to 35 days (age 2+ and 3+ in Lake Raymond). These average consumption rates were calculated for each method (digestive tract surveys and radioisotope models), and are further referred to as monthly consumption rates. In Lake Masson, the three sampling sessions permitted the

calculation of average consumption rates on a monthly (June to July; July to August) and seasonal basis (June to August). Although the period of June to August does not cover the complete growing season of perch, the term 'seasonal consumption rates' is used here solely to simplify the presentation of our results. On each sampling session, data were collected to estimate, for each perch age-class studied, daily consumption rates based on a survey of fish digestive tract content according to the Eggers (1977) model. Samples were simultaneously collected to estimate, for each perch age-class, the concentration of  $^{137}\text{Cs}$  in fish and in their prey, and hence, to estimate consumption rates using two radioisotope models; the model proposed by Forseth *et al.* (1992), and that developed by Rowan and Rasmussen (1996).

Estimation of daily consumption rates using the model of Eggers (1977) requires to survey variations of fish digestive tract contents and to quantify evacuation rates of the digestive tract during that day. Variations of fish digestive tract contents were estimated by collecting 5-10 perch of each age class studied at 4-5 h intervals over 48 h using a beach seine (50 m x 3 m, mesh size of 0.5 cm). Fish were killed by cervical dislocation, weighted ( $\pm 0.01$  g wet), and measured ( $\pm 0.1$  cm total length) immediately after capture. Each fish sampled was aged using the opercular bone (LeCren 1947). The complete digestive tract contents (CDTC) of each fish collected were removed by dissection within two hours after capture. Stomach and intestinal contents were preserved separately in a dessicator for analysis of diet composition and of  $^{137}\text{Cs}$  concentration (see **SAMPLES PROCESSING**). Fish were kept on ice prior to deep freezing within two days of capture. Digestive tract contents were dried (60 °C for 48 hours) and weighted ( $\pm 0.0001$ g dry). Evacuation rates were estimated independently for each age class studied and for each sampling session. This strategy presumes that evacuation rate of a given perch age class within a specific lake are

similar over two consecutive days. Evacuation rates of the complete digestive tract was obtained by confining 25 fish in a food-free basin set on the shore of the lakes studied. A pump allowed the basin to be continually supplied of filtered lake water (Nytex 125  $\mu\text{m}$ ) such that water temperature inside the basin would be kept within 1°C of mean epilimnetic temperature (surface to a depth of 5 m). Lake water temperature was noted at every 0.5 m from surface to 5 m using an YSI oxymeter-thermometer. It was assumed that this adequately represented the preferential habitat of the perch we studied (Boisclair and Leggett 1989). Five fish were killed at 4-6 hours intervals during a 24 h period and the CDTC were collected, weighted, and dried individually as described previously. Therefore, our estimates of evacuation rates account for the potential effects of fish weight, diet composition, and water temperature (Persson 1979, Aubin-Horth *et al.* 1999).

#### SAMPLES PROCESSING

Fish were thawed, dried (60 °C for 48 hours), and weighted ( $\pm 0.01$  g dry) in the laboratory. Diet composition for each combination of lake, age-class, and sampling session was estimated by examination of stomach contents under microscope and expressed as the volumetric percentage of fish, zooplankton, molluscs, surface insects, chironomid zoobenthos, and other zoobenthos taxonomic groups (this functional classification was proposed by Forseth *et al.* 1992). Fish from a given combination of lake, age-class, and sampling session were pooled, and homogenized. Pooling of stomach contents was also performed when different age-classes of perch coming from a same lake and sampling period had identical diet composition. Radioactivity of fish and stomach contents was measured by gamma spectrometry in a well-type or a coaxial germanium detector.

## COMPUTATIONS

### *Consumption rates according to surveys of fish digestive tract contents*

Daily consumption rates ( $D_E$ ;  $\text{g dry} \cdot \text{g wet}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ ) based on surveys of fish digestive tract contents were estimated following the model of Eggers (1977):

$$(1) \quad D_E = F \cdot R \cdot 24$$

where  $F$  is the relative CDTC ( $\text{g dry of CDTC} \cdot \text{g wet of fish}^{-1}$ ),  $R$  is the evacuation rate of the complete digestive tract ( $\text{hour}^{-1}$ ), and 24 is the number of hours in a day.  $R$  was estimated by linear regression of the natural logarithm of relative CDTC over time during the evacuation rate experiment. During this procedure, we used a special case of linear regression described by Sokal and Rohlf (1995) where we observed many  $y$  values for each  $x$  value with unequal sample size. This procedure allows to properly estimate the standard error associated to  $R$ .

Average consumption rate of perch for a given combination of lake and age class was estimated as the area under the curve describing the daily ration as a function of time (following appropriate normalization of the relative CDTC: square-root or logarithm transformation followed by a Kolmogorov-Smirnov normality test) estimated for that combination (from 4 to 6 daily ration values). Confidence intervals around our estimates of daily consumption rates and average consumption rates were determined using Monte Carlo simulations based on the combination of standard errors of  $F$  and  $R$  (see Trudel and Boisclair (1993) for a complete description of the simulation procedure). Hence, our

sampling strategy allowed us to obtain nine estimates of monthly consumption rates and three estimates of seasonal consumption rates using digestive tract surveys.

*Consumption rates according to the radioisotope approach of Forseth et al. (1992)*

Estimation of consumption rates by the approach proposed by Forseth *et al.* (1992; referred to by the authors as the short-term method) requires calculations performed by increments of one day. Daily consumption rate for a specific day ( $D_j$ ;  $\text{g dry} \cdot \text{g wet}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) was estimated as:

$$(2) \quad D_j = \frac{I_j}{A_j \cdot W_j}$$

where  $I_j$  (Bq) is the daily  $^{137}\text{Cs}$  intake,  $A_j$  ( $\text{Bq} \cdot \text{g dry}^{-1}$ ) is the  $^{137}\text{Cs}$  concentration absorbed by the fish from its prey, and  $W_j$  is the average weight of fish on day  $j$  (g wet).  $I_j$  was estimated as:

$$(3) \quad I_j = \frac{(Q_{j+1} - Q_j \cdot e^{-E_j}) \cdot E_j}{(1 - e^{-E_j})}$$

where  $Q_j$  and  $Q_{j+1}$  are  $^{137}\text{Cs}$  body burden of fish (Bq) at two consecutive days, and  $E_j$  is the  $^{137}\text{Cs}$  elimination rate at day  $j$  ( $\text{Bq} \cdot \text{Bq}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ ).  $Q_j$  values were estimated by linear interpolation of body burden values we obtained at successive sampling sessions. In our study,  $E_j$  was estimated using the model of Rowan and Rasmussen (1995):

$$(4) \quad \ln E_j = -6.583 - 0.111 \cdot \ln W_j + 0.093 \cdot T_j + 0.326 \cdot SS \quad R^2 = 0.97$$

where  $T_j$  is the water temperature on that day ( $^{\circ}\text{C}$ ), and SS is a dummy variable describing whether or not fish were expected to be under steady (SS = 0) or unsteady state conditions (SS = 1). Average fish weight and water temperature on any given day was estimated by linear interpolation of our data of fish weight and water temperature during successive sampling sessions. In our study, we presumed that fish were under steady state conditions.

$A_j$  was estimated as:

$$(5) \quad A_j = [^{137}\text{Cs}]_d \cdot \alpha_j$$

where  $[^{137}\text{Cs}]_d$  ( $\text{Bq} \cdot \text{g dry}^{-1}$ ) is the concentration of  $^{137}\text{Cs}$  in the preys, and  $\alpha_j$  is the assimilation efficiency of  $^{137}\text{Cs}$  by fish. Assimilation efficiency estimates ( $\alpha_j$ ) were obtained as:

$$(6) \quad \alpha_j = \sum_{i=1}^n \text{vp}_{ij} \cdot \alpha_i$$

where  $\text{vp}_{ij}$  is the volumetric percentage of each prey type  $i$  noted during the description of perch diet for day  $j$ ,  $\alpha_i$  are the values of assimilation for prey type  $i$  published by Forseth *et al.* (1992) for brown trout, and  $n$  is the number of prey type present in the diet at day  $j$ . These values are: 0.816 for zooplankton, 0.759 for freshwater snails, 0.659 for brown trout muscle, 0.548 for Chironomidae sp. larvae, 0.480 for *Gammarus lacustris*, and 0.234 for Ephemeroptera sp. larvae. In our study, the value for Ephemeroptera sp. larvae was

assumed to be representative of surface insects, and value of freshwater snails appropriate for mollusks. The  $\alpha_i$  value for detritus was fixed at 3 % (Kolehmainen 1974).

Average consumption rates following the approach proposed by Forseth *et al.* (1992;  $D_F$ ;  $\text{g dry} \cdot \text{g wet}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$ ) were estimated as the area under the trajectory of  $D_j$  vs time (days) divided by the number of days within period modeled. Monthly consumption rates were estimated for nine combinations of lakes, age classes, and months. Seasonal consumption rates in Lake Masson were estimated using two approaches. First, we calculated three seasonal consumption rates (one for each age class sampled in this lake) using data collected during June, July, and August. Second, we calculated three additional seasonal consumption rates based only on data collected during the surveys of June and August. This allowed us to obtain six estimates of seasonal consumption rates with radiocesium models, and hence, to test the effect of sampling regime (2 vs 3 sampling sessions) on estimates of seasonal consumption rates obtained using the radioisotope model of Forseth *et al.* (1992).

Confidence intervals were calculated using Monte Carlo simulation (10 000 runs) and the standard error associated with each parameter (Trudel and Boisclair 1993). The number of fish used for our calculations ranged from 26 to 74 (median value of 41). The lack of knowledge of the error associated to the volumetric percentage of prey in the diet suggested that the standard error associated to the assimilation efficiency could not be included in the calculation of our confidence intervals (Forseth *et al.* 1992).



*Consumption rates according to the radioisotope approach of Rowan and Rasmussen (1996)*

The model proposed by Rowan and Rasmussen (1996) allows to directly estimate average consumption rates ( $D_R$ ; g dry · g wet<sup>-1</sup> · d<sup>-1</sup>) during a time interval of variable length as:

$$(7) \quad D_R = \frac{(Q_t - Q_0 \cdot e^{-(E+k) \cdot t} + Q_g) \cdot (G + E + k)}{\alpha \cdot [^{137}\text{Cs}]_d \cdot W_0 \cdot (e^{G \cdot t} - e^{-(E+k) \cdot t})}$$

where  $Q_0$  and  $Q_t$  are respectively fish <sup>137</sup>Cs burden (Bq) at the beginning and at the end of the time interval defined by two successive sampling sessions,  $Q_g$  is the gonadal <sup>137</sup>Cs burden released at spawning,  $G$  is the specific growth rate (ln (g wet · g wet<sup>-1</sup>) · d<sup>-1</sup>) from an exponential growth model,  $E$  is the average <sup>137</sup>Cs elimination rate (Bq · Bq<sup>-1</sup> · day<sup>-1</sup>),  $k$  is the <sup>137</sup>Cs physical decay (6.28 × 10<sup>-5</sup> Bq · Bq<sup>-1</sup> · day<sup>-1</sup>),  $[^{137}\text{Cs}]_d$  is the average concentration of <sup>137</sup>Cs in the diet (Bq · kg<sup>-1</sup>),  $\alpha$  is the average assimilation efficiency (fraction) of <sup>137</sup>Cs, and  $W_0$  is the average fish weight (kg) at the beginning of the time interval. In our study,  $Q_g$  was set to 0 because no spawning occurred during the summer. Average assimilation efficiency and concentration of <sup>137</sup>Cs in the diet for the period of the modelling were estimated as the mean values obtained at each sampling period. The elimination rate of <sup>137</sup>Cs was estimated with equation 4 using the average fish weight and water temperature between two sampling periods as inputs.

Average consumption rates were obtained using the model of Rowan and Rasmussen (1996) on a monthly (9 monthly estimates) and seasonal (6 seasonal estimates) basis using

the strategy used with the model of Forseth *et al.* (1992). Confidence intervals were calculated using an approach identical to that used for the model of Forseth *et al.* (1992).

## RESULTS

### CONSUMPTION RATES ACCORDING TO SURVEYS OF FISH DIGESTIVE TRACT CONTENTS

Analysis of variance (Five-way ANOVA, SAS 1989) indicated that fish digestive tract content ( $F_j$ ) varied significantly among lakes ( $F_{2,1457} = 7.65$ ,  $p < 0.001$ ), age classes ( $F_{2,1457} = 3.16$ ,  $p < 0.05$ ), months ( $F_{2,1457} = 69.72$ ,  $p < 0.001$ ), and hours ( $F_{4,1457} = 7.64$ ,  $p < 0.001$ ). No significant difference was found between the  $F_j$  value of the first and second day of each sampling session of 48 hours ( $F_{1,1457} = 0.63$ ,  $p > 0.05$ ). Daily feeding cycles were similar among lakes, age classes, months, and days with highest  $F_j$  values at 20h00 and lowest  $F_j$  values at 4h00-8h00. The only exception to this pattern was found for 1+ fish from Lake Masson for which no feeding cycle could be observed in August.

Evacuation rates ranged from  $3.5 \cdot 10^{-2} \text{ hour}^{-1}$  (Lake Masson, 3+, June) to  $2.0 \cdot 10^{-1} \text{ hour}^{-1}$  (Lake Masson, 3+, August). A test of equality of slopes of several regression lines (Sokal and Rohlf 1995) revealed that the evacuation rates were not estimated from populations of equal slopes ( $F_{14,293} = 10.64$ ,  $p < 0.001$ ). Our *in situ* estimates of evacuation rates was not related to water temperature ( $r^2 = 0.13$ ,  $p > 0.05$ ), fish age ( $r^2 = 0.01$ ,  $p > 0.05$ ), or fish weight ( $r^2 = 0.02$ ,  $p > 0.05$ ).

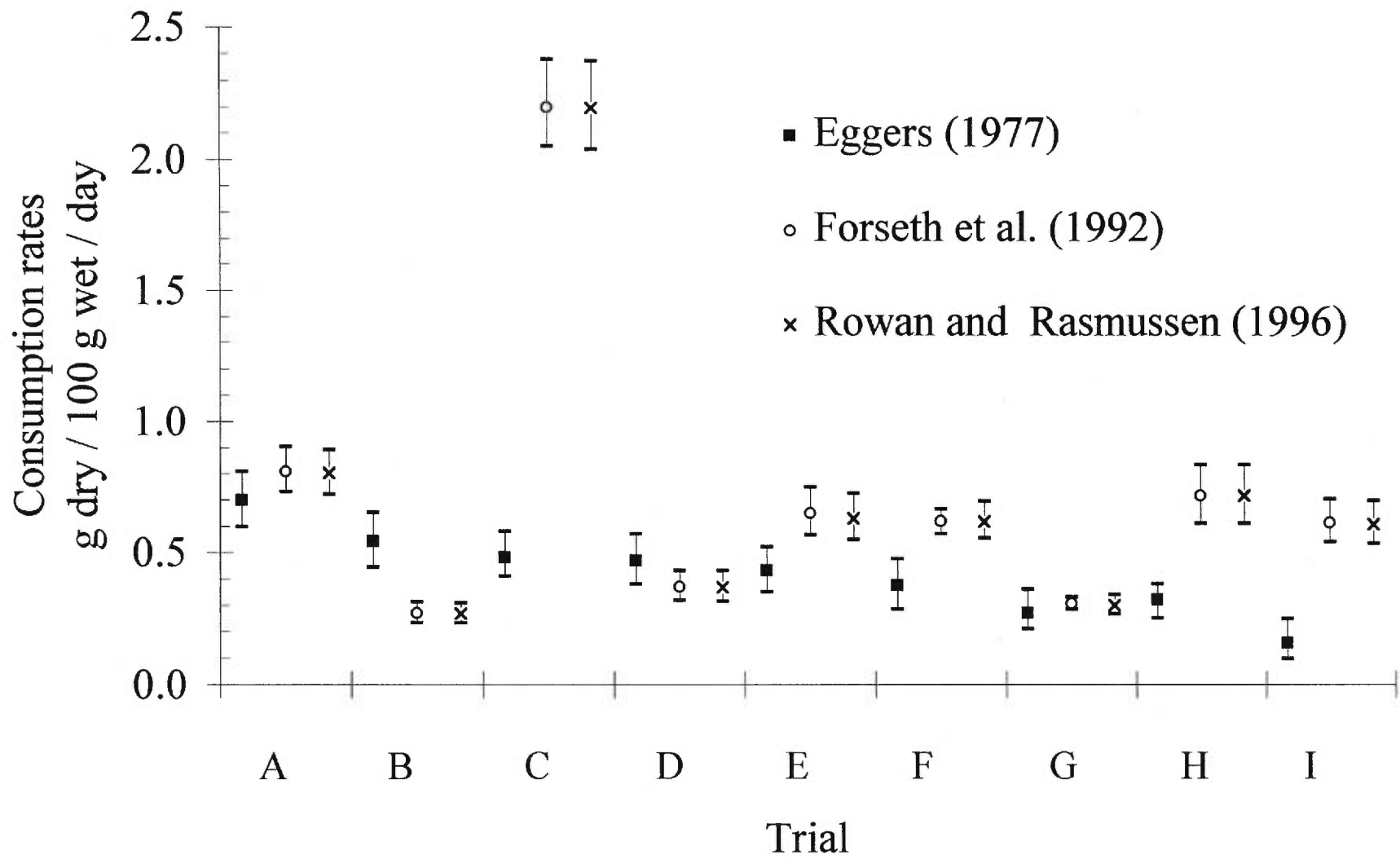
Daily consumption rates ranged from 0.05 (Lake Masson, 3+, July, first day) to  $1.09 \text{ g dry} \cdot 100 \text{ g wet}^{-1} \cdot \text{d}^{-1}$  (Lake Masson, 1+, June, second day). Daily consumption rates varied significantly (Five-way ANOVA) among age classes ( $F_{2,1485} = 7.03$ :  $p < 0.001$ ), months ( $F_{2,1485} = 5.64$ ,  $p < 0.01$ ), but did not among lakes ( $F_{2,1485} = 1.47$ ,  $p > 0.05$ ) or consecutive days ( $F_{1,1485} = 1.33$ :  $p > 0.05$ ).

Monthly consumption rates ranged from 0.16 (Lake Masson, 3+, June-July) to 0.70 g dry · 100 g wet<sup>-1</sup>·day<sup>-1</sup> (Lake Masson; 1+, July-August). The 95 % confidence intervals (CI) of these estimates (Figure 1) suggest the presence of three distinct levels of monthly consumption rates (0.10 - 0.25; 0.35 - 0.52; 0.60 - 0.81 g dry · 100 g wet<sup>-1</sup> · d<sup>-1</sup>). Seasonal consumption rates (calculated only for Lake Masson) ranged from 0.27 to 0.66 g dry · 100 g wet<sup>-1</sup> · d<sup>-1</sup> (Figure 2) and, based on 95 % CI, appeared to form 2 different levels (from 0.21 to 0.36, age 1+; from 0.42 to 0.77, age 2+, and 3+).

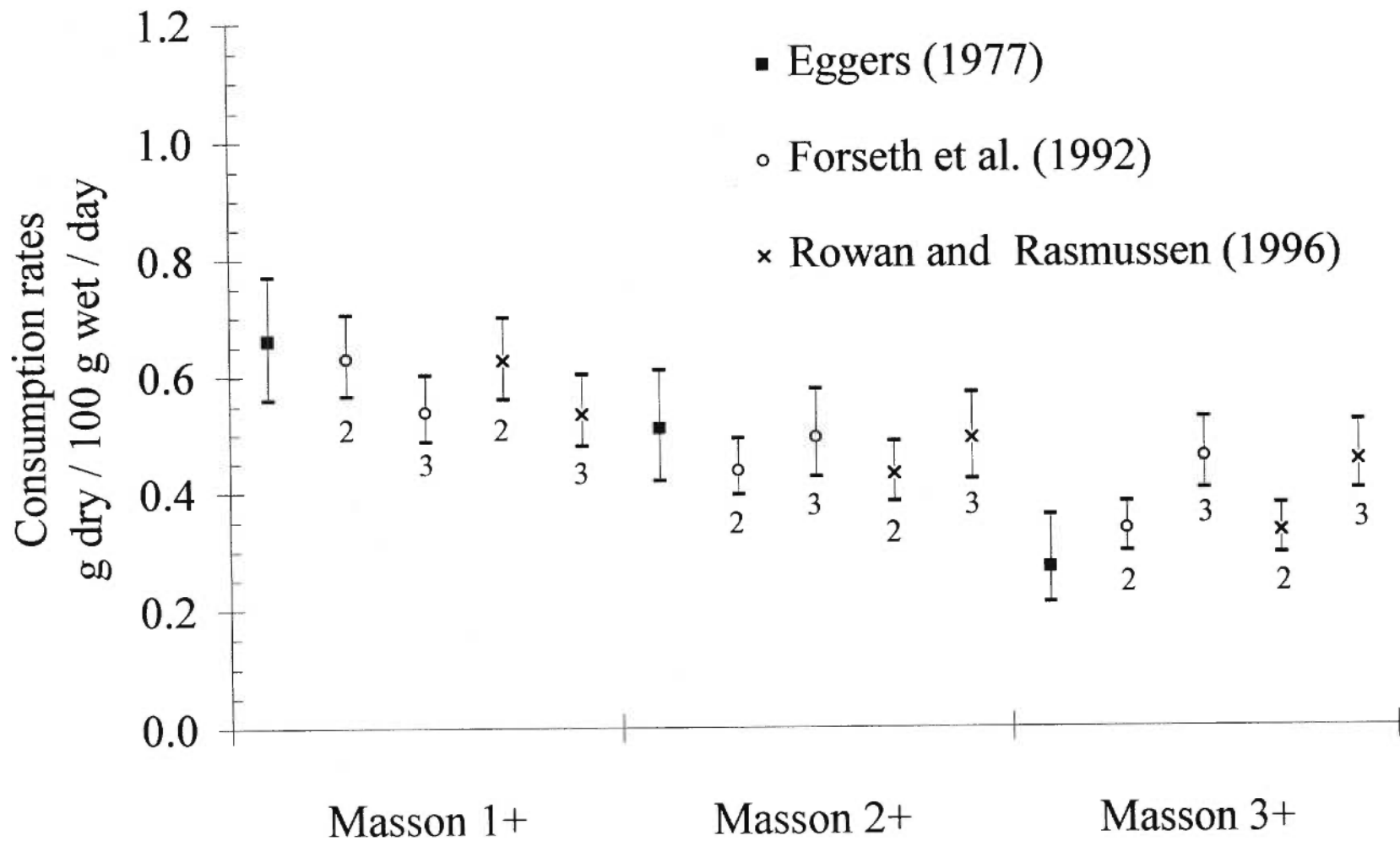
#### **RADIOISOTOPE MODELS INPUT PARAMETERS**

Water temperature ranged from 17.1 (Lake Masson, June) to 23.1 °C (Lake Beaulac, August). Water temperature varied significantly among months (Two-way ANOVA,  $F_{2,8} = 16.93$ ,  $p < 0.01$ ) but not among lakes ( $F_{2,8} = 0.24$ ,  $p > 0.05$ ). Water temperature averaged 16.8, 22.0, and 21.8 in June, July and August respectively (Table 1).

**Figure 1.** Monthly consumption rates estimated by the Eggers (1977) method, the Forseth *et al.* (1992) method, and the Rowan and Rasmussen (1996) model. **A:** Masson, 1+, July-August; **B:** Masson 1+, June-July; **C:** Beaulac, 1+, July-August; **D:** Masson, 2 +, June -July; **E:** Raymond, 2+, June-July; **F:** Masson, 2+, July-August; **G:** Masson, 3+, July-August; **H:** Raymond, 3+, June-July; **I:** Masson, 3+, June-July. The 95 % CI associated with these values are represented by the vertical lines.



**Figure 2.** Seasonal consumption rates estimated by the Eggers (1977) method, the Forseth *et al.* (1992) method, and the Rowan and Rasmussen (1996) model. The number in suffix indicates the number of sampling sessions involved (2: June and August; 3: June, July, and August). The 95 % CI associated with these values are represented by the vertical lines.





**Table 1.** Descriptive statistics of the input parameters used for the radioisotope approach modelling.

Input parameters	Minimum	Maximum	Median
Water temperature (°C)	16	23.1	20.8
Fish weight (g)	6.39	34.3	18.6
Assimilation efficiency (%)	53.1	81.6	70.2
Fish tissues <sup>137</sup> Cs concentration (Bq · kg wet weight <sup>-1</sup> )	4.8	12.0	7.4
Fish diet <sup>137</sup> Cs concentration (Bq · kg dry weight <sup>-1</sup> )	7.52	24.2	14.6

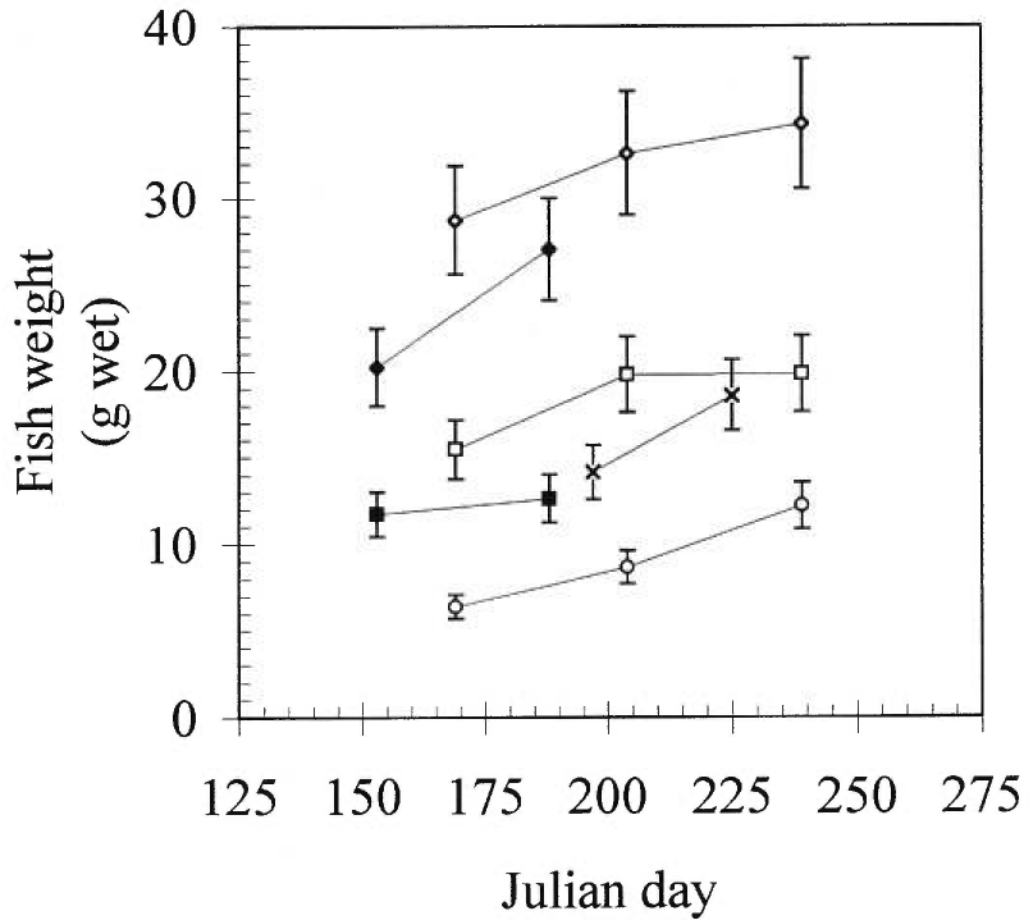
Mean fish weight during any given sampling session ranged from 6.39 g (Lake Raymond, 1+) to 34.3 g wet (Lake Masson, 3+; Table 1). Analysis of variance (Three-way ANOVA) revealed significant differences among lakes ( $F_{2,637} = 87.28$ ,  $p < 0.001$ ), age classes ( $F_{2,657} = 830.57$ ,  $p < 0.001$ ), and months ( $F_{2,657} = 54.36$ ). The interactions between month and age ( $F_{4,657} = 3.01$ ,  $p < 0.05$ ), and between month, age, and lake ( $F_{1,657} = 8.15$ ,  $p < 0.01$ ) suggested that fish weight trajectories for each age classes were not sampled from a single population. The three samplings of Lake Masson allowed to characterize the growth curves (Figure 3). Age class 1+ presented an exponential growth curve ( $r^2$  of linear model vs data = 0.985;  $r^2$  of exponential model vs data = 0.999) while the growth curves of classes 2+ and 3+ tended to depart from the exponential growth model ( $r^2$  of linear model vs data = 0.755 - 0.951;  $r^2$  of exponential model vs data = 0.724 - 0.940).

Both water temperature and fish weight values recorded were within the range of the variables used by Rowan and Rasmussen (1995) to develop their radiocesium elimination model. Elimination rates estimated using this model on a daily basis ranged from  $4.7 \cdot 10^{-3} \text{ Bq} \cdot \text{Bq}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$  (Lake Masson; 3+, June) to  $9.3 \cdot 10^{-3} \text{ Bq} \cdot \text{Bq}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$  (Lake Masson; 1+, July). Our estimates of the  $^{137}\text{Cs}$  assimilation efficiency range from 53.1 % to 81.3 % with a median value of 70.2 % (Table 1).

The diet of fish from Lake Raymond (Table 2) mainly consisted of surface insects (30% to 35%) and forage fish (0% to 65%). In this lake, a small proportion of zooplankton was present in the diet of the month of June (10% to 30%). In contrast, the diet of fish from Lake Beaulac was dominated by zooplankton (30% to 40%) and surface insects (25% to 30%). Perch from Lake Masson feed mostly on zooplankton (40% to 100%), and mollusks

(0% to 40 %). Overall, the presence of detritus in the diet was small for all age classes (0% to 10%), and no major diet shift was observed.

**Figure 3.** Average fish weight for given sampling periods. The 95 % CI associated with these values are represented by the vertical lines.



■ Raymond 2+    ◆ Raymond 3+    ○ Masson 1+  
 □ Masson 2+    ◇ Masson 3+    × Beaulac 1+

**Table 2.** Volumetric percentage of prey items in the diet of fish.

Lake	age class	month	Prey type					assimilation efficiency ( $\alpha_j$ ; fraction)	
			zooplankton	mollusks	fish tissues	<i>G. lacustris</i>	surface insects		detritus
Raymond	2+	June	30	30	-	-	35	5	0.55
		July	-	5	65	-	30	-	0.54
	3+	June	10	30	30	-	30	-	0.57
		July	-	5	65	-	30	-	0.54
Beaulac	1+	July	40	20	-	10	30	-	0.60
		August	30	15	10	10	25	10	0.53
Masson	1+	June	100	-	-	-	-	-	0.82
		July	65	35	-	-	-	-	0.80
		August	60	15	15	-	-	10	0.70
	2+	June	85	10	5	-	-	-	0.80
		July	60	15	25	-	-	-	0.77
		August	60	15	15	-	-	10	0.70
	3+	June	40	25	5	-	30	-	0.62
		July	60	40	-	-	-	-	0.75
		August	60	40	-	-	-	-	0.75



Our data on fish diet allowed us to estimate that food consumed by perch had  $^{137}\text{Cs}$  concentrations of 7.5 (Raymond, 2+, June) to 24.2 (Beaulac, 1+, July) with a median value of 14.6  $\text{Bq} \cdot \text{kg}^{-1}$  dry weight (Table 1). Concentration of  $^{137}\text{Cs}$  in fish tissues ranged from 4.8 to 12.0 with a median value of 7.4  $\text{Bq} \cdot \text{kg}^{-1}$  wet weight (Table 1).

#### CONSUMPTION RATES ACCORDING TO THE RADIOISOTOPE APPROACH

Monthly and seasonal consumption rates evaluated with the method proposed by Forseth *et al.* (1992) and Rowan and Rasmussen (1996) gave very similar results (Figure 1 and 2). Relative differences between the two methods ranged from 0 to 3 %. This situation was further confirmed by the correlation we found between consumption estimates obtained using both radioisotopic methods ( $r^2 = 0.999$ ,  $p < 0.001$ ,  $n = 15$ ). Inclusion of our 15 estimates of consumption rates in the correlation analysis indicates that both methods provide very similar estimates regardless of the age class, lake, length of modelling interval, and the number of sampling sessions.

Monthly consumption rates estimated by either radioisotope methods ranged from 0.27 (Lake Masson; 1+, June-July) to 2.19  $\text{g dry} \cdot 100 \text{ g wet}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$  (Lake Beaulac; 1+). Seasonal consumption rates using the radioisotope approach involving 2 samplings were respectively 0.63, 0.44, and 0.34  $\text{g dry} \cdot 100 \text{ g wet}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$  for age classes 1+, 2+, and 3+. The estimates based on 3 samplings were respectively 0.54, 0.44, and 0.34  $\text{g dry} \cdot 100 \text{ g wet}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$  for age classes 1+, 2+, and 3+.

## COMPARISON AMONG THE SURVEYS OF FISH DIGESTIVE TRACT CONTENTS APPROACH AND THE RADIOISOTOPE APPROACH

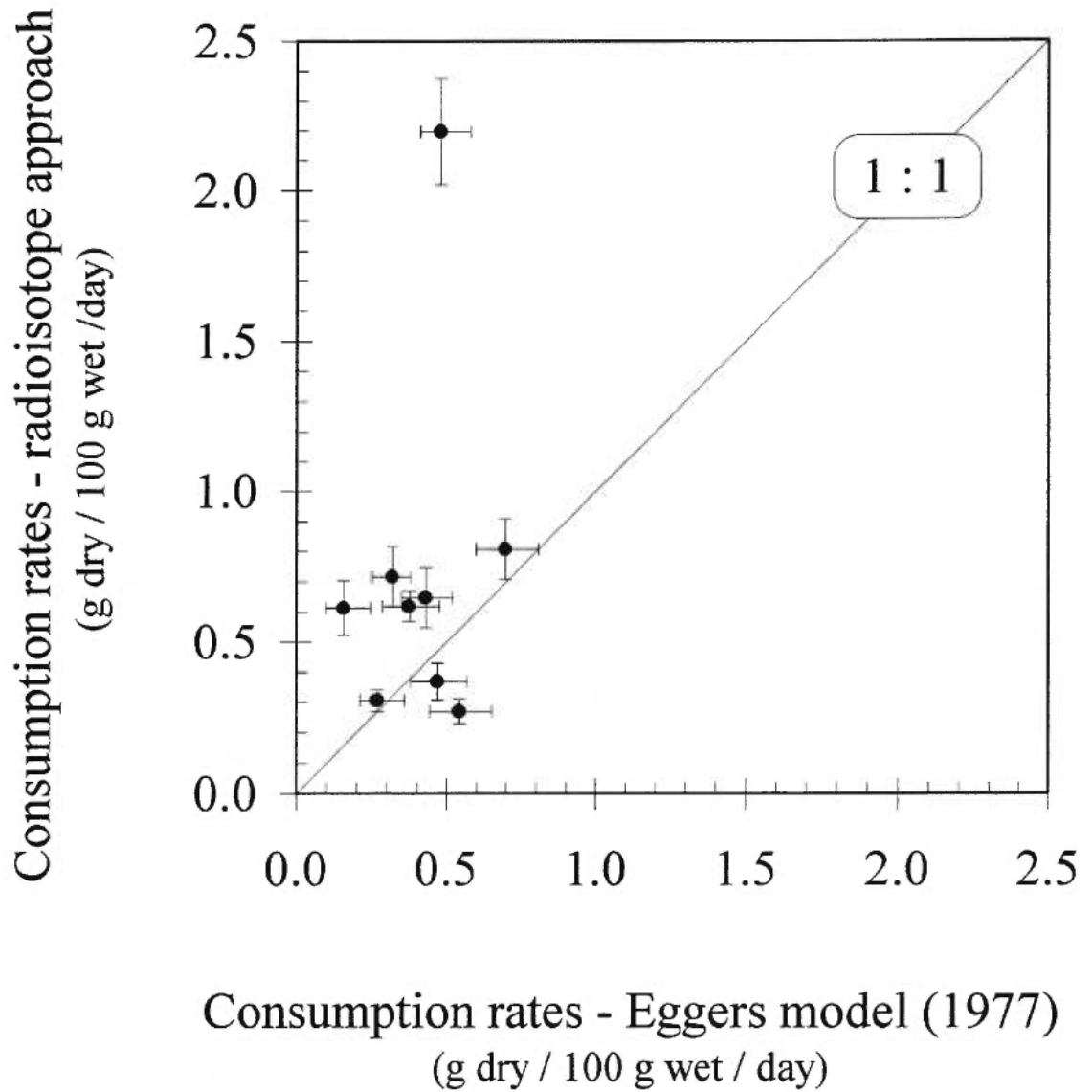
Average consumption rates estimated with the Eggers model and the radioisotope approach were compared using our 9 monthly estimates. No significant statistical relationship was found between the two approaches ( $F_{1,7} = 0.29$ ,  $p > 0.05$ ,  $r^2 = 0.03$ ). For 2 of the 9 studied cases, the confidence intervals around our estimates cross the 1:1 relationship (Figure 4), presenting relative difference to the mean less than 20 %.

Seasonal consumption rates of age classes 1+, 2+, and 3+ presented relative differences between approaches of -5 %, -15 %, and 20 % for two samplings, and of -20 %, -3 %, and 52 % for three samplings. The proportion of 5/6 estimates presenting relative difference to the mean of 20 % or less suggests that better agreement between approaches is obtained on a seasonal basis. Furthermore, our data suggests that a third sampling over a two month period may not be necessary.

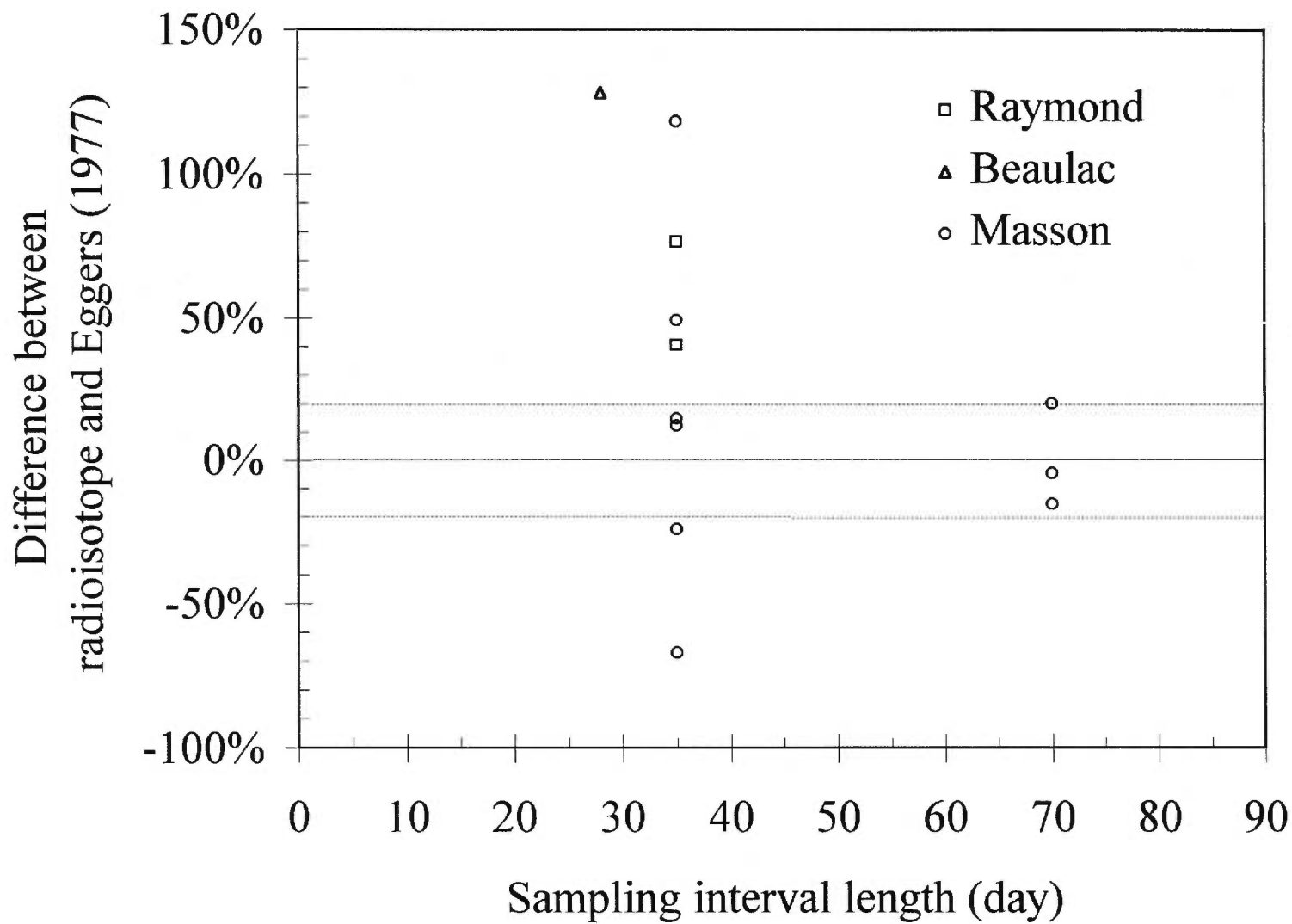
The comparison between the degree of correspondence between Eggers and radioisotope approaches on a monthly (-67 % to 128 % difference) and seasonal (two samplings; -15 % to 20 % difference) basis indicates that the major determinant of the difference between estimates using these two methods may be the length of the sampling interval. However, it is important to note that all our seasonal estimates were obtained for one specific lake. It is therefore possible that the relatively good agreement between Eggers and radioisotope approaches occurred strictly because the assumptions we used during the isotopic modelling were applicable only to Lake Masson. We assessed this possibility by calculating the % difference between consumption estimates obtained using the Eggers and

radioisotope approaches for all our fish groups and temporal scales using only two samplings (Figure 5).

**Figure 4.** Comparison of monthly consumption rates obtained from the radioisotope approach using  $^{137}\text{Cs}$  as a tracer with estimates from the Eggers (1977) method ( $r^2 = 0.03$ ,  $p > 0.05$ ). Vertical and horizontal lines indicate the 95 % confidence intervals of the estimates.



**Figure 5.** Relative difference to the mean between the radioisotope approach using  $^{137}\text{Cs}$  as a tracer and the Eggers (1977) method in relation with the sampling interval length between the two sampling sessions. Doted horizontal lines indicate the  $\pm 20\%$  relative difference to the mean.



As expected, the % difference between monthly estimates derived using Eggers and isotopic approaches for Lakes Beaulac and Raymond were generally large (128 %, 41 %, and 77 %). These calculations also indicate that the correspondence between monthly estimates obtained for Lake Masson using Eggers and isotopotope approaches was relatively poor (-67 % to 118 % difference) despite a good correspondence on a seasonal basis ( $\leq$  20% difference in 5/6 of our comparisons). Hence, our calculations support our interpretation that the length of the sampling interval, and not particular conditions encountered in Lake Masson, was responsible for the similarity of the consumption estimates obtained using Eggers and the radioisotope models on a seasonal basis.



## DISCUSSION

The corroboration of the two radioisotope methods (Forseth *et al.* 1992, and Rowan and Rasmussen 1996) to estimate average consumption rate of yellow perch *in situ* was assessed by comparison with a method based on surveys of digestive tract content (Eggers method, 1977). Our study revealed that the two modelling strategies using  $^{137}\text{Cs}$  are equivalent both at the time scale and for the input parameters covered by our study. Convergence between the radioisotope approach using  $^{137}\text{Cs}$  and the Eggers method (1977) was observed when the time interval between two samplings was at least 70 days.

The mathematical formulation of the kinetics of radiocesium (or stable cesium) to evaluate fish consumption rates differs among authors depending on assumptions retained (Davis and Foster 1958, Keven 1966, Kolehmainen 1974, Hakonson *et al.* 1975, Forseth *et al.* 1992, Rowan and Rasmussen 1996). In this study, we compared the short-term method of Forseth *et al.* (1992) to the one proposed by Rowan and Rasmussen (1996). The main difference between these methods resides in the approach used to treat the temporal variability of their input parameters. The model of Forseth *et al.* (1992) integrates the variability of the input parameters between two sampling periods by assuming a linear interpolation of the parameters trajectories in function of time. The Rowan and Rasmussen (1996) method, integrating consumption in time between two samplings, uses the averages of each input parameters between the sampling periods, and an exponential fish weight trajectory in time. Our analysis showed that both methods gave nearly identical results for the consumption rates levels observed, the variability of the parameters, and the time period covered. To further test the effect of the mathematical formulation on the estimates of consumption rates using the radioisotope approach, we adapted the Rowan and Rasmussen

model (1996) to a linear growth model. This procedure allowed us to test the critique of He and Stewart (1997) regarding the exponential growth model used by Rowan and Rasmussen (1996) in relation to the time scale of modelling. As pointed out by He and Stewart (1997), the use of an exponential growth rate model may overly simplify the growth process at the time scale of a year. The new equation we developed assuming a linear growth model is (see Appendix 1 for the mathematical demonstration):

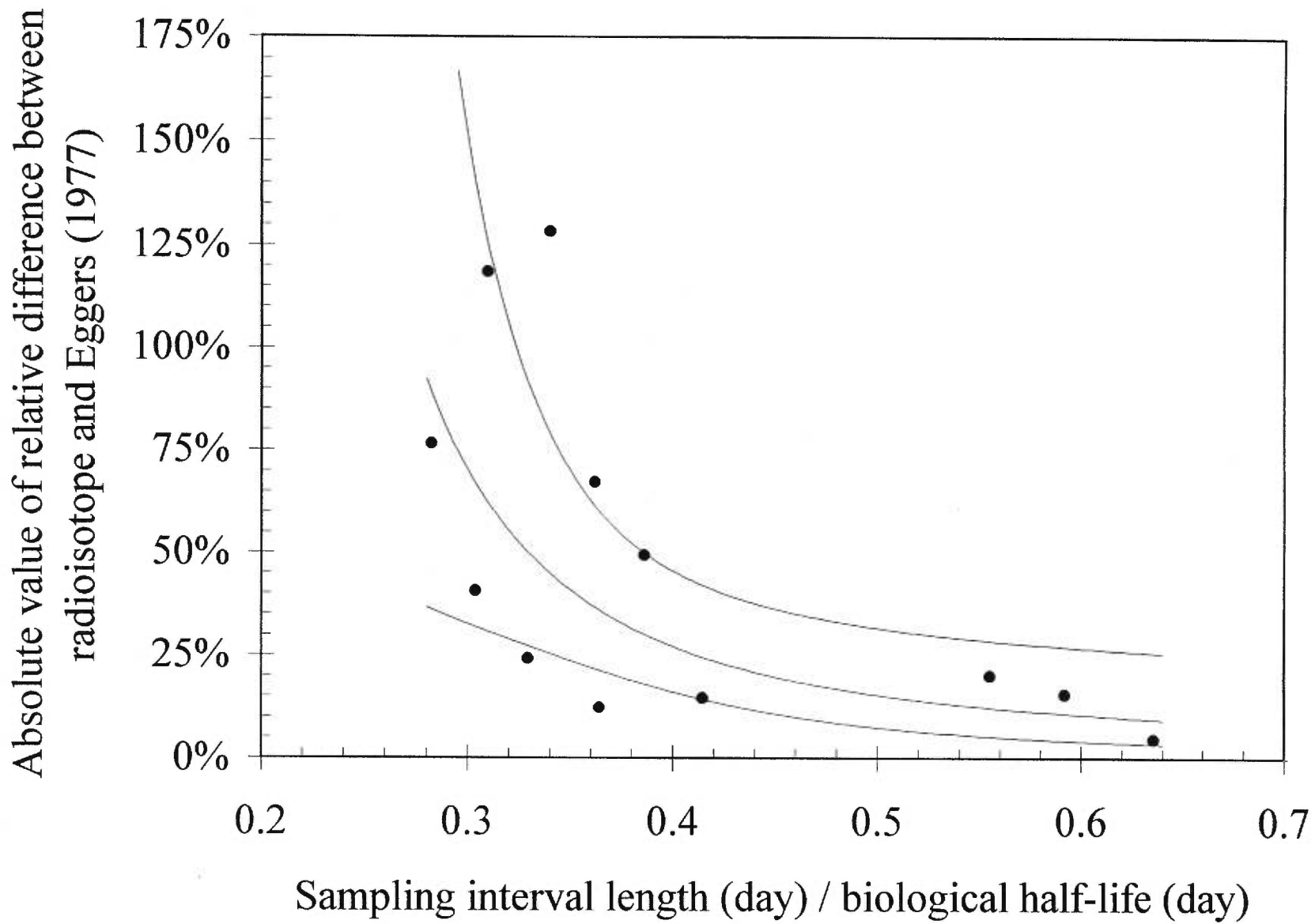
$$(9) \quad D_L = \frac{(Q_t - Q_0 \cdot e^{-E \cdot t}) \cdot E^2}{\alpha \cdot [^{137}\text{Cs}]_d \cdot (E \cdot G_1 \cdot t + (E \cdot w_0 - G_1) \cdot (1 - e^{-E \cdot t}))}$$

where the parameters are the same as the formula (7) except for  $G_1$  which is the growth rate ( $\text{g wet} \cdot \text{day}^{-1}$ ) between two sampling periods. We calculated new monthly and seasonal consumption rates using the linear growth radioisotope model (this study), and compared them with estimates obtained previously using the Rowan and Rasmussen model (1996). We observed that the relative difference between methods ranged from 0.2 to 3.2 %, indicating that the growth model used in the differential equation is not of great importance for a modelling time scale of less than 70 days (1/5 of a year).

Our study indicates that sampling interval has a strong influence on consumption rates estimates obtained using the radioisotope approach. Furthermore, by plotting the absolute value of the relative difference between approaches in relation with the ratio of the sampling interval length (SIL; day) to the biological half-life of  $^{137}\text{Cs}$  in fish ( $t_{1/2}$ ; day), we observed a significant statistical relationship (figure 6) of the form :

$$(10) \quad y = 0.0155 \cdot e^{1.14/x} \quad (r^2 = 0.54, p < 0.01, n = 12).$$

**Figure 6.** Absolute value of the relative difference between the radioisotope approach and the Eggers (1977) method in relation with the ratio of the sampling interval length to the biological half-life. The lines correspond to the fitted regression model (formula 10) and its 95 % confidence interval.



The biological half-life of a contaminant corresponds to the time required by the fish to eliminate half of its contaminant burden in absence of intake, and is linked to the elimination rate ( $E$ ; day<sup>-1</sup>) by the following formula:

$$(11) \quad t_{1/2} = \frac{\ln 2}{E}$$

Using the relationship (10), setting an absolute value of the difference between approaches of 20 % ( $y = 0.2$ ), we obtain a value  $x = 0.45$ . The value of 45 % represents the ratio of the sampling interval length to the biological half-life of the <sup>137</sup>Cs where the approach using <sup>137</sup>Cs as a tracer converges toward the approach based on the digestive tract content surveys. Therefore, our data suggest that the proper sampling interval length (SIL) for estimating average consumption rates of perch may be related to the biological half-life of the contaminant ( $t_{1/2}$ ) by the following equation:

$$(12) \quad \text{SIL} = 0.45 \cdot t_{1/2} \quad \text{or} \quad \text{SIL} = \frac{0.312}{E}$$

Because the consumption rate derived from a radioisotope turn-over rate is a kinetic process, we should let the time for that process to take place. For laboratory experiments where the contaminant biological half-life is evaluated, it is suggested that the duration of the experiment should be of the full length of the biological half-life (Forseth *et al.* 1998). Therefore, it appears reasonable that the same time scale idea could be applied to the estimation of the intake rate ( $I$ ; burden per unit of time) of the contaminant since the very basis of the contaminant kinetic is described by:

$$(13) \quad \frac{dQ}{dt} = I - E Q$$

where  $I$ , including consumption rate, is  $C \cdot [^{137}\text{Cs}]_d \cdot \infty$ . We believe that the 45 % ratio between the SIL and  $t_{1/2}$  is specific to our study since the radioactivity measurements did not reach 5 % analytical precision level, and thereby, introducing more uncertainty in our calculations.

The possibility to reach convergence between the two approaches suggests that reasonable consumption rates of yellow perch could be obtained using kinetic parameters derived from brown trout, and by extension the general elimination model of Rowan and Rasmussen (1995). Controversy about the elimination parameter is related to the possibility of obtaining a general model applicable to all fish species. Rowan and Rasmussen (1995, 1997) argued that radiocesium elimination rate is a simple and passive phenomena described by an allometric relationship of the weight and a temperature effect, independent of fish species. This interpretation differs from the position of Forseth *et al.* (1998) whereby the radiocesium elimination rate is represented as a metabolic related process, and local adaptation of fish metabolism to different temperature regimes may appear. These adaptations could lead to potential significant differences among species, and even among populations of the same species. In the present study, temperatures recorded were not statistically different in the three lakes, suggesting that they belong to the same population of lake thermal regime. Therefore, a difference in the elimination rate between populations based on the criteria of temperature is not expected in our study.

The analytical precision of the gamma spectrometry method to evaluate the radioactivity of our samples represented a limitation to the radioisotope approach. An

important attribute of the gamma spectrometry method is that the analytical precision (often expressed as a coefficient of variation;  $\text{standard error} \cdot \text{mean}^{-1}$ ; %) is a function of the recorded net physical degradation (Bq; degradation per second) of the radioisotope. Therefore, at trace levels (Bq · unit of weight) large amounts of material may be required. Forseth *et al.* (1992) suggested that the radioisotope approach should be used in systems where  $^{137}\text{Cs}$  concentration levels are at least  $100 \text{ Bq} \cdot \text{kg}^{-1}$  wet weight in fish and their prey in order to obtain an analytical precision of 5 % on radioactivity measurements. However, in our studied systems, fish tissues and diet presented  $^{137}\text{Cs}$  concentration well below the recommendation of Forseth *et al.* (1992), and the analytical precision of 5 % on radioactivity measurements was not obtained. To face that problem, we adopted the strategy of pooling fish per age class and sampling period, making gamma measurements for long periods of time (up to 48 hours) and accepting an analytical precision of 5 % to 10 % for fish tissues and 10 % to 15 % for fish diet. Another solution adopted was to use a relatively large number of fish (median value of 41) to covert the among-individual biological variability of  $^{137}\text{Cs}$  concentration in fish tissues and diet. This strategy allows to reduce the standard error associated with estimates since our calculations were based on the average fish of a particular class. Ugedal *et al.* (1995) observed among-individual variation in tissue concentrations of 39 % (coefficient of variation =  $\text{standard deviation} \cdot \text{mean}^{-1}$ ) for an arctic char population and 31 % (c.v.) for a brown trout population, and suggested that c.v. should be smaller for a determined subgroup of the population (e.g. age class). Håkanson (1999), based on the observation of 41 lakes, suggested a general c.v. value of 22 % for lake fish. In our study, the c.v. used for the calculation of the confidence intervals was arbitrarily fixed at a conservative value of 25 % for fish  $^{137}\text{Cs}$  concentration. For fish diet  $^{137}\text{Cs}$  concentration,

a c.v. value of 20 % was used since we expected that the c.v. value could decrease towards lower trophic levels of food chains (Håkanson 1999). However, it is possible that the c.v. values of  $^{137}\text{Cs}$  concentration for the fish we sampled could be even smaller because of the steady-state conditions prevailing in these lakes, contrasting from the post-Chernobyl incident conditions (Ugedal *et al.* 1995, Håkanson 1999).

The radioisotope approach to estimate fish consumption rate of small fish in systems where the  $^{137}\text{Cs}$  is found at trace levels is limited by the radioactivity measurements of the diet. In our study, the protocol described by Forseth *et al.* (1992) to estimate the assimilated  $^{137}\text{Cs}$  concentration ( $A_j$ ) could not be applied. They suggested estimating  $A_j$  by adding the contribution of each prey item. This strategy implies a radioactivity measurement on each prey type and requires an amount of material greater than what could be sampled in 48 hours in our studied systems. We adopted the strategy of pooling all digestive tract content per age class and sampling period and realized radioactivity measurements on the pooled diet in order to have more material (Rowan and Rasmussen 1996). On the other hand, Monte-Carlo simulations (10 000 runs) suggested that a total standard error of the diet up to 20 % (combining biological variability and analytical precision, related to the mean) does not have major impact on the standard error of the consumption rate estimated by the Rowan and Rasmussen method (1996) on a 70 days simulation length (Gingras and Boisclair, unpublished data). Our work represents a corroboration of the radioisotope approach using  $^{137}\text{Cs}$  to estimate consumption rates in systems where the  $^{137}\text{Cs}$  is found at trace levels.



## **ACKNOWLEDGEMENTS**

We thank Hugo Asselin, Chantal Vis, Marie-Noëlle Chouinard, Mélanie Duquette, Marie-Hélène Forget, Nathalie Gaudreau, Guillaume Rivest, and Marc Trudel for their help in the field, in the laboratory, and for the review of the manuscript. Funding for this research was provided by a NSERC, FCAR-Nouveau chercheur, and a FCAR-équipe research grants to Daniel Boisclair. Jérôme Gingras was supported by postgraduate scholarships from FCAR and La Fondation J.A. Paulhus.

**REFERENCES**

- Aubin-Horth, N., Gingras, J. and Boisclair, D. 1999. Comparison of activity rates of yellow perch (*Perca flavescens* Mitchill) from populations of contrasting growth rates using underwater video-observations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 1122-1132.
- Boisclair, D., and Leggett, W. C. 1988. An *in situ* experimental evaluation of the Elliott and Persson and the Eggers models for estimating fish daily ration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 138-145.
- Boisclair, D., and Leggett, W.C. 1989a. Among-population variability of fish growth: I. Influence of the quantity of food consumed. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 457-467.
- Boisclair, D., and Leggett, W.C. 1989b. The importance of activity in bioenergetics model applied to actively foraging fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 457-467.
- Davis, J.J., and Foster, R. F. 1958. Bioaccumulation of radioisotopes through aquatic food chains. *Ecology* 39: 530-535.
- Derrick, W.R., and Grossman, S.I. 1987. A first course in differential equations with applications, 3<sup>rd</sup> ed. West Publishing Compagny. 358 pp.
- Eggers, D.M. 1977. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. *J. Fish. Board Can.* 34: 290-294.
- Elliott, J. M., and Persson, L. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Anim. Ecol.* 47: 977-990.
- Forseth, T., Jonsson, B., Næumann, R., and Ugedal, O. 1992. Radioisotope method for estimating food consumption by brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1328-1335.

- Forseth, T., Ugedal, O., and Jonsson, B. 1994. The energy budget, niche shift, reproduction and growth in a population of arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *J. Anim. Ecol.* 63: 116-126.
- Forseth, T., Ugedal, O., and Johnson, B. 1998. Radiocaesium elimination in fish: variation among and within species. *J. Appl. Ecol.* 35: 847-856.
- Gallegos, A. F., and Whicker, F. W. 1971. Radiocesium retention by rainbow trout as affected by temperature and weight. *Radionuclides in Ecosystems* (Ed. D.J. Nelson), pp. 361-371. U.S. AEC Report CONF-710501-P1, Washington D.C.
- Gauthier, S., and Boisclair, D. 1997. The energetic implication of diel onshore-offshore migration by dace (*Phoxinus eos* x *P. neogaeus*) in a small oligotrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1996-2006.
- He, J., and Stewart, D.J. 1997. Comment - Measuring the bioenergetic cost of fish activity in situ using a globally dispersed radiotracer ( $^{137}\text{Cs}$ ). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1953-1954.
- Håkanson, L. 1999. A compilation of empirical data and variations in data concerning radiocesium in water, sediments and fish in European lakes after Chernobyl. *J. Environ. Radioactivity.* 44: 21-42.
- Hakonson, T.E., Gallegos, A.F., and Whicker, F. W. 1975. Cesium kinetics data for estimating food consumption rates of trout. *Health Phys.* 29: 301-306.
- Hayward, R.S., and 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.

- Jonsson, B., Forseth, T., and Ugedal, O. 1999. Chernobyl radioactivity persists in fish. *Nature*. 400(6743):417.
- Kevern, N.R. 1966. Feeding rate of carp estimated by radioisotopic method. *Trans. Am. Fish. Soc.* 95: 363-371.
- Kolehmainen, S.E. 1974. Daily feeding rates of bluegill (*Lepomis macrochirus*) determined by a refined radioisotope method. *J. Fish Res. Board Can.* 31: 67-74.
- LeCren, E. 1947. The determination of the age and growth of the perch (*Perca fluviatilis* L.) from the opercular bone. *J. Anim. Ecol.* 16: 188-204.
- Medvedev, Z. A. 1994. Chernobyl: eight years after. *TREE*. 9(10): 369-371.
- Persson, L. 1979. The effects of temperature and different food organisms on the rate of gastric evacuation in perch (*Perca fluviatilis*). *Freshwater Biol.* 9: 99-104.
- Rowan, D.J., and Rasmussen, J.B. 1994. Bioaccumulation of radiocesium by fish: influence of physico-chemical factors and trophic structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2388-2410.
- Rowan, D.J., and Rasmussen, J.B. 1995. The elimination of radiocaesium from fish. *J. of Appl. Ecol.* 32: 739-744.
- Rowan, D.J., and Rasmussen, J.B. 1996. Measuring the bioenergetic cost of fish activity in situ using a globally dispersed radiotracer ( $^{137}\text{Cs}$ ). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 734-745.
- Rowan, D.J., and Rasmussen, J.B. 1997. Reply - Measuring the bioenergetic cost of fish activity in situ using a globally dispersed radiotracer ( $^{137}\text{Cs}$ ). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1955-1956.

- SAS Institute Inc. 1989. *SAS/OR user's guide*, Version 6, First Edition, Cary, NC: SAS Institute Inc. 747 pp.
- Schindler, D.E., and Aby, A.E. 1997. Stoichiometry of fishes and their prey: implications for nutrient recycling. *Ecology* 78(6): 1816-1831.
- Sokal, R. R., and Rohlf, F. J. 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. 3<sup>rd</sup> ed. W. H. Freeman and company, New-York. 887 pp.
- Thomann, R.V. 1981. Equilibrium model of fate of microcontaminants in diverse aquatic food chains. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 280-296.
- Trudel, M., and Boisclair, D. 1993. An *in situ* evaluation of the day-to-day variation in the quantity of food consumed by fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 2157-2165.
- Tucker, S. and J.B. Rasmussen. 1999. Using <sup>137</sup>Cs to measure and compare bioenergetic budgets of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in the field. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 875-887.
- Ugedal, O., Forseth, T., and Jonsson, B. 1992. Effects of temperature and body size on radiocaesium retention in brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biol.* 28: 165-171.
- Ugedal, O., Forseth, T., Jonsson, B., and Njastad, O. 1995. Sources of variation in radiocaesium levels between individual fish from a Chernobyl contaminated Norwegian lake. *J. Appl. Ecol.* 32: 352-361.
- Ugedal, O., Forseth, T., and Jonsson, B. 1997. A functional model of radiocesium turnover in brown trout. *Ecol. Monogr.* 7(3): 1002-1016.

## CONCLUSION

Afin d'estimer les taux de consommation de la perchaude en milieu naturel, nous avons comparé l'approche radio-isotopique du  $^{137}\text{Cs}$  avec l'approche basée sur le taux de remplacement du contenu du tractus digestif (CDT). De plus, nous avons comparé deux méthodes radio-isotopiques utilisant le  $^{137}\text{Cs}$ , soit le modèle de Forseth *et al.* (1992) et celui de Rowan et Rasmussen (1996). Leur comparaison a démontré leur équivalence selon l'échelle temporelle étudiée et en fonction des paramètres de calculs couverts par notre étude. Nos données suggèrent que la validité des taux de consommation basés sur l'approche radio-isotopique du  $^{137}\text{Cs}$  comporte un aspect temporel. Les conditions spécifiques de notre étude suggèrent une convergence entre l'approche radio-isotopique et l'approche du CTD lorsque l'intervalle de temps entre les deux échantillonnages couvre 70 jours.

## FORMULATION MATHÉMATIQUE DE LA MODÉLISATION

La formulation mathématique de la dynamique du césium pour évaluer les taux de consommation des poissons diffère d'un auteur à l'autre en fonction des prémisses de base retenues (Davis and Foster 1958, Kevers 1966, Kolehmainen 1974, Hakonson *et al.* 1975, Forseth *et al.* 1992, Rowan and Rasmussen 1996).

Dans cette étude, nous avons comparé le modèle de Forseth *et al.* (1992; méthode à court terme) avec le modèle de Rowan et Rasmussen (1996). Essentiellement, la différence entre les modèles réside dans la façon dont la variabilité temporelle est traitée dans la modélisation. La méthode de Forseth *et al.* (1992) est basée sur des calculs journaliers et

tient compte de la variabilité temporelle des paramètres en assumant une trajectoire linéaire des paramètres entre les dates d'échantillonnage. La méthode de Rowan et Rasmussen (1996), intégrant directement le taux de consommation moyen entre deux échantillonnages, utilise la moyenne de chacun des paramètres de calculs entre les deux périodes d'échantillonnage et assume une trajectoire exponentielle de la masse du poisson. Nos résultats ont démontré l'équivalence des deux méthodes pour les valeurs de taux de consommation observées, pour la variabilité temporelle des paramètres de calculs couverte par notre étude et la durée de nos modélisations.

Afin de poursuivre notre étude des effets de la formulation mathématique sur les estimés de taux de consommation par l'approche radio-isotopique, nous avons transformé le modèle de Rowan et Rasmussen (1996) en remplaçant le modèle de croissance exponentiel par un modèle de croissance linéaire. Nous avons ainsi vérifié la critique de He et Stewart (1997) envers l'utilisation d'une croissance exponentielle par Rowan et Rasmussen (1996). La démonstration du modèle de croissance linéaire est présentée en annexe 1 et la formule est la suivante:

$$(9) \quad D_L = \frac{(Q_t - Q_0 \cdot e^{-E \cdot t}) \cdot E^2}{\alpha \cdot [^{137}\text{Cs}]_d \cdot (E \cdot G_1 \cdot t + (E \cdot w_0 - G_1) \cdot (1 - e^{-E \cdot t}))}$$

où la description des paramètres est la même qu'à la formule (7) à l'exception de  $G_1$  qui représente le taux de croissance moyen entre deux périodes d'échantillonnage ( $\text{g humide} \cdot \text{jour}^{-1}$ ). La différence relative entre le modèle de croissance linéaire (cette étude) et le modèle de Rowan et Rasmussen (1996) varia de 0,2 % à 3,2 % ( $r^2 = 1$ ;  $p < 0,001$ ;  $n = 12$ ), ce qui suggère fortement que le modèle de croissance inclus dans l'équation différentielle de

base ne représente pas une problématique majeure pour une période de modélisation couvrant 70 jours ou moins, quelle que soit la trajectoire de croissance observée.

Il est important de souligner que les conclusions tirées de notre étude ne concernent pas les estimés de taux de consommation annuels obtenus par deux échantillonnages (Tucker et Rasmussen 1999) ou les estimés de rations quotidiennes impliquant des séries temporelles des paramètres de calculs (méthode à long terme de Forseth *et al.* 1992).

#### COMPARAISON ENTRE LES APPROCHES RADIO-ISOTOPIQUE ET DU CDT, ASPECTS TEMPORELS

Dans cette étude effectuée sur la perchaude, le coefficient d'assimilation et le taux d'élimination du  $^{137}\text{Cs}$  ont été estimés à partir d'expériences impliquant principalement la truite brune. La stratégie de corroboration retenue pour juger de l'approche radio-isotopique pour estimer les taux de consommation a été une comparaison avec une méthode indépendante et reconnue basée sur le taux de remplacement du CDT. L'estimation du taux de remplacement implique des mesures directes et répétées du CDT, et l'évaluation *in situ* du taux d'évacuation du CDT. L'approche basée sur le taux de remplacement du CDT évalue la consommation sur la période de temps couvrant l'échantillonnage et est ainsi ponctuelle dans le temps. Notre échantillonnage, couvrant 48 heures, ajoute ainsi de la robustesse aux estimés de taux de consommation. D'autre part, l'approche radio-isotopique intègre la consommation moyenne entre deux périodes d'échantillonnage.

Nos résultats suggèrent que la convergence entre les approches, le test de corroboration, soit fonction de la période de temps écoulé entre les deux échantillonnages. A une échelle temporelle d'un mois, nous avons observé une large étendue de la différence



relative entre les deux approches (jusqu'à 130 %), alors que cette différence a atteint au maximum 20 % à l'échelle des 70 jours. De plus, nous avons observé une relation statistique significative entre la valeur absolue de la différence relative entre les deux approches ( $y$ ; %) et le ratio ( $x$ ) entre l'intervalle de temps entre les deux périodes d'échantillonnage et la demi-vie biologique du  $^{137}\text{Cs}$  dans les poissons ( $t_{1/2}$ ). Cette relation est de la forme (figure 6):

$$(10) \quad y = 0,0155 \cdot e^{1,14/x} \quad (r^2 = 0,54; p < 0,01; n = 12).$$

La demi-vie biologique du contaminant correspond au temps requis par le poisson pour éliminer la moitié du contaminant en absence d'apport de contaminant, et est reliée au taux d'élimination ( $E$ ; jour<sup>-1</sup>) par la formule suivante:

$$(11) \quad t_{1/2} = \frac{\ln 2}{E}$$

Utilisant la relation empirique (10), posant une valeur absolue de la différence entre les approches de 20 % ( $y = 0,20$ ), nous obtenons une valeur  $x = 0,45$ . Cette constante de 45 % représente donc le ratio, de l'intervalle de temps entre deux échantillonnages sur la demi-vie biologique pour lequel l'approche basée sur le taux de remplacement du CDT converge vers l'approche radio-isotopique dans les conditions couvertes par notre étude. Ainsi, notre analyse suggère que l'intervalle de temps adéquat entre deux échantillonnages (SIL; jour) pour estimer le taux de consommation des poissons à partir d'un contaminant est fonction de la demi-vie biologique de ce contaminant ( $t_{1/2}$ ; jour) et, dans notre étude, prend la forme suivante:

$$(12) \quad \text{SIL} = 0,45 \cdot t_{1/2} \quad \text{ou} \quad \text{SIL} = \frac{0,312}{E}$$

L'approche radio-isotopique pour estimer le taux de consommation utilise la dynamique du taux de remplacement du contaminant. Notre analyse suggère qu'il convient de laisser cette dynamique se réaliser afin d'obtenir des taux de consommation juste. En effet, il est suggéré lors des études en laboratoire visant à estimer le taux d'élimination d'un contaminant, que l'expérience couvre au minimum une période de temps équivalente à la demi-vie biologique du contaminant (Forseth *et al.* 1998). Ainsi, il semble raisonnable qu'un principe similaire s'applique lors de l'estimation *in situ* du taux d'apport du contaminant (I; teneur par unité de temps) puisque la base de la modélisation de la dynamique du contaminant est:

$$(13) \quad \frac{dQ}{dt} = I - E Q$$

où I inclus le taux de consommation ( $I = C \cdot [^{137}\text{Cs}]_d \cdot \infty$ ). Toutefois, le ratio de 45 % entre SIL et  $t_{1/2}$  est spécifique aux conditions de notre étude, le  $^{137}\text{Cs}$  étant présent à l'état de traces et les calculs étant réalisés sur le poisson moyen de la classe d'âge.

#### **RELATION ENTRE LE COEFFICIENT D'ASSIMILATION DU $^{137}\text{Cs}$ ET LE TAUX D'ÉVACUATION DU CDT**

Nous avons observé que le taux d'évacuation du CDT (R) variait selon une tendance saisonnière et en fonction de nos estimés d'assimilation du  $^{137}\text{Cs}$  lorsque la tendance saisonnière est gardée constante. La relation empirique entre R, le coefficient d'assimilation du  $^{137}\text{Cs}$  ( $\infty$ ) et le mois (M; codé selon juin = 1, juillet = 2 et août = 3) est ( $F_{2,12} = 11,63$ ;  $p < 0,01$ ;  $n = 15$ ;  $SE_{\text{est}} = 0,30$ ):

$$(14) \quad \ln R = 1,60 \alpha + 0,43 M - 4,33 \quad R^2 = 0,66$$

où  $r^2_{M \ln R, \alpha} = 0,61$  ( $p < 0,01$ ),  $r^2_{\alpha \ln R, M} = 0,29$  ( $p < 0,05$ ) et  $r^2_{\alpha M} = 0,00$  ( $p > 0,05$ ). La tendance saisonnière de nos estimés *in situ* de R n'est pas reliée à la température de l'eau ou la masse du poisson. Si cette tendance saisonnière avait été reliée à un changement de la diète, nous aurions observé une corrélation significative entre le paramètre R et le paramètre  $\alpha$ , lequel est calculé directement à partir des pourcentages volumétriques de chacun des types de proie. De plus, la diète des perchaudes fut relativement stable au cours de notre étude (tableau 2). Nos observations suggèrent que cette tendance saisonnière de R soit reliée à une modification saisonnière du métabolisme de la perchaude (Kåras 1990, Guppy et Withers 1999). Le taux d'évacuation du contenu du tractus digestif étant un paramètre difficile à modéliser (He et Wurtsbaugh 1993), les expériences visant sa modélisation nécessitent un protocole expérimental rigoureux.

Cette intéressante, mais faible ( $r^2_{\alpha \ln R, M} = 0,29$ ), relation entre R et  $\alpha$  fut observée de façon similaire par Kevern (1966) lors d'une étude sur la carpe (*Cyprinus sp.*). Kevern a étudié le coefficient d'assimilation du césium entre les algues et la carpe pour deux températures expérimentales (12,5 et 20 °C). Il fut observé que le coefficient d'assimilation du césium entre les algues et la carpe était le même aux deux températures. Toutefois, le temps de passage du bol alimentaire à travers le tractus digestif du poisson était de 37 heures à 12,5 °C et 22 heures à 20 °C. Le temps de passage du bol alimentaire dans le tractus digestif représente l'inverse du taux d'évacuation du CTD selon un modèle linéaire d'évacuation. Ainsi, Kevern a conclu que le taux d'assimilation (assimilation par unité de temps) était proportionnel au taux d'évacuation du CTD décrit par un modèle linéaire, ce

qui suggère que le coefficient d'assimilation soit une propriété du type de proie (Kolehmainen 1974, Forseth *et al.* 1992) et non du taux d'évacuation lui-même.

Ainsi, contrairement aux expériences de Kevern (1966) où un seul type de proie est utilisé, les taux d'évacuation mesurés dans notre étude sont obtenus pour des diètes mixtes, composées de différents types de proies, et variables d'une expérience à l'autre. Le taux d'évacuation du CDT et l'assimilation du  $^{137}\text{Cs}$  seraient deux propriétés de la diète, expliquant la corrélation observée. Donc un type de proie présentant un taux d'évacuation lent chez le poisson serait corrélé à un coefficient d'assimilation du césium plus faible, sans relation causale entre les deux paramètres.

L'assimilation contribue grandement aux incertitudes des estimés des taux de consommation (Rowan and Rasmussen 1996, Tucker and Rasmussen 1999) et aux incertitudes des modélisations de la dynamique du césium radioactif dans les poissons d'eau douce (Ugedal *et al.* 1997). Ainsi, des expériences sont requises afin de déterminer les caractéristiques des proies affectant leur digestibilité par les poissons, lesquelles affectent simultanément les taux d'évacuation du CTD et l'assimilation du césium.

#### **EMPRUNTS INTER-ESPÈCES DES PARAMÈTRES DÉCRIVANT LA DYNAMIQUE DU $^{137}\text{Cs}$**

La possibilité d'obtenir une convergence entre les approches testées suggère que l'emprunt des paramètres décrivant la dynamique du césium chez la truite brune, et par extension le modèle général d'élimination de Rowan et Rasmussen (1995), permettent d'obtenir des estimés convenables de taux de consommation pour la perchaude.

La nature de la controverse entourant le paramètre d'élimination du césium concerne la possibilité d'obtenir un modèle applicable à un grand nombre d'espèces. Rowan and

Rasmussen (1995, 1997) ont suggéré que l'élimination du césium soit un phénomène simple et passif décrit par une relation allométrique de la masse et présentant un effet de la température, indépendamment de l'espèce considérée. Cette interprétation diffère de celle de Ugedal *et al.* (1992) et Forseth *et al.* (1998) où l'élimination du césium est décrit comme un phénomène lié au taux métabolique, lequel peut présenter des adaptations locales en regard au régime thermique de l'habitat du poisson. Ces adaptations du métabolisme pourraient faire émerger des différences significatives du taux d'élimination du césium entre les espèces de poisson, et même entre des populations d'une même espèce (Forseth *et al.* 1998).

Les températures observées dans les trois lacs de cette étude ne présentaient pas de différences significatives, suggérant qu'ils appartiennent à la même population de régime thermique. Ainsi, une différence dans le taux d'élimination du césium basé sur le critère de régimes thermiques différents n'est pas attendue. Il est important de souligner que les modèles radio-isotopiques utilisant le  $^{137}\text{Cs}$  sont peu sensibles à de faibles variations du taux d'élimination du  $^{137}\text{Cs}$  (Rowan et Rasmussen 1996), ce qui pourrait atténuer l'effet potentiel de faibles différences de ce paramètre entre des populations d'une même espèce.

#### **PRÉCISION ANALYTIQUE DES MESURES DE RADIOACTIVITÉ**

La précision analytique de la spectrométrie gamma pour estimer la radioactivité de nos échantillons s'est avérée être un aspect limitant de l'approche radio-isotopique du  $^{137}\text{Cs}$ . En spectrométrie gamma, la précision analytique (souvent exprimée comme un coefficient de variation; écart-type de la moyenne  $\cdot$  moyenne<sup>-1</sup> ; %) est fonction du nombre net de désintégrations captées (Bq; désintégration  $\cdot$  seconde<sup>-1</sup>). Ainsi, lorsque le traceur radioactif

est à l'état de traces, des quantités importantes de matière peuvent être nécessaires. Forseth *et al.* (1992) ont suggéré que l'approche radio-isotopique soit utilisée dans des systèmes où les tissus de poissons et de proies présentent des concentrations en  $^{137}\text{Cs}$  de l'ordre de  $100 \text{ Bq} \cdot \text{Kg}^{-1}$  humides, de plus faibles concentrations ne permettant pas d'obtenir une précision analytique de 5 % sur les mesures de radioactivité. Toutefois, dans les systèmes couverts par notre étude, les tissus de poissons et de proies présentaient des concentrations en  $^{137}\text{Cs}$  inférieures d'un ordre de grandeur aux concentrations suggérés par les travaux de Forseth *et al.* (1992) et la précision analytique de 5 % n'a pu être atteinte de façon générale. Pour faire face à ce problème, nous avons adopté la stratégie de grouper les poissons par classe d'âge et par période d'échantillonnage, de réaliser les mesures de radioactivité des tissus groupés sur de longues périodes de temps (jusqu'à 48 heures), et d'accepter des erreurs analytiques de 5 % à 10 % pour les tissus de poissons et de 10 % à 15 % pour les tissus des proies. De plus, nous avons utilisé un nombre médian de 41 poissons dans nos analyses afin de couvrir la variabilité biologique inter-individuelle de la concentration de  $^{137}\text{Cs}$ . Cette approche permet de diminuer l'écart-type de la moyenne sur nos mesures de concentration en  $^{137}\text{Cs}$  puisque notre étude porte sur le poisson moyen de la classe d'âge. Ugedal *et al.* (1995) ont observé une variation inter-individuelle de 39 % pour la concentration de  $^{137}\text{Cs}$  (c.v.; écart-type  $\cdot$  moyenne<sup>-1</sup>) dans une population d'omble arctique et de 31 % dans une population de truite brune, tout en suggérant que les c.v. observés soient plus petits pour des sous-groupes de la population (par exemple, une classe d'âge). Håkanson (1999) a suggéré qu'un c.v. de 22 % puisse représenter une excellente approximation pour les poissons d'eau douce. Dans notre étude, le c.v. de la variabilité inter-individuelle de la concentration en  $^{137}\text{Cs}$ , utilisé dans

le calcul des intervalles de confiance, a arbitrairement été fixé à une valeur conservatrice de 25 % pour les tissus de poissons et de 20 % pour la diète des poissons.

De façon plus précise, nous avons observé que l'approche radio-isotopique pour estimer les taux de consommation des petits poissons dans des milieux où le  $^{137}\text{Cs}$  est présent à l'état de traces est principalement limitée par la détermination de la radioactivité dans les proies. Dans notre étude, le protocole décrit par Forseth *et al.* (1992) pour estimer la concentration en  $^{137}\text{Cs}$  assimilée par les poissons ( $A_j$ ) n'a pu être appliqué. Ces auteurs ont suggéré d'estimer  $A_j$  en additionnant la contribution de chaque type de proies. Cette stratégie implique de réaliser des mesures de radioactivité sur chacun des types de proie et requiert une quantité de matière supérieure à ce qu'il pouvait être récolté en une période d'échantillonnage de 48 heures. Nous avons adopté la stratégie décrite par Rowan et Rasmussen (1996) consistant à grouper les contenus stomacaux par classe d'âge de poissons et par période d'échantillonnage et d'effectuer les mesures de radioactivité sur les tissus groupés afin d'avoir plus de matière. De plus, nous avons réalisé des simulations de Monte-Carlo (10 000 itérations) dont les résultats suggèrent qu'un écart-type de la moyenne sur la diète jusqu'à 20 % (combinant la variabilité biologique et la précision analytique, relative à la moyenne) n'ait pas d'impact majeur sur l'écart-type de la moyenne associé aux estimés de la consommation (modèle de Rowan et Rasmussen simulé pour une période de 70 jours; Gingras et Boisclair, données non-publiées).

En sommes, nos travaux représentent une corroboration de l'approche radio-isotopique du  $^{137}\text{Cs}$  afin d'estimer les taux de consommation des poissons dans des systèmes où le  $^{137}\text{Cs}$  est présent à l'état de traces. Nos analyses suggèrent cependant des stratégies

d'échantillonnages prudentes dans des systèmes où le traceur radioactif présente de faibles concentrations.



## PERSPECTIVES

La nature empirique de la corroboration de l'approche du  $^{137}\text{Cs}$  pour estimer la consommation de la perchaude présentée dans ce travail a comme conséquence qu'il ne s'agit pas d'une démonstration 1) de la validité des formulations mathématiques testées pour toutes les situations naturelles pouvant survenir et 2) de la légitimité de l'emprunt des paramètres de la truite brune pour toutes les espèces de poissons d'eau douce.

L'approche de corroboration présentée dans ce travail ne pourrait être appliquée à des populations de poissons piscivores ou simplement à des populations de poissons présentant de faibles densités naturelles. En effet, l'approche basée sur le taux de remplacement du CTD requiert un effort d'échantillonnage important pour couvrir la variabilité inter-individuelle, les cycles journaliers d'alimentation et les variations inter-journalières potentielles.

Toutefois, les expériences en laboratoire demeurent la meilleure stratégie de validation d'emprunts inter-espèces de paramètres fonctionnels tant que l'on ne peut rejeter l'hypothèse d'une différence significative entre les espèces. Ces stratégies de corroboration ne devraient pas être perçues comme des investissements vains de temps. De fausses prémisses de recherche peuvent conduire à des années de recherche erronée lesquelles représentent des investissements de temps et de ressources beaucoup plus importants. Ces stratégies de corroboration devraient plutôt être perçues comme des stratégies rigoureuses en vue de mener nos activités scientifiques vers une écologie exacte, précise et complète (*sensu* Grubb et Whittaker 1988). La modélisation radio-isotopique peut représenter un outil puissant pour l'écologie appliquée afin de réaliser des bilans énergétiques réalistes ou pour décrire adéquatement la dynamique des contaminants dans les milieux naturels.

## RÉFÉRENCES

- Aubin-Horth, N., Gingras, J., et Boisclair D. 1999. Comparison of activity rates of yellow perch (*Perca flavescens* Mitchill) from populations of contrasting growth rates using underwater video-observations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 1122-1132.
- Bajkov, A. 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural condition. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 65: 288-298.
- Boisclair, D., et Leggett, W. C.. 1988. An *in situ* experimental evaluation of the Elliott and Persson and the Eggers models for estimating fish daily ration. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45: 138-145.
- Boisclair, D., et Leggett, W.C. 1989a. Among-population variability of fish growth: I. Influence of the quantity of food consumed. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 457-467.
- Boisclair, D., et Leggett, W.C. 1989b. The importance of activity in bioenergetics model applied to actively foraging fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1859-1867.
- Boisclair, D., et Rasmussen, J. 1996. Empirical analysis of the influence of environmental variables associated with lake eutrophication on perch growth, consumption, and activity rates. *Ann. Zool. Fennici* 33: 507-515.
- Davis, J.J., et Foster, R. F. 1958. Bioaccumulation of radioisotopes through aquatic food chains. *Ecology* 39: 530-535.
- Derrick, W.R., et Grossman, S.I. 1987. A first course in differential equations with applications, 3<sup>rd</sup> ed. West Publishing Compagny. 358 pp.
- Eggers, D.M. 1977. Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. *J. Fish. Board Can.* 34: 290-294.

- Elliott, J. M., et Persson, L. 1978. The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Anim. Ecol.* 47: 977-990.
- Forseth, T., Jonsson, B., Næumann, R., et Ugedal, O. 1992. Radioisotope method for estimating food consumption by brown trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49: 1328-1335.
- Forseth, T., Ugedal, O., et Jonsson, B. 1994. The energy budget, niche shift, reproduction and growth in a population of arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *J. Anim. Ecol.* 63: 116-126.
- Forseth, T., Ugedal, O., et Johnson, B. 1998. Radiocaesium elimination in fish: variation among and within species. *J. Appl. Ecol.* 35: 847-856.
- Gallegos, A. F., et Whicker, F. W. 1971. Radiocesium retention by rainbow trout as affected by temperature and weight. *Radionuclides in Ecosystems* (Ed. D.J. Nelson), pp. 361-371. U.S. AEC Report CONF-710501-P1, Washington D.C.
- Gauthier, S., et Boisclair, D. 1997. The energetic implication of diel onshore-offshore migration by dace (*Phoxinus eos* x *P. neogaeus*) in a small oligotrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1996-2006.
- Grubb, P.J., et Whittaker, J.B. 1998. Toward a more exact ecology. British Ecological Society and Blackwell scientific publications. pages 1-29.
- Guppy, M., et Withers, P. 1999. Metabolic depression in animals: physiological perspectives and biochemical generalizations. *Biol. Rev.* 74: 1-40.

- He, J., et Stewart, D.J. 1997. Comment - Measuring the bioenergetic cost of fish activity in situ using a globally dispersed radiotracer ( $^{137}\text{Cs}$ ). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1953-1954.
- Håkanson, L. 1999. A compilation of empirical data and variations in data concerning radiocesium in water, sediments and fish in European lakes after Chernobyl. *J. Environ. Radioactivity.* 44: 21-42.
- Hakonson, T.E., Gallegos, A.F., et Whicker, F. W. 1975. Cesium kinetics data for estimating food consumption rates of trout. *Health Phys.* 29: 301-306.
- 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.
- He, E., et Wurtsbaugh, W.A. 1993. An empirical model of gastric evacuation rates for fish and an analysis of digestion in piscivorous brown trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* 122: 717-730.
- Jonsson, B., Forseth, T., et Ugedal, O. 1999. Chernobyl radioactivity persists in fish. *Nature.* 400(6743):417.
- Káras, P. 1990. Seasonal changes in growth and standard metabolic rate of juvenile perch, *Perca fluviatilis* L. *J. Fish Biol.* 37: 913-920.
- Kevern, N.R. 1966. Feeding rate of carp estimated by radioisotopic method. *Trans. Am. Fish. Soc.* 95: 363-371.
- Kolehmainen, S.E. 1974. Daily feeding rates of bluegill (*Lepomis macrochirus*) determined by a refined radioisotope method. *J. Fish Res. Board Can.* 31: 67-74.

- LeCren, E. 1947. The determination of the age and growth of the perch (*Perca fluviatilis* L.) from the opercular bone. *J. Anim. Ecol.* 16: 188-204.
- Medvedev, Z. A. 1994. Chernobyl: eight years after. *TREE*. 9(10): 369-371.
- Persson, L. 1979. The effects of temperature and different food organisms on the rate of gastric evacuation in perch (*Perca fluviatilis*). *Freshwater Biol.* 9: 99-104.
- Reinfelder, J.R., Fisher, N.S., Luoma, S.N., Nichols, et Wang. W.-X. 1998. Trace element trophic transfer in aquatic organisms: A critique of the kinetic model approach. *Sci Tot Environ.* 219: 117-135.
- Rowan, D.J., et Rasmussen, J.B. 1994. Bioaccumulation of radiocesium by fish: influence of physico-chemical factors and trophic structure. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 51: 2388-2410.
- Rowan, D.J., et Rasmussen, J.B. 1995. The elimination of radiocaesium from fish. *J. of Appl. Ecol.* 32: 739-744.
- Rowan, D.J., et Rasmussen, J.B. 1996. Measuring the bioenergetic cost of fish activity in situ using a globally dispersed radiotracer ( $^{137}\text{Cs}$ ). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 53: 734-745.
- Rowan, D.J., et Rasmussen, J.B. 1997. Reply - Measuring the bioenergetic cost of fish activity in situ using a globally dispersed radiotracer ( $^{137}\text{Cs}$ ). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1955-1956.
- SAS Institute Inc. 1989. *SAS/OR user's guide*, Version 6, First Edition, Cary, NC: SAS Institute Inc. 747 pp.

- Schindler, D.E., et Aby, A.E. 1997. Stoichiometry of fishes and their prey: implications for nutrient recycling. *Ecology* 78(6): 1816-1831.
- Sokal, R. R., et Rohlf, F. J. 1995. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. 3<sup>rd</sup> ed. W. H. Freeman and company, New-York. 887 pp.
- Thomann, R.V. 1981. Equilibrium model of fate of microcontaminants in diverse aquatic food chains. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 280-296.
- Trudel, M., et Boisclair, D. 1993. An *in situ* evaluation of the day-to-day variation in the quantity of food consumed by fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50: 2157-2165.
- Tucker, S., et J.B. Rasmussen. 1999. Using <sup>137</sup>Cs to measure and compare bioenergetic budgets of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in the field. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 875-887.
- Ugedal, O., Forseth, T., et Jonsson, B. 1992. Effects of temperature and body size on radiocaesium retention in brown trout, *Salmo trutta*. *Freshwater Biol.* 28: 165-171.
- Ugedal, O., Forseth, T., Jonsson, B., et Njastad, O. 1995. Sources of variation in radiocaesium levels between individual fish from a Chernobyl contaminated Norwegian lake. *J. Appl. Eco.* 32: 352-361.
- Ugedal, O., Forseth, T., et Jonsson, B. 1997. A functional model of radiocesium turnover in brown trout. *Ecol. Monogr.* 7(3): 1002-1016.

## ANNEXE 1

The  $^{137}\text{Cs}$  mass balance described by Rowan and Rasmussen (1996; formula 3; considering the physical decay ( $k$ ) negligible compared to the elimination rate ( $E$ )) is:

$$(1) \quad \frac{dQ}{dt} = \alpha \cdot [^{137}\text{Cs}]_d \cdot C \cdot w - E \cdot Q$$

where  $Q$  is the fish  $^{137}\text{Cs}$  body burden (Bq),  $\alpha$  is the assimilation efficiency (fraction),  $[^{137}\text{Cs}]_d$  is the diet  $^{137}\text{Cs}$  concentration ( $\text{Bq} \cdot \text{g dry}^{-1}$ ),  $C$  is the relative consumption rate ( $\text{g dry} \cdot \text{g wet}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ ),  $w$  is the fish weight ( $\text{g wet}$ ), and  $E$  is the  $^{137}\text{Cs}$  elimination rate ( $\text{Bq} \cdot \text{Bq}^{-1} \cdot \text{day}^{-1}$ ). For simplification,

$$(2) \quad \text{RDI} = \alpha \cdot [^{137}\text{Cs}]_d \cdot C.$$

Assuming a linear trajectory of the fish weight in time,

$$(3) \quad w = G_1 \cdot t + w_0$$

where  $G_1$  is the growth rate ( $\text{g wet} \cdot \text{day}^{-1}$ ; first derivative of (3)), and  $w_0$  is the initial fish weight ( $\text{g wet}$ ).

After proper rearrangement of equations (1), (2) and (3), we have:

$$(4) \quad \frac{dQ}{dt} + E \cdot Q = \text{RDI} \cdot (G_1 \cdot t + w_0)$$

where the integration factor is  $e^{E \cdot t}$  and the solution takes the form of:

$$(5) \quad Q \cdot e^{E \cdot t} = \text{RDI} \cdot \int (G_1 \cdot t + w_0) \cdot e^{E \cdot t} \cdot dt + Ct_1$$

(Derrick and Grossman 1987) where  $C_{t_1}$  is an integration constant. Integrating in regards of  $t$  and rearranging, we obtain:

$$(6) \quad Q = \frac{RDI}{E^2} \cdot (E \cdot (G_1 \cdot t + w_0) - G_1) + C_{t_2} \cdot e^{-E \cdot t}$$

where  $C_{t_2}$  is an integration constant. Posing the initial condition  $Q(0) = Q_0$ , we obtain:

$$(7) \quad C_{t_2} = Q_0 - \frac{RDI}{E^2} \cdot (E \cdot w_0 - G_1).$$

Taking equation (6), substituting  $C_{t_2}$  (7), posing  $Q(t) = Q_t$ , we obtain:

$$(8) \quad Q_t = \frac{RDI}{E^2} \cdot (E \cdot (G_1 \cdot t + w_0) - G) + \left( Q_0 - \frac{RDI}{E^2} \cdot (E \cdot w_0 - G_1) \right) \cdot e^{-E \cdot t}$$

Rearranging,

$$(9) \quad RDI = \frac{(Q_t - Q_0 \cdot e^{-E \cdot t}) \cdot E^2}{E \cdot G \cdot t + (E \cdot w_0 - G_1) \cdot (1 - e^{-E \cdot t})}$$

Because  $RDI = \alpha \cdot [^{137}\text{Cs}]_d \cdot C$  (2), the specific consumption rate of fish assuming a linear growth model is:

$$(10) \quad C = \frac{(Q_t - Q_0 \cdot e^{-E \cdot t}) \cdot E^2}{\alpha \cdot [^{137}\text{Cs}]_d \cdot (E \cdot G_1 \cdot t + (E \cdot w_0 - G_1) \cdot (1 - e^{-E \cdot t}))}$$

The formula is not valid if, 1) spawning occurs during the period of modelling because of the  $^{137}\text{Cs}$  burden lost to the gonads, 2) the physical decay ( $k$ ) of  $^{137}\text{Cs}$  becomes significantly important compared to the elimination rate ( $E$ ) and 3) the parameters assumed to be constant ( $C$ ,  $E$ ,  $\alpha$ ,  $[^{137}\text{Cs}]_d$  and  $G$ ) present important variations in function of the time scale



of modelling. If  $k$  becomes significantly important compared to  $E$ , then  $E$  could be replaced by  $E + k$ .