

Université de Montréal

**Conséquences de l'acclimatation à différents régimes
thermiques sur les taux métaboliques standards des
tacons du saumon de l'Atlantique (*Salmo salar*)**

par

David Beauregard

Département de sciences biologiques

Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des arts et des sciences
en vue de l'obtention du grade de Maître
en sciences biologiques

juin, 2012

© David Beauregard, 2012

Université de Montréal
Faculté des études supérieures et postdoctorales

Ce mémoire intitulé :

Conséquences de l'acclimatation à différents régimes thermiques sur les taux métaboliques standards des tacons du saumon de l'Atlantique (*Salmo salar*)

Présenté par :
David Beauregard

évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Jean-François Pflieger
président-rapporteur

Daniel Boisclair
directeur de recherche

Eva Enders
co-directeur

James Grant
membre du jury

Résumé

Les poissons vivant au sein d'une rivière sont soumis à des variations circadiennes de température pouvant influencer la croissance, la digestion et le métabolisme standard. Les modèles bioénergétiques utilisant les fonctions métaboliques pour déterminer la croissance d'un poisson ont souvent été élaborés avec des poissons acclimatés à des températures constantes. Ces modèles pourraient sous-estimer l'énergie dépensée par un poisson soumis à des températures fluctuantes. En utilisant la respirométrie par débit intermittent, les objectifs de ce travail étaient : (1) de quantifier les différences entre les taux métaboliques standards de poissons acclimatés à une température constante ($20.2\text{ °C} \pm 0.5\text{ °C}$) et à des fluctuations circadiennes de température ($19.8\text{ °C} \pm 2.0\text{ °C}$; $19.5\text{ °C} \pm 3.0\text{ °C}$) et (2) comparer deux méthodologies pour calculer les taux métaboliques standards de poissons sujets aux fluctuations circadiennes de températures : respirométrie (a) en température constante ou (b) en température fluctuante.

Les poissons acclimatés à des fluctuations circadiennes de température ont des taux métaboliques standards plus élevés que des poissons acclimatés à une température constante. À $20.2\text{ °C} \pm 0.5\text{ °C}$, les taux métabolique standards ont été de 25% à 32% plus bas pour des poissons maintenus à une température constante que pour des poissons gardés sous des fluctuations circadiennes de température. Les méthodologies utilisées pour estimer les taux métaboliques standards de poissons sujets aux fluctuations de température offrent des résultats similaires.

Mots-clés : consommation d'oxygène, fluctuation circadienne, métabolisme standard, modèles bioénergétique, régime thermique, température, respirométrie par débit intermittent, *Salmo salar*, saumon de l'Atlantique.

Abstract

Fish that inhabits river are subjected to circadian fluctuations in water temperature. These fluctuations can influence growth, digestion and metabolic processes. Bioenergetic models are traditionally modeled using data recorded from fish kept at constant water temperatures. These models could underestimate the energy spent by fish subjected to fluctuating temperatures. Thus, with intermittent-flow respirometry, the objectives of this study were to: (1) quantify the differences between standard metabolic rates of fish acclimatized to a constant temperature ($20.2\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$) and two circadian fluctuating temperatures ($19.8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.0\text{ }^{\circ}\text{C}$; $19.5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 3.0\text{ }^{\circ}\text{C}$) and (2) compare two methodology for calculate standard metabolic rates of fish subjected to circadian fluctuating temperatures: intermittent-flow respirometry with (a) constant temperature or (b) fluctuating temperatures.

Fish held at circadian fluctuating temperatures have higher standard metabolic rates than fish acclimatized to a constant temperature. At $20.2\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$, standard metabolic rates was 25% to 32% lower for fish held at constant temperature than for fish held under circadian fluctuations. However, results of the two different strategies used to calculate standard metabolic rates of fish subjected to circadian fluctuating temperatures did not differ.

Keywords: Atlantic salmon, circadian fluctuating temperature, oxygen consumption, intermittent-flow respirometry, *Salmo Salar*, standard metabolism, temperature, thermal regime.

Table des matières

Page titre.....	i
Identification du jury.....	ii
Résumé.....	iii
Abstract.....	iv
Table des matières.....	v
Liste des tableaux.....	vi
Liste des figures.....	vii
Liste des abréviations.....	viii
Citations.....	x
Remerciements.....	xi
Introduction générale.....	1
1.1 Contexte et problématique.....	1
1.2 Le saumon d'Atlantique.....	4
1.3 Modèles bioénergétiques.....	7
1.4 Fluctuations circadiennes de température.....	11
1.5 Respirométrie.....	12
1.6 Objectifs de recherche.....	15
Consequences of circadian fluctuations of water temperature on the standard metabolic rate of Atlantic salmon parrs (<i>Salmo salar</i> L.).....	17
Introduction.....	18
Materials and methods.....	21
Results.....	33
Discussion.....	39
Acknowledgments.....	43
Conclusion générale.....	44
Références bibliographiques.....	xii

Liste des tableaux

Table I: Arbitrary thermal stress index presumed to be imposed on fish subjected to the different treatments.....	27
Table II: Description of the fish (ranges of fish mass, length, and Fulton's condition factor) used to conduct the respirometry experiments for each treatment.....	30
Table III: Standard metabolic rate (SMR; mg O ₂ /h) models developed under the five treatments, and the three thermal regimes. M is fish mass (g wet blotted mass).....	37

Liste des figures

Figure 1: Schematic representation of the respirometer.....	24
Figure 2: Example of the oxygen concentration variation in the respirometer during the ‘open’ and ‘close’ phases of the intermittent-flow respirometry.....	28
Figure 3: Respiration rates of an 8.0 g Atlantic salmon parr acclimated to a mean fluctuation thermal regime and measured during a constant temperature respirometry experiment.....	32
Figure 4: Daily range of water temperature experienced by fish in the holding tanks over the duration of the experiment under, a) the constant, b) the mean fluctuation, and c) the maximum fluctuation thermal regimes.....	34
Figure 5: Relationships between standard metabolic rate and fish mass for the five treatments.....	36
Figure 6: Intercepts of the relationships between standard metabolic rate and fish mass for the five treatments.....	38

Liste des abréviations

a	coefficient de consommation d'oxygène
ANCOVA	analyse de covariance
ANOVA	analyse de variance
b	constante.
B	masse
BOD	consommation d'oxygène par les bactéries
c	coefficient de température
C	consommation de nourriture
cm	centimètre
cm/s	centimètre/seconde
°C	degré Celsius
$\Delta[O_2]$	taux de consommation d'oxygène
F	énergie perdue dans la défécation
g	gramme
h	heure
K	facteur de condition de Fulton
l	litre
L	longueur du poisson à la fourche
M	énergie perdue dans le métabolisme général
mm	millimètre
m ³	mètre cube
mg	milligramme
min	minute
O ₂	dioxygène
p	probabilité
P	croissance
R	quantité de nourriture ingérée

R_o	consommation d'oxygène
t	temps
S_A	énergie d'activité ou métabolisme actif
SDA	énergie de digestion ou métabolisme d'action dynamique
SMR	taux métabolique standard
T	température
U	énergie perdue dans l'excrétion
V	volume

« Just because you fail once, doesn't mean you're gonna fail at everything. Keep trying, hold on, and always, always, always believe in yourself, because if you don't, then who will, sweetie? So keep your head high, keep your chin up, and most importantly, keep smiling, because life's a beautiful thing and there's so much to smile about.»

Marilyn Monroe

« Notre nature tout entière est action, la pensée est un acte à l'état germinal, les émotions sont l'énergie des actes, le corps en est le moyen. »

Auteur inconnu

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier mon directeur de recherche, Daniel Boisclair, pour la confiance qu'il m'a témoignée en acceptant de me confier ce projet de recherche, permettant ainsi pour moi un retour aux études après plus de quatre ans loin du milieu de la recherche. Je le remercie aussi pour l'aide qu'il m'a apportée et le temps qu'il m'a consacré tout le long de mon cheminement. Je remercie aussi ma codirectrice Eva Enders pour les conseils et les propositions qu'elle a apportés, sans qui le projet ne serait pas du tout ce qu'il a été. Ses commentaires constructifs et pleins de bon sens m'auront été indispensables. Je remercie James Grant et Jean-François Pflieger d'avoir accepté de faire parti du comité d'évaluation de ce mémoire.

Je remercie tout mes collègues de laboratoire pour votre énergie, vos passions, vos rires, votre présence, votre aide inconditionnelle et votre appui, cela autant lors des moments clés de ma maîtrise, que durant les journées de travail « normal » au laboratoire. Je remercie mes aides de terrain : Perrine Puyberthier, Antoine Cavina, Quentin Foucault pour leur excellent travail pendant l'été de terrain. Je remercie Serge Higgins, Jean-Christophe Therrien et Isabelle Langlois-Parissé, employés du laboratoire régional des sciences aquatiques (LARSA) de l'Université Laval, pour s'être si bien occupé de mes sujets de recherches et d'avoir toujours eu une oreille attentive aux besoins spécifiques de cette expérience. Je remercie René Isabel, du ministère des ressources naturelles et de la faune, qui a partagé son savoir sur la rivière Ouelle, et m'a fourni des renseignements essentiels pour capturer et transporter les tacons du saumon Atlantique. Je remercie Denis Chabot, Tillman Benfey et Pierre Magnan pour m'avoir prêté du matériel qui ont été essentiels à la bonne marche de mon expérimentation. Je remercie Michel Lapointe, Normand Bergeron, Rick Cunjak et aux personnes membres du projet Ouranos pour leurs aides, commentaires et suggestions essentiels à différents moment de mon cheminement.

Je salue les nombreuses personnes qui ont croisés mon chemin au courant de cette maîtrise pour les précieux moments partagés. Finalement, je remercie du plus profond de mon cœur mes amis(es) et les membres de ma famille : Francine, André, Julie et Martine.

Introduction générale

1.1 Contexte et problématique

Le réchauffement du système climatique est sans équivoque (IPPC 2007). Selon les différents modèles climatiques élaborés dans cette étude, la température de surface du globe est susceptible d'augmenter de 1.1 °C à 6.4 °C au cours du XXI^e siècle (IPPC 2007). Cette augmentation de la température de la surface amènera des modifications importantes des écosystèmes, et affectera les organismes vivants au sein de ces écosystèmes (Vitousek 1994; Hughes 2000; Root *et al.* 2003; Genner *et al.* 2004). Les services écologiques rendus par les écosystèmes pourraient alors être affectés (IPPC 2007; Millenium Ecosystem Assessment 2005). Les écosystèmes d'eaux douces, tel que les lacs et les rivières, fournissent des services écologiques très importants pour l'homme. Parmi ces services écologiques notons : l'approvisionnement en eau potable et en nourriture, la régularisation des processus climatiques, des loisirs et autres valeurs bénéfiques (Millenium Ecosystem Assessment 2005; PNUD 2006; World Health Organization 2008; UNESCO 2009).

La dépendance de l'homme aux écosystèmes d'eaux douces amène une pression grandissante sur les différents services écologiques que ces écosystèmes offrent. Les écosystèmes d'eaux douces subissent déjà de nombreuses dégradations dues aux activités anthropiques liées à leur utilisation. Le réchauffement climatique (IPPC 2007) et les barrages hydroélectriques (Olden et Naiman 2010) vont modifier de façon importante le débit et la structure thermique des rivières (Olden et Naiman 2010). La déforestation des bassins versants et le développement de l'agriculture vont amener une augmentation de la température de l'eau, une augmentation du ruissellement, une augmentation de la quantité des sédiments, des nutriments et des polluants au sein des rivières (Brown et Kryger 1970;

Wall *et al.* 1982; Beschta et Taylor 1988). Les rejets d'eaux des centrales thermiques et nucléaires peuvent aussi modifier thermiquement le milieu aquatique (Langford 1990). L'extraction d'eau pour des besoins domestiques ou l'agriculture, l'introduction d'espèces exotiques, la pollution chimique, la perte d'habitats et la sédimentation ne sont que quelques autres exemples amenant à une dégradation des milieux aquatiques d'eau douce (National Research Council 2004). Ces modifications s'ajouteront à un milieu qui possède une hétérogénéité spatiale et temporelle complexe.

Une rivière connaît des variations circadiennes et annuelles du débit et des régimes thermiques qui peuvent être de source naturelle ou anthropique (Constantz *et al.* 1994, Caissie *et al.* 2005). La température de l'eau est contrôlée par le volume et la température de l'eau souterraine et de surface, par la radiation solaire et par la température de l'air (Caissie *et al.* 2005). Plus l'eau est soumise à la radiation solaire et plus le débit de l'eau est faible, plus la température de l'eau fluctue (Brown et Krygier 1970; Vannote et Sweeney 1980; Schlosser 1990; Caissie *et al.* 2005; Caissie 2006). Les fluctuations circadiennes peuvent être de 1 °C à plus de 15 °C (Brown et Krygier 1970; Constantz *et al.* 1994; Johnson 2004). Les variations saisonnières et circadiennes de la température de l'eau influencent les communautés aquatiques (Vannote *et al.* 1980; Rooney et Kalff 2000; Schindler 2001; Daufresne *et al.* 2003) et plus particulièrement, la communauté ichthyologique (Fry et Hart 1948; Renolds et Castellin 1979; Elliott et Hurley 2003; Caissie 2006). La température influence, entre autres, l'utilisation de l'habitat par le poisson (Reynolds et Casterlin 1979b; Vannote *et al.* 1980; Torgensen *et al.* 1999), la croissance (Elliott 1991; Elliott et Hurley 1997), les fonctions métaboliques (Elliott 1976) et

l'alimentation (Elliott et Persson 1978). Plusieurs études ont déjà démontré l'impact sur la faune ichtyologique des changements thermiques dus à plusieurs causes : les changements climatiques (Lehtonen 1996; Magnuson *et al.* 1997; Rand *et al.* 2006); les barrages hydroélectriques (Flodmark *et al.* 2004; Geist *et al.* 2009); l'utilisation des terres sur un bassin versant (Brown et Kryger 1970; Meehan 1991; Murphy et Meehan 1999; Jonhson et John 2000) et les centrales thermiques et nucléaires (Spigarelli *et al.* 1982; Jensen 2003). De plus, plusieurs études ont démontré l'impact (positif ou négatif) des variations de température sur la croissance des poissons (Hokanson *et al.* 1977; Flodmark *et al.* 2004; Meeuwig *et al.* 2004; Imholt *et al.* 2011).

À cause de ces fluctuations de température, les températures ressenties par les poissons d'une espèce donnée peuvent excéder celles qu'ils préfèrent, diminuant la quantité et la qualité des habitats pour cette espèce (Rahel *et al.* 1996). Mohseni *et al.* (2003) ont déterminé que l'impact du réchauffement climatique va mener à une diminution de 36% de la quantité d'habitats thermiques favorables pour les poissons d'eaux froides, une diminution de 15% pour les poissons d'eaux tièdes, et une augmentation de 31% pour les poissons d'eaux chaudes. Les salmonidés, considérés comme des poissons d'eaux froides, sont soumis à un stress thermique lorsque les températures de l'eau approchent ou excèdent les niveaux de tolérance de l'espèce (Torgensen *et al.* 1999; Hardewig *et al.* 2004; Cunjak *et al.* 2005; Sutton *et al.* 2007). Un stress thermique a un impact significatif au niveau physiologique et biochimique pour un poisson (Hardewig *et al.* 2004; Breau *et al.* 2011). À l'extrême, un stress thermique peut être mortel (Elliott 1991). Afin d'éviter ce stress thermique, les salmonidés tels que la truite brune (*Salmo trutta*) (Kaya *et al.* 1977), le

saumon d'Atlantique (*Salmo salar*) (Gibson 1993, Cunjak *et al.* 2005), le saumon Coho (*Oncorhynchus kisutch*), le saumon Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*), et la truite Arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) (Sutton *et al.* 2007) utilisent des refuges thermiques.

Les refuges thermiques sont des anomalies thermiques au sein des rivières qui peuvent protéger les communautés biotiques contre des températures extrêmes (Sedell *et al.* 1990). Ils sont classifiés en différentes catégories : 1- tributaires froids (*coldwater tributaries*); 2- mouilles profondes (*deep pools*); 3- eaux de ruissellement (*lateral seeps*); et 4- alcôves froides (*cold alcoves*) (Ebersole *et al.* 2003). Ces refuges thermiques jouent un rôle essentiel dans la persistance des salmonidés au sein de rivières pouvant avoir des températures amenant un stress thermique (Torgensen *et al.* 1999). Par exemple, la présence de refuges thermiques permet à la rivière Ouelle/La Grande d'avoir une population de saumon d'Atlantique en santé malgré des fluctuations circadiennes de température pouvant atteindre 10 °C et des maximums de température pouvant dépasser les 30 °C (Jeong *et al.* 2012). Le saumon d'Atlantique a été observé utilisant des refuges thermiques au sein d'une rivière lorsque la température de l'eau dépassait 23 °C (Cunjak *et al.* 1993; Breau *et al.* 2007). Le saumon d'Atlantique est une espèce connue pour croître dans des rivières ayant plusieurs régimes thermiques et pour faire face à une grande variabilité thermique et de débit lors de ses séjours en rivière (Elliott *et al.* 1998), ce qui en fait un modèle d'étude adéquat dans le cadre de la présente étude.

1.2 Le saumon d'Atlantique

Le saumon d'Atlantique est une espèce anadrome. De façon générale, on la retrouve dans des rivières claires, froides et bien oxygénées, possédant des substrats de gravier, de

caillou et de roche. Les adultes se reproduisent au sein de leurs rivières natales. Les œufs sont pondus à l'automne et éclosent au printemps. Les alevins (période de 1 an) et les tacons (*parr*) (période allant de 1 à 8 ans, plus souvent de 2 à 4 ans) restent au sein de la rivière (Kletmetsen *et al.* 2003). Lorsqu'ils deviennent saumoneaux (*smolt*), normalement entre 127 et 152 mm de longueur, ils migrent vers la mer pour continuer de croître dans l'océan (COSEWIG 2010). Après 1 à 3 ans, les adultes reviennent en rivière pour s'accoupler.

Les habitats dulcicoles utilisés par le saumon d'Atlantique sont divers. Les adultes ont besoin de mouilles (*pools*) lorsqu'ils reviennent en rivière et déposent leurs œufs sur des lits de gravier avec un substrat bien aéré par un débit constant en eau. Les alevins ont besoin de zones peu profondes caractérisées par un débit faible. Les juvéniles utilisent les seuils (*riffles*) comme habitat afin de se nourrir des invertébrés qui dérivent dans le courant (Bardonnnet et Baglinière 2000). Les deux principales variables expliquant le positionnement des tacons au sein de la rivière sont la vitesse de courant et la profondeur (Girard *et al.* 2004). Les tacons du saumon d'Atlantique préfèrent des vitesses entre 6 et 48 cm/s et une profondeur entre 20 et 39 cm (Girard *et al.* 2004). En plus de ces deux facteurs, Armstrong *et al.* (2003) ont identifié plus de 13 facteurs abiotiques et 16 facteurs biotiques pouvant influencer le choix de l'habitat par le saumon au sein de la rivière. La température est considérée comme un des facteurs abiotiques importants influençant le choix d'habitat.

Plusieurs études ont été effectuées pour comprendre le métabolisme et la croissance du saumon. Jensen (2003) a déterminé que la température optimale de croissance est de 14.7 °C, Elliott et Hurley (1997) la situent à 16 °C, Javaid et Anderson (1967) à 17 °C,

Jonsson *et al.* (2001) entre 16 °C et 20 °C suivant la rivière d'où proviennent les poissons, et Forseth *et al.* (2001) entre 18 °C et 19 °C. Similairement, la température létale ultime, considérée comme la température à laquelle l'espèce ne peut pas survivre plus de 10 min, a été située par Garside (1973) à 27.8 °C, mais Elliott (1991) a déterminé que cette valeur est 33 °C. Elliott (1991) a déterminé que la température létale incipiente, considérée comme la température à laquelle l'espèce ne peut pas survivre plus de 7 jours, est 27.8 °C. La température limite haute de croissance est située à 22.5 °C (Elliott 1991; Elliott et Hurley 1997). La température optimale pour se nourrir est estimée entre 19 °C et 21 °C selon Jonsson *et al.* (2001) alors que Forseth *et al.* (2001) l'estiment entre 19.5 °C et 19.8 °C. Les limites de température pour se nourrir se situent autour de 7.0 °C pour la limite basse et 22.5 °C pour la limite haute (Elliott 1991). Gibson (1993) estime que la limite basse pour que le saumon se nourrisse est autour de 3.8 °C.

Les modifications des régimes thermiques dans les rivières dues aux facteurs anthropiques sont une des raisons avancées pour expliquer le déclin de l'abondance du saumon d'Atlantique dans l'est du Canada et des États-Unis (National Research Council 2004; COSEWIG 2011). Le saumon d'Atlantique est disparu du 2/3 de sa distribution au États-Unis, passant d'une estimation proche d'un demi-million d'individus au début du XIX^{ième} siècle à moins de 1 100 en 2001 (National Research Council 2004) et 11 des 16 sous-populations du Canada évaluées sont considérées à risque par le COSEWIG (2011). Ce déclin pourrait avoir plusieurs causes: construction de barrages, pollution, pluies acides, assèchement des cours d'eau, surpêche, altération des conditions physiques océaniques et dulcicoles, aquaculture intensive et autres (Parrish *et al.* 1998). Malgré la diminution des

populations du saumon d'Atlantique, elle reste une espèce à haute valeur commerciale. La valeur économique du saumon d'Atlantique sauvage en 2010 au Canada est estimée à 255 millions de dollars et permet de supporter 3 872 emplois à temps plein (Garder-Pinfold Consulting Economist Ltd. 2011). La protection, la restauration et la gestion des habitats du saumon d'Atlantique sont nécessaires pour s'assurer de la pérennité de l'espèce. Il est aussi important de comprendre la dynamique de la population et des réseaux trophiques reliés au saumon d'Atlantique. Finalement, les connaissances de l'impact des températures sur la survie et la croissance du saumon doivent être améliorées. L'un des moyens pour répondre à ces différentes questions sont l'utilisation des modèles bioénergétiques (Hansen *et al.* 1993; Faush 1984).

1.3 Modèles bioénergétiques

La bioénergétique est une discipline étudiant le partitionnement de l'énergie chez les organismes vivants et les systèmes biologiques à partir des principes de la thermodynamique (Enders et Scruton 2006). La prémisse de base est que l'animal est un vase clos et que toute l'énergie acquise par la consommation sera utilisée dans différents budgets énergétiques (Winberg 1956). L'énergie acquise peut être utilisée pour les besoins métaboliques, la reproduction, la croissance de l'individu ou évacuée sous forme de déchet (Cho *et al.* 1982). Même si les premiers essais pour étudier la respiration des poissons ont été réalisés par Humbolt et Provençal en 1811, Ivlev est considéré comme un des premiers scientifiques à développer la bioénergétique pour les poissons entre 1939 et 1961 (Ivlev 1961; Elliott 1976) et Winberg (1956) est considéré comme étant le premier à proposer le modèle bioénergétique :

$$0.8R=P+M \quad \text{eq.1}$$

où **R** est la quantité de nourriture ingérée, **P** est la croissance en masse et **M** est la dépense énergétique pour le métabolisme. Il estimait la perte d'énergie par défécation et excrétion à 20%. Déjà on connaissait l'influence de la masse et de la température sur ce modèle bioénergétique selon les formules suivantes (Winberg 1956):

$$f(T)=e^{c*T} \quad \text{eq.2}$$

$$f(B)=aB^b \quad \text{eq.3}$$

où **T** est la température, **c** est le coefficient de température, **a** est le coefficient de consommation d'oxygène pour 1 g de masse mouillée de poisson, **B** est la masse et **b** est une constante. Elliott (1976) a démontré que la quantité d'énergie dépensée pour la défécation et l'excrétion varie en fonction de la quantité de nourriture ingérée et de la température de l'eau. Ensuite, Kitchell *et al.* (1977) ont reformulé et développé le modèle afin de créer le modèle Wisconsin où l'effet de la température et de la masse sont directement intégrés à la formule:

$$\delta B/B \delta t = C - (M+F+U) \quad \text{eq.4}$$

où **B** est la masse du poisson, **t** est le temps, **C** est la quantité d'énergie acquise par la consommation de nourriture, **M** est l'énergie dépensée dans le métabolisme, **F** est l'énergie perdue dans la défécation et **U** est l'énergie perdue par l'excrétion. Il est à noter que cette formule est une version simplifiée de la formule complète développée dans l'article de Kitchell *et al.* (1977) et cet article devrait être consulté pour les personnes souhaitant une information complète et détaillée. Les processus métaboliques **M** constituent une large proportion du budget énergétique et peuvent être divisées en trois catégories: 1-

métabolisme standard (**SMR**), qui correspond à l'énergie requise par l'organisme à jeun, en état de repos, sans activité de nage spontanée; 2- énergie de digestion (**SDA**), aussi appelé métabolisme d'action dynamique, qui correspond à l'énergie utilisée pour tout le processus de digestion; et 3- le métabolisme actif (**S_A**), correspondant à l'énergie utilisée pour se déplacer (Enders et Scruton 2005).

$$\mathbf{M=SMR+SDA+S_A} \qquad \mathbf{eq.5}$$

Les modèles bioénergétiques ont en soi plusieurs limitations. La fiabilité des modèles bioénergétiques dépend de la précision des estimations de chacune des composantes. Une mauvaise estimation peut avoir des conséquences sur la précision de la prédiction (Ney 1993; Chipps et Wahl 2008). Dans le modèle élaboré par Kitchell *et al.* (1977), il y a environ 30 paramètres physiologiques différents à estimer, chacun amenant sa part d'erreur potentielle (Hansen *et al.* 1993). Étant donné le grand nombre de paramètres physiologiques à évaluer et la difficulté à les obtenir, on a souvent recours à des méthodes indirectes qui présentent leurs propres problèmes: 1- l'extrapolation des fonctions allométriques; 2-l'utilisation de données provenant d'espèces apparentées; 3-l'utilisation d'un multiplicateur constant sur les coûts énergétiques du métabolisme d'activité; 4-une estimation parfois inadéquate des variables externes; et 5-l'utilisation de données provenant d'expérimentation en laboratoire plutôt que sur le terrain (Enders et Scruton 2006). Chacune de ces procédures peut mener à de mauvaises estimations des paramètres en raison des biais qu'elle peut introduire.

Actuellement, il n'existe aucun modèle bioénergétique complet permettant de modéliser l'effet des températures sur les taux métaboliques standards du saumon

d'Atlantique (Enders et Scruton 2005). Certaines études ont élaboré des modèles masse-SMR pour le saumon d'Atlantique (Higgins 1985; Wright 1991; McCarthy 2000; O'Connor *et al.* 2000; Maxime 2002). Toutefois, celles-ci ne couvrent qu'une gamme restreinte de masse ou qu'un stade de vie, et cela à une seule température. Faute de données suffisantes, des chercheurs s'intéressant au saumon d'Atlantique ont été obligés de prendre un modèle de taux métabolique standard d'une autre espèce de salmonidés pour pouvoir compléter l'étude (Enders *et al.* 2003). Puisque l'utilisation de paramètres dérivés d'espèces très apparentées pour prédire les taux métaboliques standards devrait être évitée au maximum (Trudel *et al.* 2005), les taux métaboliques standards déterminés dans le présent travail pourront aider à compléter les données déjà compilés par d'autres études.

De plus, les modèles bioénergétiques sont normalement créés à partir de données obtenues de poissons acclimatés à des températures constantes (e.g. *Salmo salar*, Forseth *et al.* 2001; *Salmo trutta*, Elliott *et al.* 1995; *Oncorhynchus mykiss*, Azevedo *et al.* 1998, Railsback et Rose 1999, Trudel et Welch 2005; *Oncorhynchus tshawytscha*, Stewart et Ibarra 1991; *Oncorhynchus nerka*, Beauchamp *et al.* 1989; *Salvelinus namaycush*, Stewart *et al.* 1983). Les modèles trouvés à partir des températures constantes peuvent ne pas représenter adéquatement la situation au sein d'un milieu où il y a une hétérogénéité thermique spatiale et temporelle telle que les fluctuations de température vécues au sein d'une rivière (Hokanson *et al.* 1977). De plus, peu d'études ont regardé l'impact des fluctuations de température sur un aspect spécifique des modèles bioénergétiques. Lyytikäinen et Jobling (1998) ont démontré un impact des fluctuations circadiennes de température de ± 1 °C sur le métabolisme de routine et l'excrétion par rapport à une

température constante. Mais actuellement, aucune information n'est disponible sur les effets des fluctuations circadiennes de températures sur les taux métaboliques standards. La présente étude s'est intéressée à cette question.

1.4 Fluctuations circadiennes de température

Pour quantifier cet effet, les taux métaboliques standards seront calculés à partir de tacons de saumons d'Atlantique acclimatés à trois différents régimes thermiques. Ces régimes ont été créés à partir des observations de température de la rivière Ouelle durant le mois d'août 2009 (N. Bergeron, INRS-ETE, Québec, données non publiées). Le premier régime thermique, appelé régime thermique constant, est un régime correspondant à l'approche traditionnelle utilisée pour calculer les taux métaboliques standards. Il s'agit d'une température de $20.2\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ et correspond à la moyenne de la température de la rivière. Le deuxième régime thermique, appelé régime thermique fluctuant moyen, correspond à la moyenne de fluctuation circadienne de la température, soit $19.8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.0\text{ }^{\circ}\text{C}$. Le troisième régime thermique, appelé régime thermique fluctuant maximal, correspond au maximum de la fluctuation circadienne de la température, soit $19.5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 3.0\text{ }^{\circ}\text{C}$. Afin de répliquer ces fluctuations dans les bassins de contention des poissons, les températures étaient changées à chaque quatre heures ($\pm 1\text{ }^{\circ}\text{C}$ pour le régime thermique fluctuant moyen et $\pm 1.8\text{ }^{\circ}\text{C}$ pour le régime thermique fluctuant maximal). Dans les deux régimes, la température était à son plus bas entre 4h00 et 8h00, alors qu'elle était à son plus haut entre 16h00 et 20h00. De plus, les températures dans les trois régimes thermiques étaient identiques à approximativement 10h00 et 22h00.

De plus, différentes stratégies ont été utilisées dans la phase expérimentale. La première stratégie, appelé stratégie de respirométrie en température constante, a été de calculer les taux métaboliques standards des poissons acclimatés aux trois régimes thermiques avec une température constante de $20.2\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Cela correspond à une approche traditionnelle de calcul des taux métaboliques standards. La deuxième stratégie, appelé stratégie de respirométrie en température fluctuante, a été de calculer les taux métaboliques standards des poissons acclimatés aux régimes thermiques fluctuants pendant que les températures fluctuaient. Les fluctuations de températures circadiennes durant la phase expérimentale ont été exactement les mêmes que les températures dans les bassins de contention (régime thermique fluctuant moyen : $19.8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ et maximal $19.5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 3.0\text{ }^{\circ}\text{C}$). Afin de comparer ces stratégies, il n'était possible que d'utiliser les données associées aux mêmes températures, soit $20.2\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$. Afin de calculer les taux métaboliques standards, la respirométrie a été la méthodologie utilisée dans cette expérience.

1.5 Respirométrie

Le principe de la respirométrie est de mesurer, à l'aide d'une sonde oxymétrique, la consommation d'oxygène d'un poisson placé dans un respiromètre pendant une période de temps variable. Les différences entre les méthodes de respirométrie sont les conditions dans lequel est placé le poisson dans le respiromètre et la façon de calculer la déplétion d'oxygène à l'intérieur du respiromètre. Il existe plusieurs méthodes de respirométrie, tel que la respirométrie par nage forcée (*forced swimming respirometry*) (Beamish *et al.* 1989; Schreck et Moyle 1990; Trudel et Welch 2005; Enders *et al.* 2006), la respirométrie fermée (*closed respirometry*) (Wiggs *et al.* 1989) et de la respirométrie par débit continu (*flow-*

through respirometry) (Higgins 1985; Seddiki *et al.* 1996; Cutts *et al.* 2002; Maxime 2002). Dans la recherche présentée ici, nous avons utilisé la respirométrie en débit intermittent (*intermittent-flow respirometry*) pour mesurer les taux métaboliques standards (Steffensen *et al.* 1984; Steffensen 1989; Herrmann et Enders 2000; Wright *et al.* 2001; Enders et Herrmann 2003; Hölker 2003; Seppänen *et al.* 2009; Breau *et al.* 2011).

Le respiromètre de la méthode de respirométrie par débit intermittent consiste en une chambre respirométrique où le poisson reste pendant l'expérience, une chambre pour la sonde oxymétrique afin de mesurer la concentration d'oxygène, et deux pompes (voir figure 1, p.32): une interne utilisée pour faire circuler l'eau à l'intérieur du respiromètre et une externe, fonctionnant de façon intermittente, utilisée pour amener de l'eau oxygénée à l'intérieur du respiromètre selon un cycle prédéterminé (Steffensen 1989). La respirométrie par débit intermittent a deux phases distinctes. La première phase, appelée phase fermée, a lieu lorsque la pompe externe est fermée, bloquant l'apport d'eau nouvellement oxygénée. La concentration d'oxygène diminue dans le respiromètre à cause de la consommation d'oxygène du poisson et des bactéries. La consommation d'oxygène est alors mesurée. La deuxième phase, appelée phase ouverte, commence lorsque la pompe externe fonctionne. De l'eau oxygénée est alors transférée dans le respiromètre, afin de remplacer l'eau présente dans le respiromètre. La vitesse de courant à l'intérieur du respiromètre doit être suffisamment lente pour éviter que le poisson soit en nage active, mais le poisson peut nager de façon spontanée. Le temps pour chaque phase va dépendre de la vitesse de déplétion de l'oxygène, qui va varier en fonction de la quantité d'eau à l'intérieur du respiromètre et de la consommation d'oxygène des organismes. Les cycles peuvent être de

3,5 minutes fermé/1,5 minutes ouvert (Herrmann et Enders 2000) à 15 minutes ouvert/15 minutes fermé (Claireaux et Lagardère 1999; Seppänen *et al.* 2009). Pour amener à une déplétion rapide de l'oxygène, le volume total à l'intérieur du respiromètre doit être réduit au maximum. Le poisson doit être laissé suffisamment longtemps dans le respiromètre pour permettre le calcul de plusieurs taux de consommation d'oxygène. Le temps de l'expérimentation varie entre 24 et 72h, dépendamment de différentes conditions (le temps entre chaque cycle, le temps d'acclimatation du poisson dans le respiromètre, le temps de digestion, etc). Chaque taux de consommation d'oxygène du poisson est calculé à partir de la formule :

$$\mathbf{R_0} = (\Delta[\mathbf{O_2}] - \mathbf{BOD}) * \mathbf{V} * 60 \quad \mathbf{eq.6}$$

où $\mathbf{R_0}$ est la consommation d'oxygène, $\Delta[\mathbf{O_2}]$ est la consommation d'oxygène dans le respiromètre durant la phase fermée ($\text{mgO}_2/\text{l}/\text{min}$), \mathbf{BOD} est la consommation d'oxygène par les bactéries à l'intérieur du respiromètre ($\text{mgO}_2/\text{l}/\text{min}$) (calculée au début et à la fin de l'expérience dans un respiromètre ne contenant pas de poisson), \mathbf{V} (l) est le volume d'eau dans le respiromètre et 60 est la conversion de minute en heure.

Puisque le métabolisme standard correspond à l'énergie requise par l'organisme à jeun, en état de repos et sans activité de nage, les taux de consommation d'oxygène les plus faibles sont considérés comme les taux les plus représentatifs de l'énergie dépensée par le métabolisme standard. Parmi tous les taux de consommation d'oxygène calculés pendant le temps de l'expérimentation, il n'est conservé que le 10% des taux de consommation d'oxygène les plus faibles (voir figure 3, p.32). La moyenne des taux de consommation

d'oxygène conservés va représenter le métabolisme standard pour ce poisson (Herrmann et Enders 2000).

1.6 Objectifs de recherche

Le premier objectif de cette étude est de déterminer l'impact des fluctuations circadiennes de température sur les taux métaboliques standards des tacons du saumon d'Atlantique. La question associée à cet objectif est : Les poissons acclimatés à une température considérée comme constante ($20.2\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$) auront-ils des taux métaboliques standards différents des poissons acclimatés à des températures fluctuantes (régime thermique fluctuant moyen de $19.8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ et régime thermique fluctuant maximal de $19.5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 3.0\text{ }^{\circ}\text{C}$)? Cet objectif va permettre de déterminer si les modèles créés à partir de taux métaboliques standards pris sur des poissons acclimatés à une température constante donnent des résultats similaires à ceux créés à partir de données prises sur des poissons acclimatés à différentes températures fluctuantes. L'hypothèse de base est que la relation entre la masse et SMR sera différente entre les différents régimes thermiques. S'il y a une différence statistiquement significative, cela implique que les modèles bioénergétiques sous-estiment l'impact des fluctuations circadiennes de température sur les taux métaboliques standards.

Le deuxième objectif de cette étude est de comparer la stratégie de respirométrie en température constante et la stratégie de respirométrie en température fluctuante pour estimer les taux métaboliques standards de poissons sujets aux fluctuations circadiennes de température. La question associée à cet objectif est : Les poissons acclimatés aux régimes thermiques fluctuants et soumis à la stratégie de respirométrie en température constante

auront-ils des taux métaboliques standards différents ou similaires aux poissons soumis à la stratégie de respirométrie en température fluctuante? Cet objectif vise à déterminer si l'utilisation de températures fluctuantes pendant l'expérience de respirométrie va modifier les taux métaboliques standards. L'hypothèse de base est que, pour les poissons acclimatés aux régimes thermiques fluctuants, la stratégie de respirométrie en température fluctuante va permettre de calculer des taux métaboliques standards semblables à ceux trouvés avec la stratégie de respirométrie en température constante. Par contre, les taux métaboliques standards trouvés avec la stratégie de respirométrie en température fluctuante seront différents des taux métaboliques standards calculés avec la stratégie de respirométrie en température constante avec les poissons acclimatés à la température constante.

S'il n'y a pas de modification des taux métaboliques standards, l'obligation de maintenir les poissons dans une température constante pendant une expérience de respirométrie serait inutile, permettant de simplifier la prise de données en laboratoire. Cela permettrait de couvrir une plus grande gamme de température afin d'éviter l'extrapolation des données, qui est un des problèmes évoqués dans l'élaboration des modèles bioénergétiques (Enders et Scruton 2006). De plus, cela permettrait d'effectuer les expériences de respirométrie directement sur le terrain afin d'éviter les expériences de laboratoire, un autre problème évoqué l'élaboration des modèles bioénergétiques (Enders et Scruton 2006).

Consequences of circadian fluctuations of water temperature on the standard metabolic rate of Atlantic salmon parr (*Salmo salar* L.)

David Beaugard¹, Eva Enders², and Daniel Boisclair¹

¹Université de Montréal, Département des sciences biologiques, C.P. 6128, succursale Centre-ville, Montréal, QC, Canada, H3C 3J7

²Fisheries and Oceans Canada, Freshwater Institute, 501 University Crescent, Winnipeg, MB, Canada, R3T 2N6

Introduction

Coldwater fishes that inhabit rivers may experience a wide range of water temperatures. Water temperature in rivers may approach, or exceed, the upper tolerance level of fish during the summer (Torgensen *et al.* 1990; Hardewig *et al.* 2004; Cunjak *et al.* 2005; Sutton *et al.* 2007). Thermal fluctuations may have a significant impact on several aspects of the physiological and biochemical responses of fish (Hardewig *et al.* 2004; Breau *et al.* 2011), such as reducing their metabolic scope (Lehtonen 1996). Bioenergetic models possess key attributes that allow them to be used to estimate or predict the effect of thermal fluctuations on fish metabolism, and eventually, on their growth. For instance, most components of bioenergetic models are directly (e.g. standard metabolic and feeding rates) or indirectly (e.g. heat increment and fecal and urinary losses) affected by water temperature (Fry and Hart 1948; Winberg 1956; Beamish 1964; Kitchell *et al.* 1977; Jobling 1981).

The applicability of bioenergetic models to assess the effect of thermal fluctuations on fish under field situations is complicated by the behavioural thermoregulation of fish, and by the circadian fluctuations of water temperature. Salmonids like Brown trout (*Salmo trutta*) (Kaya *et al.* 1977), Atlantic salmon (*Salmo salar*) (Gibson 1993; Cunjak *et al.* 2005), Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*), Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*), and Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) (Sutton *et al.* 2007) may avoid or minimize the effects of thermal fluctuations by using thermal refuges. Thermal refuges are spots where temperatures are less variable than surrounding water. They may protect fish

from the effects of high or low extreme water temperatures (Sedell *et al.* 1990). In the context of climate change, cooler thermal refuges may become increasingly important to ensure the survival of salmonid populations in rivers where water temperature frequently exceed tolerance levels (Torgensen *et al.* 1999). Water temperature in rivers is primarily controlled by the atmospheric conditions, topography, stream discharge and stream bed (Caissie 2006). Day-night variations in solar radiation have long been known to cause daily fluctuations in the water temperature of rivers (Brown and Krygier 1970; Vannote and Sweeney 1980; Schlosser 1990; Caissie *et al.* 2005; Caissie 2006). The magnitude of the fluctuations that may be observed between day and night can range from 1°C to more than 15°C (Brown and Krygier 1970; Constantz *et al.* 1994; Johnson 2004). Circadian fluctuations of at least 8°C have been documented in Needle Brand, a salmonid-bearing tributary of the Alsea River (Oregon, USA), on 28 to 82% of the days between June 1st and October 1st from 1966 to 1969 (Brown and Krygier 1970). Both the behavioural thermoregulation of fish and the circadian fluctuations in water temperature imply that fish may be subjected to important temperature variations within a day and, eventually, over extended periods of time.

Bioenergetic models have been developed for a number of salmonid species (e.g. *Salmo salar*, Forseth *et al.* 2001; *Salmo trutta*, Elliott *et al.* 1995; *Oncorhynchus mykiss*, Azevedo *et al.* 1998, Railsback and Rose 1999, Trudel and Welch 2005; *Oncorhynchus tshawytscha*, Stewart and Ibarra 1991; *Oncorhynchus nerka*, Beauchamp *et al.* 1989; *Salvelinus namaycush*, Stewart *et al.* 1983). These models have been designed using data from experiments during which fish were held at a constant water temperature for

numerous weeks (Stewart *et al.* 1983; Karås and Thoresson 1992; Elliott *et al.* 1995). For example, the model of standard metabolic rate of Lake trout was developed using individual respirometry experiments during which fish were kept at a given temperature for at least 12 weeks (Stewart *et al.* 1983). Thus such models do not consider a possible effect of circadian changes in metabolism that may not follow parallel changes in water temperature. However, there are indications that circadian temperature fluctuations, particularly if the fish are exposed to temperatures nearing the upper limit of their thermal tolerance, can increase the routine metabolism (Lyytikäinen and Jobling 1998) and the expression of stress indicators, such as plasma cortisol and glucose (Thomas *et al.* 1986), and decrease growth (Hokansen *et al.* 1977). However, no study has been conducted to assess the effects of circadian temperature fluctuations on the component of bioenergetic models that is most directly affected by water temperature: the standard metabolic rate. Standard metabolic rate is defined as the metabolic rate of an unfed, but not starving fish, in relative rest, making as few swimming movements as possible (Enders and Scruton 2006).

The general objective of this work was to test the hypothesis that circadian fluctuations in water temperature, near the upper limit of their thermal tolerance, increase the standard metabolic rate of fish. The specific objectives of this study were to: (1) quantify the differences between standard metabolic rates estimated at a specific constant water temperature with fish acclimated under (a) a constant water temperature, (b) a mean circadian fluctuation in water temperature, and (c) a maximum circadian fluctuation of water temperature; and (2) estimate the standard metabolic rate of fish subjected to circadian fluctuations of water temperature with respirometry experiment conduct under (d)

a mean circadian fluctuation in water temperature, and (e) a maximum circadian fluctuation of water temperature, to compare with data collected under (a), (b) and (c).

For the present study, we used Atlantic salmon parr (*Salmo salar*) because its geographic distribution implies that it is naturally subjected to a wide range of water temperatures. In North America, Atlantic salmon parr occur from Connecticut River to the Ungava Bay. In Europe, these fish are found from Northern Portugal to the Barents and White Sea (Kletmetzen *et al.* 2003). While Atlantic salmon parr occupy a diverse array of physical and biological environments (Elliott *et al.* 1998), they are frequently found in small- to medium-size rivers that may undergo daily fluctuations of water temperature (Jeong *et al.* 2012). A better understanding of the effect of circadian temperature fluctuations on a species known to be at risk (11 of the 16 Canadian sub-populations are considered at risk by the COSEWIC 2010) and known to often experience high thermal fluctuations, may have management implications, particularly in the context of anticipated climate change.

Material and methods

Fish: capture and maintenance

The specimens were taken from Ouelle River (Lower Saint-Lawrence Region of Quebec, Canada; 47°25'59.40"N 70°01'05.90"O). The Ouelle River is considered to be one of the salmon-bearing rivers with the highest recorded water temperatures in Québec. Circadian temperature fluctuations of 10 °C with maximum temperature more than 30 °C and presence of thermal refuges have been recorded (Jeong *et al.* 2012). Atlantic salmon

parr weighing between 5.96-36.20 g (total blotted wet mass; 87 to 154 mm fork length) were captured by electrofishing at six sites between early June and mid-July 2010. The 150 fish captured were transferred to the Laboratoire Régional des Sciences Aquatiques (LARSA; Université Laval, Québec, Canada) and randomly distributed in three 1m³ holding tanks (50 fish per tank). Each holding tank had a different circadian pattern of water temperature fluctuation (hereafter referred to as a “thermal regime”).

The first thermal regime aimed at maintaining a constant water temperature of 20 °C. This water temperature corresponds to the mean water temperature observed in the Ouelle River during August 2009 (N. Bergeron, INRS-ETE, Québec, unpublished data), and is hereafter referred to as the “constant thermal regime”. Maintaining fish at a constant water temperature corresponds to the approach generally used by experimental studies to estimate physiological processes. The second thermal regime was a targeted water temperature of $20\text{ °C} \pm 1.5\text{ °C}$ which represents the mean circadian fluctuation in water temperature in the Ouelle River for the month of August 2009, and is hereafter referred to as the “mean fluctuation thermal regime”. The third thermal regime was a targeted water temperature of $20\text{ °C} \pm 2.5\text{ °C}$ which represents the maximum circadian fluctuation in water temperature in the Ouelle River for the month of August 2009, and is therefore referred to as the “maximum fluctuation thermal regime”. To mimic circadian fluctuation, temperatures in holding tank were modified every four hour during all the acclimation period and experiment ($\pm 1\text{ °C}$ for mean fluctuation thermal regime and $\pm 1.8\text{ °C}$ for maximum fluctuation thermal regime). Under the mean and the maximum fluctuation thermal regimes, the lowest water temperatures occurred between 04:00 and 08:00, while

the highest water temperatures occurred between 16:00 and 20:00. These patterns meant that fish in the three holding tanks were subjected to water temperatures of 20 °C at approximately 10:00 and 22:00. Thermal regimes were monitored using temperature sensors (OxyGuard Stationary Probe - Type 3, Point Four Systems Inc., Vancouver, Canada, ± 0.5 °C accuracy) that were installed inside each tank. Fish from all thermal regimes were exposed to a 12 h day/night light cycle. Fish were acclimated to the thermal regimes and the light cycle for two weeks before beginning the respirometry experiments.

Experimental setup

The standard metabolic rate of fish was estimated from the rate of oxygen depletion using intermittent-flow respirometry (Steffensen *et al.* 1984; Steffensen 1989; Herrmann and Enders 2000; Enders and Herrmann 2003; Hölker 2003; Breau *et al.* 2011). An intermittent-flow respirometer consists of a respirometry chamber that could contain a single fish, a probe chamber where the oxygen concentration is measured, and two pumps. The internal pump (Eheim Universal Pump 1046, EHEIM GmbH & Co. KG, Deizisau, Germany) is used to continuously circulate water between the respirometry chamber and the probe chamber, and the external pump (Laguna Submersible Water Pump-PT300, Rolf C. Hagen Inc., Baie d'Urfé, Canada) is used to intermittently pump oxygenated water inside the respirometry chamber (Figure 1). During these experiments, oxygen depletion was estimated using a PT4 multi-channel oxygen meter (Point Four Systems, Vancouver, Canada; precision of ± 0.1 mg O₂/l) and two YSI 600OMS (YSI Incorporated, Yellow Spring, USA; precision of ± 0.01 mg O₂/l).

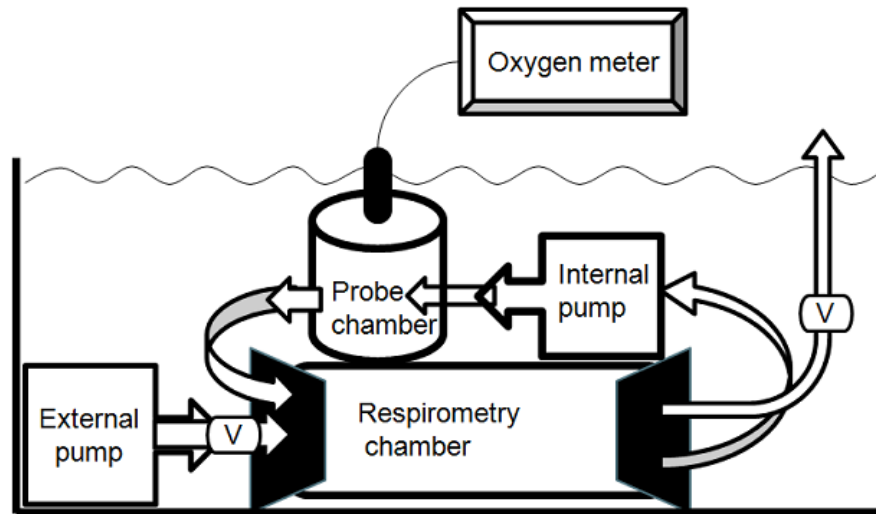


Figure 1: Schematic representation of the respirometer. Fish were placed in the respirometry chamber. The internal pump continuously transferred water from respirometry chamber to the probe chamber to measure the oxygen concentration. The external pump intermittently transferred oxygenated water into the respirometry chamber. Arrows represent flow direction.

Experimental procedure

In order to meet the objective of quantifying the differences between standard metabolic rates under the constant, and two fluctuating thermal regimes, the standard metabolic rates must be estimated at a common water temperature. In this study, the comparisons among standard metabolic rates were done at $20\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$ – the temperature that fish from the constant thermal regime were continuously exposed to, and that fish from the mean and maximum fluctuation thermal regimes were exposed to twice daily (at 10:00 and 22:00).

Two experimental strategies were used to achieve this objective. First, fish were moved from the holding tanks once these reach $20\text{ }^{\circ}\text{C}$, and introduced to the respirometry chambers that are maintained at $20\text{ }^{\circ}\text{C}$ to perform respirometry experiments. This strategy is further referred to as the “constant temperature respirometry”. Second, fish were move

from their holding tanks and introduced them to respirometry chambers where the water temperature has been regulated to mimic the thermal regime to which the fish are acclimated (*i.e.* either the mean or maximum fluctuation thermal regime). This strategy is further referred to as the “fluctuating temperature respirometry”.

In a traditional approach used to estimate standard metabolic rate, thermal stresses will be avoided, but were part of the experiment here. Two different thermal stresses were possible: the amplitude of circadian temperature fluctuation in the holding tank and the modification of thermal regime between the acclimation phase in the holding tank and the experiment phase in the respirometry chamber. Meeuwig *et al.* (2004) determine that higher amplitude of circadian temperature fluctuations will have higher negative effect on fish growth. Also, a lot of studies avoid fluctuation during acclimation and experience for the possible impact on fish (Stewart *et al.* 1983; Karås and Thoresson 1992; Elliott *et al.* 1995). An arbitrary stress index was created to estimate the effect of these thermal stresses. Two assumptions were made to create this stress index: (1) fish with higher amplitude of circadian temperature fluctuation in the holding tank will have a higher stress level and (2) fish with higher difference between the thermal regime in the holding tank and in the respirometry chamber will have a higher stress level.

Respirometry experiments were conducted using five combinations of thermal regimes and respirometry strategies hereafter referred to as treatments (Table 1). Each treatment may be expected to subject fish to different levels of thermal stress. The first treatment combined the constant thermal regime with the constant temperature respirometry. This treatment corresponded to the traditional approach used to estimate

standard metabolic rate. This treatment was expected to impose no thermal stress on fish (Total thermal stress index of 0; Table 1). The second treatment combined the mean fluctuation thermal regime with the constant temperature respirometry. This treatment corresponded to the situation in which a fish would be subjected to a mild circadian temperature fluctuation, but would occasionally use an area characterised by more constant water temperatures (*i.e.* a thermal refuge). The third treatment reflected the situation in which a fish would remain under a mild circadian temperature fluctuation and not use such an area. The fourth and the fifth treatments were similar to the two previous treatments, but they were meant to represent situations where fish would be subjected to more substantial circadian temperature fluctuations. As such, the fourth treatment, which involved fish subjected to the maximum fluctuation thermal regime and the constant temperature respirometry, was presumed to impose the highest thermal stress to fish in the present study (Total thermal stress index of 4; Table 1).

Intermittent-flow respirometry involve two phases (Figure 2), each phase lasted 15 minutes (Claireaux and Lagardère 1999; Seppänen *et al.* 2009). The ‘open’ phase begins when the external pump is turned on. Oxygenated water is then transferred into the respirometer. In the ‘close’ phase, the external pump is turned off, which prevents the entry of oxygenated water into the respirometry chamber. The respirometry chamber therefore becomes a closed system in which oxygen concentration decreases. The oxygen concentration can decrease for two reasons: (1) the biological oxygen demand (BOD), which is the bacterial consumption of oxygen when no fish are in the respirometer and (2)

the fish respiration rate, which is the consumption of oxygen of the fish during the closed phase.

Table I. Arbitrary thermal stress index presumed to be imposed on fish subjected to the different treatments. The stress level in the Holding tanks is given a value of ‘0’, ‘1’, and ‘2’ for fish subjected to, respectively, the Constant, Mean fluctuation (Mean fluct.), and Maximum fluctuation (Max. fluct.) thermal regimes. The additional thermal stress due to the Respirometry strategy is given a value of ‘0’ when the thermal regime in the respirometer is identical to that experienced by fish in their holding tanks, ‘1’ when the thermal regime in the respirometer is different from that experienced by fish in their holding tanks (transfer of fish from Mean fluctuation thermal regime to Constant temperature respirometry), and ‘2’ when the thermal regime in the respirometer is very different from that experienced by fish in their holding tanks (transfer of fish from the Maximum fluctuation thermal regime to Constant temperature respirometry). The Total thermal stress index is the sum of the Holding tank and Respirometry chamber thermal stresses.

Treatments		Origin of thermal stress		Total thermal stress index
Thermal regime	Respirometry strategy	Holding tank	Respirometry chamber	
Constant	Constant	0	0	0
Mean fluct.	Constant	1	1	2
Mean fluct.	Fluct.	1	0	1
Max fluct.	Constant	2	2	4
Max. fluct.	Fluct.	2	0	2

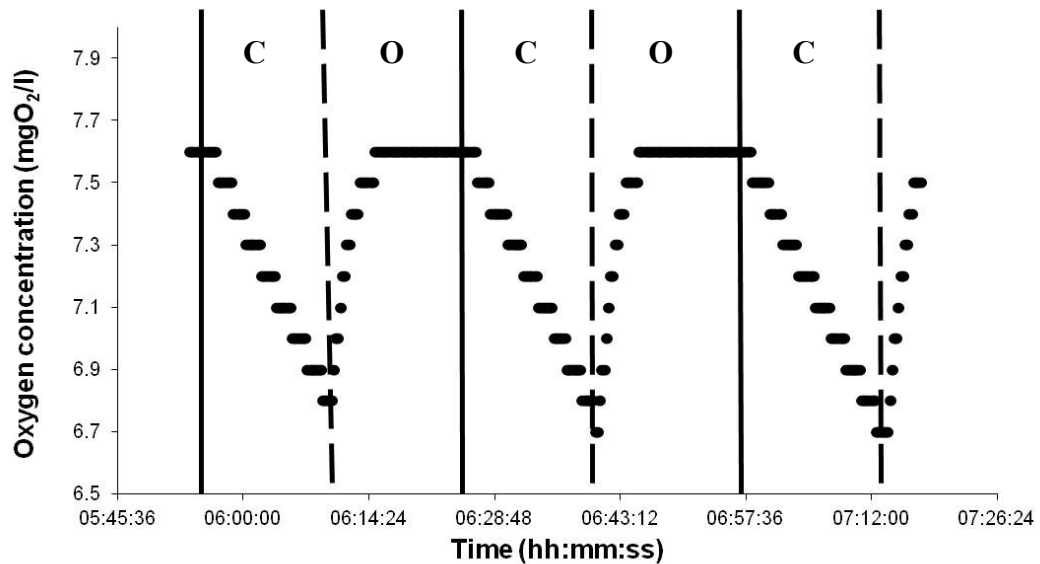


Figure 2: Example of the oxygen concentration variation in the respirometer during the ‘open’ and ‘close’ phases of the intermittent-flow respirometry. During the ‘open’ phase (O), the external pump is switched on and the water in the respirometer is renewed (oxygen concentration increases). During the ‘close’ phase (C), the external pump is turned off and no water exchange occurs (oxygen concentration decreases due to respiration).

Respirometry experiments were conducted with fish that had not been fed for 24 h. The estimation of oxygen concentration began immediately once an individual fish was introduced in a respirometry chambers, sealed without residual air bubbles (Herrmann and Enders 2000; Hölker 2003; Seppänen *et al.* 2009). The duration of the experiments allowed fish recover from the stress of handling and of confinement (expected to affect fish respiration for 1-4 h post-handling; Davis and Schreck 1997). Under the constant temperature respirometry strategy, data were collected over 20 to 22 h for a mean of 40 respiration rates per fish. A total of 67 respirometry experiments were conducted under the constant temperature respirometry strategy, with twenty-three fish acclimated to constant thermal regime, twenty-three fish acclimated to mean fluctuation thermal regime, and

twenty-one fish acclimated to high fluctuation thermal regime (Table 2). Under the fluctuating temperature respirometry strategy, data were collected over 30 h, for a mean of 58 respiration rates per fish. However, only data estimated at the targeted water temperature ($20\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$) were used for data analysis. Eleven fish were used under the mean fluctuation thermal regime and twelve under the maximum fluctuation thermal regimes, for a total of 23 respirometry experiments under the fluctuating temperature respirometry strategy (Table 2).

At the end of each respirometry experiment, fish were anaesthetised with Eugenol (40 mg/l), weighed and measured to fork length. After, fish were kept in a separate resting tank to avoid using the same fish twice. Respirometry experiment without fish was conducted to calculate the biological oxygen demand. Biological oxygen demand was measured three times during the first and last hour of each respirometry experiment, for a total of six estimate of biological oxygen demand per experiment. Respirometers, pumps, and probes were washed once a week.

Table II. Description of the fish (ranges of fish mass, length, and Fulton’s condition factor) used to conduct the respirometry experiments for each treatment. The number of respirometry experiment and the mean number of fish respiration rates estimated for each treatment is also indicated.

Treatments		Fish mass (g)	Fish length (mm)	Condition factor	Number of respirometry experiment	Mean number of fish respiration rate/ experiment
Thermal regime	Respirometry strategy					
Constant	Constant	7.11-22.21	89-134	0.79-1.11	23	39
Mean fluct.	Constant	6.42-34.61	93-150	0.80-1.13	23	40
Mean fluct.	Fluct.	7.73-20.18	92-128	0.83-1.16	11	57
Max fluct.	Constant	5.96-36.2	87-154	0.9-1.13	21	42
Max. fluct.	Fluct.	8.6-28.77	101-140	0.83-1.09	12	58

Data analysis

Standard metabolic rate was calculated in three steps. First, fish respiration rate (R; mg O₂/h) during any given 15-min period of an experiment was calculated as,

$$R = (\Delta[\text{O}_2] - \text{BOD}) * V * 60 \quad \text{equation 1}$$

where $\Delta[\text{O}_2]$ (mg O₂/l/min) is the rate of decrease in oxygen concentration in a respirometry chamber during 15 minutes, BOD is the mean biological oxygen demand during 15 minutes (mean of 6 BOD estimates), V (l) is the volume of the respirometry chamber excluding the volume of the fish (mass*density of fish), and 60 is the number of minutes in an hour. Second, since standard metabolic rate (mg O₂/h) is considered as the metabolic rate of a unfed, but not starving fish, in relative rest, making as few swimming

movements as possible (Enders and Scruton 2006), only the lowest respiration rates is used to calculate it, a common practice in different studies (Herrmann and Enders 2000; Hölker, 2003; Seppänen *et al.* 2009). The use of 10% of the lowest respiration rates to determine the standard metabolic rate was defined in Herrmann and Enders (2000). Finally, the standard metabolic rate was the mean of these respiration rates (Figure 3).

Fulton's condition factor (K) is an indirect measure of the ability of an individual fish to withstand the effect of thermal stress (Robinson *et al.* 2008). It was calculated as (Seppänen *et al.* 2009),

$$K = \frac{100\,000 * B}{L^3} \quad \text{equation 2}$$

where B is fish mass (g wet blotted mass), L is fish fork length (mm), and 100 000 is a scaling factor.

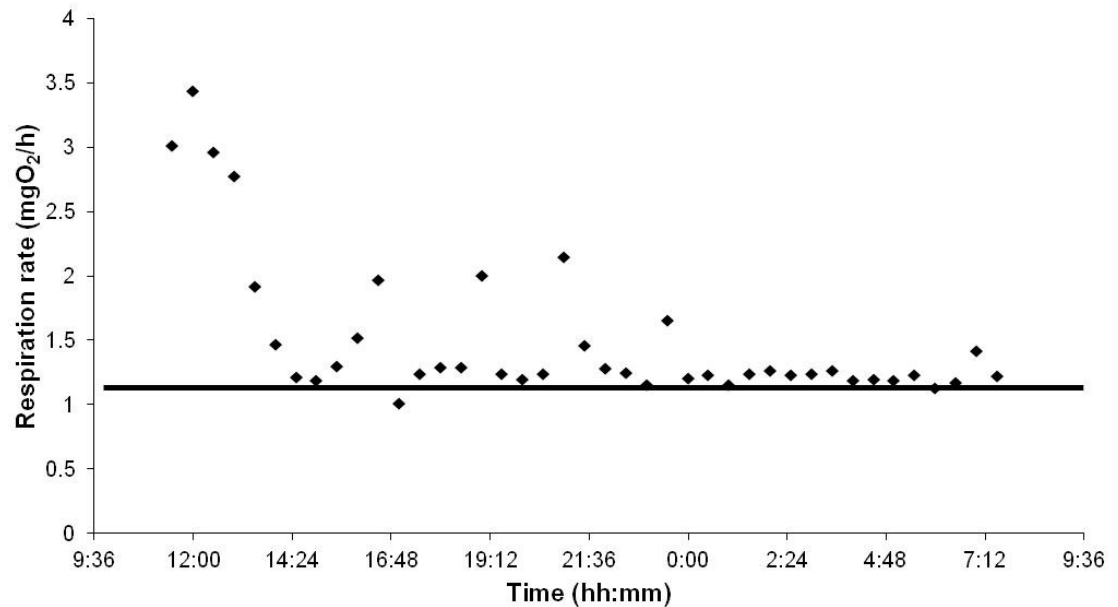


Figure 3: Respiration rates of an 8.0 g Atlantic salmon parr acclimated to a mean fluctuation thermal regime and measured during a constant temperature respirometry experiment. The line represents the standard metabolic rate (the mean of the respiration rates in the lowest 10% of all fish respiration rates estimated during an experiment). The higher respiration rates near the beginning of the experiment may be a consequence of handling stress. The higher respiration rates near the middle of the experiment may be related to spontaneous activity displayed by the fish.

Statistical analysis

Statistical analyses were performed using R language (R Development Core Team). The normality of the data was tested using a Shapiro-Wilk test, while the homogeneity of variance was tested using a Bartlett test. An analysis of covariance (ANCOVA) was performed to assess the effect of fish mass (main effect) and the treatments (covariate) on standard metabolic rate. The relationship between standard metabolic rate and fish mass was defined for each treatment using regression analysis. An ANOVA was used to test the variations in Fulton's condition factor among treatments. The effect of the condition factor

on SMR was assessed using a multiple regression analysis with standard metabolic rate as the dependent variable and treatment (dummy variable), fish mass, and condition factor as the independent variables.

Results

Mean water temperature experienced by fish in the holding tanks, was 20.2 °C for the constant thermal regime, and 19.8 °C and 19.5 °C, respectively, for the mean and the maximum fluctuation thermal regimes (Figure 4). The mean circadian variations in the water temperature of the holding tanks were ± 0.5 °C for constant thermal regime, ± 2.0 °C for mean fluctuation thermal regimes and ± 3.0 °C for maximum fluctuation thermal regime. Daily fluctuations in water temperature effectively experienced by fish for all thermal regimes were therefore, on average, 0.5 °C higher than the targeted values. Fluctuating temperature in the holding tanks reached 23 °C only for a period of 6h (20:30 August 4th to 02:30 August 5th; figure 4). This event did not affect the temperature in the respirometers and fish held at constant thermal regime. But despite this fact, no respirometry experiments were made during this event and fish who experiment this event (fish in mean and maximum fluctuation thermal regimes) were not used for new respirometry experiment before 32 h after the return of normal fluctuations. Following these results, we kept for analyze only oxygen consumption rates computed when the water of the respirometry chambers were comprised between 19.5 °C and 20.5 °C.

The number of respiration rates per treatment ranged from 22 to 64 and led to the mean of 39 (constant thermal regime and constant temperature respirometry strategy) to 58

(maximum fluctuation thermal regime and fluctuation temperature respirometry strategy) respiration rates per treatment (Table 1). The decrease in oxygen concentration in a respirometry chamber during the 15-minutes intervals ranged from 0.24 to 7.35 mg O₂/l. The biological oxygen demand ranged from 0.10 to 0.60 mg O₂/l, and represented between 0.02% and 75% of the total decrease of oxygen concentration during any given 15-minute period (mean=31%).

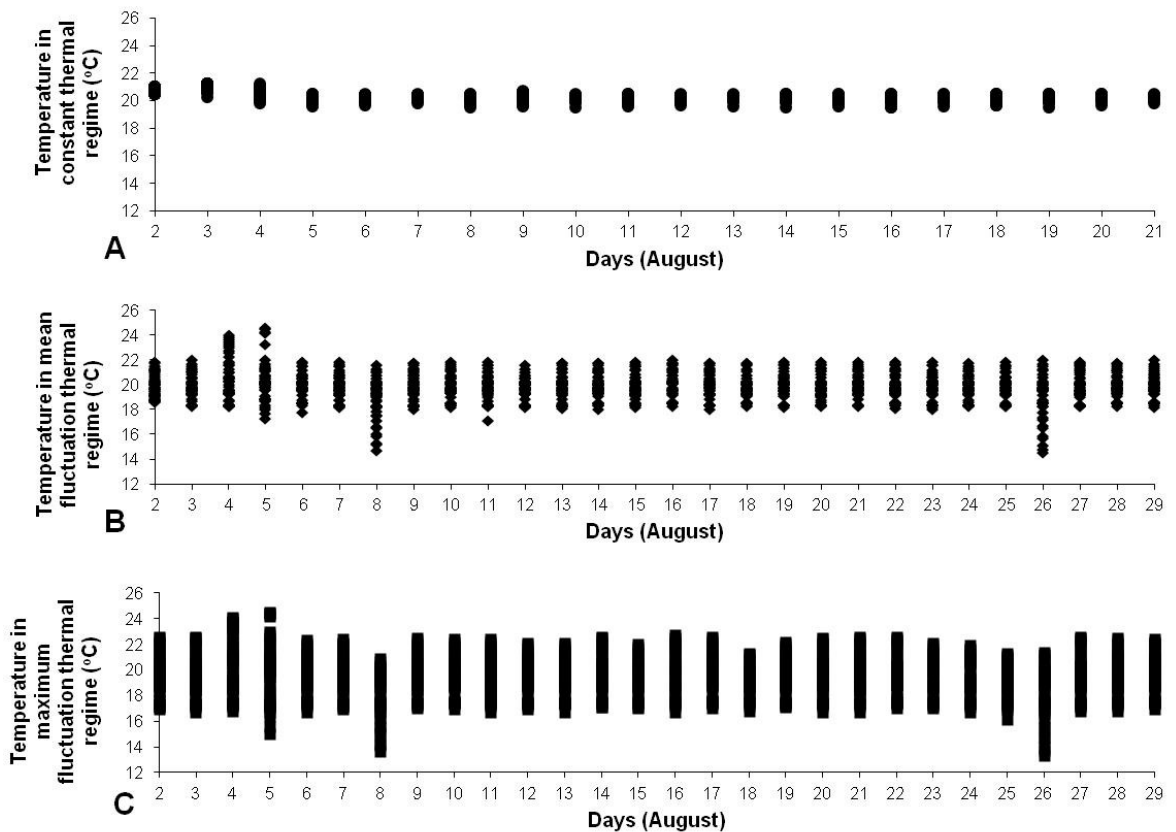


Figure 4: Daily range of water temperature experienced by fish in the holding tanks over the duration of the experiment under, a) the constant, b) the mean fluctuation, and c) the maximum fluctuation thermal regimes

Standard metabolic rates ranged from 0.46 to 5.34 mgO₂/h. The frequency distribution of standard metabolic rates was significantly different from a normal

distribution ($W=0.97$; $p<0.02$) and the variance of standard metabolic rates varied significantly among treatments ($\chi^2 =18.98$; $df=4$; $p=0.0008$). Logarithmic transformation (\log_{10}) rendered the distribution of the data normal ($W=0.99$; $p=0.74$) and the variance homogeneous among treatments ($\chi^2 =3.24$; $df=4$; $p=0.52$). Standard metabolic rates were therefore subjected to a logarithmic transformation for the purposes of statistical analyses.

Standard metabolic rate was significantly affected by fish mass ($F_{1,80}=264.36$; $p=2.2 \times 10^{-16}$) and thermal regimes ($F_{2,80}=9.40$; $p<0.0002$), but not by respirometry strategies ($F_{1,80}=3.65$; $p=0.06$; Figure 5). None of the interaction terms between fish mass, thermal regimes, and respirometry strategies were statistically significant ($0.06<F_{1,80}<1.30$; $0.26<p<0.80$). The relationship between standard metabolic rate and fish mass of all treatments shared a common slope (1.02; Table 3). The intercepts of these relationships varied significantly among the five treatments ($p<0.05$). *A posteriori* tests indicated these intercepts ranged from -1.03 (0.09 mg O₂/h; constant thermal regime and constant temperature respirometry) to -0.88 (0.13 mg O₂/h; maximum fluctuation thermal regime and constant temperature respirometry; Table 3).

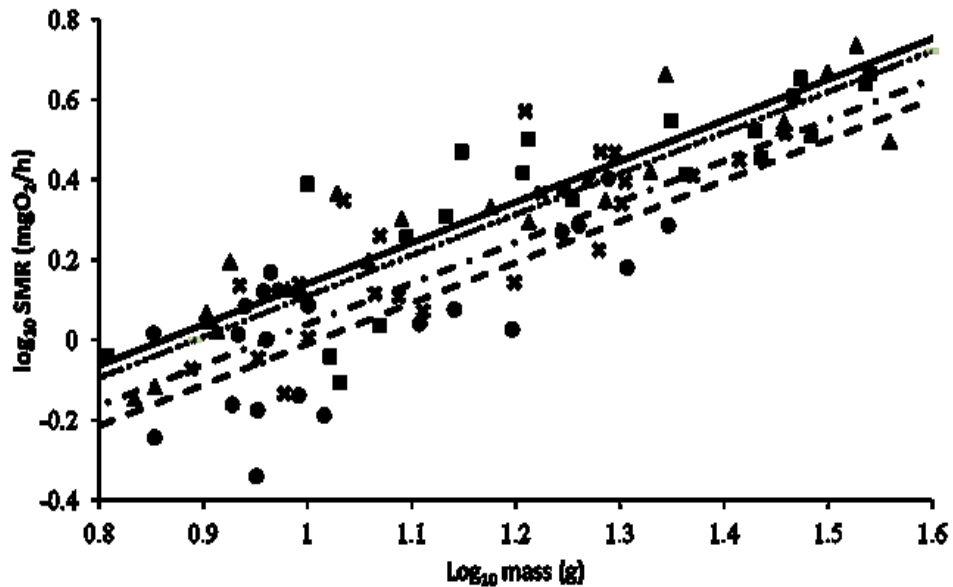


Figure 5: Relationships between standard metabolic rate and fish mass for the five treatments: constant thermal regime (\diamond , ----); mean fluctuation thermal regime and constant temperature respirometry strategy (\blacksquare ,); mean fluctuation thermal regime and fluctuation temperature respirometry strategy (\times , - · -); maximum fluctuation thermal regime and constant temperature respirometry strategy (\blacktriangle , —); maximum fluctuation thermal regime and fluctuation temperature respirometry strategy (\bullet , - · · -).

The intercept of the relationship between standard metabolic rate and mass estimated under the constant thermal regime, was significantly lower than that three of the four other treatments (one of the two intercepts estimated under the mean fluctuation thermal regime and the two intercepts estimated under the maximum fluctuation thermal regime; Figure 6). The intercepts estimated for fish subjected to fluctuating thermal regimes did not differ significantly among each other. One exception to this rule was found when the limits of the intercept estimated for the maximum fluctuation thermal regime and the constant temperature respirometry (-0.92 to -0.84) barely overlapped with that estimated for the mean fluctuation thermal regime and the fluctuating temperature respirometry (-1.04 to

-0.92; Figure 6). When ranked in ascending order, the intercepts of the relationships between standard metabolic rate and fish mass matched the order of the arbitrary Total thermal stress index (Figure 6).

Table III. Standard metabolic rate (SMR; mg O₂/h) models developed under the five treatments, and the three thermal regimes. M is fish mass (g wet blotted mass).

Treatments		Models
Thermal regime	Respirometry strategy	
Constant	Constant	$\log_{10}(\text{SMR})=1.02\log_{10}(\text{M})-1.03$
Mean fluct.	Constant	$\log_{10}(\text{SMR})=1.02\log_{10}(\text{M})-0.91$
Mean fluct.	Fluct.	$\log_{10}(\text{SMR})=1.02\log_{10}(\text{M})-0.98$
Max. fluct.	Constant	$\log_{10}(\text{SMR})=1.02\log_{10}(\text{M})-0.88$
Max. Fluct.	Fluct.	$\log_{10}(\text{SMR})=1.02\log_{10}(\text{M})-0.91$
Constant		$\log_{10}(\text{SMR})=1.02\log_{10}(\text{M})-1.03$
Mean fluct.		$\log_{10}(\text{SMR})=1.02\log_{10}(\text{M})-0.92$
Max. fluct.		$\log_{10}(\text{SMR})=1.02\log_{10}(\text{M})-0.89$

Standard metabolic rate values by the models developed for the constant thermal regime were 12% to 34% lower when compared to the values calculated respectively with the mean and maximal fluctuation thermal regime and constant temperature respirometry, and the maximum fluctuation thermal regime and fluctuating temperature respirometry. Fulton's condition factor ranged from 0.78 to 1.16 (Table 2), did not vary significantly among the five treatments ($F_{4,85}=1.81$; $p=0.14$), and did not explain a statistically significant fraction of variations of standard metabolic rate ($F_{4,85}=1.66$; $p=0.2$).

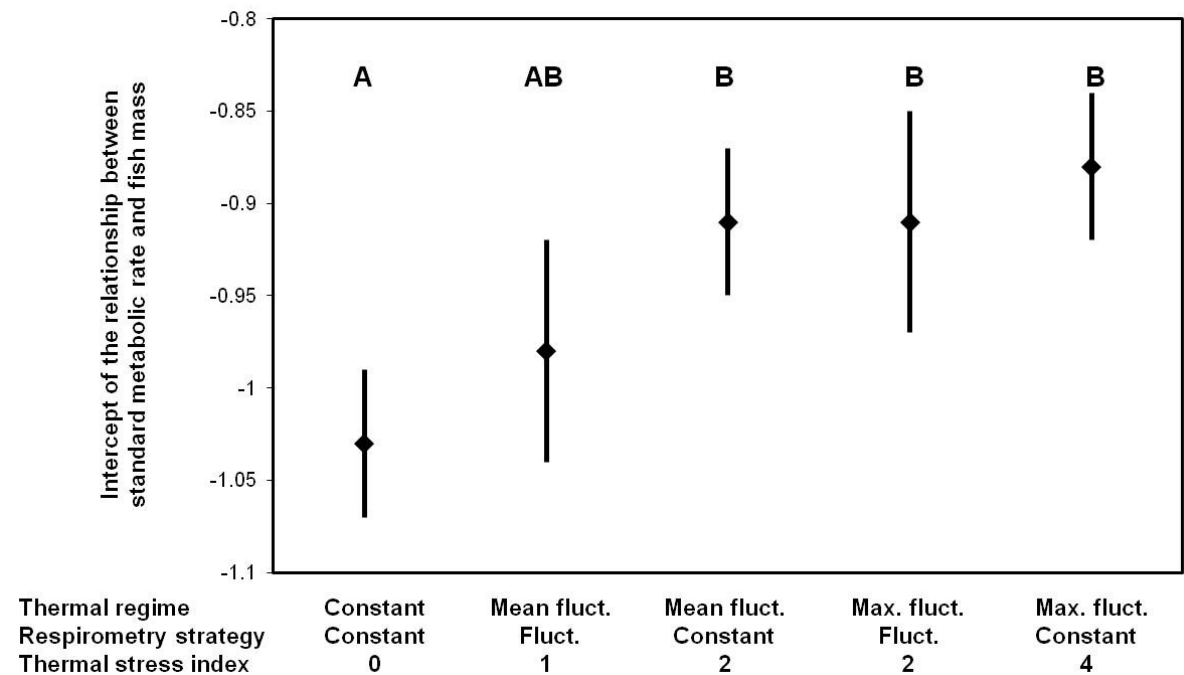


Figure 6: Intercepts of the relationships between standard metabolic rate and fish mass for the five treatments. Vertical bars cover the range from the lower to the upper limits of intercepts. Letter A and B determine if it have a significance difference between intercepts. Intercepts with the same letter did not significantly differ between them. The Thermal stress index arbitrarily associated to each treatment is also indicated.

We further explored the effects of thermal regimes by combining the standard metabolic rates estimated using the constant and the fluctuating respirometry strategies for any given thermal regime thus forming three treatments (*i.e.* constant, mean fluctuation, and maximum fluctuation thermal regimes). Analysis of covariance performed on these data reiterated the effects of fish mass ($F_{1,84}=262.09$; $p=2.2 \times 10^{-16}$) and thermal regimes ($F_{2,84}=9.32$ $p=0.0002$). Again, none of the interaction terms were statistically significant ($F_{2,84}=1.01$; $p=0.37$) and the analysis of covariance confirmed that the three treatments shared a common slope (1.02; Table 3). *A posteriori* tests indicated that the intercepts of the

relationships between standard metabolic rate and fish mass differed among the three treatments. The intercept for the constant thermal regime and constant temperature respirometry (-1.03 ± 0.03 ; $0.09 \text{ mg O}_2/\text{h}$) was significantly different from those estimated under the mean (-0.92 ± 0.03 ; $0.12 \text{ mg O}_2/\text{h}$) and the maximum (-0.89 ± 0.03 ; $0.13 \text{ mg O}_2/\text{h}$) fluctuation thermal regimes. However, the intercepts estimated under the mean and the maximum fluctuation thermal regimes were not significantly different from each other. Over the range of fish mass studied, the standard metabolic rate values predicted with models that were developed using fish held under mean and maximum fluctuation thermal regimes differed by 6.9%, and were respectively 25% and 32 % higher than values predicted with the model developed using fish held under a constant thermal regime.

Discussion

This study suggested that the standard metabolic rate of Atlantic salmon parr, estimated at $20 \pm 0.5^\circ\text{C}$ is significantly affected by the thermal conditions to which these fish are subjected. This effect was attributed to the circadian temperature fluctuations to which these fish were acclimatised, but not to the respirometry strategy used.

The effects of circadian temperature fluctuations and of behavioural thermoregulation in fish may be estimated by simulating the metabolic consequences of the anticipated changes in water temperature experienced by fish using bioenergetic models (Brandt 1993; Wildhaber and Lamberson 2004). Components of bioenergetic models, like standard metabolic rate models, are traditionally developed using fish maintained at a constant target temperature over long periods of time (5 days to 16 weeks; Stewart *et al.*

1983; Elliott *et al.* 1995; Herrmann and Enders 2000). Thus such models do not consider a possible effect of circadian changes in metabolism that may not follow parallel changes in water temperature (*i.e.* that the standard metabolic rate of a fish exposed to a water temperature of 20 °C at 10:00 and 22:00, but which experienced a water temperature of 17.5 °C at 04:00 and of 22.5 °C at 16:00, is similar to that of fish held at 20 °C for weeks). Our result suggest that the traditional approach used to estimate and model fish standard metabolic rate (by exposing them to a constant water temperature over extended periods of time) may underestimate the standard metabolic rate of fish that are subjected to circadian fluctuations of water temperature by 25 to 32%.

The interpretation of the results was not affected by the use of alternate statistical strategies to analyse the data. For instance, the slope of the relationship between the logarithm of standard metabolic rate and the logarithm of fish mass was not statistically different from unity. The slope indicated that the relationship between these variables is functionally linear. This result contrast with the numerous published weight exponents <1 may be attributable to the comparatively wide range of mass used in other studies (*e.g.* Brett and Glass 1973: 2-2000 g; Herrmann and Enders 2000: 1.4-390 g). Using linear relationships, not performing a logarithmic transformation of the data, and forcing an ANCOVA on untransformed values of standard metabolic rate and fish mass (despite the lack of normality and homogeneity of variance of the data) had no effect on the interpretation of this study. In fact, it only accentuated the magnitude of the difference between standard metabolic rate estimated using constant and fluctuating thermal regimes by 74.8% and 79.0%, respectively.

Circadian temperature fluctuations appeared to incur an additional metabolic cost to Atlantic salmon parr. Additional metabolic costs associated with exposure of fish to different salinities and to pollutants have long been documented (Ultsch *et al.* 1980; Hopkins *et al.* 1999; Maxime 2002) and are generally defined as the result of ‘stress’ (Schreck *et al.* 1997). For instance, Thomas *et al.* (1986) observed elevated concentrations of stress indicators such as plasma cortisol and glucose in juvenile Coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) exposed to circadian temperature fluctuations. Whether the observed additional metabolic cost should be included in the standard metabolic rate component of bioenergetic models, or should be identified as an independent ‘stress’ component of such models, is a matter of conjecture. In the present study, the additional cost was included in the standard metabolic rate for simplicity.

The ranking of the intercepts of the relationship between standard metabolic rate and fish mass, which reflects the metabolic cost associated with thermal conditions, followed the thermal stress index that we have associated with the different treatments (Figure 6). Such a thermal stress index may then help to formulate hypotheses, and eventually, to make predictions regarding the effect of thermal conditions on fish standard metabolic rate. However, these results seem in contradiction with observations of parrs using more constant and cooler water temperatures for thermoregulation (representing by transferring fish from mean and maximum fluctuation regimes to a constant temperature respirometry). A possible explanation of these observations may be for a bioenergetic advantage of using more constant and cooler water temperature. Unexpectedly, results demonstrate an increase, although not statistically significant, of standard metabolic rate

relative to values observed under continuously fluctuating thermal regimes. One explanation may be that the period of 20-22 h (or 15-17 h if the time required by fish to recuperate from handling stress is excluded) used to estimate the standard metabolic rate under the constant temperature respirometry, may not be sufficient for fish to reach the lower standard metabolic rate expected under a constant thermal regime of 20 °C.

Over the optimal temperature for growth, the amplitude of the circadian temperature fluctuations will exacerbate the negative effects on the growth of juvenile Rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Hokanson *et al.* 1977). The present study has similar results with Atlantic salmon parr. The water temperature used here was near the optimal water temperature for food consumption of Atlantic salmon parrs (19 °C – 21 °C; Jonsson *et al.* 2001), above their optimal water temperature for growth (16 °C; Elliott and Hurley 1997), and, under the maximum fluctuating thermal regimes, reach the upper limit for their growth (22.5 °C; Elliott 1991). Water temperatures above 23 °C were intentionally avoided in the present study because, under such conditions, Atlantic salmon parr may switch to anaerobic metabolism, and fish respiration may not adequately reflect their metabolism (Breau *et al.* 2011). As such, additional experiments at different temperatures (like temperature near or lower of the optimal growth temperature) and circadian temperature fluctuations may be needed to confirm the effects of circadian temperature fluctuation on the standard metabolic rate of Atlantic salmon parr.

It is not known whether the effect of thermal regimes on SMR that we observed in our study may apply to other species (*e.g.* zooplankton, insects, other fishes and life-stages; Lyytikäinen and Jobling 1998; Imholt *et al.* 2011; Breau *et al.* 2011; Reynolds and

Casterlin 1979b; Handerland *et al.* 1996; Coggan *et al.* 2011). Nonetheless, given the magnitude of the effects found in this study, this idea may be worth further exploration. The present findings regarding the effects of thermal fluctuations on standard metabolic rate are consistent with the results of a number of studies that documented the negative effect of circadian temperature fluctuations on fish growth rate (Meeuwig *et al.* 2004; Flodmark *et al.* 2004; Imholt *et al.* 2011). Fluctuations in water temperature may be hypothesized to affect growth *via* the complete suite of components of fish bioenergetic models and determinants of fish ingestion rates such as evacuation rates. In this context, the contribution of this study may not be to show that circadian fluctuations of water temperature affect fish, but to elucidate part of the mechanism by which such fluctuations affect fish growth (via standard metabolic rate), and to quantify the magnitude of the effect of thermal conditions on particular component(s) of bioenergetic models (25 to 32% changes of standard metabolic rate under the present experimental conditions).

Acknowledgements

We are thankful to Perrine Puyberthier, Antoine Cavina and Quentin Foucault for their assistance on the field; René Isabel, Rick Cunjak and Michel Lapointe for precious advices; and Normand Bergeron, Denis Chabot, Tillman Benfey, and Pierre Magnan for graciously sharing essential data and/or material. The laboratory experiment was conducted at Laboratoire Régional en Sciences Aquatiques (LARSA), Université Laval, Québec city. Financial support was provided by Ouranos consortium, Hydro-Québec, Fond de la Recherche sur la Nature et la Technologie (FQRNT) and Fisheries and Oceans Canada.

Conclusion générale

Les modèles bioénergétiques permettent de calculer la croissance des poissons. Ces modèles sont construits à partir de différentes composantes énergétiques telles que le métabolisme standard, le métabolisme de digestion, l'excrétion et la défécation. Il est connu depuis longtemps que la température et la masse ont un effet sur ces différentes composantes énergétiques (Fry et Hart 1948; Winberg 1956; Beamish 1964; Kitchell *et al.* 1977; Jobling 1981). Or, la méthode traditionnelle pour calculer l'impact de la température sur ces composantes énergétiques consiste à acclimater les poissons à une température constante pendant de longue période de temps avant d'effectuer l'expérience. Peu d'études ont calculé l'impact des fluctuations de température sur la croissance (Meeuwig *et al.* 2004; Flodmark *et al.* 2004; Imholt *et al.* 2011) et encore moins sur les différentes composantes énergétiques (Lyytikäinen et Jobling 1998). Aucune étude n'a calculé l'impact des fluctuations circadiennes de température sur le métabolisme standard.

Le premier objectif de cette étude était de déterminer l'impact des fluctuations circadiennes de température sur les taux métaboliques standards des tacons du saumon d'Atlantique. Pour réaliser cet objectif, des saumons ont été acclimatés à trois régimes thermiques différents : régime thermique constant ($20.2\text{ °C} \pm 0.5\text{ °C}$), régime thermique fluctuant moyen ($19.8\text{ °C} \pm 2.0\text{ °C}$) et régime thermique fluctuant maximal ($19.5\text{ °C} \pm 3.0\text{ °C}$). Un taux métabolique standard a été calculé pour chaque saumon à une température constante de ($20.2\text{ °C} \pm 0.5\text{ °C}$). Une droite de régression des taux métaboliques standards en fonction de la masse a été calculée pour chaque régime thermique. L'hypothèse de base était que la relation entre la masse et les taux métaboliques standards sera différente entre les

différents régimes thermiques. L'hypothèse est supportée en partie par les données. Les pentes des relations masse-SMR ne diffèrent pas entre les régimes thermiques, mais les ordonnées à l'origine diffèrent. Les résultats suggèrent que les poissons acclimatés au régime thermique constant auront un taux métabolique standard (SMR) plus bas que des poissons acclimatés aux régimes thermiques fluctuant moyen et maximal de respectivement 25% et 32%. Il n'y a que 6,9% de différence entre les modèles développés entre le régime thermique fluctuant moyen et le régime thermique fluctuant maximal et cette différence n'est pas statistiquement significative. La différence d'amplitude de la fluctuation utilisée dans cette expérience ne semble pas influencer les taux métaboliques standards.

La méthode traditionnelle pour calculer les taux métaboliques standards sous-estime l'impact des fluctuations circadiennes de température. Les résultats sont consistants avec d'autres études qui ont décrit l'effet négatif de la fluctuation circadienne sur la croissance des poissons (Meeuwig *et al.* 2004; Flodmark *et al.* 2004; Imholt *et al.* 2011). Les résultats trouvés dans le cadre de ce travail peuvent expliquer une partie de cet effet négatif sur la croissance, puisque le métabolisme standard n'est qu'une des composantes énergétiques reliées à la croissance. Actuellement, seulement Lyytikäinen et Jobling (1998) ont étudié l'impact de la fluctuation circadienne de température sur d'autres composantes énergétiques (l'excrétion et le métabolisme de routine). Cette dépense supplémentaire d'énergie est actuellement non quantifiée dans les modèles bioénergétiques traditionnels.

Le deuxième objectif de cette étude était de comparer deux méthodes pour estimer les taux métaboliques standards de poissons sujets aux fluctuations circadiennes de température. La première méthode, appelée stratégie de respirométrie en température

constante, permettait de calculer les taux métaboliques standards à une température constante ($20.2\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 0.5\text{ }^{\circ}\text{C}$) pendant la durée de l'expérience, avec des poissons acclimatés à des températures fluctuantes. Pour la deuxième méthode, appelée stratégie de respirométrie en température fluctuante, les respiromètres étaient placés dans les bassins de régimes thermiques fluctuants (régime thermique fluctuant moyen de $19.8\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 2.0\text{ }^{\circ}\text{C}$ et régime thermique fluctuant maximal de $19.5\text{ }^{\circ}\text{C} \pm 3.0\text{ }^{\circ}\text{C}$) afin de permettre de calculer les taux métaboliques standards pendant que le poisson subissait les fluctuations de température. Cet objectif vise à déterminer si l'utilisation de températures fluctuantes pendant une expérience de respirométrie va modifier les taux métaboliques standards. L'hypothèse de base est que, pour des poissons acclimatés aux régimes thermiques fluctuants, la stratégie de respirométrie en température fluctuante va permettre de calculer des taux métaboliques standards semblables à ceux trouvés avec la stratégie de respirométrie en température constante.

Les résultats confirment l'hypothèse de base. Les taux métaboliques standards trouvés à partir de la stratégie de respirométrie en température fluctuante ne sont pas statistiquement différents aux taux métaboliques standards créés à partir de la stratégie de respirométrie en température constante, peu importe le régime thermique fluctuant dans lequel les poissons étaient acclimatés. De plus, les taux métaboliques standards des poissons acclimatés au régime thermique fluctuant maximal calculés avec la stratégie de respirométrie en température fluctuante sont statistiquement différents des taux métaboliques standards des poissons acclimatés au régime thermique constant calculés avec la stratégie de respirométrie en température constante. La stratégie de respirométrie en

température fluctuante semble donc intégrer l'impact des fluctuations circadiennes de température sur les taux métaboliques standards et pourrait être une méthodologie à utiliser si l'on souhaite calculer cette dépense supplémentaire d'énergie qui est actuellement non quantifiée dans les modèles bioénergétiques traditionnels. Par contre, la stratégie de respirométrie en température fluctuante ne pourrait pas être utilisée dans un contexte d'élaboration de modèles bioénergétiques traditionnels avec des températures constantes.

Enders et Srupton (2006) ont évoqué différents problèmes pouvant amener des biais dans l'élaboration des modèles bioénergétiques traditionnels tel que l'extrapolation des données et l'utilisation de données prises en laboratoire au lieu de données prises sur le terrain. La stratégie de respirométrie en température fluctuante permettrait de diminuer l'importance de certains de ces problèmes. Par exemple, cette stratégie simplifierait la prise de données en enlevant l'obligation de garder les poissons à une température constante. Cela permettrait la prise de taux de consommation d'oxygène à différentes températures durant la même journée afin de couvrir une gamme plus grande de température et d'éviter l'extrapolation des données. De plus, si les températures peuvent fluctuer pendant l'expérimentation, il serait possible d'effectuer les expériences de respirométrie directement sur le terrain. Ces données permettraient, entre autres, d'obtenir des données plus représentatives de ce que les poissons expérimentent dans la rivière et de corroborer ou d'invalider les modèles bioénergétiques construits à partir de données de laboratoire et qui ont été rarement comparés avec des données de terrain (Beauchamp *et al.* 1989; Enders et Srupton 2006). Par contre, il serait important de raffiner la méthodologie pour la rendre plus efficace. Par exemple, il faudrait diminuer la longueur des cycles ouvert/fermé des

respiromètres. Cela permettrait de compiler un plus grand taux de consommation afin d'estimer plus précisément des taux métaboliques standards aux températures recherchées (Herrmann et Enders 2000).

L'intérêt de ce mémoire réside dans la tentative de comprendre et d'incorporer l'impact des fluctuations circadiennes de température au sein des modèles bioénergétiques. Malgré les conclusions intéressantes que cette étude apporte, elles ne peuvent être appliquées pour l'instant qu'à une gamme limitée de température et de masse. La température moyenne utilisée dans cette expérience était de 20 °C, une température au dessus de la température optimale de croissance (16 °C; Elliott et Hurley 1997), proche de la limite de croissance (22.5 °C; Elliott 1991), et une température se rapprochant de la limite de stress thermique (23 °C; Cunjak *et al.* 1993; Breau *et al.* 2007). Les résultats trouvés pourraient être influencés par la proximité de ces limites. Pour approfondir ces résultats, il faudrait refaire une étude en appliquant d'autres températures (par exemple des températures proches de l'optimum thermique, en dessous de l'optimum thermique ou avec différentes fluctuations de température) ou d'autres gammes de masses afin de mieux comprendre l'impact des fluctuations circadiennes de température sur le métabolisme standard. Une autre étude possible serait de calculer les taux métaboliques standards de poissons acclimatés à des températures constantes qui chevauchent les limites hautes et basses des courbes de fluctuations (par exemple, si l'on utilise les données du régime thermique de fluctuation maximal, ce serait 22.5 °C et 16.5 °C), afin de les comparer avec les données prises avec la stratégie de respirométrie en température fluctuante aux limites

hautes et basses des courbes de fluctuations. Les résultats de cette étude soulèvent en retour de nombreuses questions.

Bibliographie

Armstrong, J. D., Kemp, P. S., Kennedy, G. J. A., Ladle, M., and Milner, N. J. (2003). Habitat requirements of Atlantic salmon and Brown trout in rivers and streams. *Fish. Res.*, 62(2): 143-170.

Azevedo, P. A., Cho, C. Y., Leeson, S., and Bureau, D. P. (1998). Effects of feeding level and water temperature on growth, nutrient and energy utilization and waste outputs of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquat. Living Resour.*, 11(4): 227-238.

Bardonnet, A., and Baglinière, J.-L. (2000). Freshwater habitat of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 57: 497-506.

Beamish, F. W. H. (1964). Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption. *Can. J. Zool.*, 42: 177-188.

Beamish, F. W. H., Howlett, J. C., and Medland, T. E. (1989). Impact of diet on metabolism and swimming performance in juvenile Lake trout, *Salvelinus namaycush*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46(3): 384-388.

Beauchamp, D. A., Stewart, D. J., and Thomas, G. L. (1989). Corroboration of a bioenergetics model for Sockeye salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 118(6): 597-607.

Beschta, R. L., and Taylor, L. (1988). Stream temperature increases and land use in a forested Oregon watershed. *Water Resour. Bull.*, 24(1): 19-25.

Brandt, S. B. (1993). The effect of thermal fronts on fish growth: A bioenergetics evaluation of food and temperature. *Estuaries Coasts*, 16(1) : 142-159.

Breau, C., Cunjak, R. A., and Bremset, G. (2007). Age-specific aggregation of wild juvenile Atlantic salmon *Salmo salar* at cool water sources during high temperature events. *J. Fish Biol.*, 71: 1179-1191.

Breau, C., Cunjak, R. A., and Peake, S. J. (2011). Behaviour during elevated water temperatures: Can physiology explain movement of juvenile Atlantic salmon to cool water? *J. Anim. Ecol.*, 80(4): 844-853.

Brett, J. R., and Glass, N. R. (1973). Metabolic rates and critical swimming speeds of Sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) in relation to size and temperature. *J. Fish. Res. Board Can.*, 30(3): 379-387.

Brown, G. W., and Krygier, J. T. (1970). Effects of clear-cutting on stream temperature. *Water Resour. Res.*, 6(4): 1133-1139.

Caissie, D. (2006). The thermal regime of rivers: a review. *Freshwat. Biol.*, 51: 1389-1406.

Caissie, D., Satish, M. G., and El-Jabi, N. (2005). Predicting river water temperatures using the equilibrium temperature concept with application on Miramishi River catchments (New Brunswick, Canada). *Hydrol. Process.*, 19: 2137-2159.

Chipps, S. R., and Wahl, D. H. (2008). Bioenergetics modeling in the 21st century: Reviewing new insights and revisiting old constraints. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 137: 298-313.

Cho, C. Y., Slinger, S. J., and Bayley, H. S. (1982). Bioenergetics of Salmonid Fishes - Energy-Intake, Expenditure and Productivity. *Comp. Biochem. Physiol., B.*, 73(1): 25-41.

Claireaux, G., and Lagardère, J.-P. (1999). Influence of temperature, oxygen and salinity on the metabolism of the European sea bass. *J. Sea Res.*, 42: 157-168.

Coggan, N., Clissold, F. J., and Simpson, S. J. (2011). Locusts use dynamic thermoregulatory behaviour to optimize nutritional outcomes. *Proc. R. Soc. B.*, 278 (1719): 2745-2752.

Constantz, J., Thomas, C. L., and Zellweger, G. (1994). Influence of diurnal variations in stream temperature on streamflow loss and groundwater recharge. *Water Resour. Res.*, 30(12): 3253-3264.

COSEWIC. (2010). COSEWIC assessment and status report on the Atlantic Salmon *Salmo salar* (Nunavik population, Labrador population, Northeast Newfoundland population, South Newfoundland population, Southwest Newfoundland population, Northwest Newfoundland population, Quebec Eastern North Shore population, Quebec Western North Shore population, Anticosti Island population, Inner St.Lawrence population, Lake Ontario population, Gaspé-Southern Gulf of St.Lawrence population, Eastern Cape Breton population, Nova Scotia Southern Upland population, Inner Bay of Fundy population, Outer Bay of Fundy population) in Canada. Committee on the Status of Endangered Wildlife in Canada. Ottawa. xlvii + 136 pp. (www.sararegistry.gc.ca/status/status_e.cfm).

Cunjak, R.A., Caissie, D., El-Jabi, N., Hardie, P., Conlon, J.H., Pollock, T.L., Giberson, D.J., and Komadina-Douthwright, S. (1993). The Catamaran Brook (New Brunswick) habitat research project: biological, physical, and chemical conditions (1990–1992). *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci. No.1914*.

Cunjak, R. A., Roussel, J.-M., Gray, M. A., Dietrich, J. P., Cartwright, D. F., Munkittrick, K. R., and Jardine, T. D. (2005). Using stable isotope analysis with telemetry or mark-recapture data to identify fish movement and foraging. *Oecologia*, 144: 636-646.

Cutts, C. J., Metcalfe, N. B., and Taylor, A. C. (2002). Juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) with relatively high standard metabolic rates have small metabolic scopes. *Funct. Ecol.*, 16(1): 73-78.

Daufresne, M., Roger, M. C., Capra, H., and Lamouroux, N. (2003). Long-term changes within the invertebrate and fish communities of the Upper Rhône River: effects of climatic factors. *Global Change Biol.*, 10: 124-140.

Davis, L. E., and Schreck, C. B. (1997). The energetic response to handling stress in juvenile Coho salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 162(2): 248-258.

Ebersole, J. L., Liss, W. J., and Frissell, C. A. (2003). Cold water patches in warm streams: physicochemical characteristics and the influence of shading. *J. Am. Water Resour. Assoc.*, 39(2): 355-368.

Elliott, J. M. (1976). The energetic of feeding, metabolism and growth of Brown trout (*Salmo trutta* L.) in relation to body weight, water temperature and ration size. *J. Anim. Ecol.*, 45(3): 923-948.

Elliott, J. M. (1991). Tolerance and resistance to thermal stress in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Freshwat. Biol.*, 25(1): 61-70.

Elliott, J. M., and Hurley, M. A. (1997). A functional model for maximum growth of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from two populations in northwest England. *Funct. Ecol.*, 11(5): 592-603.

Elliott, J. M., and Hurley, M. A. (2003). Variation in the temperature preference and growth rate of individual fish reconciles differences between two growth models. *Freshwat. Biol.*, 48: 1793-1798.

Elliott, J. M., Hurley, M. A., and Fryer, R. J. (1995). A new, improved growth model for Brown trout, *Salmo trutta*. *Funct. Ecol.*, 9(2): 290-298.

Elliott, J. M., and Persson, L. (1978). The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Anim. Ecol.*, 47(3): 977-991.

Elliott, S. R., Coe, T. A., Helfield, J. M., and Naiman, R. J. (1998). Spatial variation in environmental characteristics of Atlantic salmon (*Salmo salar*) rivers. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55(Suppl. 1): 267-280.

Enders, E. C., Boisclair, D., Boily, P., and Magnan, P. (2006). Effect of body mass and water temperature on the standard metabolic rate of juvenile yellow perch, *Perca flavescens* (Mitchill). *Environ. Biol. Fishes*, 76(2-4): 399-407.

Enders, E. C., Boisclair, D., and Roy, A. G. (2003). The effect of turbulence on the cost of swimming for juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 60: 1149-1160.

Enders, E. C., and Herrmann, J.-P. (2003). Energy costs of spontaneous activity in horse mackerel quantified by a computerised imaging analysis. *Arch. Fish. Mar. Res.*, 50(2): 205-219.

Enders, E. C., and Scruton, D. A. (2005). Compilation of existing literature data on the standard and routine metabolic rate of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. Data Rep. Fish. Aquat. Sci. No. 1176*, 43 p.

Enders, E. C., and Scruton, D. A. (2006). Potential application of bioenergetics models to habitat modeling and importance of appropriate metabolic rate estimates with special consideration for Atlantic salmon. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci., No. 2641*, 40 p.

Fausch, K. D. (1984). Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Can. J. Zool.*, 62: 441-451.

Flodmark, L. E. W., Vollestad, L. A., and Forseth, T. (2004). Performance of juvenile brown trout exposed to fluctuating water level and temperature. *J. Fish Biol.* 65: 460-470.

Forseth, T., Hurley, M. A., Jensen, A. J., and Elliott, J. M. (2001). Functional models for growth and food consumption of Atlantic salmon parr, *Salmo salar*, from a Norwegian river. *Freshwat. Biol.*, 46(2): 173-186.

Fry, F. E. J., and Hart, J. S. (1948). The relation of temperature to oxygen consumption in the Goldfish. *Biol. Bull.*, 94(1): 66-77.

Garder-Pinfold Consulting Economist Ltd. (2011). Economic value of wild Atlantic salmon. Prepared for Atlantic salmon federation. 82p.

Garside, E. T. (1973). Ultimate upper lethal temperature of Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Can. J. Zool.*, 51: 898-900.

Geist, D. R., Deng, Z., Mueller, R. P., Brink, S. R., and Chandler, J. A. (2009). Survival and growth of juvenile Snake River fall Chinook salmon exposed to constant and fluctuating temperatures. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 139(1): 92-107.

Genner, M. J., Sims, D. W., Wearmouth, V. J., Southall, E. J., Southward, A. J., Henderson, P. A., and Hawkins, S. J. (2004). Regional climatic warming drives long-term community changes of British marine fish. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 271: 655-661.

Gibson, R. J. (1993). The Atlantic salmon in fresh water: spawning, rearing and production. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 3: 39-73.

Girard, I. L., Grant, J. W. A., and Steingrímsson, S. Ó. (2004). Foraging, growth, and loss rate of young-of-the-year Atlantic salmon (*Salmo salar*) in relation to habitat use in Catamaran Brook, New Brunswick. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 61(12): 2339-2349.

Handeland, S. O., Fernö, J. A., and Stefansson, S. O. (1996). Osmotic stress, antipredator behaviour, and mortality of Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 53: 2673-2680.

Hansen, M. J., Boisclair, D., Brandt, S. B., Hewett, S. W., Kitchell, J. F., Lucas, M. C., and Ney, J. J. (1993). Applications of bioenergetics models to fish ecology and management: Where do we go from here? *Trans. Am. Fish. Soc.*, 122: 1019-1030.

Hardewig, I., Pörtner, H. O., and van Dijk, P. (2004). How does the cold stenothermal gadoid *Lota lota* survive high water temperature during summer? *J. Comp. Physiol. B.*, 174: 149-156.

Herrmann, J.-P., and Enders, E. C. (2000). Effect of body size on the standard metabolism of horse mackerel. *J. Fish Biol.* 57: 746-760.

Higgins, P. J. (1985). Metabolic differences between Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and smolts. *Aquaculture*, 45: 33-53.

Hokanson, K. E. F., Kleiner, C. F., and Thorslund, T. W. (1977). Effects of constant temperatures and diel temperature fluctuations on specific growth and mortality rates and yield of juvenile rainbow trout, *Salmo gairdeni*. *J. Fish. Res. Board Can.*, 34: 639-648.

Hölker, F. (2003). The metabolic rate of roach in relation to body size and temperature. *J. Fish Biol.*, 62: 565-579.

Hopkins, W. A., Rowe, C. L., and Congdon, J. D. (1999). Elevated trace element concentrations and standard metabolic rate in banded water snakes (*Nerodia fasciata*) exposed to coal combustion wastes. *Environ. Toxicol. Chem.*, 18(6): 1258-1263.

Hughes, L. (2000). Biological consequences of global warming: Is the signal already? *TREE*, 15(2): 56-61.

Imholt, C., Malcolm, I. A., Bacon, P. J., Gibbins, C. N., Soulsby, C., Miles, M., and Fryer, R. J. (2011). Does diurnal temperature variability affect growth in juvenile Atlantic salmon *Salmo salar*? *J. Fish Biol.*, 78: 436-448.

IPCC (2007). Summary for Policymakers. In: Climate Change 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Solomon, S., Qin, D., Manning, M., Chen, Z., Marquis, M., Averyt, K. B., Tignor, M., and Miller, H. L. (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, 18p.

Ivlev, V. S. (1961). Experimental ecology of the feeding of fishes. New Haven: Yale University Press.

- Javaid, M. Y., and Anderson, J. M. (1967). Thermal acclimatization and temperature selection in Atlantic salmon, *Salmo salar*, and rainbow trout, *S. gairdneri*. ***J. Fish. Res. Board Can.***, 24: 1507-1513.
- Jensen, A. J. (2003). Atlantic salmon (*Salmo salar*) in the regulated river alta: effects of altered water temperature on parr growth. ***River Res. Applic.***, 19: 733-747.
- Jeong, D. I., Daigle, A., and St-Hilaire, A. (2012). Development of a stochastic water temperature model and projection of future water temperature and extreme events in the Ouelle River basin in Québec, Canada. ***River Res. Applic.***, doi:10.1002/rra.2574
- Jobling, M. (1981). The influences of feeding on the metabolic rate of fishes: a short review. ***J. Fish Biol.***, 18: 385-400.
- Johnson, S. L. (2004). Factors influencing stream temperature in small streams: substrate effects and a shading experiment. ***Can. J. Fish. Aquat. Sci.***, 61: 913-923.
- Johnson, S. L., and Jones, J. A. (2000). Stream temperature responses to forest harvest and debris flows in western Cascades, Oregon. ***Can. J. Fish. Aquat. Sci.***, 57(Suppl.2): 30-39.
- Jonsson, B., Forseth, T., Jensen, A. J., and Nsje, T. F. (2001). Thermal performance of juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L. ***Funct. Ecol.***, 15(6): 701-711.
- Karås, P., and Thoresson, G. (1992). An application of bioenergetics model to Eurasian perch (*Perca fluviatilis* L.). ***J. Fish Biol.***, 41: 217-230.
- Kaya, C. M., Kaeding, L. R., and Burkhalter, D. E. (1977). Use of a cold-water refuge by Rainbow and Brown trout in a geothermally heated stream. ***Prog. Fish-Cult.*** 39(1): 37-39.

Kitchell, J. F., Stewart, D. J., and Weininger, D. (1977). Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). **J. Fish. Res. Board Can.**, 34: 1922-1935.

Klemetsen, A., Amundsen, P. A., Dempson, J. B., Jonsson, B., Jonsson, N., O'Connell, M. F., and Mortensen, E. (2003). Atlantic salmon *Salmo salar* L., Brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories. **Ecol. Freshwat. Fish**, 12(1): 1-59.

Langford, T. E. L. (1990). Ecological effects of thermal discharges. Elsevier applied science publishers ltd, New York, 468p.

Lehtonen, H. (1996). Potential effects of global warming on northern European freshwater fish and fisheries. **Fish. Manage. Ecol.**, 3(1): 59-71.

Lyytikäinen, T., and Jobling, M. (1998). The effect of temperature fluctuations on oxygen consumption and ammonia excretion of underyearling Lake Inari Arctic charr. **J. Fish Biol.**, 52: 1186-1198.

Magnuson, J. J., Webster, K. E., Assel, R. A., Bowser, C. J., Dillon, P. J., Eaton, J. G., Evans, H. E., Fee, E. J., Hall, R. I., Mortsch, L. R., Schindler, D. W., Quinn, F. H. (1997). Potential effects of climate changes on aquatic systems: Laurentian Great Lakes and precambrian shield region. **Hydrol. Process.**, 11: 825-871.

Maxime, V. (2002). Effects of transfer to sea water on standard and routine metabolic rates in smolting Atlantic salmon at different stages of seawater adaptability. **J. Fish Biol.**, 61(6): 1423-1432.

McCarthy, I. D. (2000). Temporal repeatability of relative standard metabolic rate in juvenile Atlantic salmon and its relation to life history variation. *J. Fish Biol.*, 57: 224-238.

Meehan, W. R. (1991) Influences of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats. *Am. Fish. Soc. Special Pub.*, 19: 1-15

Meeuwig, M. H., Dunham, J. B., Hayes, J. P., Vinyard, G. L. (2004). Effects of constant and cyclical thermal regimes on growth and feeding of juvenile cutthroat trout of variable sizes. *Ecol. Freshwat. Fish*, 13: 208-216.

Millennium Ecosystem Assessment (2005). Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC. 155p.

Mohseni, O., Stefan, H. G., and Eaton, J. G. (2003). Global warming and potential changes in fish habitat in U.S. streams. *Clima. Change*, 59: 389-409.

Murphy, M. L., and Meehan, W. R. (1999). Influences of forest and rangeland management on salmonid fishes and their habitats. *Am. Fish. Soc. Special Pub.*, 19: 17-46.

National Research Council (2004). Atlantic salmon in Maine: a report of the National Research Council the National Academies. National Academies Press, Washington, D.C. USA, 304p.

Ney, J. J. (1993). Bioenergetics modeling today: growing pains on the cutting edge. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 122: 736-748.

O'Connor, K. I., Taylor, A. C., and Metcalfe, N. B. (2000). The stability of standard metabolic rate during a period of food deprivation in juvenile Atlantic salmon. *J. Fish Biol.*, 57: 41-51.

Olden, J. D., and Naiman, R. J. (2010). Incorporating thermal regimes into environmental flows assessments: modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity. *Freshwat. Biol.*, 55: 86-107.

Parrish, D. L., Behnke, R. J., Gephard, S. R., McCormick, S. D., and Reeves, G. H. (1998). Why aren't there more Atlantic salmon (*Salmo salar*)? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 55(S1): 281-287.

PNUD (2006). Résumé du rapport sur le développement humain 2006. Au-delà de la pénurie: pouvoir, pauvreté et crise mondiale de l'eau, New York. 64p.

Rahel, F. J., Keleher, C. H., and Anderson, J. L. (1996). Potential habitat loss and population fragmentation for cold water fish in the Noth Platte River drainage of the Rocky Mountains: response to climate warming. *Limnol. Oceanogr.*, 41(5): 1116-1123.

Railsback, S. F., and Rose, K. (1999). Bioenergetics modeling of stream trout growth: temperature and food consumption effects. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 128: 241-256.

Rand, P. S., Hinch, S. G., Morrison, J., Foreman, M. G. G., MacNutt, M. J., MacDonald, J. S., Healey, M.C., Farrell, A.P., Higgs, D. A. (2006). Effects of river discharge, temperature, and future climates on energetics and mortality of adult migrating Fraser River Sockeye salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 135: 655-667.

Reynolds, W. W., and Casterlin, M. E. (1979). Behavioral thermoregulation and the "final preferendum" paradigm. *Am. Zool.*, 19(1): 211-224.

Reynolds, W. W., and Casterlin, M. E. (1979b). Thermoregulatory behavior of brown trout, *Salmo Trutta*. *Hydrobiologia*, 62(1): 79-80.

Robinson, M. L., Gomez-Raya, L., Rauw, W. M., and Peacock, M. M. (2008). Fulton's body condition factor K correlates with survival time in a thermal challenge experiment in juvenile Lahontan cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki henshawi*). *J. Therm. Bio.*, 33: 363-368.

Rooney, N., and Kalff, J. (2000). Inter-annual variation in submerged macrophyte community biomass and distribution: the influence of temperature and lake morphometry. *Aquat. Bot.*, 68: 321-335.

Root, T. L., Price, J. T., Kimberly, R. H., Schneider, S. H., Rosenzweig, C., and Pounds, J. A. (2003). Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421: 57-60.

Schindler, D. W. (2001). The cumulative effects of climate warming and other human stresses on Canadian freshwaters in the new millenium. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 58: 18-29.

Schlosser, I. J. (1990). Environmental variation, life history attributes, and community structure in stream fishes: implications for environmental management and assessment. *Environ. Manage.*, 14(5): 621-628.

Schreck, C. B., and Moyle, P. B. (1990). Methods for fish biology. American Fisheries Society. Bethesda, Maryland

Schreck, C. B., Olla, B. L. and Davis, M. W. (1997) Behavioral responses to stress in Iwama, G. W., Sumpter, J., Pickering, A. D., Schreck, C. B. (Eds.), Fish Stress and Health in Aquaculture, Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp. 745–770

- Seddiki, H., Boeuf, G., Maxime, V., and Peyraud, C. (1996). Effects of growth hormone treatment on oxygen consumption and sea water adaptability in Atlantic salmon parr and pre-smolts. *Aquaculture*, 148: 49-62.
- Sedell, J., Reeves, G., Hauer, F., Stanford, J., and Hawkins, C. (1990). Role of refugia in recovery from disturbances: modern fragmented and disconnected river systems. *Environ. Manage.*, 14(5): 711-724.
- Seppänen, E., Piironen, J., and Huuskonen, H. (2009). Standard metabolic rate, growth rate and smolting of the juveniles in three Atlantic salmon stocks. *Boreal Environ. Res.*, 14: 369-381.
- Spigarelli, S. A., Thommes, M. M., and Prepejchal, W. (1982). Feeding, growth, and fat deposition by Brown trout in constant and fluctuating temperatures. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 111: 199-209.
- Steffensen, J. F. (1989). Some errors in respirometry of aquatic breathers: How to avoid and correct for them. *Fish Physiol. Biochem.* 6(1): 49-59.
- Steffensen, J. F., Johansen, K., and Bushnell, P. G. (1984). An automated swimming respirometer. *Comp. Biochem. Physiol.*, 79A(3): 437-440.
- Stewart, D. J., and Ibarra, M. (1991). Predation and production by salmonine fishes in Lake Michigan, 1978-1988. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48: 909-922.
- Stewart, D. J., Weininger, D., Rottiers, D. V., and Edsall, T. A. (1983). An energetic model for lake trout, *Salvelinus namaycush*: application to the Lake Michigan population. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40: 681-698.

Sutton, R. J., Deas, M. L., Tanaka, S. K., Soto, T., and Corum, R. A. (2007). Salmonid observations at a Klamath River thermal refuge under various hydrological and meteorological conditions. *Riv. Res. Appl.*, 23(7): 775-785.

Thomas, R. E., Gharrett, J. A., Carls, M. G., Rice, S. D., Moles, A., and Korn, S. (1986). Effects of fluctuating temperature on mortality, stress, and energy reserves of juvenile Coho salmon. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 115(1): 52-59.

Torgersen, C. E., Price, D. M., Li, H. W., and McIntosh, B. A. (1999). Multiscale thermal refugia and stream habitat associations of Chinook salmon in northeastern Oregon. *Ecol. Appl.* 9(1): 301-319.

Trudel, M., Tucker, S., Morris, J. F. T., Higgs, D. A., and Welch, D. W. (2005). Indicators of energetic status in juvenile Coho salmon and Chinook salmon. *N. Am. J. Fish. Manage.*, 25: 374-390.

Trudel, M., and Welch, D. W. (2005). Modeling the oxygen consumption rates in Pacific salmon and Steelhead: model development. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 134: 1542-1561.

Ultsch, G. R., Margaret, E. O., and Heisler, N. (1980). Standard metabolic rate, critical oxygen tension, and aerobic scope for spontaneous activity of trout (*Salmo gairdneri*) and carp (*Cyprinus carpio*) in acidified water. *Comp. Biochem. Physiol. A*, 67(3): 329-335.

UNESCO 2009. The United Nations World Water Development Report 3: Water in a changing world. UNESCO publishing, Paris, France, 349 p.

Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., and Cushing, C. E. (1980). The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 130-137.

Vannote, R. L., and Sweeney, B. W. (1980). Geographic analysis of thermal equilibria: a conceptual model for evaluating the effect of natural and modified thermal regimes on aquatic insect communities. *Am. Nat.*, 115(5): 667-695.

Vitousek, P. M. (1994). Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*, 75(4): 1861-1876.

Wall, G. J., Dickinson, W. T. and van Vliet, L. J. P. (1982). Agriculture and water quality in the Canadian Great Lakes basin: II. fluvial sediments. *J. Environ. Qual.* 11(3): 482-486.

Wiggs, A. J., Henderson, E. B., Saunders, R. L., and Kutty, M. N. (1989). Activity, respiration, and excretion of ammonia by Atlantic salmon (*Salmo salar*) smolt and postsmolt. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46: 790-795.

Wildhaber, M. L., and Lamberson, P. J. (2004). Importance of the habitat choice behavior assumed when modeling the effects of food and temperature on fish populations. *Ecol. Model.*, 175: 395-409.

Winberg, G. G. (1956). Rate of metabolism and food requirements of fishes. In Belorussian University. Translated from Russian (Ed.), (pp. Ottawa): Fisheries Research Board of Canada Translation Series 194.

World Health Organization (2008). Safer water, better health: costs, benefits and sustainability of interventions to protect and promote health. Geneva, 60p.

Wright, P. J. (1991). The influence of metabolic rate on otolith increment width in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. *J. Fish Biol.*, 38: 929-933.

Wright, P. J., Fallon-Cousins, P., and Armstrong, J. D. (2001). The relationship between otolith accretion and resting metabolic rate in juvenile Atlantic salmon during a change in temperature. *J. Fish Biol.*, 59: 657-666.