

Université de Montréal

Destin des carcasses de poissons dans trois lacs du bouclier canadien

Par
Saad Chidami

Département de sciences biologiques
Faculté des arts et des sciences

Mémoire présenté à la Faculté des études supérieures
en vue de l'obtention du grade de Maître ès sciences (M.Sc.)
en sciences biologiques

Décembre 2006

© Saad Chidami, 2006



QH
302
U54
2007
v.006

AVIS

L'auteur a autorisé l'Université de Montréal à reproduire et diffuser, en totalité ou en partie, par quelque moyen que ce soit et sur quelque support que ce soit, et exclusivement à des fins non lucratives d'enseignement et de recherche, des copies de ce mémoire ou de cette thèse.

L'auteur et les coauteurs le cas échéant conservent la propriété du droit d'auteur et des droits moraux qui protègent ce document. Ni la thèse ou le mémoire, ni des extraits substantiels de ce document, ne doivent être imprimés ou autrement reproduits sans l'autorisation de l'auteur.

Afin de se conformer à la Loi canadienne sur la protection des renseignements personnels, quelques formulaires secondaires, coordonnées ou signatures intégrées au texte ont pu être enlevés de ce document. Bien que cela ait pu affecter la pagination, il n'y a aucun contenu manquant.

NOTICE

The author of this thesis or dissertation has granted a nonexclusive license allowing Université de Montréal to reproduce and publish the document, in part or in whole, and in any format, solely for noncommercial educational and research purposes.

The author and co-authors if applicable retain copyright ownership and moral rights in this document. Neither the whole thesis or dissertation, nor substantial extracts from it, may be printed or otherwise reproduced without the author's permission.

In compliance with the Canadian Privacy Act some supporting forms, contact information or signatures may have been removed from the document. While this may affect the document page count, it does not represent any loss of content from the document.

Université de Montréal

Faculté des études supérieures

Ce mémoire intitulé:

Destin des carcasses de poissons dans trois lacs du bouclier canadien

présenté par :

Saad Chidami

a été évalué par un jury composé des personnes suivantes :

Bernadette Pinel-Alloul

Marc Amyot

Daniel Boisclair

président-rapporteur

directeur de recherche

membre du jury

Sommaire

Le destin de carcasses de poissons dans les lacs provenant de la mortalité naturelle non due à la prédation est mal documenté. Ce manque de savoir pourrait avoir des conséquences sur les estimations des flux biogéochimiques dans un écosystème, car ces carcasses représentent un réservoir important de nutriments et de contaminants. Dans cette étude, on a essayé de démontrer que la dégradation des carcasses de poissons dans les systèmes lacustres était dépendante de la profondeur et de la température et de déterminer les principaux nécrophages responsables de cette dégradation. Un dispositif vidéo sous-marin a été développé pour l'étude dont l'innovation première est la quantification de l'activité nocturne des poissons avec un minimum d'impact sur le comportement de ceux-ci en utilisant la lumière infrarouge comme source d'illumination. On a pu mettre en évidence la présence de 3 espèces nécrophages, soit les mulets à cornes (*Semotilus atromaculatus*), les barbottes brunes (*Ameiurus nebulosus*) et les crapets soleil (*Lepomis gibbosus*). L'intensité de l'activité de nécrophagie différait grandement entre les espèces, entre le jour et la nuit, et entre les saisons.

À l'aide d'une série d'expérience de largages contrôlés de carcasses, on a pu démontrer que les carcasses ne s'enfouissent pas dans les sédiments mais restent à la surface, donc restent biodisponibles. On a également pu déterminer des taux de décompositions de carcasses pour 3 différents lacs. Les demi-vies (τ) entre 0 et 4 mètres sont comprises entre 40 et 230 h et contrôlées par des vertébrés. Pour des eaux plus profondes (sous la thermocline), les demi-vies sont comprises entre 770 et 1733 h et contrôlées par une dégradation bactérienne. La température de l'eau s'est révélée être un indicateur sensible des taux de décomposition dans les eaux douces.

Mots clés: carcasses de poisson, lacs, infrarouge, système vidéo, nécrophages, taux de décomposition, activité diurne/nocturne.

Summary

The fate of fish carcasses in lakes following natural non-predatory death is not well documented, even though carcass biomass may constitute a significant reservoir of easily available nutrients and contaminants. In this study, we tried to demonstrate that the decomposition of fish carcasses in a lake system was dependent of depth, and temperature, and we tried also to determinate the principal scavenging species involved in that decomposition. We used under field conditions, an infrared underwater video systems. The setup is not easily detected by animals, and allows direct, and continuous observation of animal interactions during a full daily cycle. Note that, to our knowledge, this video system provides the first night movies of fish behavior in lakes filmed without visible light. We identified the presence of 3 scavengers species: creek chubs (*Semotilus atromaculatus*), brown bullheads (*Ameiurus nebulosus*), and pumpkinseeds (*Lepomis gibbosus*). The intensity of scavenging activity differed largely between species, between day, and night, and between seasons.

Using a series of experiment of controlled carcasses droppings, we established that falling carcasses did not tend to be buried in sediments following impact but remained bioavailable. In shallow waters (between 0, and 4 m), decomposition was fast (half lives, τ , ranging from 40 to 230 h), and controlled by vertebrates. In deep waters (below the thermocline), fish decomposition was slow (τ between 770 and 1733 h), and was controlled by bacterial processes. Water temperature was found to be a promising predictor of decomposition half-lives in fresh water.

Keywords: fish carcasses, lakes, infrared, video system, scavengers, decomposition time, diurnal/nocturnal activity.

Table des matières

<i>Sommaire</i>	iii
<i>Summary</i>	iv
<i>Table des matières</i>	v
<i>Liste des tableaux</i>	viii
<i>Liste des figures</i>	ix
<i>Liste des abréviations</i>	xiii
<i>Remerciements</i>	xv
<i>Introduction générale</i>	16
I.1. Mort des poissons dans les lacs	17
I.2. Les carcasses de poissons en tant que vecteurs de nutriments et de contaminants	19
I.3. La décomposition des carcasses de poissons	22
<i>I.3.1. Études expérimentales de terrain</i>	22
<i>I.3.2. Apports des sciences paléontologiques</i>	25
I.4. Aspects techniques de l'observation visuelle <i>in situ</i> de la décomposition	30
I.5. Scénarios de dégradation de carcasses dans des lacs boréaux	32
I.6. Objectifs de l'étude	34
I.7. Références bibliographiques	37
<i>Chapitre 1 - Underwater infrared video system for behavioural studies in lakes</i>	45
II.1-Abstract	46

II.2- Introduction	47
II.3- Materials and procedures	50
<i>II.3.1- Evaluation of IR spots in laboratory</i>	50
<i>II.3.2- Camera system used in lake</i>	51
<i>II.3.3- Carcasses</i>	52
<i>II.3.4- Study site</i>	54
II.4- Assessments	54
<i>II.4.1- Efficiency of IR lights in laboratory</i>	54
<i>II.4.2- Attraction or repulsive effect of the structure and the infrared floodlights</i>	56
<i>II.4.3- Application of the system to the study of scavenger/carcass interactions</i>	58
II.5- Discussion and comments	62
II.6- Acknowledgments	64
II.7- References	65
II.8- Multimedia files - Appendix	69

***Chapitre 2* - Factors influencing decomposition half-lives of fish**

carcasses in three boreal lakes	70
III.1-Abstract	71
III.2-Introduction	72
III.3- Material and methods	73
<i>III.3.1- Study site</i>	73
<i>III.3.2- Burial of falling fish</i>	75
<i>III.3.3- Decomposition half-lives</i>	75
<i>III.3.4- Scavenger species</i>	76
<i>III.3.5- Statistical Analyses</i>	76
III.4- Results and discussion	78
<i>III.4.1- Burial of falling fish</i>	78
<i>III.4.2- Decomposition half-lives</i>	80
<i>III.4.3- The impact of carcass floatation</i>	87

<i>III.4.4- Loss of carcasses</i>	88
<i>III.4.5- Scavenger/carcass interactions</i>	89
<i>III.4.6-Biogeochemical implications</i>	91
III.5- Acknowledgments	93
III.6- References	94
<i>Conclusion générale</i>	97
<i>Annexes</i>	DVDROM

Vidéos :

- 1- Exemple d'interaction entre des nécrophages et une carcasse de truite arc-en-ciel dans le lac Cromwell, durant le jour.
- 2- Exemple de vidéos obtenues avec le sous-marin cité dans le chapitre 2. Ces images montrent les carcasses déposées sur les sédiments.
- 3- Test de réactivité des spots infrarouges sur les nécrophages. Annexe du chapitre 1 - Video 3. Movie representing the scavenger behavior in Lake Cromwell during an experiment where the IR spots were repeatedly turned ON and OFF (at 9, 12, 13, and 26 seconds), at dusk.
- 4- Allumage des spots infrarouge. Annexe du chapitre 1 - Video 1. Movie representing the level of resolution obtained in the middle of the night by the video system, in Lake Cromwell. The IR spots are turned ON at 7 seconds, and a fish is passing through the FOV at 15 seconds.
- 5- Interaction d'une barbotte avec la carcasse avec utilisation des infrarouges. Annexed au chapitre 1 - Video 2. Movie showing a brown bullhead scavenging a trout at night in Lake Cromwell.

Tableaux et figures du mémoire

Liste des tableaux

Introduction générale

Tableau I. Synthèse de la littérature publiée en relation avec le destin des carcasses.....	23
--	----

Chapitre 2

Table I. Location, physical characteristics, and fish species (captured during the study) of the three lakes used in this study.....	74
---	----

Table II. Decomposition rates (k) and half lives (τ) for fish carcasses in three boreal lakes. N is the total number of fish used for the model.....	80
--	----

Table III. Literature summary of fish decomposition rates in lakes, streams, and wetlands.....	83
---	----

Table IV. Summary of carcass/scavenger interactions recorded with an underwater IR video system at 1 m in Lake Cromwell during summer 2003 and fall 2004. FOV: Field of Vision, NO: not observed, NQ: not quantified.....	91
--	----

Liste des figures

Introduction générale

Figure 1. Schéma modifié de Ferber et Wells (1995), représentant les différentes zones de nécrophagie et dégradation de carcasses dans un lac effectué lors d'une étude paléontologique. Les tirets représentent le métalimnion, qui pourrait osciller suivant les saisons.....29

Figure 2. Schéma hypothétique représentant le devenir d'une carcasse de poisson dans un lac.....33

Chapitre 1

Figure 1. (a) Diagram representing the different components and connections of the survey system. (b) Stainless steel frame mounted with the black and white camera (center-top), and the four custom made IR spots on each corner. (c) Exploded view of an IR spot (from left to right): ABS casing and a PCB with LEDs (connected with an electric cable) between two supporting rings, and a Plexiglas window. (d) Electronic scheme of the PCB.....53

Figure 2. Contrast obtained for different type of illumination (white light and IR) for different concentrations of humic acids and at different distances.....55

Picture 1. Movie capture of an infrared ON/OFF sequence at dusk. In A, the IR spots are OFF and we can only see the dead trout (arrow 1). In B the infrared spots are ON, a brown bullhead (arrow 2) is eating the dead trout and near its head another brown bullhead is appearing (arrow 3).....57

Figure 3. Top panel: Attendance time (seconds) of fish in the field of vision (FOV). Bottom panel: time of interaction (seconds) of the scavengers with the structure or the carcass of the rainbow trout. This setup was installed in Lake Cromwell at 1 m depth (June 22 and 23 2005).....58

Figure 4. Left panels: Density of scavengers in the FOV for different dates in Lake Cromwell at 1 m depth. The density was measured every 5 min. Right panels: interactions between scavenger species and a fish carcass, at 5 min intervals. The gray bar (at 300 sec) represents the 5 min limit. The horizontal bar below the X axis codes for night time (black bar), day time (white bar) and dawn/dusk periods (gray bar).....60

Figure 5. Left panels: Mean density of scavengers in the FOV (A) for two seasons during the day and (C) for day vs. night, during the fall. The density was measured every 5 min and averaged over one hour. Right panels: interactions of scavengers with the carcass (B) for two seasons during the day and (C) for day vs. night, during the fall.....61

Chapitre 2

Figure 1. (A) and (B): maps of lakes Croche and Cromwell and sites of deposition of dead fish (white sucker) for the burial experiment. Inset Tables: date, weight, length and index of burial of fish carcasses. % of organic matter of sediments at each location is also given. (C) and (D): pictures of both sides of a dead trout after 9 days at 5 m depth in

the lake Cromwell, with the left photo presenting the side in contact with sediments.....79

Figure 2. Temporal changes of mean remaining wet mass ($g \pm SD$) of fish carcasses in three lakes for different depths (note that temporal scales differ for each graph). The discontinued line represents the mean wet weight of all fish remains (skin and bones) at the end of the experiment ($g \pm SD$).....81

Figure 3. Relation between decomposition half lives and (A) depth, (B) oxygen, (C) temperature and (D) incident light in the three lakes.....82

Figure 4. Digital pictures representing the decomposition sequence of a dead trout in Lake Croche. They depict a typical decomposition sequence encountered in the littoral zone (1 m) and in the deeper zone (12 m). On this Figure, arrows indicate openings externally formed on the carcass between sampling times.....85

Figure 5. Relation between half-lives found in the literature, data from the Lake Croche and Lake Cromwell (●) and the temperature. A non linear regression was performed only for our data ($R^2=0.99$; p -value < 0.0001). Labels for half-lives from the literature are: (◻) Chaloner *et al.* 2002 ; (▽) Fenoglio *et al.* 2005 ; (△) Parmenter and Lamara, 1991 ; (○) Stevenson and Childers 2004 ; (◇) Schneider 1998; (□) encaged (390 μ m mesh) and (◊) encaged (5 mm) Elliott 1997.....86

Figure 6. (A) Histogram representing temporal changes in % of total floating carcasses for the first four meters of depth in three lakes. (B) mean k values ($\pm SD$) as a function of depth for carcasses having experienced at least one floating event (closed circles) or having experienced none (open circles), for the Lake Croche.....88

Figure 7. Percentage of carcass removed from the experiment by large scavengers (e.g. snapping turtles) for the three lakes (Cromwell, Croche and Triton).....89

Conclusion générale

Figure 1. Schéma de synthèse représentant les différentes voies de dégradation de carcasses de poissons.....99

Liste des abréviations

ABS : acrylonitrile butadiene styrene

AC : alternative current

BBF : ballasted fishing float

BPC: Biphényles Polychlorés

CCD : charged coupled device

DC : direct current

FOV : field of vision

IR : infrarouge

LED : Light Emitting Diode

MeHg : méthylmercure

PCB : Printed Circuit Board

τ : half lives

À mon père...

« Pour frayer un sentier nouveau, il faut être capable de s'égarer »

Jean Rostand
Inquiétudes d'un biologiste

Remerciements

Cette page ne peut commencer sans remercier mon directeur de recherche, Marc Amyot. Marc, je tiens à te remercier pour tout ce que tu as fait pour que je puisse en arriver là. Malgré quelques moments d'incompréhension mutuelle, tu as su rester le directeur de recherche que tout étudiant veut avoir : juste, généreux et toujours présent.

Je voudrais également remercier Madame Bernadette Pinel-Alloul et Monsieur Daniel Boisclair d'avoir accepté de faire partie de mon jury de mémoire ; ainsi que de m'avoir conseillé durant toutes mes années passées au département.

Que feraient les « étudiants internationaux » sans ta présence Ginette ? Tu as toujours été la première à rigoler de mes blagues, à m'écouter me plaindre et à m'expliquer la culture québécoise. Merci Ginette. Guillaume, sans toi, la moitié de cette maîtrise n'aurait pas été faite. Un très grand merci à toi mon ami.

Un grand merci au « lieutenant » Perceval et à Alexandre. Je suis triste à l'idée de ne plus vous voir encore chaque matin, fidèles à vos postes et à vos travaux. Durant ces trois années, vous m'avez soutenu, conseillé et motivé. Tout simplement : merci d'avoir été là et d'être devenus, au fil des années, de vrais amis.

Je voudrais également remercier ma mère, mes frères Hicham, Karim et Tarik pour avoir toujours été impliqués dans ma recherche et m'avoir énormément conseillé lors de mes moments d'égarement. Je voudrais leur dire que leur présence a toujours été d'un grand réconfort. Et enfin, Julie qui m'a donné l'énergie pour finir, *ma Biba*.

Introduction générale

Ce mémoire de maîtrise porte sur le devenir des carcasses de poissons dans les lacs du bouclier canadien. En guise d'introduction, on établira premièrement la pertinence de ce type d'études en regard des connaissances actuelles. Puis, on propose un survol des recherches sur la décomposition de carcasses, à la fois au niveau des sciences écologiques et paléontologiques. Les besoins techniques liés à l'obtention de données *in situ* sur les relations nécrophages/carcasses sont ensuite déterminés. En clôture, je présente les principaux scénarios anticipés quant à la décomposition de carcasses en milieu lacustre et indique les principaux objectifs de l'étude.

I.1. Mort des poissons dans les lacs

Si l'on s'intéresse au devenir des poissons, c'est-à-dire leur mort, on apprend que leur mortalité naturelle est causée essentiellement par la prédation, le parasitisme, les maladies et, bien sûr, la sénescence due à la vieillesse (Ricker 1945; Gerdeaux 1995). Les ichtyologistes ont toujours considéré que la prédation était la cause de mortalité majoritaire. La probabilité de mortalité causée par la prédation diminue avec une augmentation de la taille des poissons, certains individus peuvent éviter la prédation durant leur jeune âge et atteindre une taille suffisamment grande pour éviter la prédation et mourir d'autres causes. Selon Greenspan (1998), un agent létal pourrait agir de façon sélective sur certains âges ou classes de taille. Par exemple, un changement de température ou de composition chimique de l'eau, pourrait provoquer une mort surtout chez de jeunes individus et ils seront également beaucoup plus vulnérables à des agents infectieux. Quant aux individus matures, ils ne seront vulnérables, à des agents infectieux ou à un changement physico-chimique du lac, que pendant un moment de l'année ; par exemple, après la période de reproduction car ils ont épuisé leur stock

énergétique (Logan et Markle 1993). Dans plusieurs études sur la dynamique des populations de poissons en eaux douces, la mortalité naturelle annuelle non due à la prédation a été estimée entre 10 et 67% des populations de poissons (Ricker 1945 ; Kipling et Frost 1970 ; Rawstron et Hasagen 1972 ; Rangaswany 1976 ; Nakashima et Leggett 1980 ; Pauly 1980 ; Craig 1984 ; Lorenzen 1996 ; Schneider 1998 ; Allen *et al.* 1998 ; Mills *et al.* 2002). Durant une étude sur la dynamique de populations de crapets (*Lepomis macrochirus*), Ricker (1945) ne remarqua pas ou peu de carcasses de poissons flottant à la surface de l'eau, alors il énonça de façon poétique que, si les nécrophages ne nettoyaient pas les lacs des carcasses, alors, à la manière légendaire des vieux éléphants, les poissons âgés iraient mourir dans des « cimetières » situés dans les eaux profondes des lacs. Mais, la faible représentation des carcasses flottant à la surface de l'eau a conduit Ricker à conclure rapidement que la mortalité naturelle due à la prédation est prépondérante dans un lac (Ricker 1945). Mais, dans certains cas particuliers comme les « summerkill » et « winterkill », il y a mortalité quasi totale (90 à 100%) des poissons résidant dans le lac où ces événements se produisent (Barica *et al.* 1983 ; Vanni *et al.* 1990 ; Danylchuk et Tonn 2003).

Les taux de mortalité naturelle hors prédation rapportés ci-dessus raniment l'intérêt d'étudier le devenir des poissons morts dans les écosystèmes lacustres. Car la mortalité naturelle hors prédation n'est pas si négligeable que l'on pourrait imaginer et l'absence d'indices visuels force à se poser la question du devenir de ces poissons morts.

Si l'on considère que le comportement d'un poisson n'est pas affecté pendant son « agonie », alors le lieu de mort d'un poisson pourrait se situer n'importe où dans un lac. La zone littorale a été considérée comme la portion des lacs où les poissons vivent, se

nourrissent, grandissent, se reproduisent et meurent de façon naturelle par Elder et Smith (1988). Elle est également considérée comme la portion la plus diversifiée, productive et hétérogène d'un lac (Wetzel 1990). Cependant il a été prouvé que les espèces résidant dans la zone littorale ne restent pas confinées à cet endroit : plusieurs espèces se déplacent de façon massive vers la zone pélagique durant la nuit (Hall et Werner 1977 ; Keast 1978 ; Wurtsbaugh et Li 1985 ; Naud et Magnan 1988 ; Comeau et Boisclair 1998 ; Gaudreau et Boisclair 1998 ; Gaudreau et Boisclair 2000 ; Lucas et Baras 2001). Ces déplacements horizontaux sont régulés par les phases lunaires (Gaudreau et Boisclair 2000) de même façon que les déplacements verticaux (Luecke et Wurtsbaugh 1993). Lors de la pleine lune, les poissons restent plus au bord selon Gaudreau et Boisclair (migration horizontale) et plus au fond selon Luecke et Wurtsbaugh (migration verticale). D'une façon générale, on peut conclure que les habitats des poissons ne sont pas statiques et sont déterminés par plusieurs facteurs. Ceci implique que les populations de poissons vont avoir une présence potentielle, en fonction de certains facteurs, dans toute la colonne d'eau d'un lac.

I.2. Les carcasses de poissons en tant que vecteurs de nutriments et de contaminants

Les poissons sont considérés comme des transporteurs de phosphores et d'azote à travers différentes régions d'un lac et interviennent de façon qualitative et quantitative sur la production primaire (Baumann et Kitchell 1974 ; Schindler *et al.* 1996 ; Vanni 1996). Ils sont également des transporteurs de contaminants. L'étude des processus de décomposition et la détermination des taux de dégradation de carcasses de poisson permettrait d'affiner les cycles et les budgets des nutriments dans les écosystèmes en

général puisque les poissons séquestrent une large quantité de nutriments par rapport à leur masse. Par conséquent, les restes de poissons pourraient avoir beaucoup plus d'influence que les restes de végétaux (Stevenson et Childers 2004).

Dans le cadre d'un projet de recherche sur les saumons et les Biphényles Polychlorés (BPC), Krummel (2003) a pu mettre en évidence le rôle du saumon comme transporteur de ce type de contaminants. En effet, le saumon dont la vie adulte se déroule en milieu océanique, s'enrichit en BPC (jusqu'à 2500 ng de BPC par gramme de lipides) et retourne vers les eaux douces pour se reproduire et y mourir. Dans cette même étude, les auteurs ont pu démontrer que dans les régions étudiées où il y avait la plus forte mortalité de saumon (0,12 kg de poisson/m²) on avait un apport de 6000 ng de BPC.m⁻².an⁻¹. Ils ont pu conclure que l'apport de BPC par les saumons (« pompes biologiques ») était très largement supérieur à celui apporté par les mouvements atmosphériques et pouvaient augmenter le risque de contamination chez tous les nécrophages et affecter la survie des juvéniles naissant dans ces mêmes lacs.

Dans le cadre d'une étude sur le devenir du méthylmercure (MeHg) contenu dans les carcasses de poissons, Sarica (2003) s'est interrogé sur le flux vertical de MeHg lié aux carcasses de poisson de la surface vers les sédiments lacustres, comparé au flux vertical annuel de MeHg lié aux particules inorganiques et organiques présentes dans la colonne d'eau. Pour cela, Sarica s'est basé sur l'étude de Porcella (1994), menée au sein du lac oligotrophe Little Rock (Michigan), qui considère que le flux annuel de MeHg lié aux particules inorganiques et organiques est le flux majeur de ce contaminant dans les systèmes lenticques. Porcella, à l'aide de trappes à flux, estime un taux annuel de déposition de MeHg au sein de ce lac de 0,3 g de MeHg/an. Or, le compartiment des poissons est estimé à 0,19 g de MeHg. Dans la zone littorale, si on applique un taux

annuel de mortalité naturelle non liée à la prédation variant entre 10% et 50% à ce compartiment, Sarica obtient alors un flux annuel vertical de MeHg lié aux carcasses de poissons variant de 0,019 à 0,095 g de MeHg/an. Il estime, alors, que le flux de MeHg lié aux poissons morts représente 6% à 30% du flux annuel de MeHg lié aux particules de la colonne d'eau vers les sédiments. Lors d'une étude sur le devenir du mercure contenu dans les poissons morts, Sarica *et al.* (2005) a pu également démontrer une interaction des nécrophages (sangsues) avec les carcasses, ainsi qu'une dégradation très rapide de celles-ci. Le transfert du mercure vers les sangsues a pu également être observé, car une augmentation de 500% de ce contaminant a pu être mesurée chez une espèce de sangsues (*Haemopsis* sp.) en contact avec des carcasses. Cette étude est l'une des premières à mettre en évidence l'existence d'un recyclage des contaminants par les nécrophages dans le milieu naturel. Elle permet également de conforter l'hypothèse que l'activité des nécrophages est très rapide, ce qui explique la rareté des carcasses dans les lacs. Mais, au niveau expérimental, certains points restent encore à prouver. L'auteur a déposé ses carcasses de perchaudes (*Perca flavescens*) dans des cages à une profondeur de deux mètres, en considérant cette profondeur représentative des sites de reproduction et de nutrition des poissons et, par conséquent, de leur lieu de mort. Le fait de déposer les carcasses dans des cages réduit les interactions possibles avec les nécrophages et empêche la mobilité de ces carcasses dans la colonne d'eau. Ces détails, qu'on pourrait reprocher au protocole expérimental, montrent un intérêt additionnel pour une étude sur le devenir des carcasses de poissons. Ainsi, on pourrait déterminer quelles sont les conditions pour qu'une carcasse se dégrade et quels sont les différents nécrophages qui pourraient participer à cette dégradation.

I.3. La décomposition des carcasses de poissons

I.3.1. Études expérimentales de terrain

La décomposition des charognes dans les systèmes aquatiques d'eau douce est moins bien étudiée (Minshall *et al.* 1991; Parmenter et Lamara 1991; Merritt et Wallace 2000), que la décomposition de charognes en milieu terrestre (Hanski 1987). Pour des études de médecine et d'entomologie légales, l'utilisation de carcasses porcines est le modèle de prédilection pour simuler le corps humain (Goff 1993). En fait, les insectes colonisent les charognes de façon prédictible en fonction du temps, ce qui permet de déterminer avec exactitude l'heure de la mort. Un des moyens d'altérer cette succession est d'immerger le corps dans l'eau (Lord et Burger 1983). C'est pour cela que même pour ces études d'entomologie légale, les auteurs ne se sont intéressés qu'aux insectes terrestres qui colonisent les parties émergées des corps (Payne et King 1972). Apparemment, l'étude des insectes en milieu aquatique n'est pas intéressante, car elle ne permet pas de déterminer avec exactitude l'heure de mort de l'individu.

Seul Schneider (1998), lors d'une étude dans un lac où la mortalité n'est pas massive, a pu faire une première ébauche sur le devenir des carcasses dans un lac. Il a confirmé l'hypothèse, de façon assez rudimentaire, que le recyclage des charognes par les nécrophages était l'explication du manque de carcasses visibles à la surface d'un lac. Mais, il n'a pas pu identifier les différents nécrophages en action, ni décrire le déroulement de cette décomposition. Par ailleurs, il a été le seul à utiliser des carcasses de poissons non protégées.

Dans le Tableau I, on peut voir les différents travaux effectués sur le devenir des carcasses de poissons en eaux douces (principalement dans les frayères de saumons), ainsi que les différentes approches expérimentales utilisées. Le fait d'utiliser des sacs

espèce	longueur/masse	traitement	profondeur/température	k/demi-vie
<i>Gambusia holbrooki</i> (guppy sauvage) (Stevenson et Childers 2004) marais des Everglades (Floride, USA)	18.7 ± 3.2 mm 1.437 ± 0.269 g	anesthésiés avec tricaine methosulfate (ms-222) congelé Mis dans un sac-civière (1 mm maille)	Décembre, 1999 à Août, 2000 25 - 35 °C 0-56 cm	De 2.65 - 6 heures à 0.4 - 41.5 heures
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (truite arc-en- ciel) (Fenoglio et al. 2005) zone de courant et zone calme Rivière Visone (Italie)	78.8 ± 4.6 g	Obtenus le jour Avant le placement Mis dans des enveloppes (10 mm maille)	Zone de courants, Mai 2003 15 - 30 cm 15.4 ± 2.1 °C zone calme, Mai 2003 40 - 60 cm 16.8 ± 1.6 °C	0.057 - 292 heures
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (truite arc-en- ciel) (Parmentier et Lamara 1991) marais d'eau douce (Wyoming, USA)	84 - 156 g	congelés (- 20 °C) placés dans des boîtes en forme de V fabriquées avec un moustiquaire	Juillet 1987 - Mai 1988 1 m 5 - 17 °C	0.061 - 273 heures
<i>Salmo trutta</i> L. (truite de mer) (Elliott 1997) Black Brows Beck nursery ruisseau (Lake District, NW Angleterre)	1967 bo : 2380 mg bf : 2420 mg 1968 bo : 2437 mg bf : 2396 mg 1969 bo : 2395 mg bf : 2425 mg	Alevins fraîchement morts ou en agonie intervalle entre la récolte et le début de l'expérience : 2h lot de 20 alevins pesés et placés dans des boîtes en bois (25X25X8 cm) couvertes filet de 390µm maille boîtes fermées (empêchent l'entrée d'invertébrés) boîtes ouvertes avec filet de 5mm maille (empêchent entrée de poissons)	Fin Avril - début Mai 1967 valeur moyenne: 7.2 °C intervalle (4.0-10.9 °C) 1968 valeur moyenne: 8.1 °C intervalle (4.1-12.9 °C) 1969 valeur moyenne: 7.2 °C intervalle (4.3-10.0 °C)	Boîtes fermées 1967 : 0.036 - 462 hours 1968 : 0.042 - 396 hours 1969 : 0.04 - 416 hours années confondues 0.039 - 426 hours boîtes ouvertes 1967 : 0.231 - 72 hours 1968 : 0.252 - 66 hours
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (saumon rose) (Chaloner et al. 2002) ruisseau artificiel et naturel Margaret Creek Catchment (Revillagigedo Island S.E. Alaska USA)	48 - 52 cm 1.25 - 2.02 kg	Capturés vivants puis tués <i>Ruisseau artificiel</i> Attachés au sol sur une plaque En fibre de verre. (maille 6mm) <i>ruisseau naturel</i> cages en treillis métallique (55X25 cm) 5cm mesh avec une base en fibre de verre (maille 1.6mm)	septembre 1997 <i>ruisseau artificiel</i> 13 cm 8.9 °C (2.4 - 12.9 °C) <i>ruisseau naturel</i> 8.8 °C (5.5 - 11.4 °C)	<i>Ruisseau artificiel</i> 0.033 - 504 hours <i>ruisseau naturel</i> pas de différences avec le <i>ruisseau artificiel</i>
<i>Lepomis macrochirus</i> (bluegills) <i>Lepomis cyanellus</i> (green sunfish) (Schmeider 1998) Blueberry Pond (Southern Michigan, USA)	<i>Littoral et sublittoral</i> 1989 155 - 350 mm	Récupérés morts du lac et placés avec un fil de nylon attaché à la mâchoire inférieure avec 2 crochets.	1989 <i>littoral</i> (<2.5 m) et <i>sublittoral</i> (2.5 - 7.4 m) 8 - 22 °C et 5 - 15 °C	<i>Temps requis pour décomposition totale</i> 1989 <i>littoral et sublittoral</i> 18.2 jours (13-23) 26.9 jours (20 - 34)

Tableau I. Synthèse de la littérature publiée en relation avec le destin des carcasses

fabriqués à partir de moustiquaires, de différentes tailles de maille, permet le développement de champignons et de bactéries. Il permet également l'installation de vers et d'isopodes (Swift et al. 1979). Mais l'inconvénient majeur serait la création de microcosmes riches en ressources et cela biaiserait les taux de décomposition (Wieder et Lang 1982 ; Boulton et Boon 1991). Ces petits enclos, comme nous l'avons dit plus haut, créeraient également une barrière pour des invertébrés et vertébrés de grande taille qui seraient susceptibles d'accélérer les taux de décomposition. La congélation des tissus de carcasses avant expérimentation semblerait également avoir quelques inconvénients. Elle serait la cause de la désagrégation des structures cellulaires, d'une décomposition anaérobie durant les premiers jours de la dégradation due à la congélation et d'une dégradation mécanique de la peau de l'animal qui permet une introduction facilitée des invertébrés (Micozzi 1986). Schneider (1998) avait utilisé des crochets pour retenir ses carcasses et les avait laissées traîner dans la colonne d'eau. Selon Stevenson et Childers (2004), cette technique pourrait augmenter les taux de dégradation des carcasses, par simple perte de tissus lors de la remontée de celles-ci. L'utilisation d'anesthésiants pourrait également avoir une action de répulsion sur les différents nécrophages potentiels. En effet, le goût ou l'odeur du produit chimique peut interférer avec l'odeur du poisson en décomposition, ce qui pourrait avoir également une influence sur les taux de décomposition. Ces différentes études ont pu toutes démontrer qu'il y a bien une décomposition, plus ou moins rapide, des carcasses de poisson. Cette dégradation est fonction de la saison et de la profondeur. Malheureusement, les expériences effectuées avec des poissons de grande taille, n'ont été faites que dans des eaux froides. La combinaison eau froide et cage a sûrement ralenti les taux de dégradation. De plus, les faibles profondeurs (de 0 à 30 cm) utilisées n'ont pas permis à tous les nécrophages

potentiels d'atteindre la carcasse et elles mettent également en compétition non seulement des animaux aquatiques, mais également des animaux terrestres. Toutes ces incertitudes expérimentales montrent la difficulté de pouvoir étudier le devenir des carcasses des poissons, mais les résultats obtenus sont assez intéressants pour approfondir notre compréhension sur ce phénomène dans un système lacustre.

1.3.2. Apports des sciences paléontologiques

D'un point de vue paléontologique, l'étude du devenir des poissons morts pourrait aider grandement la compréhension de phénomènes passés. Ainsi, en paléontologie, une combinaison de disciplines comme l'écologie, la taphonomie et l'interprétation taxonomique est en général nécessaire pour déterminer la cause de la mort des poissons (Patterson et Smith 2001). Elder (1985) a posé les bases de la taphonomie pour les fossiles de poissons. Dans ce domaine, elle a été la seule à utiliser une approche expérimentale, laquelle contraste avec l'approche descriptive habituellement utilisée (cette dernière se basant sur l'examen de carottes sédimentaires). Toutes les expériences menées par Elder ont été effectuées sous conditions contrôlées en laboratoire. Mais elle avouera elle-même que les relations trouvées dans ses travaux sont souvent difficilement applicables dans des conditions naturelles car d'autres facteurs interviennent et compliquent les relations trouvées.

Plusieurs généralisations, plus ou moins fondées selon le cas, émanent des travaux expérimentaux et descriptifs menés en taphonomie des poissons. On considère ainsi que la mort se produit souvent par tétanie causée par l'anoxie, un choc thermique, un choc salin ou alcalin. La mort par tétanie se reflète sur le poisson par une contraction musculaire, une ouverture maximale de la bouche et des branchies et un déploiement des nageoires. Dans des cas extrêmes, le corps s'arque, ce qui entraîne une déchirure des

tissus conjonctifs. Les morts provoquées par la maladie et la sénescence n'ont pas été décrites, mais pourraient également être précédés par la tétanie.

La désarticulation des carcasses des poissons, par les nécrophages, se traduit par une dispersion aléatoire des fragments, un bris des os et une perturbation préférentielle de la partie antérieure du poisson. Les nécrophages vont avoir une action proportionnelle à leur taille sur la désintégration de la carcasse. Ainsi, l'action des bactéries et des ostracodes, par exemple, ne va pas avoir d'impact sur le déplacement des os, mais uniquement sur les tissus conjonctifs et mous. Alors que les gastéropodes ou les écrevisses vont avoir un comportement agressif sur la carcasse et attaqueront par ordre préférentiel les yeux, les mâchoires, la cavité abdominale et ensuite les muscles du corps. Dans le cas d'une dégradation incomplète de la carcasse, cela implique une incapacité, par les nécrophages, à atteindre la charogne. Cet état peut être expliqué par un enfouissement de la carcasse ou une concentration faible en oxygène (inférieure à 4 ppm) qui va exclure les arthropodes et les mollusques; les poissons pourront quand même faire quelques incursions pour essayer de déplacer la carcasse. Par contre, lorsqu'il y a enfouissement de la carcasse, les nécrophages sont parfois capables de creuser les sédiments pour pouvoir accéder à la charogne, car il a été possible d'observer des restes fossiles remaniés et disposés obliquement par rapport à la couche sédimentaire (Ferber 1987).

Lorsqu'une carcasse flotte à la surface d'un lac, la décomposition bactérienne provoque une désintégration des différentes parties du poisson. Cette désintégration s'effectue temporellement par un démembrement de la mâchoire inférieure, des nageoires, du crâne, des opercules, des écailles, puis des côtes et des vertèbres. Par la suite, la carcasse coule au fond (Schafer 1972 ; Elder 1985). Lorsqu'une carcasse flotte,

elle va soit s'échouer sur le littoral, soit rester accrochée aux macrophytes. Dans les cas de grands lacs, les distances à parcourir et l'état de dégradation sont tels que la carcasse n'atteint pas la zone littorale et les restes sont disséminés tout le long du lac.

De nombreux paléontologues ont remarqué que tous les animaux (mammifères ou autres) plus jeunes ou plus petits étaient mal représentés dans les assemblages de fossiles car la préservation en soi est mauvaise chez des individus très jeunes (Caughley 1966 ; Klein 1982 ; Greenspan 1998). Chez les poissons, une autre hypothèse s'ajoute à ce manque de représentativité : La sélectivité des nécrophages, spécialement les oiseaux se nourrissant de poissons (Logan et Markle 1993). Les carcasses de petite taille peuvent être emportées par l'oiseau hors du lac, alors que des poissons de plus grande taille sont déchiquetés sur place. La rareté des petits poissons dans les échantillons paléontologiques peut également résulter de l'activité de nécrophagie par des gros poissons, qui pourront avaler directement la carcasse et ne pas avoir à la déchiqeter. Notons qu'une forte pression de prédation des petits poissons vivants par les gros peut également causer une plus grande rareté de petites carcasses, dans un lac donné.

Selon Elder (1985), la décomposition par flottaison est inévitable lorsque la mort se produit dans des eaux chaudes ou peu profondes. Cette flottaison serait causée par l'accumulation de gaz de décomposition dans les muscles et non dans la partie intestinale. Ses expériences ont pu montrer que dans des eaux peu profondes (14-16°C) ou à une profondeur de 10 mètres à 22°C, la flottaison est possible. Mais, pour des eaux plus froides et à une pression plus importante, la production bactérienne de gaz est ralentie et la pression des masses d'eau évacue les gaz de la carcasse ce qui l'empêche de flotter. La flottaison par accumulation de gaz de décomposition est indépendante de l'état initial de flottaison post-mortem, celle-ci étant fonction de la variation de la

température et de la quantité de gaz contenu dans la vessie natatoire. Si le poisson meurt à flottaison neutre et qu'il n'y a pas de fuite de gaz de la vessie natatoire, une augmentation de la température va faire flotter la carcasse, alors qu'une baisse de température va la faire couler. Ce qui implique qu'un poisson qui meurt, dans la zone littorale, la nuit va se déposer au fond du lac et va se mettre à flotter le lendemain, avec le réchauffement de température des eaux du lac. La pression aura également un impact sur cette flottaison. Ainsi si un poisson mort se met à flotter, il va continuer à le faire, alors que si ce poisson meurt dans l'hypolimnion (températures basses), donc à une profondeur importante, la pression de la colonne d'eau l'empêchera de se mettre à flotter. Ceci permet de conclure qu'un fossile de poisson intact est considéré comme étant mort dans un lac stratifié et profond avec des températures basses. La Figure 1 représente les dispositions et les localisations idéales, lors d'une étude paléontologique, des fossiles de poissons. Les restes complets de carcasses de poissons proviennent de zones profondes et froides. Si des restes incomplets sont découverts à ces mêmes profondeurs, c'est qu'ils proviennent de carcasses flottant à la surface de la colonne d'eau. À mesure que l'on remonte vers la surface, les auteurs déterminent la zone du métalimnion en fonction de la destruction partielle des squelettes et déduisent que la nécrophagie est saisonnière à cet endroit. La région littorale est considérée comme l'endroit de prédilection de la nécrophagie et les squelettes y sont tous brisés et isolés. Les carcasses flottent également à ces profondeurs et vont se disséminer dans tout le lac.

Lorsque des carcasses sont retrouvées intactes au sein d'échantillons paléontologiques correspondant au rivage, les taphonomistes en concluent habituellement qu'elles se sont échouées sur des terrains boueux puis ont été rapidement recouvertes, devenant ainsi inatteignables pour les nécrophages. De façon plus usuelle, les

échantillons de rivage vont plutôt présenter une concentration importante de fragments d'os découlant de la nécrophagie.

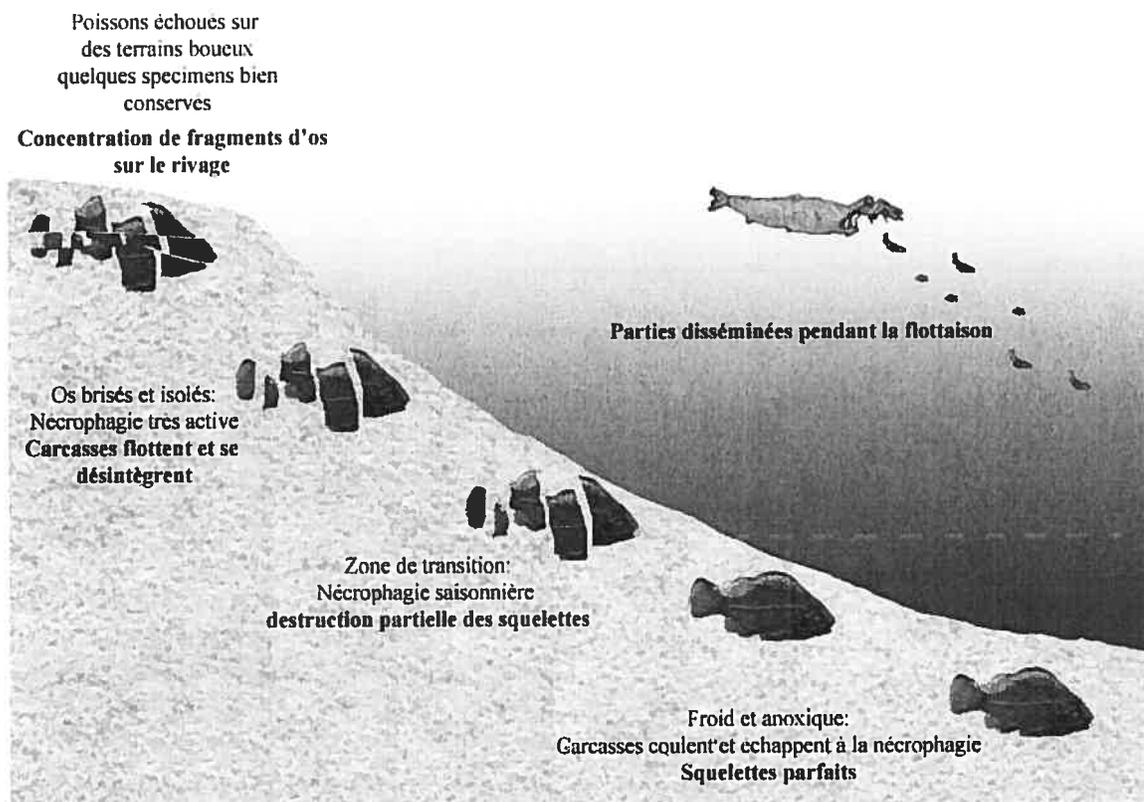


Figure 1. Schéma modifié de Ferber et Wells (1995), représentant les différentes zones de nécrophagie et dégradation de carcasses dans un lac effectué lors d'une étude paléontologique. Les tirets représentent le métalimnion, qui pourrait osciller suivant les saisons

La paléontologie est confrontée à plusieurs incertitudes liées à la dégradation des poissons. Par exemple, les truites, poissons d'eau froide, sont des indicateurs paléontologiques de climats froids (Rogers *et al.* 1985, 1992 ; Firby *et al.* 1997). Mais ces mêmes poissons sont également des indicateurs de zones profondes. Ce qui implique, lors d'études paléontologiques, des soucis d'interprétation. Une solution, à ce genre d'indécisions, est d'étudier le devenir de carcasses de poissons dans le milieu naturel pour pouvoir ainsi extrapoler ces informations à des situations qui remontent à des dizaines de milliers voire plusieurs millions d'années.

I.4. Aspects techniques de l'observation visuelle *in situ* de la décomposition

Les difficultés techniques que l'on pourrait trouver lors de l'étude du devenir des carcasses de poissons et de l'interaction des nécrophages, ont été rapidement adaptées pour le milieu océanique. Effectivement, dans le milieu océanique, surtout dans les fonds abyssaux, la faune nécrophage a été bien étudiée (Wilson et Smith 1984; Smith 1985; Priede *et al.* 1990; Yau *et al.* 2002). Des appareils photos ainsi que des leurres (carcasses de poissons), installés sur un châssis métallique, ont été envoyés à plus de 4000 mètres de profondeur. Les clichés obtenus ont pu mettre en évidence l'existence d'espèces spécialisées dans la nécrophagie.

Ces nécrophages, dotés d'organes olfactifs adaptés, sont attirés très rapidement autour des carcasses provenant de la surface (Wilson et Smith 1984). En fait, ces nécrophages spécialisés (poissons grenadiers, crabes de pierre, amphipodes, etc.) pratiquent la technique du «sit and wait» (Smith 1985), c'est-à-dire qu'ils attendent la chute de ce necton pour se nourrir et peuvent dégrader très rapidement les carcasses: 100g/h pour des températures variant entre 1.6 et 2.2°C (Yau *et al.* 2002). Mais ce type de résultats n'est strictement pas extrapolable dans les systèmes lacustres.

On pourrait s'inspirer de ce type d'appareil, pour étudier les interactions des nécrophages avec les carcasses de poissons dans les systèmes lacustres. De plus, le coût du matériel serait beaucoup moins important, car il n'est pas nécessaire d'utiliser du matériel résistant à des pressions aussi importantes que dans les fonds océaniques. L'utilisation d'appareils photos numériques à haute résolution dotés d'une grande capacité de stockage permet le suivi de la carcasse pendant une très longue durée. La

batterie directement installée sur le support permet également une autonomie et une ergonomie à la « sonde » pour ces profondeurs importantes. Une programmation de l'appareil photo permet de prendre des clichés s'étalant sur plusieurs heures et l'utilisation d'un flash de lumière blanche permet d'avoir une visibilité parfaite pour une très bonne identification d'espèces.

L'utilisation d'une caméra vidéo et d'un système d'éclairage indétectable pourrait apporter des informations beaucoup plus précises et complètes sur les espèces nécrophages. En effet, l'utilisation d'un flash de couleur blanche et de haute intensité pourrait avoir une action attractive et/ou répulsive sur certaines espèces. De plus, les informations récupérables sur une image fixe pourraient prêter à confusion. Par exemple, on pourrait considérer que les espèces présentes sur l'image fixe sont attirées par la carcasse, alors qu'en réalité, elles n'ont eu qu'un comportement de curiosité, attirées par la lumière. La présence d'organismes sur la photo ne permet pas d'être catégorique sur le rôle de ceux-ci (Sorg *et al.* 1997). Par ailleurs, l'utilisation d'un appareil couplé à un système de prise de photos programmable donne une information temporelle assez restreinte. En effet, une photo prise à chaque heure ou plus ne permet pas d'avoir un échantillonnage temporel précis, détaillé et complet.

Dans notre étude portant sur des lacs humiques du bouclier canadien, la profondeur n'est pas un souci majeur pour le déploiement d'un système vidéo. L'inconvénient principal est plutôt la visibilité dans des eaux chargées en matière organique dissoute ou en suspension. Afin d'obtenir une autonomie illimitée, un système en deux parties semble idéal : le système d'enregistrement vidéo et l'alimentation électrique vont être déposés sur le littoral, alors que la « sonde » munie d'une caméra et d'un système d'éclairage va être plongée dans l'eau. Le choix a été porté sur un système

vidéo en continu pour une collecte d'informations complète et un système d'éclairage en infra rouge a été développé dans le laboratoire et utilisé sur le terrain, pour un échantillonnage de nuit dans des conditions proches du naturel.

I.5. Scénarios de dégradation de carcasses dans des lacs boréaux

Dans la Figure 2, j'ai essayé de représenter les différents scénarios qui peuvent se produire dans un lac boréal lorsqu'un poisson meurt de cause naturelle. Je prends également une hypothèse de départ : n'importe quel poisson qui meurt de façon naturelle ne va pas se mettre à flotter immédiatement; cette hypothèse s'appuie sur le fait que très peu de carcasses sont visibles à la surface du lac. L'épaisseur des flèches indique la probabilité d'événement.

Si un poisson meurt dans la zone littorale, il se déposera à la surface des sédiments (Figure 2-1). Dépendamment du type et de la consistance de substrat, la carcasse pourra soit s'enfouir dans les sédiments (Figure 2-2) et être dégradée par des bactéries (Figure 2-3), soit rester à la surface de ceux-ci (Figure 2-4). Dans ce dernier cas, la carcasse est directement accessible aux nécrophages du lac (Figure 2-5), et la dégradation est plutôt rapide. Cette carcasse va être également responsable de l'apparition de prédateurs secondaires (Sorg *et al.* 1997) et va servir de source de nourriture ponctuelle et d'habitat pour des invertébrés.

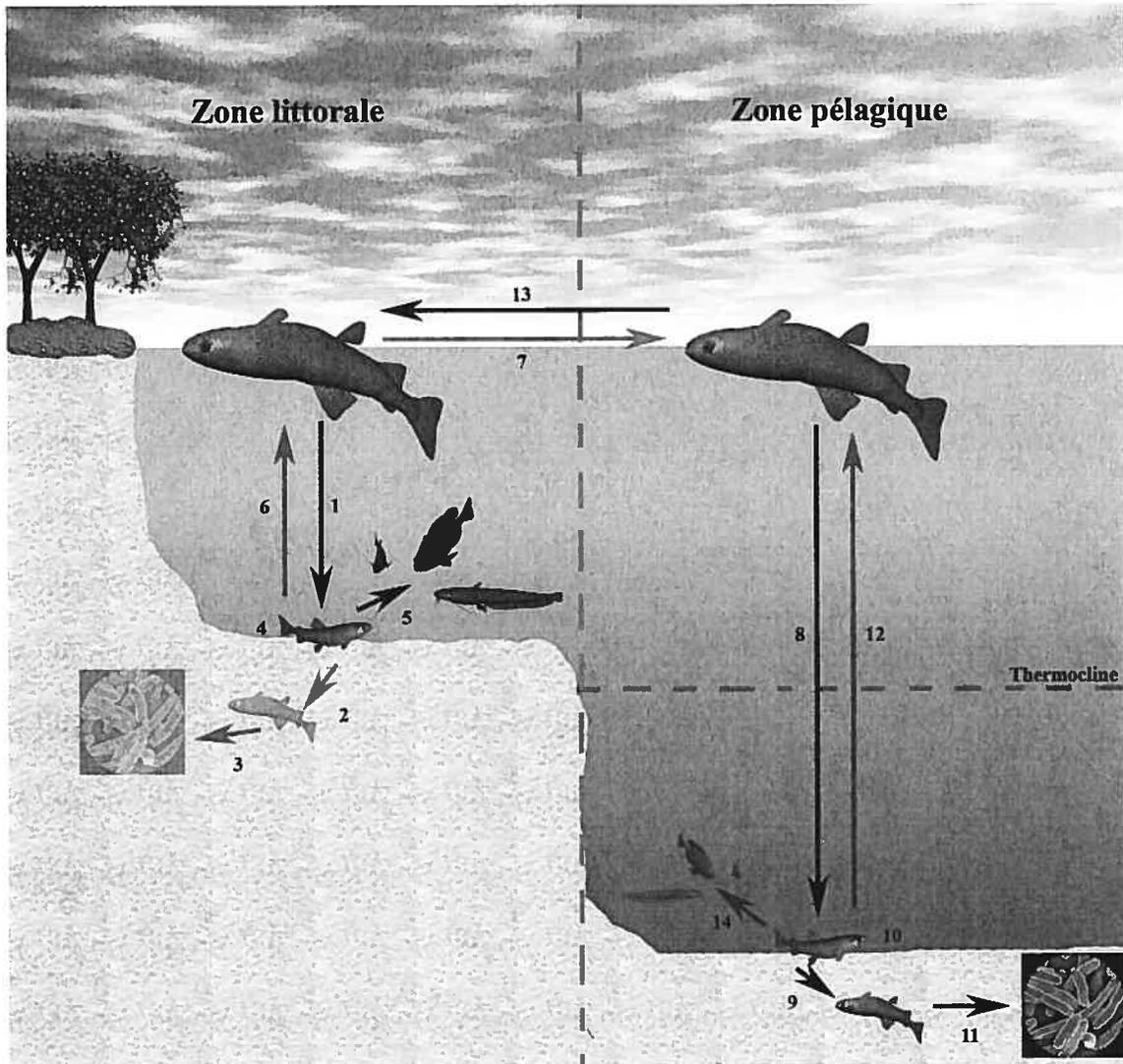


Figure 2. Schéma hypothétique représentant le devenir d'une carcasse de poisson dans un lac. Les événements représentés par des flèches grises semblent les moins probables

Il peut également se passer un scénario, moins probable, lorsqu'un poisson meurt dans la zone littorale. La carcasse pourrait se mettre à flotter (accumulation de gaz de décomposition dans les organes) et elle se déplacerait (Figure 2-6). Alors, dans cette condition, elle pourrait soit être accessible aux animaux terrestres et aériens, soit se déplacer vers la zone pélagique (Figure 2-7).

Dans le cas où un poisson mourrait dans la zone pélagique, il va couler et se déposer dans les profondeurs du lac (Figure 2-8). Comme pour la zone littorale, la carcasse pourrait s'enfouir dans les sédiments (Figure 2-9) ou rester à la surface de ceux-ci (Figure 2-10). Si la carcasse s'enfouit, elle subira une dégradation bactérienne (Figure 2-11). Mais, elle pourra également se mettre à flotter (Figure 2-12, dépendamment de la température et de la pression) et se déplacer vers la zone littorale (Figure 2-13) pour subir une dégradation caractéristique à cette zone. Dans le cas où la carcasse resterait à la surface des sédiments (Figure 2-10), la dégradation semble avoir deux voies possibles : la première serait par voie bactérienne, car les conditions de température et d'oxygène ne permettraient pas la présence de nécrophages. La deuxième serait une dégradation due à des nécrophages adaptés à localiser des charognes dans des conditions extrêmes (Figure 2-14).

I.6. Objectifs de l'étude

Le but général de ma maîtrise est de déterminer le destin d'une carcasse dans un lac, d'un point de vue écologique. En effectuant plusieurs expériences *in situ*, on va tenter de mettre en évidence l'existence d'interactions entre les organismes aquatiques et les carcasses et de déterminer dans quelles conditions il est possible d'avoir des interactions.

La première étape de cette étude sera d'évaluer le potentiel d'enfouissement des carcasses dans les lacs choisis. Cette expérience est essentielle pour d'évaluer si les carcasses restent à la surface des sédiments et sont ainsi disponibles aux nécrophages potentiels.

La deuxième étape consistera à évaluer la vitesse de dégradation des carcasses à

différentes profondeurs au sein de trois lacs. L'utilisation de cages ou de boîtes (Tableau I) est une pratique commune pour étudier la dégradation de poissons dans le milieu naturel. En effet, ces boîtes permettent de retrouver les échantillons assez rapidement et évitent la perte de tissus. Nous avons décidé pour nos expériences de ne pas utiliser de boîtes, ni de lest pour pouvoir avoir un comportement naturel de la carcasse dans la colonne d'eau, mais également d'avoir le maximum de nécrophages potentiels. S'il y a perte de tissu lors de la récupération de nos carcasses, elle sera négligeable par rapport à la taille de nos poissons. Nous estimons également que la dégradation va être rapide dans la zone littorale, ce qui va empêcher la dégradation bactérienne de se produire et de modifier la texture des tissus, ainsi qu'une liquéfaction des organes et tissus internes.

Les lacs qui ont été choisis pour les expériences sont tous localisés dans la Station de biologie des Laurentides de l'Université de Montréal. Ils ont été sélectionnés pour leur proximité les uns des autres, pour une meilleure mobilité de matériel lourd et leurs différentes caractéristiques physico-chimiques. Le lac Triton a été choisi pour sa petite taille et faible profondeur, ainsi que pour sa faible biodiversité en espèces de poissons. Ainsi, on prévoit y observer des vitesses de dégradation très lente même pour de faibles profondeurs pour montrer que les poissons sont des nécrophages essentiels dans les lacs. Les deux autres lacs choisis sont le lac Croche et le lac Cromwell. Ces deux lacs contiennent les mêmes espèces de poissons, mais le lac Cromwell contient une espèce en plus (*Ameiurus nebulosus*, barbotte) susceptible de nécrophagie et il est également beaucoup plus riche en carbone organique dissous (8,9 mg L⁻¹ comparativement à 5,6 mg L⁻¹ pour le lac Croche). Nous avons ainsi des lacs proches, ayant un gradient croissant d'espèces de poissons (lac Triton : 1 espèce, lac Croche : 2 espèces et lac Cromwell : 3 espèces) susceptibles d'interagir avec les carcasses.

Le développement et l'utilisation de système vidéo efficace, comme nous avons pu le dire plus haut, est essentiel pour avoir un aperçu *in situ* proche de la réalité. C'est pour cela que j'ai dû développer un système vidéo infrarouge qui m'a permis de filmer les nécrophages qui interagissent avec les carcasses de truites, que j'ai déposé dans le lac Cromwell. Ce système infrarouge a pu être testé en laboratoire et sur le terrain pour des expériences d'efficacité et d'interaction.

Le cœur du travail repose sur deux articles soumis. Le premier article, de nature technique, décrit le système vidéo par caméra infra-rouge submergé. Cet article présente entre autres les premières séquences de film jamais publiées sur le comportement nocturne de poissons, en l'absence de lumière blanche, et ouvre de nouvelles avenues pour les études éthologiques en milieu aquatique. Le second article porte sur les aspects écologiques de l'étude, tel que décrits plus haut, et inclut certaines données sur les relations nécrophages/carcasses obtenues à l'aide du système vidéo.

I.7. Références bibliographiques

- Allen, M.S., Miranda, L.E., Brock, R.E. 1998. Implications of compensatory and additive mortality to the management of selected sportfish populations. *Lakes and Reservoirs: Research and Management*: **3** : 67-79.
- Barica, J., Gibson, J., Howard, W. 1983. Feasibility of snow clearing to improve dissolved oxygen conditions in a winterkill lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40** : 1526-1631.
- Baumann, P.C., Kitchell, J.F. 1974. Diel patterns of distribution and feeding of bluegill (*Lepomis macrochirus*) in Lake Wingra, Wisconsin. *Trans. Am. Fish. Soc.* **2** : 255-260.
- Boulton, A.J., Boon, P.I. 1991. A review of methodology used to measure leaf litter decomposition in lotic environments: Time to turnover an old leaf? *Australian Journal of Marine and Freshwater Research.* **42**:1-43.
- Caughley, G. 1966. Mortality patterns in mammals. *Ecology* **47** : 906–918.
- Chaloner, D.T, Wipfli, M.S., Caouette, J.P. 2002. Mass loss and macroinvertebrate colonization of Pacific salmon carcasses in south-eastern Alaskan streams. *Freshwater Biology.* **47**: 263-273.
- Comeau, S., Boisclair, D. 1998. Day-to-day variation in fish horizontal migration and its potential consequence on estimates of trophic interactions in lakes. *Fish. Res.* **35**: 75-81.
- Craig, J.F. 1984. Aging in fish. *Can J. Zool.* **63** : 1-8.

- Danylchuk, A., Tonn W.M. 2003. Natural disturbances and fish: local and regional influences on winterkill of fathead minnows, *Pimephales promelas*, in boreal lakes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **132** : 289-298.
- Elder, R.L. 1985. Principles of aquatic taphonomy with examples from the fossil record. Thesis. Univ. Michigan.
- Elder, R.L., Smith, G.R. 1988. Fish Taphonomy and environmental inference in paleolimnology. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, and Palaeoecology*, **62** : 557-592.
- Elliott, J.M. 1997. An experimental study on the natural removal of dead trout fry in a lake district stream. *J. Fish. Biol.* **50** : 870-877.
- Fenoglio, S., Bo, T., Agosta, P., Cucco, M. 2005. Mass loss and macroinvertebrate colonisation of fish carcasses in riffles and pools of a NW Italian stream. *Hydrobiologia*. **532** : 111–122.
- Ferber, C.T., 1987. Environmental interpretation of fish deposits in the Eocene Green River Formation of Utah and Wyoming. Thesis. Kent State Univ.
- Ferber, C.T., Wells, N.A. 1995. Paleolimnology and taphonomy of some fish deposits in “Fossil” and “Uinta” Lakes of the Eocene Green River Formation, Utah and Wyoming. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, and Palaeoecology*. **117** : 185-210.
- Firby, J. R., Sharpe, S.E., Whelan, J.F., Smith, G.R., Spaulding, W.G. 1997. Paleobiotic and isotopic analysis of mollusks, fish, and plants from core OL-92: Indicators for an open or closed lake system, pp. 121–125 in Smith G. I. & J. L. Bischoff (Eds.), *An 800,000-Year Paleoclimatic Record from Core OL-92, Owens Lake, Southeast California*. Boulder Colorado, Geological Society of America Special Paper 317, 165 pp.

- Gaudreau, N., Boisclair, D. 1998. The influence of spatial heterogeneity on the study of fish horizontal daily migration. *Fish. Res.* **35** : 65-73.
- Gaudreau, N., Boisclair, D. 2000. Influence of moon phase on acoustic estimates of the abundance of fish performing daily horizontal migration in a small oligotrophic lake. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **57** : 581-590.
- Gerdeaux D., 1995. Croissance et dynamique des populations de poissons. Dans *Limnologie générale*. Ed. R. Pourriot et M. Meybeck, Masson, Collection d'écologie 25, Paris, France, 389-402.
- Goff, M.L. 1993. Estimation of postmortem interval using arthropod development and successional patterns. *Forensic. Sci. Rev.* **81** (5): 82-94.
- Greenspan, R.L. 1998. Gear Selectivity Models, Mortality Profiles and the Interpretation of Archaeological Fish Remains: A Case Study from the Harney Basin, Oregon. *Journal of Archaeological Science.* **25** : 973-984.
- Hall, D.J., Werner, E.E. 1977. Seasonal distribution and abundance of fishes in the littoral zone of a Michigan lake. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **106** : 545-555.
- Hanski, I. 1987. Nutritional ecology of dung- and carrion- feeding insects. In *Ecology of Insects, Mites, Spiders and Related Invertebrates* (Eds F. Slansky & J.G.Rodiguez), pp. 837-884. Wiley, New York.
- Keast, A. 1978. Trophic and spatial interrelationship in fish species of an Ontario temperate lake. *Environ. Biol. Fish.* **3** : 7-31.

- Kipling, C., Frost W.E. 1970. A study of the mortality, population numbers, year class strengths, production and food consumption of pike, *Esox lucius*, in Windermere from 1944 to 1962. *J. Anim. Ecol.* **39** : 115-157.
- Klein, R.G. 1982. Patterns of ungulate mortality and ungulate mortality profiles from Langebaanweg (early Pliocene) and Elandsfontein (Middle Pleistocene). South-western Cape Province. South Africa. *Annals of the South African Museum.* **90** : 49-94.
- Krummel, E.M., Macdonald, R.W., Kimpe, L.E., Gregory-Eaves, I., Demers, M.J., Smol, J.P., Finney, B., Blais, J.M. 2003. Delivery of pollutants by spawning salmon - Fish dump toxic industrial compounds in Alaskan lakes on their return from the ocean. *Nature.* **425**: 255-256.
- Logan, D., Markle, D.F. 1993. Literature review of fishes and fisheries of Upper Klamath Lake, Oregon. dans (S. G. Campbell, Ed.) *Environmental Research in the Klamath Basin, Oregon: 1992 Annual Report.* Publication R-93-16, U.S. Bureau of Reclamation, Applied Sciences Branch, Research and Laboratory Services Division, Denver. 223-249.
- Lord, W.D., Burger, J.F. 1983. Collection and preservation of forensically important entomological materials. *J. Forensic Sci.* **28**: 936-944.
- Lorenzen, K. 1996. The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: a comparison of natural ecosystems and aquaculture. *J. Fish. Biol.* **49** : 627-647.
- Luecke, C., Wurtsbaugh, W.A. 1993. Effects of moonlight and daylight on hydro acoustic estimates of pelagic abundance. *Trans. Amer. Fish. Soc.* **122** : 112-120.
- Lucas, M.C., Baras, E. 2001. *Migration of freshwater fishes.* Blackwell Science, Oxford.

- Merritt, R.W., Wallace, J.R. 2000. The role of aquatic insects in forensic investigations. *Forensic Entomology* : 177-222.
- Micozzi, M.S. 1986. Experimental study of post-mortem change under field conditions: Effects of freezing, thawing, and mechanical injury. *J. Forensic Sci.* **31** : 953-961.
- Mills, K.H., Chalanchuk, S.M., Allen, D.J. 2002. Abundance, annual survival, and recruitment of unexploited and exploited lake charr, *Salvelinus namaycush*, populations at the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. *Environ. Biol. Fish.* **64** : 281-292.
- Minshall, G.W., Hitchcock E., Barnes, J.R. 1991. Decomposition of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) carcasses in a forest stream ecosystem inhabited only by non-anadromous fish populations. *Can. J. of Fish. Aquat. Sci.* **48** : 191-195.
- Nakashima, B.S., Leggett, W.C. 1980. The role of fishes in the regulation of phosphorus availability in lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37** : 1540-1549.
- Naud, M., Magnan, P., 1988. Diel onshore-offshore migrations in northern redbelly dace, *Phoxinus eos* (Cope) in relation to prey distribution in small oligotrophic lake. *Can. J. Zool.* **66**: 1249-1253.
- Parmenter, R.R., Lamarra, V.A. 1991. Nutrient cycling in a freshwater marsh: the decomposition of fish and waterfowl carrion. *Limnol. Oceanogr.* **36** : 976-987.
- Patterson, W.P., Smith, G.R. 2001. Fish Chapter. Tracking Environmental Change Using Lake Sediments. J. P. Smol, H. J. B. Birks & W. M. Last (eds.). Volume 4: Zoological Indicators. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. Int. Explor. Mar.* **39** : 175-192.
- Payne, J.A., King, E.W. 1972. Insect succession and decomposition of pig carcasses in water. *J. Georgia Entomol. Soc.* **7** (3): 700-709.
- Porcella, D.B. 1994. Mercury in the environment. *Mercury Pollution-Integration and Synthesis*. Ed. C.J. Watras et J.W. Huckabee, Boca Raton, FL, U.S.A. 3-9.
- Priede I.G., Smith K.L.Jr., Armstrong J.D. 1990. Foraging behavior of abyssal grenadier fish. *Deep-Sea Research.* **37** : 81-101.
- Rangaswamy, C.P. 1976. Estimation of total mortality rates of *Mugil cephalus* in Pulicat Lake. *Indian J. Fish.* **21** : 588-590.
- Rawstrom, R.R., Hashagen, K.A. 1972. Mortality and survival rates of tagged largemouth bass (*Micropterus salmoides*) at Merle Collins Reservoir. *Calif. Fish. Game.* **58** : 221-230.
- Ricker, W.E. 1945. Natural mortality among indiana bluegill sunfish. *Ecology.* **26** : 111-121.
- Rogers, K.L., Repenning, C.A., Forester, R.M., Larson, E.E., Hall, S.A., Smith, G.R., Anderson, E., Brown, T.J. 1985. Middle Pleistocene (Late Irvingtonian: Nebraskan) climatic changes in south-central Colorado. *National Geographic Research.* **1** (4) : 535-563.
- Rogers, K.L., Larson, E.E., Smith, G., D. Katzman, G. R. Smith, T. Cerling, Y. Wang, R. G. Baker, K. C. Lohmann, C. A. Repenning, P. Patterson & G. Mackie, 1992. Pliocene and Pleistocene geologic and climatic evolution in the San Luis Valley of

south-central Colorado. *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeoecol.* **94**: 55–86.

Sarica J. 2003. Les transferts du mercure bioaccumulé dans les carcasses de poisson vers les organismes aquatiques et vers les invertébrés terrestres nécrophages. Examen Doctoral.

Sarica, J., Amyot, M., Hare, L., Blanchfield, P., Bodaly, R.A.(Drew), Hintelmann, H., Lucotte, M. 2005. Mercury transfer from fish carcasses to scavengers in boreal lakes: the use of stable isotopes of mercury. *Environ. Pollution.* **134**: 13-22.

Schafer, W. 1972. *Ecology and Paleocology of marine environments.* Univ. Chicago Press, Chicago:569.

Schindler, D.E., Carpenter, S.R., Cottingham, X.H., Hodgson, J.R., Kitchell, J.F., Soranno, P.A. 1996. Food web structure and littoral zone coupling to pelagic trophic cascades. Dans *Food webs: integration of patterns and dynamics.* Éditions G.A. Polis et K.O. Winemiller. Chapman & Hall, New York: 96-105.

Schneider, J.C. 1998. Fate of dead fish in a small lake. *Am. Midl. Nat.* **140**: 192-196.

Smith C.R. 1985 Food for the deep sea Santa Catalina Basin floor. *Deep-Sea Research.* **32**: 417-442.

Sorg M.H., Dearborn J.H., Monahan D.A., Ryan H.F., Sweeney K.G., et David E. 1997. Forensic Taphonomy in marine contexts, In *Forensic Taphonomy Human Remains,* W.D. Haglund, & M.H. Sorg Eds., CRC Press LLC, Boca Raton, FL.

Stevenson, C., Childers, D.L. 2004. Hydroperiod and seasonal effects on fish decomposition in an oligotrophic everglades marsh. *Wetlands.* **24**: 529-537.

Swift, M.J., Heal, O.W., Anderson, J. M. 1979. Decomposition dans Terrestrial

Ecosystems. University of California Press, Berkeley, CA, USA.

- Vanni, M. J., Luecke, C., Kitchell, J.F., Allen, Y., Temte J., Magnuson, J.J. 1990. Effects on lower trophic levels of massive fish mortality. *Nature* **344**:333–335
- Vanni, M.J. 1996. Nutrient transport and recycling by consumers in lake food webs: implications for algal communities. . Dans *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Éditions G.A. Polis et K.O. Winemiller. Chapman & Hall, New York: 81-95.
- Wetzel, R.G. 1990. Land-water interfaces: Metabolic and limnological regulators. *Verh. Theor. Angew. Limnol.* **24**: 6-24.
- Wieder, R.K., Lang, G.E. 1982. A critique of the analytical methods used in examining decomposition data obtained from litter bags. *Ecology* **63**:1636–1642.
- Wilson R.R.Jr. & Smith K.L.Jr. 1984. effect of near bottom currents on detection of bait byabyssal grenadier fishes *Coryhaenoides sp.*, recorded *in situ* with a video camera on a free vehicle. *Mar. Biol.*, **84**, 83-91.
- Wurtsbaugh, W., Li, H. 1985. Diel migration of zooplanktivorous fish (*Menidia beryllina*) in relation to the distribution of its prey in a large eutrophic lake. *Limnol. Oceanogr.* **30** (3): 565-576.
- Yau C., Collins M.A., Bagley P.M, Everson I. & Priede I.G. (2002) Scavenging by megabenthos and demersal fish on the south Georgia slope. *Antarc. Sci.*, **14**, 16-24.

Chapitre 1

Underwater infrared video system for behavioural studies in lakes

Saad Chidami, Guillaume Guénard et Marc Amyot

Soumis à *Limnology and Oceanography : Methods*

II.1-Abstract

We here propose the use of infrared (IR) video systems for the underwater behavioral study of animals at night, at depth and/or in colored aquatic systems. This system is composed of a black-and-white video camera coupled with four projectors, each equipped with 50 IR Light Emitting Diodes (LED). Laboratory testing of one spot at increasing humic acid concentrations indicates that this system can be used for short range (up to 50 cm with one spot) underwater observation in colored lakes. We applied this system to the study of scavenger/carcass interactions. Under field conditions, the setup is not easily detected by animals and allows direct and continuous observation of animal interactions during a full daily cycle. Note that, to our knowledge, this video system provides the first night movies of fish behavior in lakes filmed without visible light. Our results indicate that this non-intrusive system can be successfully used for scientific studies in freshwater ecology.

Keywords: infrared; Light Emitting Diode (LED); video system; lake; scavenger/carcass interaction.

II.2- Introduction

Fish and large aquatic invertebrates are living in an environment that is difficult to access, and studies of these organisms is therefore challenging. Many techniques have been developed for the study of their growth, movement, reproductive and feeding behaviour. These include scientific fishing, hydroacoustics, photography, films, and direct visual observation by divers, tags, as well as combinations of the above (Trudel and Boisclair 1996; Thomas and Thorne 2001; Ermolchev and Zaferman 2003; Graham et al. 2004; Rose et al. 2005; Tessier et al. 2005).

For behavioural studies, there is a particular value in obtaining visual data of inter- and intra-specific interactions. Observations by divers have been used for this purpose, but they do not allow post-diving image analyses and cannot be archived or re-examined for accuracy or reassessment (Harvey et al. 2002). *In situ* observations using underwater cameras are hampered by technical difficulties related to light penetration (Matsuoka et al., 1997). This problem is particularly acute in lakes where light penetration and hence visibility is restricted (for example by humic and fulvic acids). Moreover, as many aquatic organisms follow a diel pattern of activity, a full account of their activities would also require observations at night (Trudel and Boisclair 1996).

Most studies using underwater visual observation with video systems have been performed in clear marine environments, coral reefs and abyssal areas (Priede and Bagley 2000; Jones et al. 2003; Soltwedel et al. 2003; Trenkel et al. 2004; Tessier et al. 2005; Widder et al. 2005; Kemp et al. 2006; Priede et al. 2006). For shallow streams, camera mounted above the water column have also been used (Shardlow 2004). Some of these systems were equipped with cameras taking snapshots. Although these snapshots are useful for the detection and identification of fish, they can not be efficiently used to

record species interactions. Indeed, the study of fish movement and rapid interactions between organisms requires fast image sampling (for example from 5 to 30 images per second).

Sources of visible light have been used to obtain images and movies in dark conditions. However, visible light may repel or attract organism (Glass and Wardle 1989; Weinberg and Munro 1999; Kane et al. 2004; Trenkel et al. 2004; Marchesan et al. 2005; Widder et al. 2005) or create irreversible eye lesions (Herring et al. 1999). This may both raise an issue in conservation and alter the quality of the results. Infrared light source and infrared sensitive video cameras have been largely used in the laboratory (Batty 1983; Olla and Davis 1990; Widder 1992; Janssen et al. 1995; Link and Edsall 1996; Olla et al. 1998; Roberts and Anderson 2002; Fisher and Bellwood 2003), but not in the field. Widder et al. (2005) have successfully used red light for *in situ* observations in clear ocean waters. They concluded that, although red light is detected by fish (contrarily to IR), it is less disruptive than white light.

We here propose the use of a custom-made, economical video system for the underwater behavioural study of freshwater animals. This system is equipped with an infrared (IR) light source that allows recording during night, at depth and/or in coloured aquatic systems. Our system does not emit red or white light, and thus is not detectable by aquatic animals. It allows direct and continuous observation of animal interactions during a complete daily cycle. The proposed system has been custom built for aquatic systems with high capacity for light absorption. It was initially designed to study the activity of scavengers feeding on fish carcasses at the bottom of lakes. This report first describes the system and evaluates its performance under controlled laboratory

conditions. Then, we present an application of the system under field conditions, for the study of scavenger/carcass interactions in lakes.

II.3- Materials and procedures

II.3.1- Evaluation of IR spots in laboratory

To evaluate the performance of the camera system in the dark, we built a projector using 55 monochromatic IR Light Emitting Diodes (LED, OP230WPS, Optek Technology, Carrollton, TX, U.S.A.) placed on a printed circuit board (PCB) (9 series of 5 LED connected to a 6.7 ohms resistor). The waveband emitted by these diodes (850 ± 25 nm) is not detectable by fish, since they are unable to detect wavelengths higher than 700 nm (Govardovskii et al. 2000). This waveband is detected by a black and white underwater charged coupled device (CCD) video camera (SeaViewer, SeaDrop 550 series, Tampa, FL, USA) equipped with a wide-angle lens (93° field of view). The camera is manufactured to detect IR up to a wavelength of 900 nm, as are most CCD cameras. The efficiency of the system was tested in a 500 L Living Stream aquarium (model LSW Frigid Unit Inc., Toledo, Ohio). The projector and the underwater video camera were installed facing a wooden plate, with two (10 x 5 cm each) black and white rectangles used as targets.

The wooden plate was placed at two distances (50 cm and 75 cm) from the camera system. To simulate underwater light conditions in lakes, we added a solution of humic acid (Humic acid, sodium salt, tech., Acros organics) sequentially (from 0 to 3 mg.L⁻¹ in steps of 0.5 mg.L⁻¹). Pictures were collected using white illumination (2 x 40 W fluorescent lights). Lights were then turned off and the IR projector was used as source of illumination.

Still images from the camera were digitalized using a computer based interface (ATI Technologies Inc. Radeon 7500), and analyzed using an image analyzer software

(OsiriX, version 2.5.1). The ratio of the mean brightness of the white rectangle and the black rectangle was used as an index of the maximum contrast obtainable in images. This procedure allowed us to evaluate the response of the system with or without visible light in conditions of increasingly colored water.

II.3.2- Camera system used in lake

The underwater video camera and IR projectors were mounted on a stainless steel frame (80x80x70 cm) painted in brown to reduce detection by animals and to avoid overexposed area in the field of vision during daytime (Fig. 1). The camera was directed towards the bottom. On the shore, three videotape recorders (programmed with videotapes of 8 h in each) were connected to the camera to record fish activity over 24 h. Videotapes were changed every day. The system was powered by a parallel set of 4 deep cycle lead-acid batteries connected to a 12V DC to 110V AC converter. Batteries lasted for 5 days under this configuration. A black and white monitor was used to make sure that the system was operating properly (Fig. 1a).

Four IR projectors, including 50 LED each (Fig. 1c, 1d), were enclosed individually in a custom-made underwater casing built with an acrylonitrile butadiene styrene (ABS) plastic cylinder and a Plexiglas window. The projectors were tested and permanently sealed with epoxy and ABS glue, to avoid water infiltration. They were installed on the stainless steel frame and directed toward the center of the structure and the ground (Fig. 1b).

II.3.3- Carcasses

Fish (average length: 30 cm) used as baits for the camera setup were Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). These fish were obtained from a nearby fishing center (Le martin pêcheur, St-Adèle, Quebec) and were killed by suffocation in a water basin. We avoided chemical products in order not to disturb the behavior of the scavengers during the observations. For each observation, one dead trout was laid on the bottom of the lake and the camera system placed over. To avoid displacements of the trout out of the field of view, the tail of the fish carcasses were attached to a weight using a monofilament fishing line.

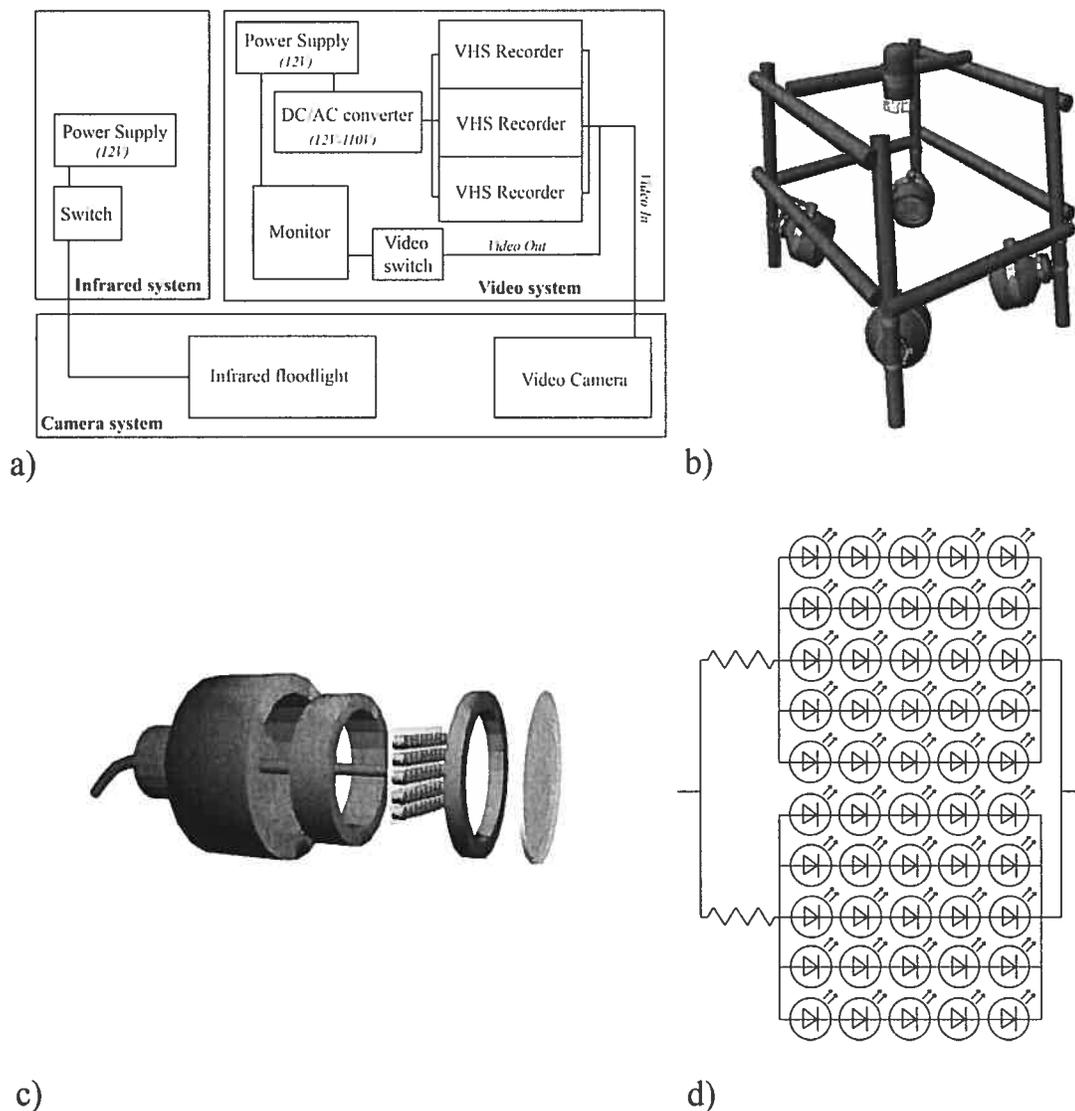


Figure 1. (a) Diagram representing the different components and connections of the survey system. (b) Stainless steel frame mounted with the black and white camera (center-top), and the four custom made IR spots on each corner. (c) Exploded view of an IR spot (from left to right): ABS casing and a PCB with LEDs (connected with an electric cable) between two supporting rings, and a Plexiglas window. (d) Electronic scheme of the PCB

II.3.4- Study site

Three sampling sessions were carried out in Lake Cromwell (45°59N, 74°00W; area: 11 ha) during summer 2003, autumn of 2004, and summer 2005. This lake is located in the territory of the Station de biologie des Laurentides de l'Université de Montréal (80 km north of Montréal, in the Lower Laurentian region of Quebec). Lake Cromwell is a shallow (mean depth: 3.6 m), humic lake (DOC: 8.9 mg L⁻¹) and holds populations of White suckers (*Catostomus commersoni*), Fallfish (*Semotilus corporalis*), Bluntnose minnows (*Pimephales notatus*), Rosyface shiners (*Notropis rubellus*), Redside shiners (*Richardsonius balteatus*), Brassy minnows (*Hybognathus hankinsoni*), Cutlips minnows (*Exoglossum maxillingua*); those species are numerically dominated by brown bullheads (*Ameiurus nebulosus*), pumpkinseed sunfish (*Lepomis Gibbosus*) and northern redbelly dace (*Phoxinus eos*). The video system was installed at a depth of 1 m from the north shore, on a sediment area with a gentle slope. Because the littoral zones are grounds for fish feeding and spawning they can be considered to be important natural mortality site (Elder and Smith 1988).

II.4- Assessments

II.4.1- Efficiency of IR lights in laboratory

We quantified the sensitivity of a simplified version of the setup (with only one IR spot) in an aquarium amended with humic acids. The contrast (Fig. 2) obtained ranged from 1.01 to 1.46 (value of 1.0 means no contrast). Under laboratory light condition, at a distance of 50 cm, the contrast rapidly decreased with the addition of humic acid (from 1.46 at 0 mg L⁻¹ to 1.04 at 3 mg L⁻¹). At a distance of 75 cm we observed a similar decrease in contrast (from 1.36 at 0 mg L⁻¹ to 1.02 at 3 mg L⁻¹).

Because humic and fulvic acids only represent a fraction of total DOC (about 50%), the range of humic acids used here would translate into a larger range of DOC.

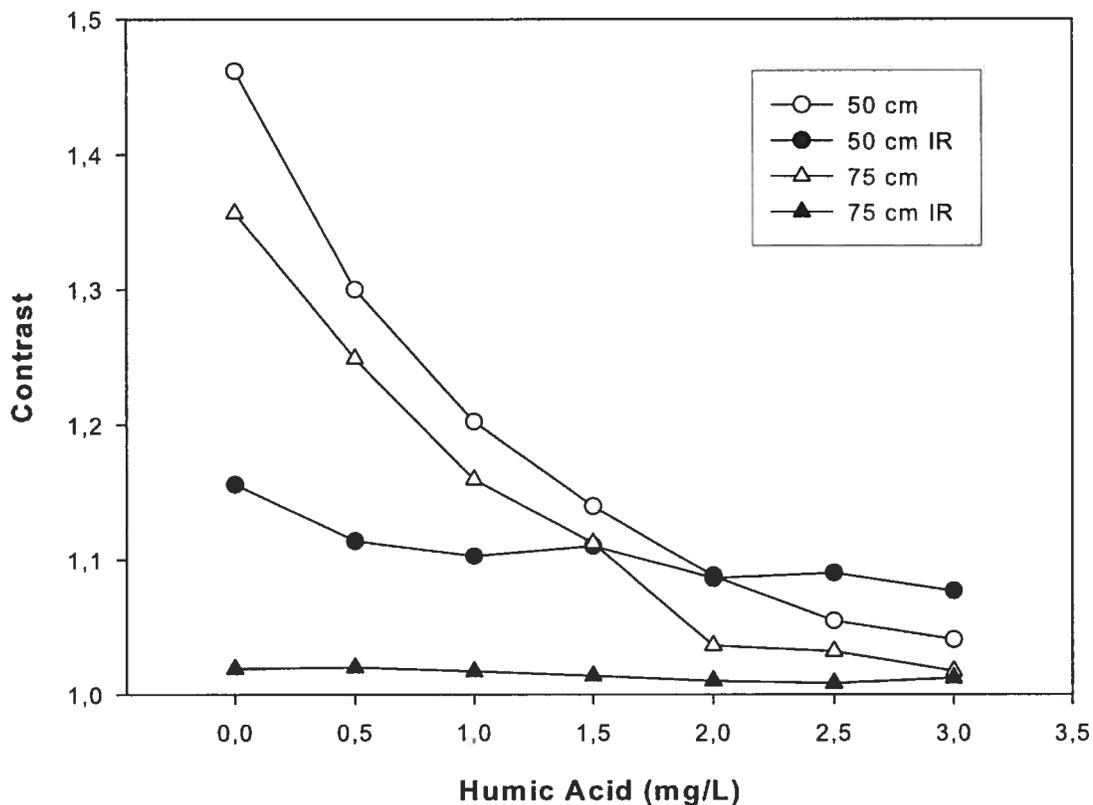


Figure 2. Contrast obtained for different type of illumination (white light and IR) for different concentrations of humic acids and at different distances

Contrast obtained in dark conditions using IR illumination was lower at 50 cm (1.15 at 0 mg L⁻¹) than under laboratory light condition, but decreased at a lower rate with the addition of humic acid (1.08 at 3 mg L⁻¹). For concentrations of humic acid over 2 mg L⁻¹, a better contrast was obtained with IR light than with laboratory lights. At a distance of 75 cm, the contrast was low (average: 1.01) and it was difficult to discern the different targets. We considered that the images obtained at 75 cm were at the detection limit of the IR system used at the laboratory.

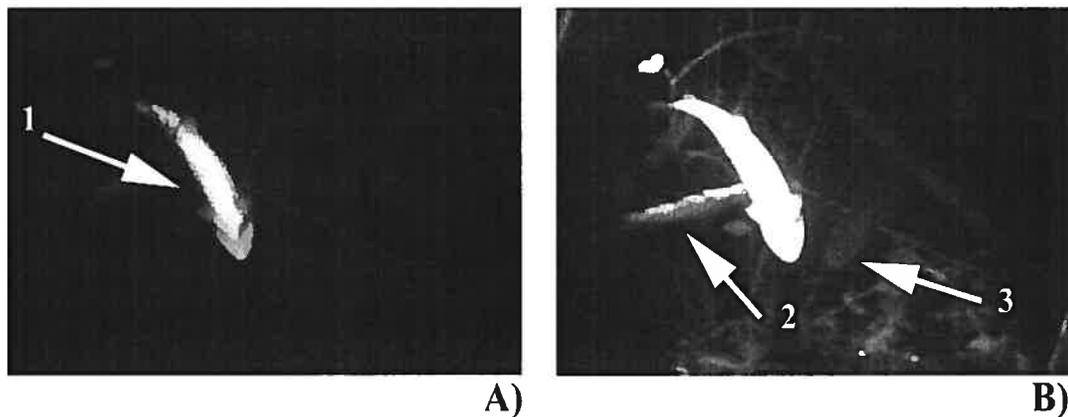
This preliminary evaluation demonstrated that infrared radiation can be used reliably to obtain underwater images, even in highly humic conditions, but is limited to close range (< 75 cm), likely because of the absorption of IR by water. White light allowed better contrast, but is more affected by the addition of humic acid. To achieve a better contrast at higher distances, we increased IR illumination by using a system incorporating 4 IR projectors. This upgraded system was used in the field. Movies showing the level of resolution obtained under dark conditions (at night) are available in the Appendix (Movie 1: sequence when the spots are turned ON; Movie 2: sequence showing scavenger/carcass interaction). Note that the actual videotape provides a higher resolution than the digitized, compressed file (a full resolution digitized file would have been too large for downloads).

II.4.2- Attraction or repulsive effect of the structure and the infrared floodlights

As hypothesized by Widder et al. (2005), fish may react instantly upon detection of a sudden burst of light. We tested this hypothesis by turning the IR lights ON and OFF several times (5 to 6 times), and for periods of different duration (1s to 30s) at dusk. The film was observed for evidence of noticeable fish behavior change (escape, aggregation, etc.) as the IR light was turned ON and OFF. No notable effect on fish behavior was observed (Picture 1). A movie showing the lack of response of scavengers to the IR spots is available in the Appendix (Movie 3).

We quantified the reactivity of fish towards the structure and the bait by determining the number of fish present in the field of vision (FOV) of the camera, the time spent in the FOV and the possible interaction with the structure or the carcass (Fig. 3). Just after the deposition of the structure and in the absence of bait, it took 7 minutes

for the first fish to appear in the FOV (Fig. 3, Panel I). During the first 30 minutes of the experiment, an average of $0.77 \text{ fish min}^{-1}$ passed through the FOV. In the absence of carcasses, the video system recorded no direct interaction between incoming fish and the structure at day or night, and fish typically stayed less than 20 seconds in the field of vision (Fig. 3, panels I and III).



Picture 1. Movie capture of an infrared ON/OFF sequence at dusk. In A, the IR spots are OFF and we can only see the dead trout (arrow 1). In B the infrared spots are ON, a brown bullhead (arrow 2) is eating the dead trout and near its head another brown bullhead is appearing (arrow 3)

When a carcass was placed under the structure, approximately 50% of incoming fish interacted directly and rapidly with the carcass, and the attendance time in the field of vision increased to up to 75 s (Fig. 3, panel II). Note that the scales for the different panels differ. An average of $4.4 \text{ fish min}^{-1}$ passed through the FOV, i.e. about 5.7 times more than in the absence of fish. We conclude that the structure did not attract or repulse fish significantly, when compared to carcasses.

II.4.3- Application of the system to the study of scavenger/carcass interactions

We analyzed the videotapes to identify fish scavengers and to assess the level of their interaction with the bait. We first established the presence of fish species and number of individuals per species in the FOV, using a movie frame (i.e. a still image) taken every 5 min (Fig. 4; left panels). We then analyzed all movie frames to quantify the activity of scavengers around the dead fish. The level of activity was calculated as the total duration of interaction (seconds of biting or eating) of each scavenger species with the bait on periods of 5 minutes (Fig. 4; right panels). These results indicated that we can successfully track the day-and-night scavenging behavior of fish with a high temporal resolution.

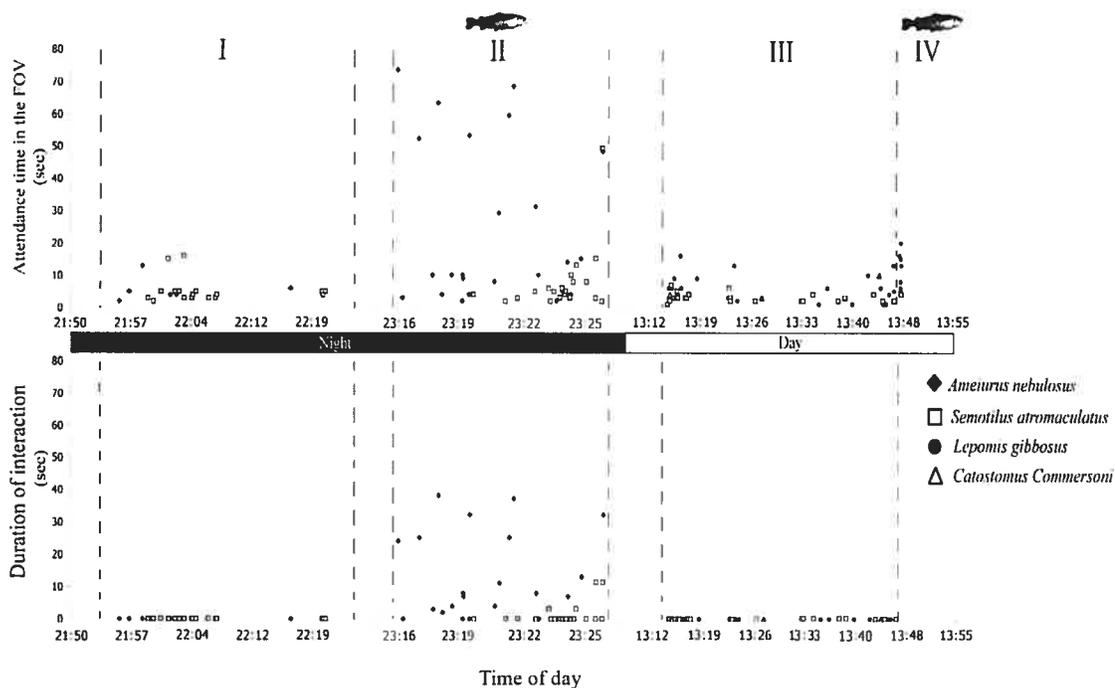
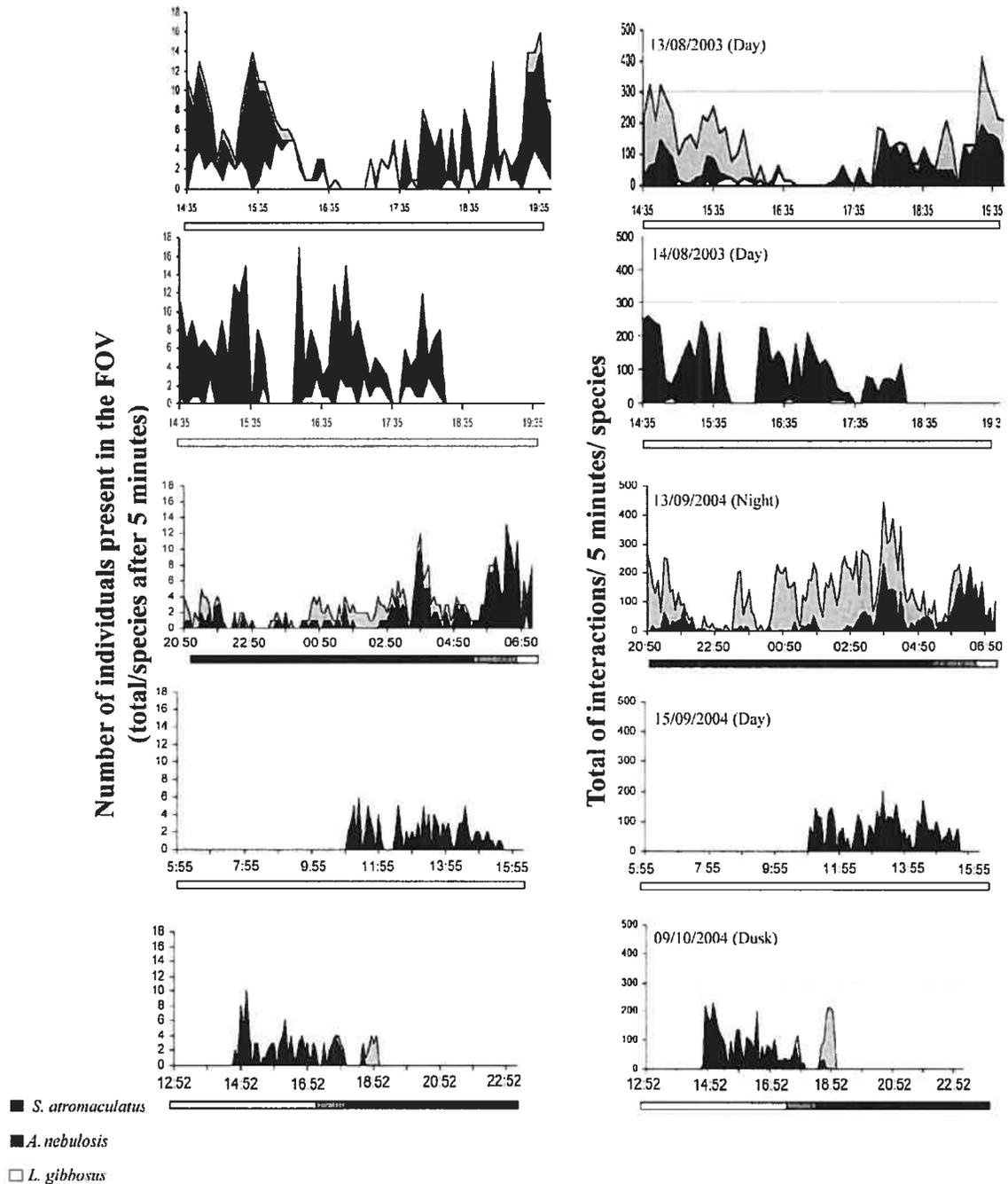


Figure 3. Top panel: Attendance time (seconds) of fish in the field of vision (FOV). Bottom panel: time of interaction (seconds) of the scavengers with the structure or the carcass of the rainbow trout. This setup was installed in Lake Cromwell at 1 m depth (June 22 and 23 2005)

A comparison of all the resulting time series for the different seasons, fish species and period of the day (day and night) was also made (Fig. 5). Only three fish species acted as scavengers: pumpkinseed sunfish, brown bullhead, and the creek chub. The left panels, which only report fish presence, represent the information typically obtained by photographic approaches. Right panels show the full potential of the camera system, and allow to clearly identify scavengers and their level of activity.

We examined seasonal changes in the presence and necrophagous activity of fish during the day (Fig. 5 A and B). For both summer and fall, creek chubs were the most commonly observed (Fig. 6A) and the most active (Fig. 6B) fish species, with an average of 3 (fall) and 5 (summer) individuals present at the same time in the FOV. The mean scavenging activity of creek chubs ranged from 890 s.h⁻¹ (summer) to 1080 s.h⁻¹ (fall). Pumpkinseeds were also present in significant numbers during summer time (1.5 individual; Fig. 6A), but few interactions were observed with the carcass (30 s.h⁻¹; Fig. 6B). During fall, pumpkinseeds were virtually absent and inactive. Brown bullheads were rarely observed during daytime (average: 0.2 individuals during fall and 0.3 during summer).



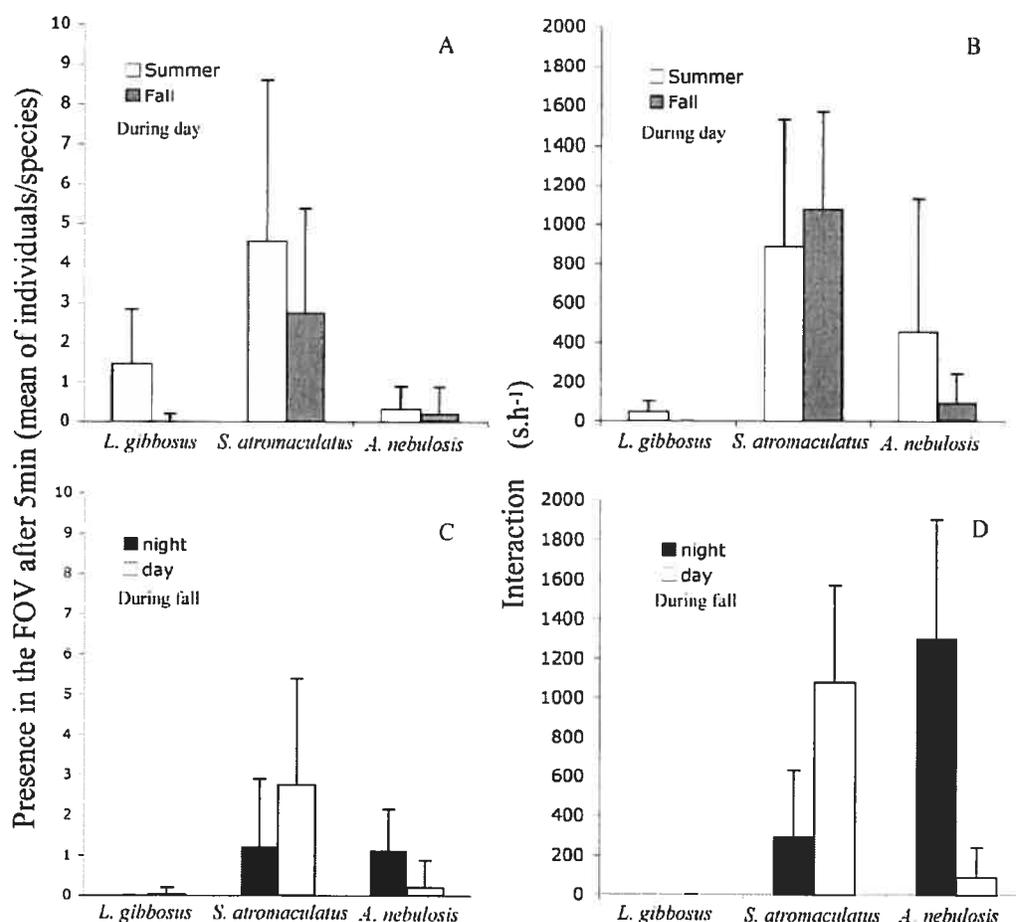


Figure 5. Left panels: Mean density of scavengers in the FOV (A) for two seasons during the day and (C) for day vs. night, during the fall. The density was measured every 5 min and averaged over one hour. Right panels: interactions of scavengers with the carcass (B) for two seasons during the day and (D) for day vs. night, during the fall

Changes in activity of scavengers between night and day were assessed during a fall mission (Fig. 5 C and D). At night, we observed about the same number of creek chubs (1.1 ind.; fig. 5C) and brown bullhead (1.05 ind.) swimming around the carcass, but the brown bullheads was more actively scavenging (1300 s.h⁻¹; Fig. 5D) than creek chubs (290 s.h⁻¹). Pumpkinseeds were present in the FOV, but were not directly interacting with the carcass. Nevertheless, they were observed snatching little debris of flesh left by the other scavengers. During daytime, a species switch occurred, with creek

chubs being more numerous (2.9 ind.) and active (1180 s.h⁻¹) than brown bullhead (0.2 ind.; 80 s.h⁻¹).

II.5- Discussion and comments

This setup combines an infrared system and a video camera and yields interesting results in stealth and data acquisition regarding animal behavior in colored systems. The technique does not have a notable impact on fish behavior. The image resolution is sufficient to allow: 1) the identification of aquatic vertebrates in a highly colored lake (Lake Cromwell; DOC: 8.9 mg/L) during day and night; 2) the description of animal interactions at high temporal resolution. This approach can be applied at low cost (material cost around 2000\$). To obtain good recording during nighttime, the system must incorporate a large number of LED (around 200 in our study) to overcome the absorption of IR by water. One LED consumes a small amount of energy (200mW), yet efficiently converts electricity to light (50%) when compared to a halogen bulb light (9% overall efficiency, even less if we use a IR pass filter). To enhance the efficiency, increase light output and avoid overheating of the IR LED, a pulse driving system with variable frequencies can be incorporated to the projector. The frequency of such projector has to be set in phase with the shutter frequency of the camera. The use of infrared LED seems the most suitable approach to obtain stealth underwater recordings with a reasonable supply of electrical power.

This system can be easily adapted to meet the requirements of a specific study. Future users should select a high-sensitivity camera over a high-resolution one. Indeed, the sensitivity of the camera should ideally peak around the wavelength emitted by the IR LED selected to build the projectors. Because of rapid IR absorption by water, the

geometry of the setup should be designed to limit the distance traveled by the IR light, whereas providing a sufficient FOV to answer the question of interest. Projectors can be added near the camera to illuminate the water volume between the target and the camera.

This study presents the first video system able to record underwater night behavior of fish in freshwater systems, at very low cost. It provides a new way to test scientific hypotheses regarding, for instance, fish territoriality, fish behavior during nesting and scavenger/fish interactions. By installing two cameras to obtain a three dimensional representation of animal movement, the setup can also be used to assess animal bioenergetics at night, a recognized gap of knowledge in fish studies (Trudel and Boisclair, 1996).

II.6- Acknowledgments

This study was supported by a grant of the Collaborative Mercury Research Network (COMERN) and an NSERC grant to M.A.

II.7- References

- Batty, R. S. 1983. Observation of Fish Larvae in the Dark with Television and Infrared Illumination. *Marine Biology* **76**: 105-107.
- Davis, M. W. 2002. Key principles for understanding fish bycatch discard mortality. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 1834-1843.
- Elder, R. L., and G. R. Smith. 1988. Fish Taphonomy and Environmental Inference in Paleolimnology. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* **62**: 577-592.
- Ermolchev, V. A., and M. L. Zaferman. 2003. Results of experiments on the video-acoustic estimation of fish target strength in situ. *Ices Journal of Marine Science* **60**: 544-547.
- Fisher, R., and D. R. Bellwood. 2003. Undisturbed swimming behaviour and nocturnal activity of coral reef fish larvae. *Marine Ecology-Progress Series* **263**: 177-188.
- Glass, C. W., and C. S. Wardle. 1989. Comparison of the Reactions of Fish to a Trawl Gear, at High and Low Light Intensities. *Fisheries Research* **7**: 249-266.
- Govardovskii, V. I., N. Fyhrquist, T. Reuter, D. G. Kuzmin, and K. Donner. 2000. In search of the visual pigment template. *Visual Neuroscience* **17**: 509-528.
- Graham, N., E. G. Jones, and D. G. Reid. 2004. Review of technological advances for the study of fish behaviour in relation to demersal fishing trawls. *Ices Journal of Marine Science* **61**: 1036-1043.
- Harvey, E., D. Fletcher, and M. Shortis. 2002. Estimation of reef fish length by divers and by stereo-video - A first comparison of the accuracy and precision in the field on living fish under operational conditions. *Fisheries Research* **57**: 255-265.

- Herring, P. J., E. Gaten, and P. M. J. Shelton. 1999. Are vent shrimps blinded by science? *Nature* **398**: 116-116.
- Janssen, J., W. R. Jones, A. Whang, and P. E. Oshel. 1995. Use of the Lateral-Line in Particulate Feeding in the Dark by Juvenile Alewife (*Alosa-Pseudoharengus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **52**: 358-363.
- Jones, E. G., A. Tselepides, P. M. Bagley, M. A. Collins, and I. G. Priede. 2003. Bathymetric distribution of some benthic and benthopelagic species attracted to baited cameras and traps in the deep eastern Mediterranean. *Marine Ecology-Progress Series* **251**: 75-86.
- Kane, A. S., J. D. Salierno, G. T. Gipson, T. C. A. Molteno, and C. Hunter. 2004. A video-based movement analysis system to quantify behavioral stress responses of fish. *Water Research* **38**: 3993-4001.
- Kemp, K. M., Jamieson, A.J., Bagley, P.M., McGrath, H., Bailey, D.M., Collins, M.A., and I.G. Priede. 2006. Consumption of large bathyal food fall, a six month study in the NE Atlantic. *Marine Ecology-Progress Series* **310**: 65-76.
- Link, J., and T. A. Edsall. 1996. The effect of light on Lake Herring (*Coregonus artedi*) reactive volume. *Hydrobiologia* **332**: 131-140.
- Marchesan, M., M. Spoto, L. Verginella, and E. A. Ferrero. 2005. Behavioural effects of artificial light on fish species of commercial interest. *Fisheries Research* **73**: 171-185.
- Matsuoka, T., Ishizuka, S., Anraku, K., Nakano, M., 1997. Assessment by underwater infrared video of the selectivity of an experimental Danish seine for deep-water prawn. In: Hancock, D.A., Smith, D.C., Grant, A., Beumer, J.P. (Eds.), *Developing and Sustaining World Fisheries Resources. Second World Fisheries*

- Congress. CSIRO Australia, pp. 551–557.
- Olla, B. L., and M. W. Davis. 1990. Effects of Physical Factors on the Vertical-Distribution of Larval Walleye Pollock *Theragra-Chalcogramma* under Controlled Laboratory Conditions. *Marine Ecology-Progress Series* **63**: 105-112.
- Olla, B. L., M. W. Davis, and C. B. Schreck. 1998. Temperature magnified postcapture mortality in adult sablefish after simulated trawling. *Journal of Fish Biology* **53**: 743-751.
- Priede, I. G., and P. M. Bagley. 2000. In situ studies on deep-sea demersal fishes using autonomous unmanned lander platforms, p. 357-392. *Oceanography and Marine Biology, Vol 38. Oceanography and Marine Biology*. Taylor & Francis Ltd.
- Priede, I. G. Froese, R., Bailey, D.M., Bergstad, O.A., Collins, M.A., Dyb, J.E., Henriques, C., Jones, E.G., and King, N. 2006. The absence of sharks from abyssal regions of the world's oceans. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **273**: 1435-1441.
- Roberts, J. M., and R. M. Anderson. 2002. A new laboratory method for monitoring deep-water coral polyp behaviour. *Hydrobiologia* **471**: 143-148.
- Rose, C. S., A. W. Stoner, and K. Matteson. 2005. Use of high-frequency imaging sonar to observe fish behaviour near baited fishing gears. *Fisheries Research* **76**: 291-304.
- Shardlow, T. 2004. Using time-lapsed video to estimate survey life for area-under-the-curve methods of escapement estimation. *North American Journal of Fisheries Management* **24**: 1413-1420.

- Soltwedel, T., K. Von Juterzenka, K. Premke, and M. Klages. 2003. What a lucky shot! Photographic evidence for a medium-sized natural food-fall at the deep seafloor. *Oceanologica Acta* **26**: 623-628.
- Tessier, E., P. Chabanet, K. Pothin, M. Soria, and G. Lasserre. 2005. Visual censuses of tropical fish aggregations on artificial reefs: slate versus video recording techniques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **315**: 17-30.
- Thomas, G. L., and R. E. Thorne. 2001. Night-time predation by Steller sea lions. *Nature* **411**: 1013-1013.
- Trenkel, V. M., P. Lorance, and S. Mahevas. 2004. Do visual transects provide true population density estimates for deepwater fish? *Ices Journal of Marine Science* **61**: 1050-1056.
- Trudel, M., and D. Boisclair. 1996. Estimation of fish activity costs using underwater video cameras. *Journal of Fish Biology* **48**: 40-53.
- Weinberg, K. L., and P. T. Munro. 1999. The effect of artificial light on escapement beneath a survey trawl. *Ices Journal of Marine Science* **56**: 266-274.
- Widder, E. A. 1992. Mixed Light Imaging-System for Recording Bioluminescence Behaviors. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* **72**: 131-138.
- Widder, E. A., B. H. Robison, K. R. Reisenbichler, and S. H. D. Haddock. 2005. Using red light for in situ observations of deep-sea fishes. *Deep-Sea Research Part I-Oceanographic Research Papers* **52**: 2077-2085.

II.8- Multimedia files - Appendix

Video 1. Movie representing the level of resolution obtained in the middle of the night by the video system, in Lake Cromwell. The IR spots are turned ON at 7 seconds, and a fish is passing through the FOV at 15 seconds.

Video 2. Movie showing a brown bullhead scavenging a trout at night in Lake Cromwell.

Video 3. Movie representing the scavenger behavior in Lake Cromwell during an experiment where the IR spots were repeatedly turned ON and OFF (at 9, 12, 13, and 26 seconds), at dusk.

Chapitre 2

Factors influencing decomposition half-lives of fish carcasses in three boreal lakes

Saad Chidami et Marc Amyot

Soumis à Limnology and Oceanography

III.1-Abstract

The fate of fish carcasses in lakes following natural non-predatory death is not well documented, even though carcass biomass may constitute a significant reservoir of easily available nutrients and contaminants. We conducted a field study in three boreal lakes in summer and fall. Using a remotely operated vehicle equipped with a camera, we established that falling carcasses did not tend to be buried in sediments following impact. Decomposition rates of fish carcasses were experimentally assessed at different depths. In shallow waters (between 0 and 4 m), decomposition was fast (half lives, τ , ranging from 40 to 230 h) and controlled by vertebrates. In deep waters (below the thermocline), fish decomposition was slow (τ between 770 and 1733 h) and was controlled by bacterial processes. Water temperature was found to be a promising predictor of decomposition half-lives in fresh water, across all published studies. Fast fish-mediated littoral recycling of fish carcass may explain the lack of direct observations of carcasses in lakes, and may have consequences on littoral biogeochemical fluxes of nutrients and contaminants.

Keywords: fish carcasses; lakes; decomposition rates; scavengers; half-lives; camera.

III.2-Introduction

Fish carcasses are rarely seen at the bottom of lakes or on their shores, except during unusual events such as winterkills, summerkills, epidemics or annual events such as salmon spawning. However, a number of studies on freshwater systems have reported that, in the absence of these unusual or periodic events, estimated natural mortality rates not due to predation are high, ranging between 10 and 67 % y^{-1} (Ricker 1945; Kipling and Frost 1970; Rawstron and Hasagen 1972; Rangaswany 1976; Nakashima and Leggett 1980; Pauly 1980; Craig 1984; Lorenzen 1996; Schneider 1998; Allen *et al.* 1998; Mills *et al.* 2002). These falling carcasses constitute a water-to-sediment flux of biomass that can alter the cycling of nutrients (Parmenter and Lamarra 1991; Stevenson and Childers 2004) and bioaccumulative contaminants (Sarica *et al.* 2004).

The fate of fish carcasses after deposition at the sediment surface of lakes is poorly documented. Carcasses may be biologically degraded either by microorganisms or necrophagous vertebrates and invertebrates. The corpses may be buried in the sediments, stay at the surface of the sediments, or float as a result of the accumulation of gases during bacterial decomposition. A number of articles on the fate of large fish and whale carcasses in the deep ocean floor have been published (e.g. Premke *et al.* 2003; Soltwedel *et al.* 2003, Ruxton and Houston 2004), but they are not directly applicable to lakes. Studies have also been conducted on the fate of salmon carcasses following massive mortality events in spawning streams (Elliott 1997; Fenoglio *et al.* 2005) where

invertebrates were shown to be efficient scavengers. Schneider (1998) conducted the only published experimental study on the fate of fish carcasses in a lake not subjected to massive fish mortality. Although the non-predatory mortality rates of this population ranged from 25 to 40% y^{-1} , few carcasses could be found. Schneider (1998) concluded that, in this lake, this paradox could be partly explained by the unseen decomposition of fish carcasses in deep water and the ability of resident scavengers to keep up with the supply of dead fish. However, this study did not investigate the factors influencing the decomposition rates of carcasses.

We here propose a systematic study of the fate of fish carcasses in three boreal lakes. Our objectives are (1) to evaluate the possibility that falling fish are being rapidly buried in sediments upon impact and (2) to assess the half-lives of carcasses at different depths in different lakes and (3) to explain that the degradation of fish carcasses in shallow waters (between 0 and 4 m) are controlled by vertebrates. And, in deep waters (below the thermocline), the degradation is controlled by bacterial processes. And finally that water temperature is a promising predictor of decomposition half-lives in fresh water.

III.3- Material and methods

III.3.1- Study site

The study was conducted, during summer to autumn 2004 in three boreal lakes located on the Canadian Shield, on the territory of the Station de biologie des Laurentides de l'Université de Montréal (Table I). All lakes have a circumneutral pH,

and are oligotrophic or meso-oligotrophic. Lake Triton is an unstratified shallow pond, with a small fish community of pumpkinseeds and redbelly dace. Lake Croche is a moderately colored (DOC: 5.6 mg L⁻¹) stratified lake and, sustains a more diverse fish community, dominated by minnows and suckers, than Lake Triton. Lake Cromwell is a shallow, humic, (DOC: 8.9 mg L⁻¹) stratified lake, with a fish community similar to Lake Croche, but with more catfish (Table I).

	Lake Triton	Lake Croche	Lake Cromwell
Location	45°59'15'' N 74°00'29'' W	45°59'30'' N 74°00'50'' W	45°59'20'' N 73°59'55'' W
Area	0.02 km ²	0.19 km ²	0.11 km ²
Volume	35 000 m ³	877 000 m ³	371 000 m ³
Watershed area	0.2 km ²	0.8 km ²	9.9 km ²
Maximal depth	4 m	11 m	9 m
Mean depth	2.1 m	4.8 m	3.6 m
Fish species	<i>Lepomis gibbosus</i> - Pumpkinseed <i>Phoxinus eos</i> - Northern redbelly dace	<i>Lepomis gibbosus</i> <i>Phoxinus eos</i> <i>Semotilus atromaculatus</i> - Creek chub <i>Catostomus commersoni</i> - White sucker <i>Semotilus corporalis</i> - Fallfish <i>Pimephales notatus</i> - Bluntnose minnow <i>Notropis rubellus</i> - Rosyface shiner <i>Richardsonius balteatus</i> - Redside shiner <i>Hybognathus hankinsoni</i> - Brassy minnow <i>Exoglossum maxillingua</i> - Cutlips minnow <i>Salvelinus namaycush</i> - Lake trout <i>Salvelinus fontinalis</i> - Brook trout	<i>Lepomis gibbosus</i> <i>Phoxinus eos</i> <i>Semotilus atromaculatus</i> <i>Catostomus commersoni</i> <i>Semotilus corporalis</i> <i>Pimephales notatus</i> <i>Notropis rubellus</i> <i>Richardsonius balteatus</i> <i>Hybognathus hankinsoni</i> <i>Exoglossum maxillingua</i> <i>Ameiurus nebulosus</i> - Brown bullhead
Other potential scavengers	Leeches Gull	Crayfish Turtles Gull	Leeches Crayfish Turtles Gull

Table I. Location, physical characteristics, and fish species (captured during the study) of the three lakes used in this study

III.3.2- Burial of falling fish

From June 10 to 13 2004, ten carcasses of white sucker were dropped from a boat in the pelagic zones of Lake Croche (five carcasses) and Lake Cromwell (five carcasses). The fish fall was followed and recorded by a remotely operated vehicle (VideoRay Scout, Phoenixville, PA, USA) equipped with a color video camera, enhanced with two 20-Watt high efficiency halogen lights. For easy recovery of the carcasses, the tail was tied to a fishing line. Small phosphorescent flags were attached every 20 cm to the fishing line. Upon impact, we rated the level of burial of the carcasses on a scale of 0 to 5 (0: no burial; 5: carcass completely buried and no longer visible; Fig. 1). Sediment samples were collected from each site of impact, using an Eckman sediment dredge. Sediments were then dried at 40°C during one week in an oven, and then weighed. They were placed in an oven at 500°C overnight, and reweighed to determine the organic content.

III.3.3- Decomposition half lives

We assessed the decomposition half lives of rainbow trouts (*Onchorhynchus mykiss*) (342 ± 42 g) at different depths in the three lakes, from August 4 to October 21 2004. Rainbow trouts were obtained from a nearby fish hatchery. All fish were killed in a hypoxic water tank during the night before their deposition in lakes.

A series of transects perpendicular to the shoreline were chosen to be representative of the different types of littoral environments found in each lake. Experiments were conducted every meter between 1 and 5 m, and in the deepest area of each lake studied. At each depth of interest, transects were equipped with a ballasted

fishing float (BFF), tied with a solid colorless nylon fishing line. The caudal fin of the carcass was tied with a fishing line to the BFF and allowed only vertical migration of the dead body. At any given time, only one BFF per transect was equipped with a dead trout to avoid a concentration of food, which could change the behavior of scavengers and bias the half lives.

Carcasses placed between 1 to 5 m were retrieved and weighed daily, until only skin and bones remained. During each retrieval, the position in the water column of the carcass was noted (floating or not), a digital picture was taken and the integrity of the body was verified. For carcasses placed in the profundal zone, carcasses were recovered weekly, because of their long decomposition times.

III.3.4- Scavenger species

In order to identify scavenger species directly interacting with carcasses, we deployed an underwater video system during summer 2003 and during fall 2004, in Lake Cromwell at 1 m depth. This system was equipped with an infrared (IR) light allowing underwater night vision; this technique is described in details in Chidami *et al.* (submitted). Data obtained during the 2004 session are reproduced in Table IV.

III.3.5- Statistical Analyses

Fish mass decomposition decreased according to a single-slope exponential decay as observed by others (Kitchell *et al.* 1975; Minshall *et al.* 1991; Elliott 1997; Chaloner *et al.* 2002):

$$\ln(X_t) = \ln(X_0) - kt$$

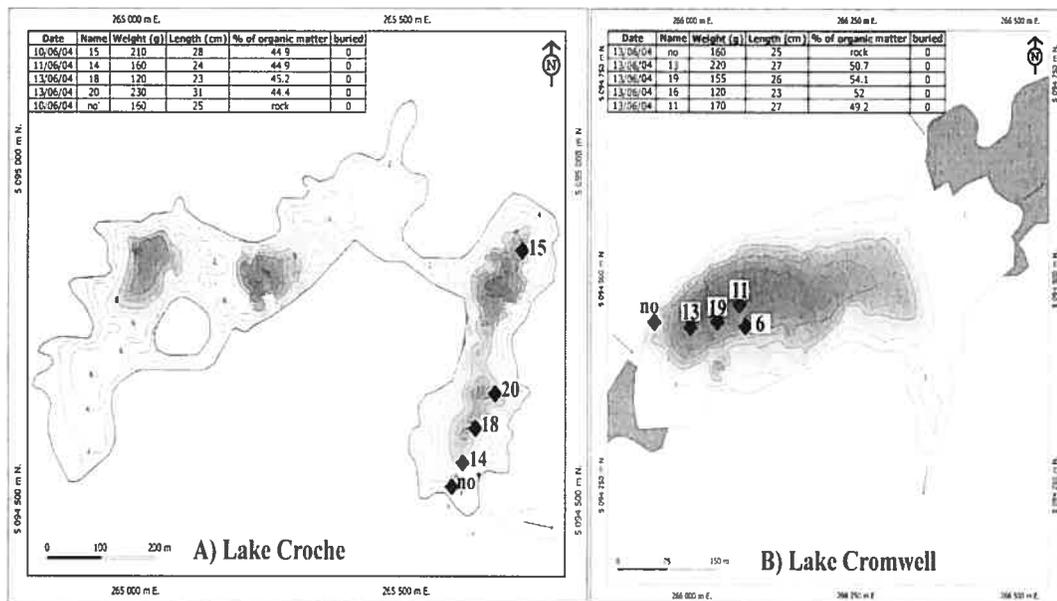
where x_t is the remaining mass (g) at time t , x_0 the initial mass (g) and k the constant of decay (days^{-1}). The mass remaining of all fish carcasses at different days, for each depth and for each lake, was fit with a non linear regression model to determinate a mean k -value and a mean half-life (Table II and Figure 2).

To compare depth and lake effect, an individual k constant of decay was calculated for each fish carcass deployed. Those k -values were \log_{10} transformed to meet assumptions of homogeneity of variance. $\log_{10}(k\text{-values})$ were used as the dependent variables and water depth as independent variables. Statistical analyses were carried out using ANOVA, and post hoc comparisons of depth and lake effects were done with Tuckey-Kramer's studentized range (HSD) tests. Significance levels for all analyses were set at $\alpha = 0.05$.

III.4- Results and discussion

III.4.1- Burial of falling fish

All ten dropped carcasses stayed at the surface of the sediments upon impact and showed no sign of immediate burial (see Table inset in Fig. 1 A and B) regardless of depth or texture of sediments. We also followed the burial of carcasses over periods of up to nine days, but did not witness any signs of burial. The carcasses stayed in the same location. In fact, the post-depositional movement of carcasses was so limited that tissues on the bottom side of the fish clearly underwent a different decomposition process than tissues on the top part (see differences in discolorations on Fig. 1 C). We conclude that in these lakes, carcasses are neither buried nor easily displaced by currents when they are deposited in deep waters (more than 4 meters).



C)



D)

Figure 1. (A) and (B): maps of lakes Croche and Cromwell and sites of deposition of dead fish (white sucker) for the burial experiment. Inset Tables: date, weight, length and index of burial of fish carcasses. % of organic matter of sediments at each location is also given. (C) and (D): pictures of both sides of a dead trout after 9 days at 5 m depth in the lake Cromwell, with the left photo presenting the side in contact with sediments

III.4.2- Decomposition half-lives

Half-lives were obtained for one fish species (rainbow trout), for three lakes, at different depths and ranged from less than 2 days to more than 2 months (Table II). Loss of tissue due to decomposition roughly followed an exponential decrease (Fig. 2).

Depth (meter)	Cromwell			Croche			Triton		
	N	k (d ⁻¹)	τ (h)	N	k (d ⁻¹)	τ (h)	N	k (d ⁻¹)	τ (h)
1	16	0.0174 ± 0.0041	40	12	0.0102 ± 0.0011	68	4	0.0046 ± 0.0006	151
2	8	0.0078 ± 0.0022	89	8	0.0100 ± 0.0011	69	3	0.0032 ± 0.0011	216
3	3	0.0097 ± 0.0018	72	5	0.0086 ± 0.0014	80	3	0.0042 ± 0.0008	165
4	2	0.0043 ± 0.0008	161	5	0.0068 ± 0.0011	102	3	0.0030 ± 0.0006	231
5	3	0.0009 ± 0.0004	770	3	0.0022 ± 0.0005	315			
9	2	0.0005 ± 0.0001	1386						
11				3	0.0004 ± 0.000081	1733			

Table II. Decomposition rates (k) and half lives (τ) for fish carcasses in three boreal lakes. N is the total number of fish used for the model

In all lakes, half-lives generally varied as a function of depth, temperature, and light penetration (Fig. 3). These relationships were similar between lakes. They were non linear and characterized by a threshold; indeed, differences in half-lives for 0 to 4 meters in Lake Croche and Lake Cromwell were not statistically significant, whereas τ at deeper depths were always different from one another (ANOVA with *a posteriori* HSD; $p < 0.0001$). Note however that half-lives in shallow Lake Triton were significantly higher than in the first four meters of these two lakes. Half-lives did not systematically increase with oxygen levels, since some short half-lives were recorded at 4 m in the anoxic hypolimnion of Lake Cromwell (Fig. 3B).

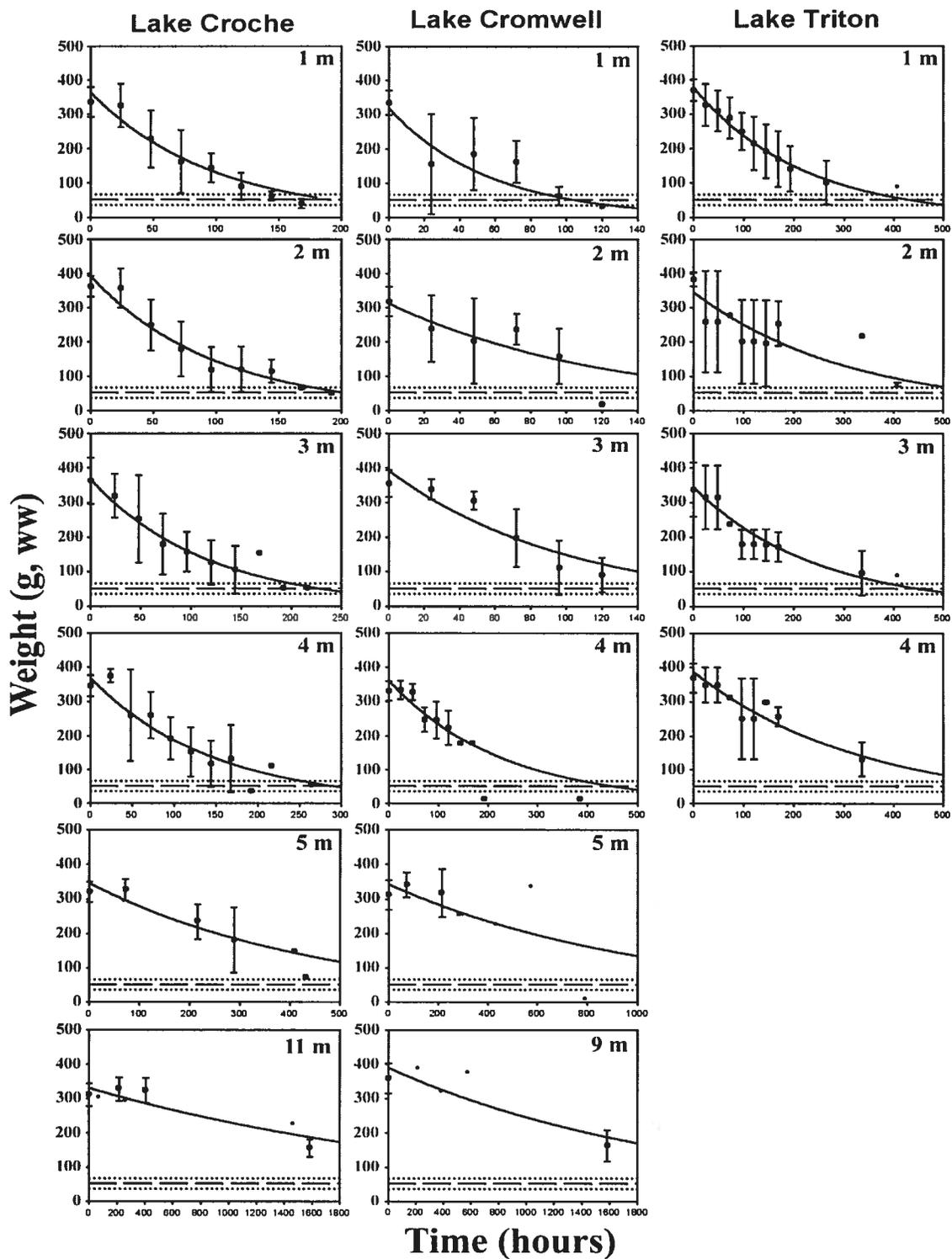


Figure 2. Temporal changes of mean remaining wet mass ($g \pm SD$) of fish carcasses in three lakes for different depths (note that temporal scales differ for each graph). The discontinued line represents the mean wet weight of all fish remains (skin and bones) at the end of the experiment ($g \pm SD$)

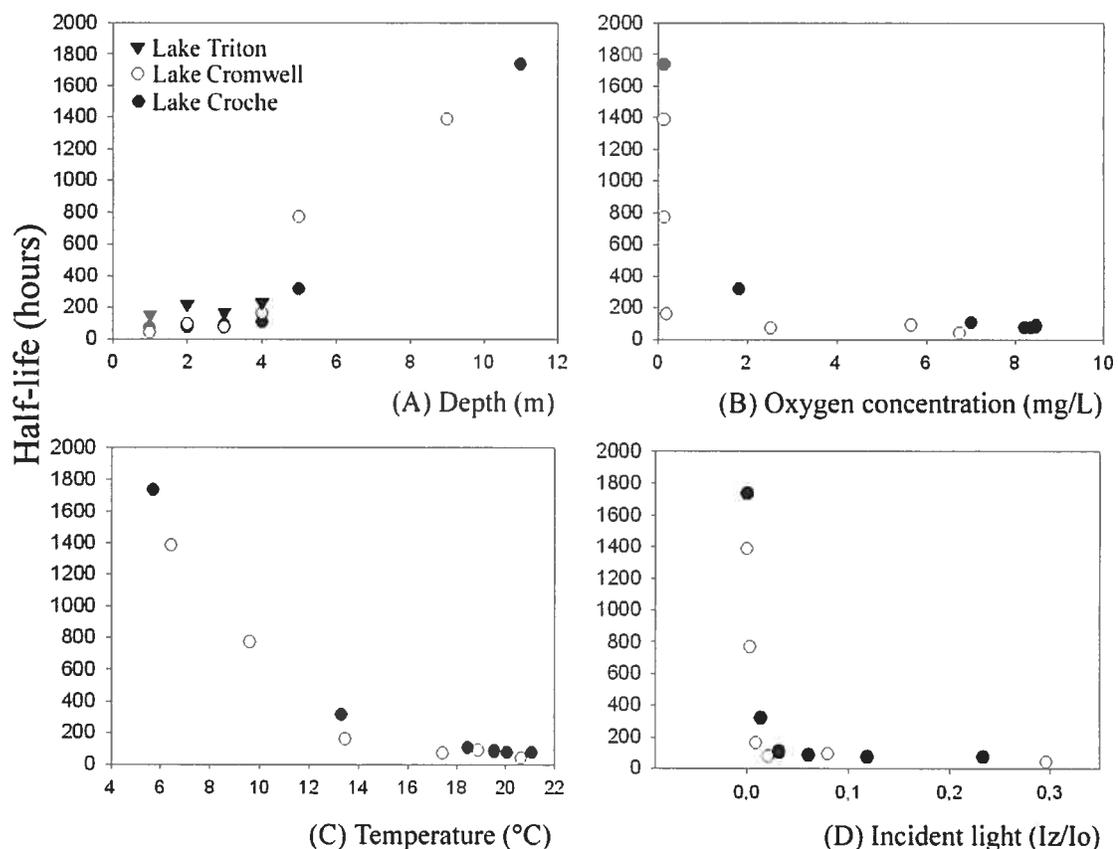


Figure 3. Relation between decomposition half lives and (A) depth, (B) oxygen, (C) temperature and (D) incident light in the three lakes

The presence of a threshold may indicate that different decomposition pathways were dominating in shallow waters vs. at depth. We visually followed the decomposition of carcasses using digital photographs taken at each sampling intervals (Figure 4). The carcass from the littoral zone was rapidly decomposed and many openings were found within 2-3 days (Fig. 4A). In contrast, the carcass from the profundal zone was slowly decomposed and no opening was visible during the first few weeks. The openings observed in carcasses from the profundal zone may have partly been created during carcass retrieval, due to the advanced state of skin decomposition. Visual decomposition sequences are available for all lakes and depths and are consistent with Figure 4.

We gathered all published reports of decomposition half-lives obtained with freshwater fish, from streams, wetlands and lakes (Table III).

Species	Type of system/ Name of system	Cage mesh size	Depth (m)	Temp. (°C)	Half- lives (hours)	Reference
<i>Salmo trutta</i> L. (sea trout)	Nursery stream Black Brows Beck (Lake District, NW England)	(390 µm)		7.2	426	<i>Elliott 1997</i>
				8.1		
				7.2	71	
<i>Oncorhynchus gorbuscha</i> (pink salmon)	artificial and natural streams Margaret Creek Catchment (S.E. Alaska, USA)	(5 cm)	0.13	8.9	504	<i>Chaloner et al. 2002</i>
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Rainbow trout)	Pools and Riffles Visone River (Italy)	(10 mm)	0.15-0.3	15.4	292	<i>Fenoglio et al. 2005</i>
			0.4-0.6	16.8		
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (Rainbow trout)	Freshwater marsh (Wyoming, USA)	(1mm)	1	5-17	273	<i>Parmenter and Lamara 1991</i>
<i>Gambusia holbrooki</i> (Mosquitofish)	Everglades marsh (Florida, USA)	(1mm)	0.1-0.56	25	30-38	<i>Stevenson and Childers 2004</i>
			0.06-0.57	35	9.5-12.5	
<i>Lepomis macrochirus</i> (bluegills)	Lake Blueberry Pond (Southern Michigan, USA)	Not encaged	<2.5	8-22	312-512	<i>Schneider 1998</i>
<i>Lepomis cyanellus</i> (green sunfish)			2.5-7.4	5-15	480-816	

Table III. Literature summary of fish decomposition rates in lakes, streams, and wetlands

Some of these reports were for encaged fish. Half-lives ranged from 9.5 to 426 h for very small carcasses (carcass size: 1.43 g to 156 g; Parmenter and Lamara 1991; Elliott 1997; Stevenson and Childers 2004; Fenoglio *et al.* 2005). For larger fish (1.25-2.02 kg) (Chaloner *et al.* 2002), half-lives were higher, with a reported value of 504 hours. The only study undertaken in a lake (Schneider 1998) used non-encaged, but did not provide a time series for decomposition, and no half-lives can be calculated. The time for complete decomposition of small fish (81 – 350 mm) was of the order 18.2 days

for littoral zones (depth < 2.5 m) and 26.9 days for sublittoral zones (depth between 2.5 and 7.5m). Our data are similar to those obtained by Schneider (1998) although we used larger fish carcasses.

Water temperature was the only environmental data adequately reported in all published studies. When graphically pooling all available data, this variable was found to be correlated to the log-transformed half-lives (Fig. 5). For our subset of data, the linear regression on transformed τ was strong ($R^2_{adj.} = 0.99$, $p < 0.0001$, $n = 12$), and was best described by the following equation: $\tau = 6515 e^{-0.2344T}$. We suggest that water temperature is a promising surrogate measurement for an approximation of decomposition rates in freshwater systems. However, more studies on other contrasted systems in terms of community composition, depth and oxygen levels should be conducted, in order to validate the generality of the proposed relationship.

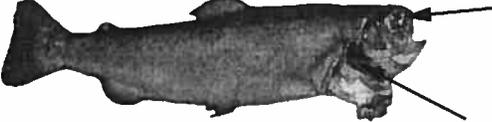
	Lake Croche 1 meter Depth Start date: 9 august 2004 Initial wet weight: 308g		Lake Croche 12 meters depth Start date: 15 august 2004 Initial wet weight: 304g
24 hours 318g		216 hours 304g	
48 hours 276g		408 hours	
72 hours 248g		1584 hours	
96 hours 204g			
120 hours 138g			
144 hours 66g			
168 hours 56g			

Figure 4. Digital pictures representing the decomposition sequence of a dead trout in Lake Croche. They depict a typical decomposition sequence encountered in the littoral zone (1 m) and in the deeper zone (12 m). On this Figure, arrows indicate openings externally formed on the carcass between sampling times

This increase in decomposition half lives with decreasing temperature may be related to lower metabolic activities by decomposing bacteria and scavengers. In lakes, the fact that cold temperatures are found in the profundal zone below the thermocline may also limit scavenger access to the carcass. Note that, in most studies, carcasses were encaged, in order to prevent scavenging by fish. Since the T vs τ relationship holds even when considering encaged carcasses, we suggest that in the absence of fish, an increase in the scavenging activity of macroinvertebrates counterbalanced the absence of scavenging by fish. Previous studies have already noted that many macroinvertebrate scavengers (e.g. leeches) tend to avoid carcasses surrounded by fish, since they may constitute prey items for fish (e.g. Sarica et al. 2005).

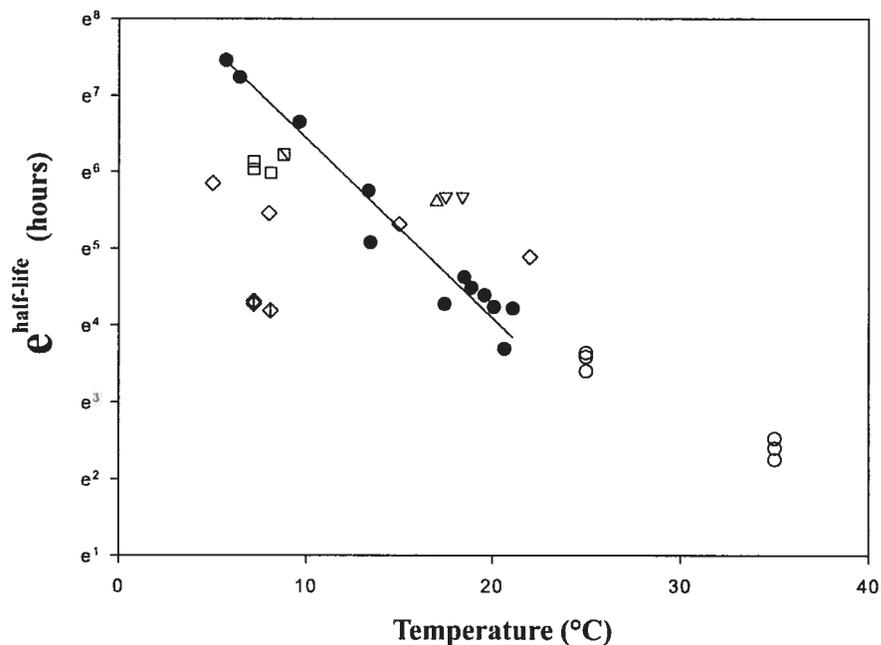


Figure 5. Relation between half-lives found in the literature, data from the Lake Croche and Lake Cromwell (●) and the temperature. A non linear regression was performed only for our data ($R^2=0.99$; p -value < 0.0001). Labels for half-lives from the literature are: (□) Chaloner *et al.* 2002 ; (▽) Fenoglio *et al.* 2005 ; (△) Parmenter and Lamara 1991 ; (○) Stevenson and Childers 2004 ; (◇) Schneider 1998. (◻) encaged (390 μ m mesh) and (◊) encaged (5 mm) Elliott 1997.

III.4.3- The impact of carcass floatation

Floatation of carcasses may alter their decomposition rate (Fig. 6), and we therefore monitored the frequency and the duration of floatation events for all carcasses. For all lakes, floatation was only observed for carcasses placed at shallow depths (0 to 4 m), and all floatation events ended with the return of the carcass to the lake bottom within 24 to 48 h. There was a temporal trend in floatation events during decomposition, with 12-23% of all carcasses floating during the first four days, 1-11% floating during the next four days, and none floating after the eight day (Fig. 6A). Decomposition rates for carcasses having experienced at least one floating event were similar to those of non-floating carcasses at 1 m depth, and approximately 25% lower for 2 and 4 m (Fig. 6B). This lower decomposition rate may be partly related to the inaccessibility of floating carcasses to some benthic scavengers, although more studies are needed to ascertain the exact mechanism. The only floating carcass at 3 m was very rapidly degraded after floatation. Overall, floatation should be considered as a factor affecting decomposition, although this study indicates that it affects a minority of fish (< 25%) and does not, in most cases, significantly change the observed decomposition rates.

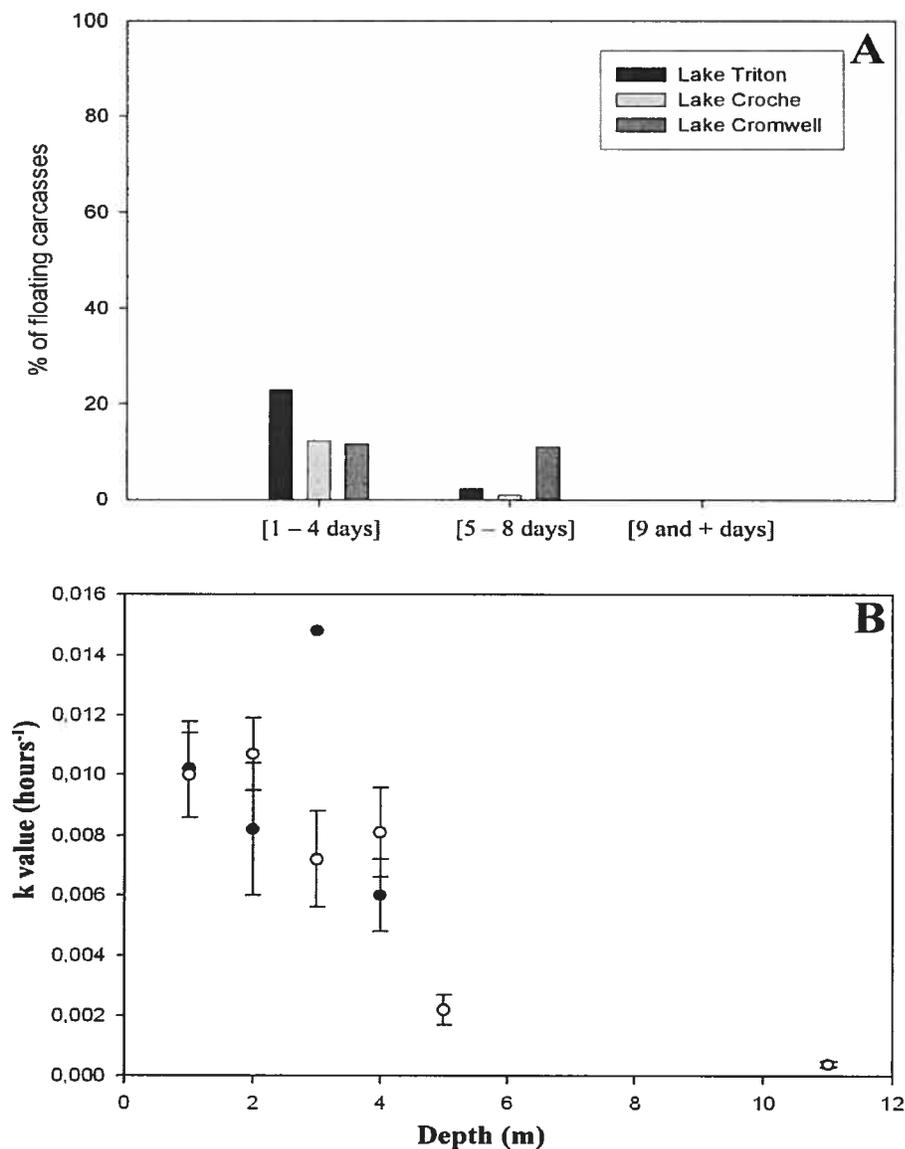


Figure 6. (A) Histogram representing temporal changes in % of total floating carcasses for the first four meters of depth in three lakes. (B) mean k values (\pm SD) as a function of depth for carcasses having experienced at least one floating event (closed circles) or having experienced none (open circles), for the Lake Croche

III.4.4- Loss of carcasses

We monitored carcasses daily between 0 and 4 m and noticed that many of them disappeared overnight, even though they were tied to the BFF (Fig. 7). In Lake Cromwell, 50% of corpses at 1 and 2 meters and 33% at 3 meter were lost. In Lake

Croche, 25% of the dead trout were not retrieved at 1 meter and 13% at 2 meter. Finally, for the Lake Triton 25% of the dead trout were not retrieved at 1 meter. We suspect that these losses mainly result from the activity of large terrestrial vertebrates. In particular, snapping turtles were seen tearing off dead trouts from the BFF. Gulls were also observed eating (Table IV) when carcasses were floating but they were not able to tear off the carcasses from the fishing line.

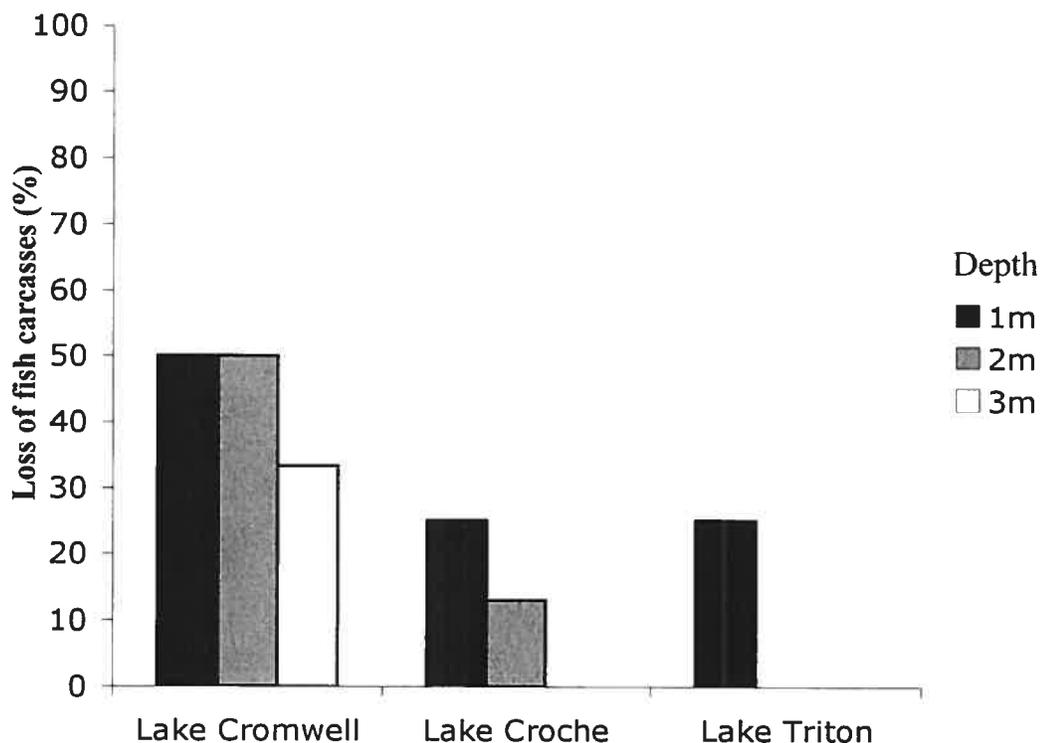


Figure 7. Percentage of carcass removed from the experiment by large scavengers (e.g. snapping turtles) for the three lakes (Cromwell, Croche and Triton)

III.4.5- Scavenger/carcass interactions

Detailed data on scavenger/carcass interactions are provided in a companion paper (Chidami *et al.* submitted), and we here only report the main conclusions of this study. We examined daily and seasonal changes in the presence of scavengers and in the

intensity of their interactions (Table IV). The level of activity was calculated as the total duration of interaction (seconds of biting or eating) of each scavenger species with the bait on periods of 5 minutes; the resulting data were then pooled hourly. For both summer and fall, creek chubs were the most commonly observed and the most active fish species, with an average of 3 (fall) and 5 (summer) individuals present at the same time in the field of vision (FOV). The mean scavenging activity of creek chubs ranged from 890 s.h⁻¹ (summer) to 1080 s.h⁻¹ (fall). Pumpkinseeds were also present in significant numbers during summer time (1.5 individual), but few interactions were observed with the carcass (46 s.h⁻¹). During fall, pumpkinseeds were virtually absent and inactive. Brown bullheads were rarely observed during daytime (average: 0.2 individuals during fall and 0.3 during summer).

<i>Potential scavengers observed in the lake</i>	<i>Observed in video records</i>	<i>Sporadically observed</i>	<i>Fish density present in FOV (individuals/hour)</i>		<i>Scavenging activity (seconds/hour)</i>	
			Summer	Fall	Summer	Fall
Brown bullheads	Day		0.3 ± 0.58	0.2 ± 0.7	453.3 ± 685.7	91 ± 154
	Night		NQ	1.13 ± 1.01		1305 ± 596.7
Creek chubs	Day		4.56 ± 4.06	2.76 ± 2.64	899 ± 653.3	1078.4 ± 491.8
	Night		NQ	1.21 ± 1.68	NQ	300.66 ± 335.08
Pumpkinseed	Day		1.46 ± 1.37	0.02 ± 0.18	45.7 ± 57.14	0.22 ± 0.63
	Night		NQ	0	NQ	0
Turtle	NO	Day 2 times	NQ			NQ
Leech	NO	NO	NQ			NQ
Crayfish	NO	NO	NQ			NQ
Gull	NO	Day When carcass float	NQ			NQ

Table IV. Summary of carcass/scavenger interactions recorded with an underwater IR video system at 1 m in Lake Cromwell during summer 2003 and fall 2004. FOV: Field of Vision, NO: not observed, NQ: not quantified

Overall, we identified creek chubs and brown bullheads as the main fish scavengers in these systems. Since Lake Triton are devoid of these species (Table I), we postulate that the longer half-lives observed in this lake compared to the first four meters of lakes Cromwell and Croche (Table II) can be attributed to the lack of fish scavengers.

III.4.6- Biogeochemical implications

Overall, this study indicates that fish decomposition is relatively rapid in shallow waters (τ between ca. 2 and 10 days), and is driven partly by interactions with fish, a

phenomenon directly recorded by an IR underwater video system . This fast recycling of fish tissues may explain the scarcity of direct observation of fish carcasses in the littoral zone of lakes. The availability of fish tissue to littoral food webs may alter the biogeochemical cycling of nutrients and of contaminants. Indeed, contaminant transfer between carcasses and scavengers has been recently reported (Sarica *et al.* 2004, 2005). This transfer is likely to be of particular importance for key organic and organometallic contaminants which usually display food web biomagnification. In these instances, littoral scavengers will form an additional trophic level for contaminant biomagnification. However, contrarily to abyssal scavengers, which are often specialized, we suspect that lake scavengers are mostly omnivores and will feed on carcasses on an opportunistic basis.

In contrast, below the thermocline, decomposition is greatly hampered (τ between 32 and 72 days) and is mostly bacterial. We therefore propose that nutrient and contaminants accumulated in carcasses deposited in the profundal zone will be slowly released to the aqueous phase. Bioaccumulative contaminants will eventually re-enter the food web at its base or be sequestered in sediments.

Much uncertainty still remains with respect to natural mortality rates of fish, and consequently, future research is needed to provide estimates of carcass biomass in lakes. But, as shown here, these estimates will have to take into account the location of the carcasses in the lake in order to link them to biogeochemical fluxes.

III.5- Acknowledgments

This study was supported by a grant of the Collaborative Mercury Research Network (COMERN) and an NSERC Discovery grant to M.A. The technical assistance of Guillaume Guénard, Valérie Girard, Sébastien Jérôme, Mathieu Rouleau and Dominic Bélanger is gratefully acknowledged.

III.6- References

- Allen, M.S., L.E. Miranda, R.E. Brock. 1998. Implications of compensatory and additive mortality to the management of selected sportfish populations. *Lakes and Reservoirs: Research and Management*: 3: 67-79.
- Chaloner, D.T, M.S. Wipfli, J.P. Caouette. 2002. Mass loss and macroinvertebrate colonization of Pacific salmon carcasses in south-eastern Alaskan streams. *Freshwater Biology*. 47: 263-273.
- Chidami, S., Guénard, G., M. Amyot. 2006. Underwater infrared video system for behavioural studies in lakes. *Limnology and Oceanography: Methods*. *Submitted*
- Craig, J.F. 1984. Aging in fish. *Can J. Zool*. 63: 1-8.
- Elliott, J.M. 1997. An experimental study on the natural removal of dead trout fry in a lake district stream. *J. Fish. Biol*. 50: 870-877.
- Fenoglio, S., T. Bo, P. Agosta, M. Cucco. 2005. Mass loss and macroinvertebrate colonisation of fish carcasses in riffles and pools of a NW Italian stream. *Hydrobiologia*, 532: 111-122.
- Kitchell, J. F., J. F. Koonce, and P. S. Tennis. 1975. Phosphorus flux through fish. *Ver. Int. Theor. Angew. Limnol*. 19:2478–2484.
- Kipling, C., W.E. Frost. 1970. A study of the mortality, population numbers, year class strengths, production and food consumption of pike, *Esox lucius*, in Windermere from 1944 to 1962. *J. Anim. Ecol*. 39: 115-157.
- Lorenzen, K. 1996. The relationship between body weight and natural mortality in juvenile and adult fish: a comparison of natural ecosystems and aquaculture. *J. Fish. Biol*. 49: 627-647.

- Mills, K.H., S.M. Chalanchuk, D.J. Allen. 2002. Abundance, annual survival, and recruitment of unexploited and exploited lake charr, *Salvelinus namaycush*, populations at the Experimental Lakes Area, northwestern Ontario. Environ. Biol. Fish. 64: 281-292.
- Minshall, G.W., E. Hitchcock, J.R. Barnes, 1991. Decomposition of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) carcasses in a forest stream ecosystem inhabited only by non- anadromous fish populations. Can. J. of Fish. Aquat. Sci. 48 : 191-195.
- Nakashima, B.S., W.C. Leggett. 1980. The role of fishes in the regulation of phosphorus availability in lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 37: 1540-1549.
- Parmenter, R.R., V.A. Lamarra. 1991. Nutrient cycling in a freshwater marsh: the decomposition of fish and waterfowl carrion. Limnol. Oceanogr. 36: 976-987.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. Int. Explor. Mar. 39: 175-192.
- Premke, K., S. Muyakshin, M. Klages, J. Wegner. 2003. Evidence for long-range chemosreceptive tracking of food odour in deep-sea scavengers by scanning sonar. J, Exp. Mar. Biol. Ecol. 285: 283-294.
- Rangaswamy, C.P. 1976. Estimation of total mortality rates of *Mugul cephalus* in Pulicat Lake. Indian J. Fish. 21: 588-590.
- Rawstrom, R.R., K.A. Hashagen. 1972. Mortality and survival rates of tagged largemouth bass (*Micropterus salmoides*) at Merle Collins Reservoir. Calif. Fish. Game. 58: 221-230.

- Ricker, W.E. 1945. Natural mortality among Indiana bluegill sunfish. *Ecology*, 26: 111-121.
- Ruxton, G.D., D.C. Houston. 2004. Energetic feasibility of an obligate marine scavenger, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 266: 59-63.
- Sarica J., M. Amyot, L. Hare, M.R. Doyon, L. Stanfield. 2004. Salmon-derived mercury and nutrients in a Lake Ontario spawning stream. *Limnol. Oceanogr.* 49: 891-899.
- Sarica, J., M. Amyot, L. Hare, P. Blanchfield, R.A.(Drew) Bodaly, H. Hintelmann, M. Lucotte. 2005. Mercury transfer from fish carcasses to scavengers in boreal lakes: the use of stable isotopes of mercury. *Environ. Pollution*, 134: 13-22.
- Schneider, J.C. 1998. Fate of dead fish in a small lake. *Am. Midl. Nat.* 140: 192-196.
- Soltwedel, T., K. von Juterzenka, K. Premke, M. Klages. 2003. What a lucky shot! Photographic evidence for a medium-sized natural food-fall at the deep seafloor. *Oceanol. Acta* 26: 623-628.
- Stevenson, C., D.L. Childers. 2004. Hydroperiod and seasonal effects on fish decomposition in an oligotrophic evergalde marsh. *Wetlands*, 24: 529-537.

Conclusion générale

L'utilisation de la vidéo pour les études d'interactions entre nécrophages et carcasses a été d'une grande utilité dans cette étude, car elle a permis de bien mettre en évidence les espèces qui font partie des interactions. En effet sur une dizaine d'espèces seulement trois ont une action nécrophage sur les carcasses de poissons. Sur ces trois espèces uniquement deux espèces ont une action importante sur les carcasses. Ainsi on a pu quantifier un taux d'activité de 91 sec.h^{-1} pour les barbottes durant le jour et de 1078 sec.h^{-1} pour les mulets à cornes et ceci durant la session d'automne 2004.

Rajouter des projecteurs infrarouges a permis de déterminer, de façon furtive, que les espèces présentes durant le jour étaient les mêmes durant la nuit mais avec un changement d'activité notable; 1305 sec.h^{-1} pour les barbottes et 300 sec.h^{-1} pour les mulets à cornes. Mais on a pu également identifier d'autres nécrophages terrestres (tortues et mouettes) qui opéraient dans des conditions particulières que nous développerons un peu plus bas.

En ce qui concerne le côté écologique, la dégradation des carcasses est beaucoup plus simple que ne le représentait le schéma hypothétique en introduction (Figure 2). Dans la Figure 1, j'ai essayé de représenter les éventuelles possibilités du devenir des carcasses de poissons dans un lac comparable à ceux qui sont étudiés.

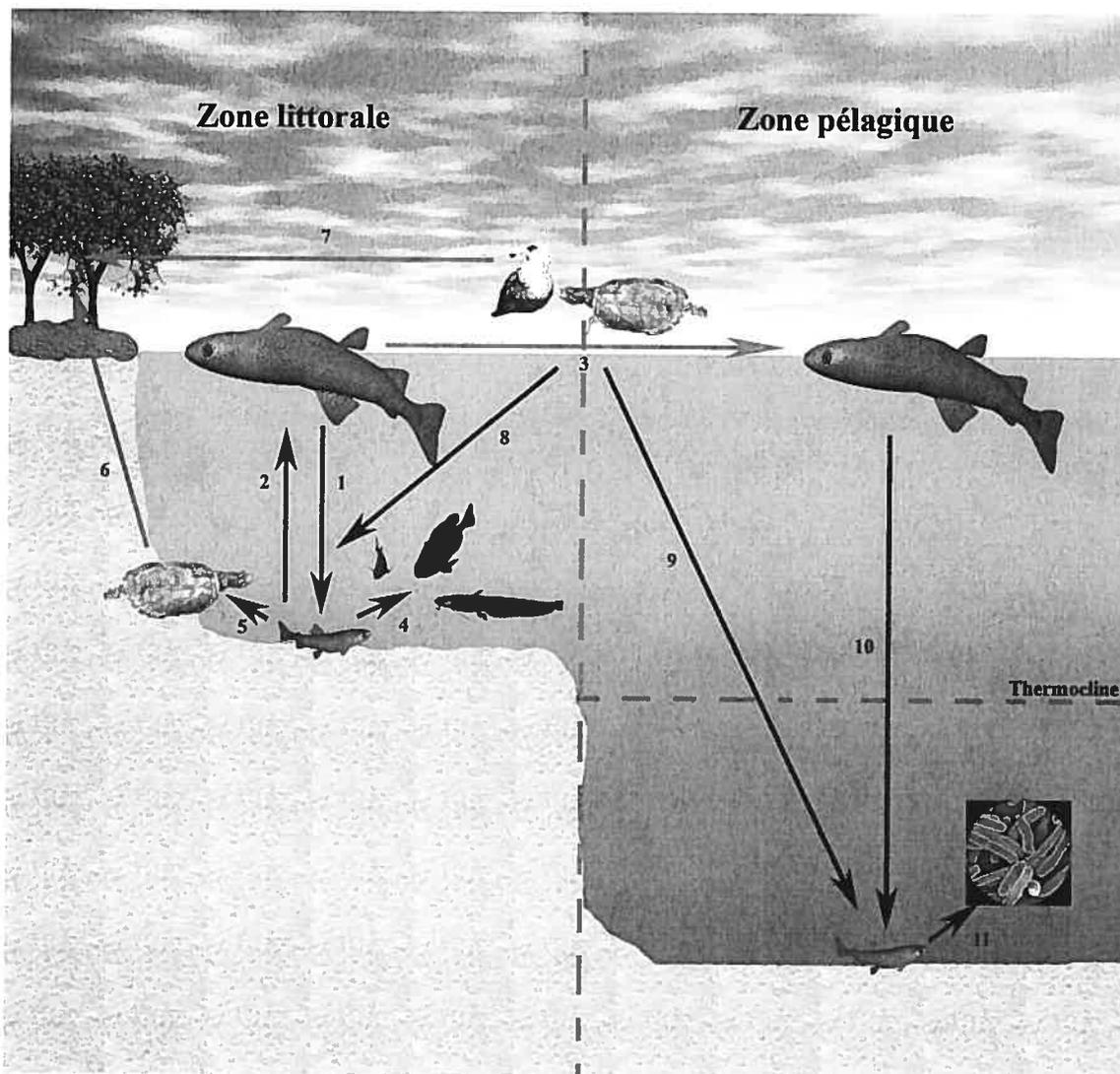


Figure 1. Schéma de synthèse représentant les différentes voies de dégradation de carcasses de poissons

En zone littorale, toutes les carcasses utilisées dans les expériences ont coulé au fond du lac (Figure 1-1). Ces carcasses se sont déposées à la surface des sédiments sans s'y enfouir. Elles se sont, par la suite, mises à flotter (entre 11 et 20% des cas, dépendamment du lac, Figure 1-2) ou sont restées à l'endroit de leur déposition. Les carcasses en flottaison ont toutes subies une nouvelle chute vers les sédiments dans les 48 h. Il est possible que dans certains cas les carcasses flottantes puissent se déplacer à la surface du lac (Figure 1-3) quoique cette éventualité n'ait pas directement été testée ici.

Il se pourrait, dans un tel cas, que les carcasses à la surface soit facilement atteignable par certains nécrophages non aquatiques.

Les carcasses retrouvées en zone peu profonde ont toutes subi une dégradation rapide, en comparaison à celles retrouvées en zone profonde. Nous avons pu voir, durant cette étude, que les carcasses déposées dans le lac Croche et Cromwell, entre 1 et 4 m, avaient des taux de décomposition similaires. Lorsqu'on comparait ces taux aux taux obtenus dans le lac Triton, ces derniers étaient beaucoup plus faibles (donc des demi-vies plus longues). En sachant que le lac Triton soutient des populations de poissons peu diverses, et que les deux principales espèces nécrophages identifiées par vidéo dans le lac Cromwell y sont absentes, on peut dire que cette dégradation dépend donc de l'activité de nécrophagie de poissons (Figure 1-4).

Le taux de carcasses déplacées par des vertébrés terrestres représente entre 25 et 50% en fonction du lac (Figure 1-5). Ces carcasses déplacées par des vertébrés terrestres pourraient se retrouver dans la zone terrestre (Figure 1-6). Dans le cas de déplacement de carcasse à la surface de l'eau (Figure 1-3), les nécrophages terrestres pourraient localiser le poisson mort et ainsi le récupérer et le déplacer vers la zone terrestre (Figure 1-7). Il se pourrait, également, que ces mêmes nécrophages percent des trous dans la carcasse et dépendamment de la distance, la carcasse se déposera soit dans la zone littorale (Figure 1-8) soit dans la zone pélagique (Figure 1-9) et y subir une dégradation caractéristique. Il faut également noter que toute carcasse affichant un début de dégradation de la cavité abdominale ne se remet plus jamais à flotter. Contrairement aux informations obtenues dans la littérature paléontologique, les cas de flottaison observés étaient dus à l'accumulation de gaz dans la cavité abdominale. Cette cavité était la première cible des nécrophages et une fois percée la carcasse ne flottait plus.

En zone profonde, les carcasses se sont déposées sur les sédiments (Figure 1-10). L'effet de la pression à ces profondeurs a empêché les carcasses de se remettre à flotter, d'où l'inaccessibilité aux nécrophages. La dégradation bactérienne va elle seule permettre la dégradation de la carcasse avec des taux de dégradation très faible comparé à la zone littorale (Figure 1-11). Dans ce cas-ci, les bactéries pourraient minéraliser les nutriments et les contaminants contenus dans la carcasse, lesquels seront potentiellement réintégrés à la base du réseau trophique.

Cette étude a permis de dégager certaines généralisations sur le destin des carcasses de poissons dans les lacs boréaux. Par contre, afin d'adéquatement évaluer l'impact de la mortalité naturelle hors prédation sur le recyclage des nutriments et des contaminants, plusieurs questions demeurent. Entre autres, il semble essentiel d'avoir une meilleure connaissance des taux de mortalité hors prédation et de déterminer le lieu de mort de ces poissons. Dans un deuxième temps, il paraît important de développer les études menées dans le second chapitre en ajoutant plusieurs autres espèces comme carcasses cibles et de faire varier la taille des individus et ceci pendant toute une année (différentes saisons).

Annexes

