

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL

LA RELATION ENTRE LE DÉPLACEMENT DES POISSONS, LA
DYNAMIQUE DE L'HABITAT ET LA MORPHOLOGIE INDIVIDUELLE

MÉMOIRE

PRÉSENTÉ

COMME EXIGENCE PARTIELLE

DE LA MAÎTRISE EN BIOLOGIE

PAR

MARIE-CHRISTINE BELLEMARE

MAI 2012

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À MONTRÉAL
Service des bibliothèques

Avertissement

La diffusion de ce mémoire se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire *Autorisation de reproduire et de diffuser un travail de recherche de cycles supérieurs* (SDU-522 – Rév.01-2006). Cette autorisation stipule que «conformément à l'article 11 du Règlement no 8 des études de cycles supérieurs, [l'auteur] concède à l'Université du Québec à Montréal une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de [son] travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, [l'auteur] autorise l'Université du Québec à Montréal à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de [son] travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris l'Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de [la] part [de l'auteur] à [ses] droits moraux ni à [ses] droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, [l'auteur] conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont [il] possède un exemplaire.»

AVANT-PROPOS

Ce mémoire a été rédigé en anglais, sous forme d'article, dans le but d'être publié dans une revue scientifique internationale. Le présent mémoire sera donc par la suite retravaillé à des fins de soumission pour la publication. Une version allongée est présentée avec une introduction générale permettant la mise en contexte de l'étude, d'une description méthodologique étoffée ainsi que d'une conclusion globale du projet. Le premier auteur est Marie-Christine Bellemare, qui a participé à la conception du protocole de recherche, à la collecte de données sur le terrain, à l'analyse statistique des résultats ainsi qu'à la rédaction du mémoire. Pedro Peres-Neto Ph.D, en tant que directeur, a encadré ce projet à toutes les étapes, de l'élaboration des questions principales à la programmation statistique, et sera deuxième auteur de l'article.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à remercier mon directeur de maîtrise, Pedro Peres-Neto, pour l'enthousiasme qu'il a porté à mon projet et à mon cheminement personnel à travers les années passées dans son laboratoire. Puis, je ne saurais passer sous silence la contribution de ma collègue Bailey Jacobson, qui a été une source d'inspiration et de réconfort tout au long de mes études au 2^e cycle. Je tiens à remercier mes fidèles et dévouées assistantes de recherche sur le terrain, Christine Larouche et Èvelyne Grenier, qui ont su faire de ce projet un succès. Je suis également reconnaissant envers mes autres collègues de laboratoire : Renato Enriques Da Silva, Mehdi Layeghifard, Frédéric Boivin, Marie-Hélène Greffard et Andrew Smith, qui ont su me soutenir lors de mes nombreux questionnements scientifiques et non scientifiques quotidiens. J'aimerais exprimer ma gratitude tout spécialement à mes complices : Véronique Arseneau, Gabrielle Dubuc-Messier et Catherine Pilotte, pour leur écoute, leurs sourires et leur sincère amitié. Finalement, je tiens à remercier les membres de ma famille et mon conjoint, Pierre Luc Lebeau, de m'avoir appuyé durant les hauts et les bas de mon parcours universitaire.

Je remercie également le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada ainsi que le Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies qui ont rendu possible la réalisation de ce projet par leur soutien financier.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT-PROPOS	iii
REMERCIEMENTS	iv
LISTE DES FIGURES.....	vii
LISTE DES TABLEAUX.....	iii
RÉSUMÉ	xii
INTRODUCTION GÉNÉRALE	1
Problématique	1
État des connaissances	5
Hétérogénéité spatiale et connectivité.....	5
Variabilité temporelle.....	6
Variabilité phénotypique et traits morphologiques	7
Mouvement, déplacement et dispersion	8
Écologie des espèces	9
PREMIER CHAPITRE	
LINKING MOVEMENT BEHAVIOUR, HABITAT DYNAMICS AND INDIVIDUAL MORPHOLOGY IN A SMALL STREAM FISH COMMUNITY	12
1.1 Abstract	13
1.2 Introduction	14
1.3 Methods.....	18
1.3.1 Environmental characterisation.....	18
1.3.2 Mark-recapture study	23
1.3.3 Movement behaviour and habitat preference	24
1.3.4 Geometric Morphology analysis	24
1.3.5 Mark-Recapture data analysis	25
1.4 Results.....	27
1.4.1 Habitat characteristics	27
1.4.2 Capture-Mark-Release analysis.....	34
1.4.3 Phenotypic response.....	39

1.5 Discussion	45
1.5.1 Phenotypic response to movement behaviour	45
1.5.2 Local habitat preference and adaptation.....	47
1.5.3 Movement rates across habitats.....	48
1.5.4 Linking individual movement to environmental variation.....	49
1.5.5 Putting all together – the links between habitat, behaviour and morphology	50
1.6 Conclusion	52
CONCLUSION	54
APPENDICE A VISUALISATION DES FORMES CORPORELLES EN FONCTION DU COMPORTEMENT DE MOUVEMENT (STATIONNAIRE, MOBILE, EMMIGRANT).....	58
APPENDICE B VISUALISATION DES FORMES CORPORELLES EN FONCTION DE L'UTILISATION PRÉFÉRENTIELLE D'UN TYPE D'HABITAT (RAPIDE, COULÉE, FOSSE).....	63
RÉFÉRENCES.....	68

LISTE DES FIGURES

Figure		Page
1.1	(a) Map showing the location of the study site in the Abercrombie stream and (b) the distribution of habitat sections across the selected stream reach.	21
1.2	Stepwise discriminant function analysis based on the selected environmental descriptor calculated on the basis of temporal records of water level and temperature from each section according to their respective habitat type (Pool, Run or Riffle). (a) First two axis discriminant functions representing all sections through time (25 sections x 16 weeks); (b) Box plots representing the first axis canonical scores of each habitat type; (c) Correlation coefficient of selected variables with canonical scores of first axis.	28
1.3	Stepwise discriminant function analysis based on the selected environmental descriptor calculated on the basis of sediment composition from each section according to their respective habitat type (Pool, Run or Riffle). (a) First two axis discriminant functions representing all sections (25 sections); (b) Box plots representing the first axis canonical scores of each habitat type; (c) Correlation coefficient of selected variables with canonical scores of first axis.	30
1.4	Water level (black line; cm) and temperature (grey line; °C) for the Abercrombie stream in summer 2010 as estimated from mean daily data logger records for all stream sections. Dotted lines indicate recapture sessions. (b) Variation in abundance according to mobile and stationary fish (each graph tick represent 10 individuals). Not recaptured fish do not represent emigrants but rather the number of individuals previously marked that at any point in time were not recaptured (see also Table 5).	32
1.6	Transitions (psi) probability estimates through time (weeks; represented by the colour gradient) and across habitat transition type (Pool: Po, Riffle: Ri and Run: Ru). Acronyms are specified in Table 5.	37

1.7	First two discriminant axes of body shape across movement behaviours (mobile, stationary and emigrant) for each species. RhCa only presented mobile and stationary individuals, hence only one axis was produced.	41
1.8	First two discriminant axes of body shape across habitat types (riffles, pools and runs) for each species. RhCa only were found only in two habitats, hence only one axis was produced.	42
1.9	Abundance variations across movement behaviour and habitat preference. Significance of their associations were evaluated on the basis of chi-square distribution.	44
A.1	Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du bec-de-lièvre (<i>Exoglossum maxilingua</i>) associées aux valeurs extremes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction du comportement de déplacement (stationnaire, mobile, emigrant).	58
A.2	Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du mulot à cornes (<i>Semotilus atromaculatus</i>) associées aux valeurs extremes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction du comportement de déplacement (stationnaire, mobile, emigrant).	59
A.3	Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du méné à nageoires rouges (<i>Notropis cornutus</i>) associées aux valeurs extremes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction du comportement de déplacement (stationnaire, mobile, emigrant).	60
A.4	Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du crapet de roche (<i>Ambloplites rupestris</i>) associées aux valeurs extremes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction du comportement de déplacement (stationnaire, mobile, emigrant).	61

A.5	Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du naseux-des-rapides (<i>Rhinichthys cataractae</i>) associées aux valeurs extremes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction du comportement de déplacement (stationnaire, mobile, emigrant).	62
B.1	Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du bec-de-lièvre (<i>Exoglossum maxilingua</i>) associées aux valeurs extremes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction de l'utilisation préférentielle d'un type d'habitat (Rapide: Riffle, Coulée: Run, Fosse: Pool)	63
B.2	Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du mulot à cornes (<i>Semotilus atromaculatus</i>) associées aux valeurs extremes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction de l'utilisation préférentielle d'un type d'habitat (Rapide: Riffle, Coulée: Run, Fosse: Pool)	64
B.3	Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du méné à nageoires rouges (<i>Notropis cornutus</i>) associées aux valeurs extremes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction de l'utilisation préférentielle d'un type d'habitat (Rapide: Riffle, Coulée: Run, Fosse: Pool)	65
B.4	Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du crapet de roche (<i>Ambloplites rupestris</i>) associées aux valeurs extremes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction de l'utilisation préférentielle d'un type d'habitat (Rapide: Riffle, Coulée: Run, Fosse: Pool)	66
B.5	Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du naseux-des-rapides (<i>Rhinichthys cataractae</i>) associées aux valeurs extremes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction de l'utilisation préférentielle d'un type d'habitat (Rapide: Riffle, Coulée: Run, Fosse: Pool)	67

LISTE DES TABLEAUX

Tableau		Page
1.1	List of environmental descriptors used in the study. Seasonal variables refer to substrate composition, which have not changed during the study. Weekly variables refer to descriptors that fluctuated in time. They were generated on the basis of water level and temperature variation recorded by data logger.	22
1.2	Selected variables by the stepwise discriminant function analysis based on the environmental descriptors calculated on the basis of temporal records of water level and temperature from each section according to their respective habitat type (Wilks' Lambda=0.502; $F_{14,730} = 21.414$; $p < 0.0001$)	29
1.3	Selected variables by the stepwise discriminant function analysis based on the environmental descriptor calculated on the basis of sediment composition from each section according to their respective habitat type (Wilks' Lambda=0.502; $F_{14,730} = 21.414$; $p < 0.0001$)	31
1.4	Summary of the multivariate analysis of variance to test the differences across habitat types and time (week) on the basis of the environmental descriptor derived from temporal records of water level and temperature.	33
1.5	Species capture-mark-recapture records for mobile stationary and emigrant individuals and kurtosis index of the distributions of distances moved by stationary and mobile fish.	35
1.6	Best candidate models of multi-state mark-recapture analysis provided by the program MARK for all species in the study. Acronyms of species are specified in Table 5	38
1.7	Forward stepwise discriminant function analysis comparing morphological differences on the basis of partial warps across movement behaviours (mobile, stationary and emigrant), habitat preference (riffle, pool and run) and their interaction. Acronyms are specified in Table 5.	40

1.8	Results of the overall post-hoc discriminant analysis for the morphological analysis in function of movement behaviour (Mobile: Mo, Stationary: St or Emigrant: Em) and habitat preference (Riffle, Run or Pool). Acronyms are specified in Table 5.	43
-----	--	----

RÉSUMÉ

Grâce à la forte association entre la nage et l'utilisation d'habitat chez les poissons, la morphologie influence davantage le mouvement comparativement à d'autres groupes d'organisme. Toutefois, malgré le nombre grandissant d'études qui explorent le comportement de déplacement chez les poissons et la morphologie individuelle, cette étude est la première, à notre connaissance, qui relie ces deux aspects du phénotype. Nous avons suivi le déplacement d'une communauté de poissons d'une rivière de la région des Laurentides (QC, Canada) durant 16 semaines à l'aide d'étiquettes à transpondeurs passifs intégrés (*PIT tags*). Sur une distance de 1 km, différentes sections correspondant à différents microhabitats (rapides, fosses, coulées) ont été visitées chaque semaine afin de tracer le parcours hebdomadaire de chaque individu marqué de plusieurs espèces de poissons. L'hétérogénéité d'habitat que l'on observe en rivières permet l'évaluation du lien entre l'adaptation aux conditions locales, la variation phénotypique au niveau interindividuelle ainsi que le comportement de déplacement. Les fluctuations temporelles de température et de niveau d'eau ont aussi été mesurées sur une base horaire grâce à l'emploi d'enregistreurs de données placés le long du tronçon de la rivière. Les populations observées ont toutes présenté une diversité de comportement de déplacement, soit *stationnaires*, *mobiles* ou *émigrant*. Malgré les grandes fluctuations environnementales durant l'été, seulement une petite partie des individus marqués se sont déplacés, ce qui suggère que la dynamique environnementale n'agit pas en tant que déclencheur au mouvement. De plus, toutes les espèces ont présenté des différences morphologiques selon leur préférence d'habitat et le type de comportement de déplacement adopté. Selon ce dernier facteur, les différences étaient constantes puisque les individus provenant de différentes espèces convergeaient à travers plusieurs aspects de leur morphologie. Nos résultats supportent l'hypothèse de l'hétérogénéité de la population, qui attribue la présence de deux sous groupes phénotypiquement distincts à l'intérieur d'une population. Les futures recherches devront se consacrer à comprendre comment ce polymorphisme est maintenu au sein des populations et son implication à l'évolution et à la coexistence des espèces.

Mots-clés : Communautés de poissons, mouvement, morphologie, comportement de déplacement, individu, PIT tags, dynamique de l'habitat, ruisseaux.

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Problématique

La distribution des espèces dans le temps et dans l'espace est un phénomène que l'écologie des communautés tente de décrire depuis toujours. Encore aujourd'hui, on découvre de nouvelles facettes aux mécanismes de déplacements des organismes par rapport à leurs rôles dans la structure, la fonction et la diversité des populations et des communautés écologiques. Les théories classiques de structure des communautés ont longtemps conceptualisé une communauté comme une entité locale, isolée et fermée (Leibold et al., 2004; Leibold et Miller, 2004). La distribution des espèces dans l'espace semble donc être le résultat de facteurs biotiques (prédation et compétition) et abiotiques (température, humidité, nutriments) propres à chaque communauté discrète (Ricklefs et Schluter, 1993, Poff, 1997). Or, ces principes de base ne suffisent pas à expliquer complètement les phénomènes reliés à la composition des communautés écologiques (Holyoak, Leibold et Holt, 2005; Cavender-Bares, Ackerly, Baum, et Bazzaz, 2004; Cornell et Karlson, 1996). En effet, la biodiversité s'étendrait plutôt sur plusieurs échelles de temps et d'espace (Menge et Olson, 1990), comme le mentionne notamment la théorie de la biogéographie des îles (MacArthur et Wilson, 1967), ce qui nécessite de nouvelles approches théoriques et empiriques sur le domaine (Ricklefs et Schluter, 1993).

Récemment, cette notion d'échelle spatiale a amené les écologistes à incorporer les éléments de dispersion et de connectivité entre les communautés, pour en venir à la théorie des métacommunautés (Leibold et al., 2004). Cette nouvelle approche se définit par le fait que les communautés locales sont reliées entre elles par la dispersion (Holyoak, Leibold et Holt, 2005), justifiant ainsi l'intégration des processus qui ont cours à l'échelle locale (compétition, prédation et autres interactions dépendantes de la densité) à ceux qui se manifestent à l'échelle régionale

(processus biogéographique, dispersion, migration et dynamique environnementale; Mouquet et Loreau, 2002; Leibold et al., 2004; Cavender-Bares et al., 2009). Ainsi, l'étude du déplacement des individus et des espèces permet de mieux comprendre la composition des communautés écologiques.

Se déplacer dans son environnement est un processus vital pour tous les organismes vivants (Nathan et al., 2008). Il existe une multitude de facteurs capables d'influencer le déplacement des individus et ce à plusieurs échelles de temps et d'espace (Clobert et al., 2004). D'abord, il y a les facteurs spécifiques de l'habitat local, comme la densité des individus (Travis, Murrell et Dytham, 1999), les conditions environnementales, la taille et la distance de la parcelle (Gustafson et Gardner, 1996) et la présence d'ennemis biotiques (compétiteurs, parasites et prédateurs) (Clobert et al., 2004; Ims et Andreassen, 2005). Puis, les facteurs relatifs aux individus, comme la prédisposition génétique, l'âge ou le statut de reproduction (Wiens, 2001). Dans un autre ordre d'idée, la distribution non aléatoire des espèces dans l'espace peut aussi jouer un rôle à plus grande échelle, comme dans la structure et la fonction des communautés écologiques. En effet, la dispersion peut contribuer à la dynamique des métapopulations source-puits (Wiens, 2001; Clobert et al., 2004; Leibold et Miller, 2004), au flux génique (Leibold et al., 2004), à des effets de secours de populations et à la colonisation de nouveaux habitats (Hanski, 1999; Leibold et al., 2004). Les concepts de métapopulations et de métacommunautés renvoient à des réseaux de plusieurs parcelles d'habitats reliées entre elles par les mouvements d'immigration et d'émigration des individus (Leibold et al., 2004). Malgré tout, la plupart des études sur le domaine abordent souvent les facteurs qui influencent le départ et l'arrivée, soit les causes et les conséquences du mouvement des organismes, en assumant que le déplacement se fait à travers un milieu homogène, négligeant ainsi ce qui se passe durant le déplacement (Wiens, 2001). Cependant, le chemin qui est emprunté par un individu est loin d'être banal et son importance commence tout juste à se concrétiser. Dans les systèmes terrestres, le déplacement (mouvement ou dispersion) des

organismes dans l'espace se fait principalement sur deux dimensions et dans plusieurs directions (Fagan, 2002). De ce fait, plusieurs possibilités d'orientation, de distance et d'environnement traversé lors du déplacement doivent être analysées, ce qui peut complexifier les calculs de prédictions et les analyses statistiques (Hein et al., 2004). Or, ces paramètres ne correspondent pas à tous les systèmes, comme celui des rivières par exemple, puisque le déplacement y est unidimensionnel et limité à deux directions, soit vers l'amont et vers l'aval (Skalski et Gilliam, 2000; Fagan, 2002). Par conséquent, ces systèmes limitent le choix du parcours au corridor hydrographique de la rivière et permettent ainsi un suivi précis et spécifique des conditions environnementales durant tout le trajet parcouru pendant le déplacement d'un organisme. Durant leur déplacement en rivière, les individus doivent traverser toutes les parcelles pour pouvoir atteindre leur parcelle d'habitat finale, à l'opposé des milieux à deux dimensions qui permettent aux individus de se déplacer directement entre parcelles (Fagan, 2002).

L'utilisation des poissons de rivière comme système d'étude permet aussi l'observation du comportement de déplacement de vertébrés dans un environnement hétérogène naturel; les cours d'eau étant reconnus pour leur grande variété d'habitats répliqués naturellement à travers la rivière (Rodriguez, 1995; Jackson, Peres-Neto et Olden, 2001). Le processus de prise de décision des animaux liée à leurs déplacements en réponse à la variation du paysage peut avoir une influence sur les processus spatiaux et biologiques à plusieurs échelles spatio-temporelles (Gustafson, 1996 ;Pe'er et Kramer-Schadt, 2008). Nous n'en connaissons que très peu sur les conséquences de cette hétérogénéité d'habitats liée au corridor obligatoire utilisé par les poissons pour se déplacer puisque les modèles de déplacement actuels assument pour la plupart un milieu homogène entre les points de départ et d'arrivée (Johnston et al. 1992; Wiens, 2001).

Les rivières sont aussi reconnues pour être des systèmes aux conditions environnementales très variables dans le temps (Gorman et Karr, 1978; Cooper et al., 1997; Palmer et Poff, 1997). Cette situation peut engendrer des adaptations morphologiques, comportementales et physiologiques chez les organismes (Jackson, Peres-Neto et Olden, 2001) et ainsi moduler le comportement individuel de déplacement. Par exemple, la capacité de déplacement chez les poissons est reliée inévitablement à leurs capacités de nage qui elle-même est liée à leurs traits morphologiques et hydrodynamiques. Les traits dont disposent les individus en réponse aux diverses conditions environnementales créent donc une diversité fonctionnelle à l'intérieur des populations et par conséquent entraînent des modifications au sein des communautés (Gorman et Karr, 1978). Bref, cette grande variabilité de traits observée chez les poissons de ruisseaux s'avère très pertinente dans l'étude et la compréhension des processus écologiques à incidences directes sur les communautés locales, tel le déplacement.

La variabilité individuelle dans le comportement de déplacement, liée à la dynamique de l'habitat ainsi qu'aux traits fonctionnels est l'élément clé pour mieux comprendre les patrons de déplacement des individus dans l'espace (Hawkes, 2009). Ainsi, l'utilisation des poissons en rivières constitue une alternative pratique pour l'étude du déplacement individuel dans une perspective de structure spatiale et temporelle des communautés en milieu naturel.

État des connaissances

Hétérogénéité spatiale et connectivité

L'écologie du paysage s'intéresse aux effets de l'hétérogénéité spatiale, soit la différence de la qualité des d'habitats et leur position dans l'espace (Kozakiewicz, 1995), sur les processus écologiques (Pickett et Cadenasso, 1995; Wiens, 1995). L'intérêt grandissant pour l'étude de la dispersion des espèces contribue au développement de nouvelles approches – comme celle des métacommunautés – qui incluent les effets de la structure spatiale à l'échelle du paysage (Leibold et al., 2004). En effet, les variables de la matrice spatiale expliquent une plus grande variance d'abondance des organismes que les facteurs propres aux parcelles locales (Pickett et Cadenasso, 1995). Malgré tout, on n'en connaît très peu sur les effets de cette hétérogénéité spatiale dans le corridor traversé par l'individu lors du déplacement (Gustafson et Gardner, 1996; Wiens, 2001).

Le fait que les facteurs qui influencent le déplacement soient distribués de façon hétérogène dans l'espace (Ims et Andreassen, 2005), explique en partie la complexité de la dynamique de mouvement des organismes. Bien que la plus petite distance entre deux points soit une droite linéaire, les voies empruntées pour la dispersion sont bien souvent plus longues et sinueuses dû à la variation spatiale de l'environnement (Wiens, 2002). La connectivité est une mesure de l'habileté des individus à se déplacer entre les parcelles adéquates (Hilty et al., 2006). La fragmentation des habitats, naturelle ou anthropique, a tendance à diminuer la taille des parcelles ainsi que les patrons spatiaux, ce qui a pour effet de diminuer la connectivité (Malanson et Cramer, 1999) et par conséquent, diminuer le succès de dispersion des organismes.

Les rivières et les ruisseaux sont considérés comme des exemples types de connectivité puisque ces milieux contraignent les objets (individus, matériel,

nutriments) au courant et à l'hydrologie qui y sont présents (Wiens, 2002). L'hétérogénéité spatiale y est très riche, et ce, à plusieurs échelles, puisqu'à l'intérieur même d'une rivière il y a des discontinuités structurales (fosses, rapides et coulées) (Giller et Malmqvist, 1998; Wiens, 2002) et qu'à l'échelle du bassin versant, l'affluence de matériel et de nutriments peut varier d'une rivière à l'autre (Palmer et Poff, 1997; Wiens, 2002). Les fosses, rapides et coulées sont trois microhabitats fréquemment retrouvés en rivière. Chacun possédant des caractéristiques environnementales particulières comme la grande turbulence des rapides, la profondeur des fosses et le courant rapide, mais moins turbulent des coulées (Giller et Malmqvist, 1998).

Variabilité temporelle

Les rivières sont aussi des milieux qui montrent une grande variabilité temporelle puisque les changements de courants, de profondeurs et de température peuvent varier grandement à l'intérieur d'une journée ou d'une année (Palmer et Poff, 1997). Ces conditions peuvent moduler l'accessibilité aux meilleurs habitats et ainsi influencer la dispersion des individus et la dynamique des populations (Pulliam et Danielson, 1991). Pour les espèces très mobiles, la distribution des individus à travers les habitats peut être attribuée à la sélection d'habitats (Pulliam et Danielson, 1991). Cette capacité à trouver son habitat idéal est aussi associée à des coûts de recherche comme le risque de mortalité en parcours et le temps de recherche (Stamps, Krishnan et Reid, 2005) ainsi que l'énergie dépensée durant le mouvement (Liao, 2007). Les coûts de recherche d'habitat peuvent influencer la dispersion de deux façons : d'une part, parce qu'ils peuvent déterminer quel individu aura la capacité nécessaire pour quitter le site d'origine pour se disperser (Morris, 1992) et d'autre part, parce qu'ils peuvent aussi délimiter le site d'arrivée que les disperseurs auront sélectionné (Stamps, Krishnan et Reid, 2005). Enfin, cette situation peut amener les espèces à développer certaines stratégies propres à leur milieu et la distribution des espèces est

donc conséquente aux habiletés de chacune d'elles (Leibold et Miller, 2004).

Variabilité phénotypique et traits morphologiques

L'adaptation à un environnement variable peut arriver à maintenir sous certaines conditions (différences de sélection) un polymorphisme chez les espèces (Meeus et al., 1993; Samways, 2008). En effet, il a été démontré que l'hétérogénéité des habitats peut le développement d'une plasticité phénotypique chez les espèces (Robinson et Wilson, 1996), particulièrement chez les poissons nordiques des eaux douces (Robinson et Parsons, 2002). Il a d'ailleurs été attesté que malgré la grande variabilité morphologique retrouvée chez certaines espèces entre les milieux pélagique et littoral des lacs, les différences génétiques entre les différentes formes sont relativement faibles (Bernatchez et Wilson, 1998). Cette variabilité phénotypique est souvent associée aux différentes utilisations des ressources, à l'exploitation d'environnements variés (Boily et Magnan, 2002) et aux traits d'histoire de vie des espèces (Robinson et Parsons, 2002).

La présence de différentes niches écologiques en rivière s'apparente aux milieux pélagique et littoral (rapides et fosses) des lacs et favorise la divergence morphologique chez les espèces de poissons (Samways, 2008; Senay 2009). Des facteurs comme la vitesse de l'eau peuvent expliquer cette divergence morphologique, car elle exerce une pression différentielle sur la capacité de mouvement des individus (McGuigan et al., 2003). Cette plasticité phénotypique peut donc être une adaptation à un type d'habitat (Proulx et Magnan, 2002; McGuigan et al., 2003), mais peut aussi amener des contraintes évolutives (Arnold, 1992). Par exemple, chez certaines espèces de poissons, les coûts associés à la nage ne sont pas les mêmes dépendamment de la morphologie des individus (Boily et Magnan, 2002). Bref, l'adaptation aux conditions environnementales locales, comme la force du courant, le type de substrat ou la température de l'eau, peut favoriser l'expression de

la variabilité phénotypique chez les individus, ce qui peut avoir des conséquences sur d'autres traits, comme le comportement de déplacement (Skalski et Gilliam, 2000).

Mouvement, déplacement et dispersion

Les mouvements entre les habitats et les sites d'accouplement sont généralement décrits comme de la dispersion et sont considérés comme différents des mouvements de déplacements observés à l'intérieur des habitats et des aires d'exploitation à plus grande échelle (Hawkes, 2009). Plusieurs facteurs peuvent expliquer le mouvement des individus entre les habitats. La recherche de nourriture, de partenaire sexuelle, de refuge contre les prédateurs ou de site d'accouplement (Gowan et Fausch, 2002) sont toutes des raisons possibles pour lesquelles un individu serait prêt à quitter son site d'origine.

L'étude du déplacement des poissons en rivières a d'abord mis de l'avant le paradigme de la limitation du déplacement, qui suppose que les poissons adultes en rivières se restreignent dans leur déplacement (20 à 50 m) (Smithson et Johnston, 1999; Rodriguez, 2002). Or les méthodes utilisées pour décrire ces déplacements (capture - marquage - recapture) ne permettent pas d'obtenir un taux de recapture totalement efficace, ce qui peut biaiser l'analyse du déplacement des individus (Gowan et al., 1994 ; Rodriguez, 2002). En effet, il a été établi récemment que les individus qui étaient non recapturés se retrouvaient à de très grandes distances par rapport au point d'échantillonnage initial (Gowan et al., 1994 ; Rodriguez, 2002). Les populations de poissons démontrent donc une certaine variabilité dans les déplacements entre les individus, ce qui va à l'encontre de la plupart des modèles expérimentaux actuels, qui ne tiennent pas compte de cette variabilité individuelle au sein des populations et qui assume donc que les taux de dispersion sont propres à l'espèce et non à l'individu (Hein et al., 2004). Effectivement, il s'est avéré que chez plusieurs espèces de poissons, il existe deux types de comportement de déplacement

en rivière, soit mobile et stationnaire (Skalski et Gilliam, 2000; Albanese, Angermeier et Dorai-Raj, 2004 ; Diana, Hudson et Clark Jr, 2004) . Les différents processus physiques et biotiques à l'origine de cette divergence de comportements ne sont pas encore très bien connus. Toutefois, on sait que ces différences s'expriment autant à l'intérieur d'une même journée selon le type d'alimentation (Diana, Hudson et Clark Jr, 2004) qu'à l'intérieur d'une saison (Skalski et Gilliam, 2000) et que les dissimilitudes sont à l'échelle individuelle.

Écologie des espèces

Les communautés de poissons de ruisseaux de la région des Laurentides (Québec, Canada) qui ont été échantillonnées sont dominées par des espèces provenant de la famille des cyprinidés. Au total, 563 poissons provenant de 14 espèces ont été collectés lors des séances d'échantillonnage dans les deux rivières sélectionnées au départ. Seulement 5 espèces de la rivière Abercrombie, soit 348 individus, ont été sélectionnées aux fins d'analyses pour cette étude.

De la famille des cyprinidés, les becs-de-lièvre (*Exoglossum maxilingua*) sont les plus abondants, suivis respectivement par le mulot à cornes (*Semotilus atromaculatus*), le naseau des rapides (*Rhinichthys cataractae*) et le méné à nageoires rouges (*Notropis cornutus*). On distingue cette famille par la présence d'une seule nageoire dorsale, d'une queue généralement fourchue et d'une bande noire le long de la ligne latérale, surtout chez les juvéniles. Ces poissons habitent abondamment les petits cours d'eau et mesurent en moyenne 10 cm. Ces espèces se retrouvent habituellement à la base de la chaîne trophique, se nourrissant d'insectes et de plancton et occupant donc un rôle écologique important dans la structure des communautés de rivière. Ils peuvent proliférer rapidement en s'adaptant facilement à diverses conditions environnementales (Bernatchez et Giroux, 2000). Les cyprins sont aussi des poissons grégaires qui forment des bancs de plusieurs individus et sont

souvent utilisés comme appât (Scott et Crossman, 1973). La période de reproduction a lieu de la fin mai à la mi-juin, au moment où les mâles construisent des nids sur le lit des cours d'eau (c.-à.-d. de petite dépression dans le substrat), et deviennent territoriaux. Notons la présence de museau noir (*Notropis Heterolepis*), de ventre rouge du nord (*Phoxinus sp.*) et de ouitouche (*Semotilus corporalis*) dans les ruisseaux échantillonnés.

La dernière espèce à avoir été retenue pour les analyses est le crapet de roche (*Ambloplites rupestris*) de la famille des centrarchidés. Le crapet-soleil (*Lepomis gibbosus*) et l'achigan à petite bouche (*Micropterus dolomieu*) ont aussi été capturés lors des échantillonnages. Ces espèces se remarquent par la présence de deux nageoires dorsales liée et par leur forme aplatie en forme de disque (surtout chez les crapets). Les adultes achigans peuvent atteindre des tailles considérables dépassant les 40 cm, ce qui fait une prise de choix pour les pêcheurs, tandis que les crapets peuvent mesurer jusqu'à 25 cm. La fraie se produit au mois de juin, période où les mâles sont aussi très territoriaux en se regroupant en colonies et défendant leurs nids avec détermination (Bernatchez et Giroux, 2000).

De la famille des castomidés, le meunier noir (*Catostomus commersoni*) a été observé dans les rivières à l'étude. Cette espèce est reconnue par sa bouche ventrale suceuse et munie de lèvres charnues recouvertes de papilles qui lui permet de se nourrir d'insectes benthiques sur le fond des rivières. Le meunier noir peut généralement atteindre 50 cm et il peut aussi vivre en groupe, et ce, dans une grande variété d'habitats. La reproduction a lieu au cours des mois de mai et juin, comme la plupart des espèces de poissons d'eau douce en ruisseaux (Scott et Crossman, 1973)

L'ombre de vase (*Umbra limi*), de la famille des umbridés, est un poisson mesurant rarement plus de 10 cm qui habite les milieux vaseux peu profond où le fond est recouvert d'une large couche de matière organique et la surface de macrophytes.

Compte tenu de son adaptation à vivre dans des conditions où l'oxygène peut se faire plus rare, cette espèce est reconnue pour être capable de respirer l'air atmosphérique (Bernatchez et Giroux, 2000). La fraie se produit tôt au printemps et il n'y a pas de construction de nids qui a déjà été reportée pour cette espèce (Scott et Crossman, 1973). Cette espèce n'a toutefois pas été capturée en nombre suffisant pour les analyses.

Finalement, la barbotte brune (*Ictalurus nebulosus*) de la famille des ictaluridés se distingue facilement par la présence de barbillons et d'épines près des nageoires pectorales, de l'absence d'écailles sur le corps et d'une large bouche ventrale. Cette espèce se reproduit du mois de mai à juin et les œufs peuvent être protégés par les deux parents. Son habitat en rivière est caractérisé par un milieu peu profond avec un faible mouvement de l'eau et un fond recouvert de matière organique. Sa grande tolérance aux polluants industriels et domestiques lui permet aussi de vivre dans les rivières en milieu urbain près de Montréal où seule cette espèce est présente (Scott et Crossman, 1973).

PREMIER CHAPITRE

LINKING MOVEMENT BEHAVIOUR, HABITAT DYNAMICS AND
INDIVIDUAL MORPHOLOGY IN A SMALL STREAM FISH COMMUNITY

1.1 Abstract

Due to the strong connections between swimming and habitat use in fishes, morphology is likely to play a more important role in movement compared to many other groups of organisms. However, despite the large number of studies examining fish movement behaviour and fish morphology, this is the first study, to our knowledge, that links these two aspects of the phenotype. We followed individual movement in a stream fish community of the Laurentians region (QC, Canada) using passive integrated transponder (PIT tags) during a 16 weeks period. Over a 1km stream reach, different sections associated to different habitat type (i.e. riffle, run and pool) were visited each week to track temporal distances travelled by each marked individual. The strong habitat heterogeneity commonly found in streams allows the evaluation of the links between local adaptation, inter-individual phenotypic variation and movement behaviour. Temporal dynamics of water and temperature levels were measured on an hourly basis using data loggers placed on the riverbed along the 1km reach. All species presented three types of movement behaviour, namely *stationary*, *mobile* and *emigrant* individuals. Despite great changes in environmental conditions throughout the study, only a small portion of the tracked individuals actually moved, suggesting that environmental dynamics does not act as a trigger to elicit movement. Indeed, our results indicate that all species presented morphological differences across stream habitat types as well as regarding their adopted movement behaviour. Additionally, regarding this component, differences were consistent as individuals from different species converge in several aspects of their morphology. Our findings support the population heterogeneity hypothesis, which attributes the occurrence of a minority of mobile individuals within a majority of stationary individuals, as two phenotypically distinct groups. Overall, our study suggests a high level of specialization to different stream habitats as well as movement behaviours. Future studies should attempt to explore the causes and how this movement polymorphism is maintained within populations and its implication to species evolution and co-existence.

1.2 Introduction

Non-migratory animal movement and dispersal is a key process linked to many factors related to the survival of an organism including feeding, reproduction and escape from adverse abiotic (e.g., abrupt environmental changes) and biotic (e.g., predation, competition) factors (Hawkes, 2009; Croteau, 2010). Additionally, movement has critical consequences on population dynamics and viability as well as community dynamics (e.g., source-sink metapopulations, genetic dispersion). Although movement has been studied extensively, the bulk of the work has been directed towards modelling causes and consequences of movement on population dynamics (Wiens, 2001; Hawkes, 2009) rather than understanding of the processes regulating movement within ecological landscapes.

Movement is a product of the interaction between individual organisms and their environment, involving their individual decisions (internal state, i.e., why to move?), motion capacities (how to move?), navigation abilities (where to move?) and external factors related to their environment (Nathan et al., 2008). Indeed, we know that individuals vary in their propensities to move in which some individuals move whereas others tend to remain stationary (Chapman et al., 2011). In addition, there is some evidence that the type of habitat itself (e.g., size, type, connectivity) may influence movement decision (Ovaskainen, 2004). Because habitat polymorphism (in which individuals differ in their phenotypes across different discrete habitats) is common in nature (Skúlason and Smith, 1995), one should also expect that habitat preference might play an important role in movement propensity. Therefore, among the important gaps in our understanding of the factors regulating movement (or lack of movement) dynamics is the limited knowledge regarding how the attribute of individuals (physiology, morphology, behaviour) interact with the attributes of their habitats in determining movement decisions.

Stream fishes is an exceptional model system to study animal displacement given that movement is restricted to only one dimension (i.e., along a upstream-downstream axis; Fagan et al., 2002; Peres-Neto and Cumming, 2010) as opposed to other environments (e.g., lakes, terrestrial, aerial) that require multi-dimensional consideration and multiple movement paths. Therefore, movement can be more accurately measured, and as a consequence, better linked to changes in habitat conditions (e.g., water level, temperature) and individual characteristics (e.g., reproductive status, phenotypic traits). Stream systems are also known to support a great diversity of habitat and environmental heterogeneity (Palmer et Poff, 1997). Replicated structural discontinuities, characterized as riffles, pools and runs are naturally found in streams and are differentiated by particular environmental conditions such as their degree of turbulence, depth and water velocity (Giller et Malmqvist, 1998; Wiens, 2002). These patches are usually linearly arranged along streams thereby forcing individuals to pass through a variety of contrasting environmental conditions while moving towards a suitable patch (Fagan et al., 2002; Wiens, 2002). Additionally, these different microhabitats units (i.e., riffles, runs and pools) are likely to be affected differently by similar changes in environmental conditions (e.g., changes in flow, temperature), therefore affecting individual differently depending on their current habitat location (Jackson, Peres-Neto and Olden, 2001).

Given that stream habitats commonly undergo drastic changes in their habitat conditions within temporal scales that are much smaller than other systems (e.g., hourly changes in flow regime) and that fish have often restricted ways to cope with these changes due to their one-dimensional environment), it begs the question of how stream fish have adapted to these conditions. One aspect of their phenotype that may play a particularly important role in fish adaptation is morphology. Indeed, body-shape polymorphism within the same population has been observed in numerous northern freshwater fish species. Morphology is associated with many different

important ecological aspects of fish such as foraging and resource use (Robinson et Wilson, 1996; Robinson and Parsons, 2002), swimming performance (Boily et al., 2002; Peres-Neto et Magnan, 2004), habitat differences (Bolnik et al., 2009; Ficher-Rousseau et al., 2010) and reproductive tactics (Colborn et al., 2011). This individual-level specialisation may affect movement decisions among patches being determined not only by local environmental conditions, but also by individual phenotypic attributes that are themselves related (and potentially adaptive) to environmental variability (Araujo et al., 2011). Moreover, the presence of discrete and distinct habitat structures in streams such as riffles, pools and runs is expected to drive morphological polymorphism as these habitat present different resource exploitation and environmental conditions (Boily et Magnan, 2002; Samways 2008, Senay 2009). Consequently, one should expect that not only movement decisions may vary across these habitat-related phenotypes but also that these different environmental affinities may impose different constraints (or capacities) to movement.

Stream fish movement has been studied and quantified for quite a long time and there is a wealth of evidence showing that fish living in streams are sedentary and that mobility is limited to the same local area (Gowan et al., 1994; Smithson and Johnston, 1999), which has led to the concept known as the restricted movement paradigm (Gerking, 1959). More recently, the advance of new methods and technologies have allowed to estimate movement more accurately and to determine that a small proportion of individuals within stream-fish populations is made of mobile fish in contrast to a major stationary population (Skalski and Gilliam, 2000; Gilliam and Fraser, 2001; Alldredge et al., 2011; Chapman et al., 2011). This movement pattern, described by a leptokurtic distribution of moved distances (represented by a higher central peak and larger tails than a normal distribution), confirms individual-level variability in movement behaviour, which is now considered to be prevalent in stream fish populations (Rodriguez 2002; Albanese et

al., 2004; Diana et al., 2004, Alldredge et al., 2011). Despite such prevalence, the causes of this pattern remain generally unknown. Some studies have proposed a population heterogeneity hypothesis (Skalski and Gilliam, 2000; Fraser et al., 2001, Rodriguez, 2002, Yamamura, 2002), which attributes this pattern to distinct subgroups composed of stationary and mobile phenotypes within the larger population. Conversely, leptokurtic distributions of movements could also result from plastic responses of a homogenous population to spatial and temporal dynamics (Turchin and Thoeny, 1993; Crook, 2004; Zhang et al., 2007). Under this scenario, fish would inhabit a core patch but move to refuge patches when local conditions in the core patch becomes temporally inhospitable and then return to the core patch when normal conditions restored.

In this study, we examine patterns of fish movement of several stream fish species in relation to their morphological differences, habitat affinities and local environmental variation with the main goals of (1) evaluating the association between individual-level variability in phenotypic traits and movement behaviour; (2) assessing the links between fish morphology and stream habitat use; and (3) estimating the influence of spatial-temporal habitat dynamics on movement rates.

1.3 Methods

1.3.1 Environmental characterisation

Our study system consisted of a 1km stream reach near the Saint-Hippolyte area, Québec, Canada (Figure 1 a). The study site was selected because it contained a high habitat heterogeneity characterized by a marked sequence of riffles (high velocity, rock dominated substrate), pools (low velocity, higher water level, silt dominated substrate) and runs (intermediate velocity, gravel dominated substrate) (Giller and Malmqvist, 1998). The site, Abercrombie stream (maximum water level = 1.61 m; maximum water temperature = 26.88 °C; maximum width = 11.9 m; N 45.86211; W073.93391), is a second order tributary of the Achigan River.

The 1 km stream reach was divided into 25 habitat sections (Figure 1 b) that were visually classified as riffle, run or pool sections. Substrate type (i.e., clay, silt, sand, gravel (2-10 cm), cobbles (10-60 cm), rock (> 50 cm), bedrock) was estimated (%) at every 10 meters to confirm the visual habitat classification (Table 1). Although these habitat characteristics were estimated only once at the beginning of the study, the stream channel did not change in any major way over the 16 weeks of the study. Water level data loggers (Hobo U20-001-04, Onset, Bourne, MA, U.S.A) were placed on the riverbed in the middle of each 25 sections and measured water level and temperature variation on an hourly basis throughout the study.

Hourly data acquired from the data loggers for water level and temperature was used to estimate a number of environmental features for each section (Table 1). Because fish movement was estimated weekly (see below), these environmental features were calculated on a weekly basis coinciding with fish sampling. The following environmental descriptors were considered for both water level and temperature: (1) mean value, (2) maximum, (3) minimum and (4) coefficient of variation. The next

environmental features were measured on the basis of temporal trend (linear and non-linear) of water level and temperature, separately. These trends were also calculated separately for each week. Prior to calculating the measures characterizing non-linear environmental dynamics, we have detrended (Ives et al, 2010) the data by removing the linear temporal trend from hourly data of any given week. This was done by regressing the weekly temporal data against a linear vector representing time at every hour (1, 2, ... 160, i.e., 7 days x 24 hours) and retaining their residuals (i.e. detrended data). Then, in order to model the non-linear components of the detrended water level and temperature data, we used Moran's Eigenvectors Maps (MEM, Dray et al., 2006; Griffith and Peres-Neto, 2006). MEM generates a series of non-linear temporal predictors representing a sequence of cyclic variation going from large to small temporal scales that can be used in a regression model to describe non-linear temporal positive autocorrelation in data. In fact, because MEM represent the decomposition of Moran's I , each eigenvectors represent one component of its variation with its own Moran's I value, which is the most used autocorrelation function in spatial and temporal analyses. We regressed the detrended data (i.e. residuals) against the MEM predictors and calculated the following two additional environmental features: (5) the square root of the adjusted coefficient of determination (R^2) of the model which measures the amount of variation in data due to non-linear autocorrelation (large value indicate that the variation in data is quite cyclic) and (6) the average of the product of the absolute value of each MEM slope and its Moran's I (since sign in MEM analysis is arbitrary as they simply represent the degree of autocorrelation in the data). Very large values indicate that the cyclic variation is at large scales (at the level of days) whereas very small values indicate cyclic variation at small scales (at the level of hours). Next, we calculated (7) the global Moran's I for the detrended data, which assesses the total level of temporal autocorrelation in the water level or temperature variation within any given week, and (8) the slope of the linear model of water level or temperature against time (hours). This estimates not only the amount of change through time, but also whether water level or temperature increased (positive

slope) or decreased (negative slope) during the week. Finally, we calculated the correlation between water level and temperature based on the original data (9) as well as on the detrended data (10). In total, 18 environmental variables (Table 1; i.e., 16 water level and temperature variables and the two correlation values between them) were considered for each week of each section. In order to confirm the classification of the habitat sections that were visually identified, we performed a forward stepwise discriminant function analysis (DFA) with both seasonal and weekly environmental variables in relation to habitat type (i.e., riffle, run and pool).

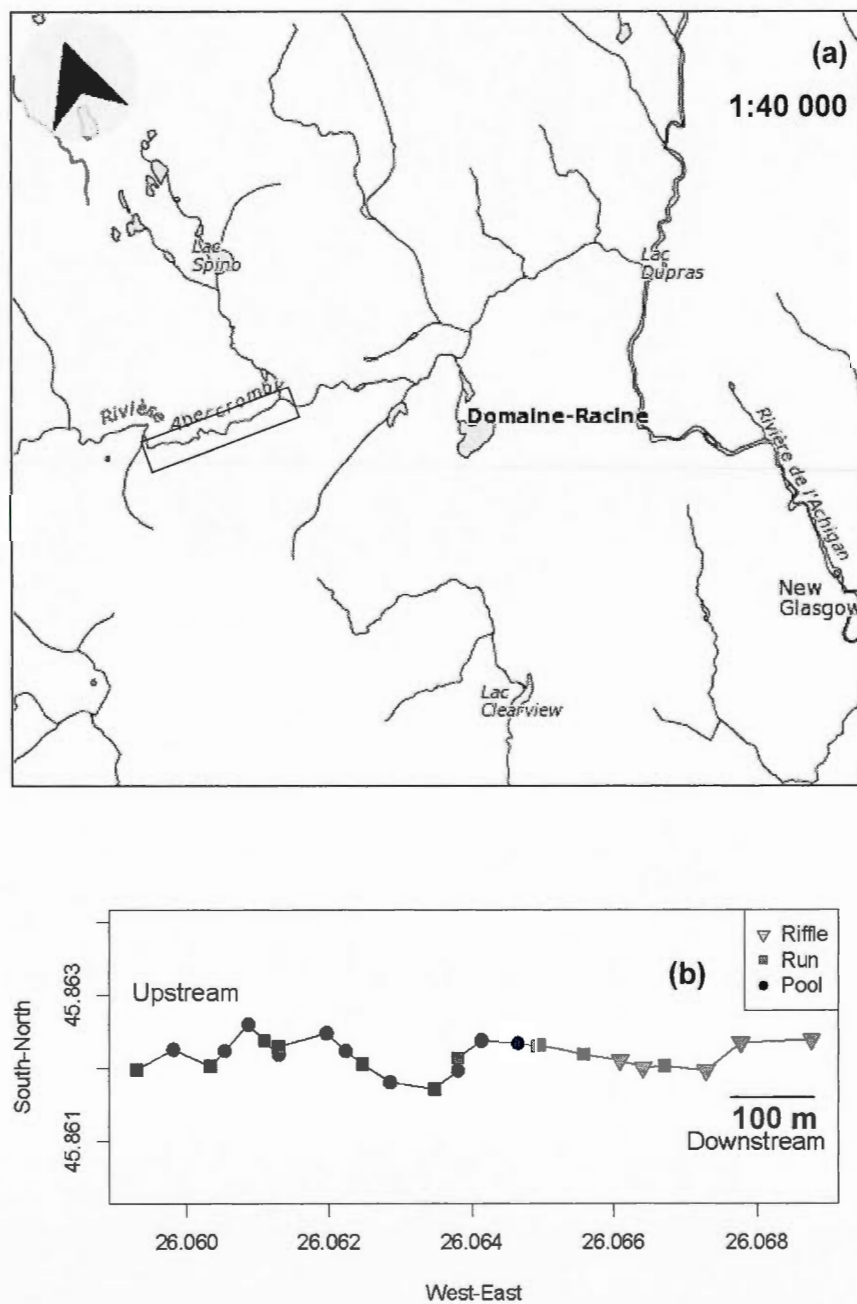


Figure 1.1 (a) Map showing the location of the study site in the Abercrombie stream and (b) the distribution of habitat sections across the selected stream reach.

Table 1.1

List of environmental descriptors used in the study. Seasonal variables refer to substrate composition, which have not changed during the study. Weekly variables refer to descriptors that fluctuated in time. They were generated on the basis of water level and temperature variation recorded by data logger.

Temporal scale	Environmental variables	Details
Seasonal	Habitat type	Riffle Run Pool
	Substrate (%)	Clay Silt Gravel (2-10 cm) Cobbles (10-60cm) Rock (>50cm) Bedrock
	Macrophytes Wood debris	
Weekly	Water Level	(1) Mean (2) Maximum (3) Minimum (4) Coefficient of variation (5) Non-linear autocorrelation (6) Scale of cyclic variation (7) Total autocorrelation (8) Linear trend
	Water Temperature	(1) Mean (2) Maximum (3) Minimum (4) Coefficient of variation (5) Non-linear autocorrelation (6) Scale of cyclic variation (7) Total autocorrelation (8) Linear trend
	Water Level and Temperature	(9) Correlation (original) (10) Correlation (detrended)

1.3.2 Mark-recapture study

Fish were collected from the median stream sections (500 to 600 m) in the middle of the 1 km reach, with the purpose of allowing a buffer zone for following fish movement in the remaining 250 m upstream and downstream sections. Given that we expected other fish entering the study system throughout the season, we conducted three marking sessions: June 3rd to 4th, June 24th and August 5th. Fishing was conducted by electro-fishing with pulsed current (HT-2000 Battery Backpack Electro-fisher, HallTech Aquatic Research inc., Guelph, Ontario, Canada) in a single pass in an up-stream direction with a zigzag movement removing all fish encountered. The fish community was dominated by cyprinids and a total of 403 fish from 14 species were tagged. Captured fish were anaesthetised (eugenol 40mg/L) (Anderson et al., 1997; Keene et al., 1998) and photographed on a ruler for later morphological analysis (see below). A passive integrated transponder (PIT) tags (12 mm, 134.2 KHZ Super Tag II, Biomark, Boise, ID, U.S.A) was injected into a 4 mm incision made with a scalpel on the mid-ventral line anterior to the pelvic girdle, deep enough to penetrate the peritoneum (Roussel et al., 2000; Bolland et al., 2009) of each marked individual. The incision was closed with surgical glue (3M Vetbond no 1469SB 3ml) (Roussel et al., 2000). Fish were retained in tanks for an hour after surgery and released to their original section (where they were captured). Only four fish out of the 403 tagged individuals did not recover from surgery and we believe that hot temperatures during the tagging session was the most probable cause of their mortality.

Portable antennas (FS2001F-ISO reader and PB portable system, Biomark, Boise, ID, U.S.A) were used for weekly detection of PIT tags through the 16 weeks duration of the study (June 15th - October 1st). Two people, one on each bank, surveyed in the up-stream direction with a zigzag movement along the 1 km reach, recording which sections each individual was located in that particular week. Due to elevation and

difficult walking conditions within riffle habitats, surveys lasted two consecutive days (day 1: section 1 to 12; day 2: section 13 to 25).

1.3.3 Movement behaviour and habitat preference

In order to evaluate the influence of individual-level variability in phenotypic traits on movement behaviour, we classified individuals into three groups according to their movement behaviour, each species separately. *Stationary* fish were observed always in the same section that they were marked throughout the entire study as opposed to *mobile* fish that moved at least once to another section during the summer. A third category, *emigrant* fish, corresponds to individuals that were never recaptured after being marked. In order to estimate the kurtosis of the distribution of moved distances of every species (Fraser and Gilliam, 2001), the total distance moved during the study was calculated for each mobile individual using the median point of each section to measure their distance with negative values assigned to down-stream movements and positive values for up-stream movements. Kurtosis index of the distribution of moved distances for each species was then computed with the 'kurtosis' function in fBasics package for R software version 2.13.0. We also performed the Shapiro-Wilk test of normality on the distribution to confirm the presence of leptokurtic movement distribution for each species. Finally, we classified fish into riffle, pool or run habitat according to the habitat where they were most recaptured throughout the study to assign habitat preference.

1.3.4 Geometric Morphology analysis

In order to describe and contrast the morphological variation across different movement behaviours we conducted geometric morphometric analysis, a method that uses the relative position of fine scale features in a Cartesian system (landmarks; Zelditch et al., 2004). From the pictures obtained during tagging sessions,

homologous landmarks were digitized and superimposed with the TPSDIG2 software (Rohlf, 2005a). These landmarks were then analyzed using the CoordGen6 software (from the Integrated Morphometrics Package (IMP); Sheets, 2004a; Sheets, 2004b), which aligns, scales and rotates the landmarks toward the average using the generalized orthogonal least squares Procrustes analysis. Partial warp scores that are analogous to shape variables describing the variation in morphology among individuals were then generated with the same program. We conducted a stepwise forward selection in order to select partial warps, which maximized the differences among individuals having similar habitat preference (riffle, run or pool) or movement behaviour (stationary, mobile and emigrant) under a discriminant function analysis (DFA) using the software *Statistica*. Principal components analyses (PCA) were performed prior to DFA to make principal warps orthogonal and facilitate model selection. Pairwise post-Hoc tests were performed using *HSD* function in R software version 2.13.0 to contrast individual habitat preferences and movement behaviours according to their morphologies. A Multivariate analysis of variance (MANOVA) was used to test the effects and their interactions regarding individual morphology. In order to characterize the differences in shape patterns across movement behaviours and habitat preferences, partial warps were regressed against the scores from the discriminant function analysis based on movement behaviour and habitat preference, separately, using the software *TPSregr* (Rohlf, 2005b). The predicted values were then visualized using thin-plate splines.

1.3.5 Mark-Recapture data analysis

Capture-mark-recapture analyses were performed using a multi-state model (Brownie et al., 1993) found in the program MARK (White and Burnham, 1999) that estimates separately survival (S), recapture (p) and transition between states (ψ ; states referring here to habitat types) parameters. Each species was modelled separately given that we expected interspecific variations in their probability of movement

between states (habitat) and species-environment interactions on recapture probabilities. Model selection was based on the Akaike's Information Criterion corrected for small sample size (AIC_c , White and Burnham, 1999). The general model of each species considered an interaction term of time (weeks) and state (i.e., riffle, run and pool) for both recapture and transition probability estimates but not for the survival parameter. We built a set of nested models considering time and states for both recapture and transition parameters and compared the AIC_c to select the most parsimonious model for each species. When the best model allowed varying by time, we constraints transitions parameters to be estimated with weekly environmental variables obtained from temperature and water level data in order to evaluate the influence of temporal dynamics on movement rates.

1.4 Results

1.4.1 Habitat characteristics

The study stream presented a large amount of habitat heterogeneity with pools, runs and riffles being all different in their physical characteristics and temporal dynamics in water and temperature levels. Pools were correlated with higher water levels as opposed to riffles, which were associated with a higher variability (coefficient of variation) of water level as well as water temperature (Figure 2). A Stepwise forward selection discriminant function analysis (DFA) of weekly water level and temperature records selected 7 variables as the most significant (Table 2, Wilks' Lambda: 0.502; $F_{14,730} = 21.414$; $p < 0.0001$) in discriminating these habitat types. Silt and gravel formed the prevalent substrates within pools and runs, whereas rocks predominated within riffles (Figure 3; Table 3, Wilks' Lambda: 0.135; $F_{6,40} = 11.479$; $p < 0.0001$). Both water level and temperature presented a strong temporal dynamics during the studied period (Figure 4). A MANOVA comparing weekly records of water level and temperature of each of the sections among weeks and habitat types showed that environmental conditions differed significantly through time, across habitat types and that time and habitat type interacted (Table 4).

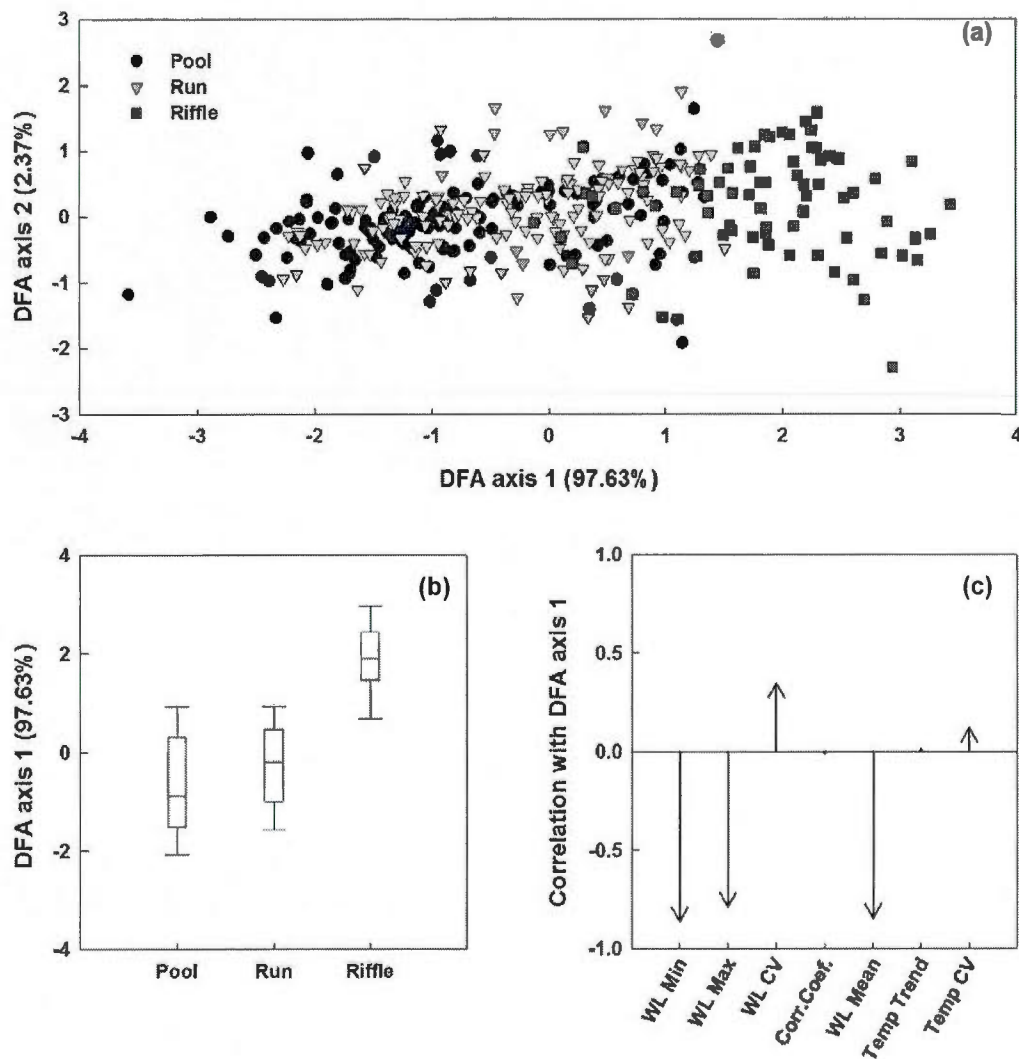


Figure 1.2 Stepwise discriminant function analysis based on the selected environmental descriptor calculated on the basis of temporal records of water level and temperature from each section according to their respective habitat type (Pool, Run or Riffle). (a) First two axis discriminant functions representing all sections trough time (25 sections x 16 weeks); (b) Box plots representing the first axis canonical scores of each habitat type; (c) Correlation coefficient of selected variables with canonical scores of first axis.

Table 1.2

Selected variables by the stepwise discriminant function analysis based on the environmental descriptors calculated on the basis of temporal records of water level and temperature from each section according to their respective habitat type
(Wilks' Lambda=0.502; $F_{14,730} = 21.414$; $p < 0.0001$)

Selected variables	Wilks' Lambda	F	<i>p</i>	R ²
Water Level minimum	0.515	4.407	0.013*	0.972
Water Level maximum	0.543	14.679	<0.001*	0.899
Water Level coefficient of variation	0.517	5.380	0.005*	0.590
Water Level and Temperature correlation coefficient	0.517	5.343	0.005*	0.163
Water Level mean	0.513	3.681	0.026*	0.980
Temperature linear trend	0.507	1.501	0.224	0.523
Temperature Coefficient of variation	0.507	1.467	0.232	0.161

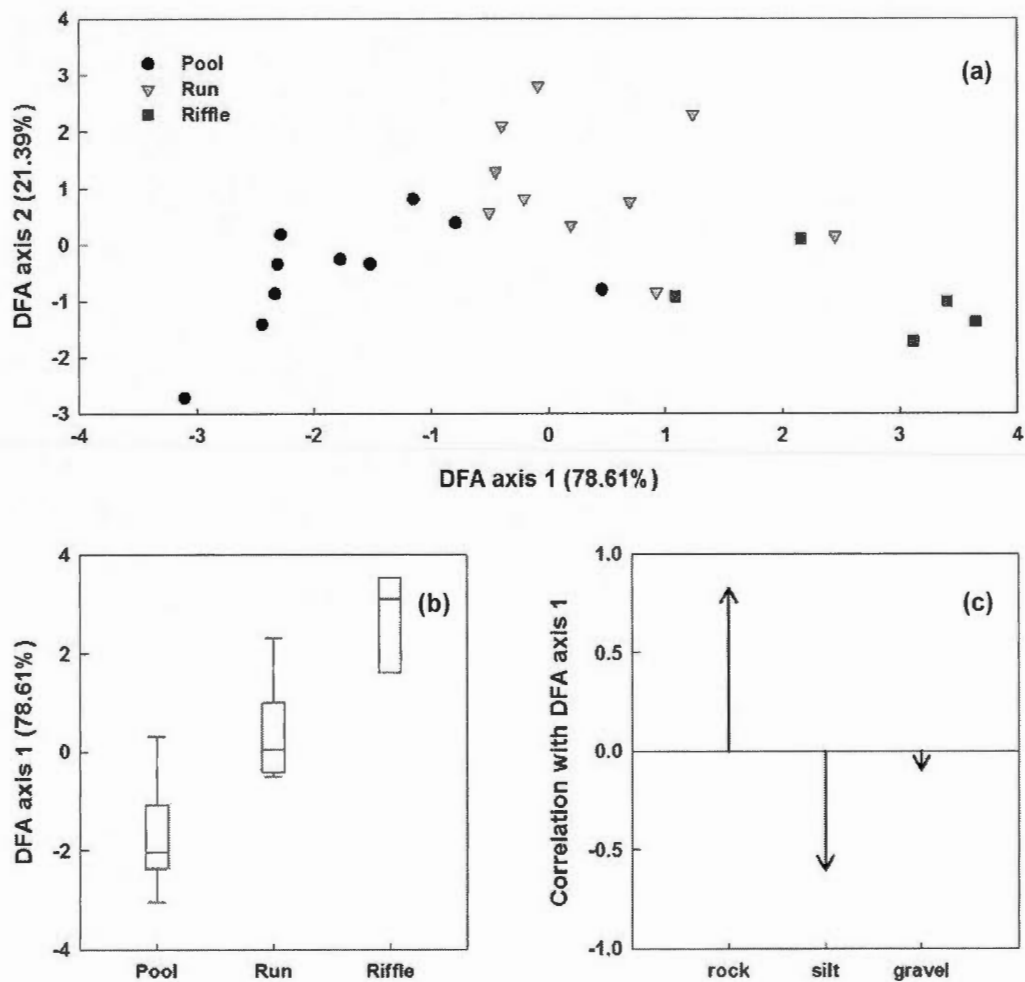


Figure 1.3 Stepwise discriminant function analysis based on the selected environmental descriptor calculated on the basis of sediment composition from each section according to their respective habitat type (Pool, Run or Riffle). (a) First two axis discriminant functions representing all sections (25 sections); (b) Box plots representing the first axis canonical scores of each habitat type; (c) Correlation coefficient of selected variables with canonical scores of first axis.

Table 1.3

Selected variables by the stepwise discriminant function analysis based on the environmental descriptor calculated on the basis of sediment composition from each section according to their respective habitat type
(Wilks' Lambda=0.502; $F_{14,730} = 21.414$; $p < 0.0001$)

Selected variables	Wilks' lambda	F	<i>p</i>	R ²
Rock	0.296	11.925	<0.001*	0.226
Silt	0.283	10.997	0.001*	0.491
Gravel	0.192	4.214	0.030*	0.376

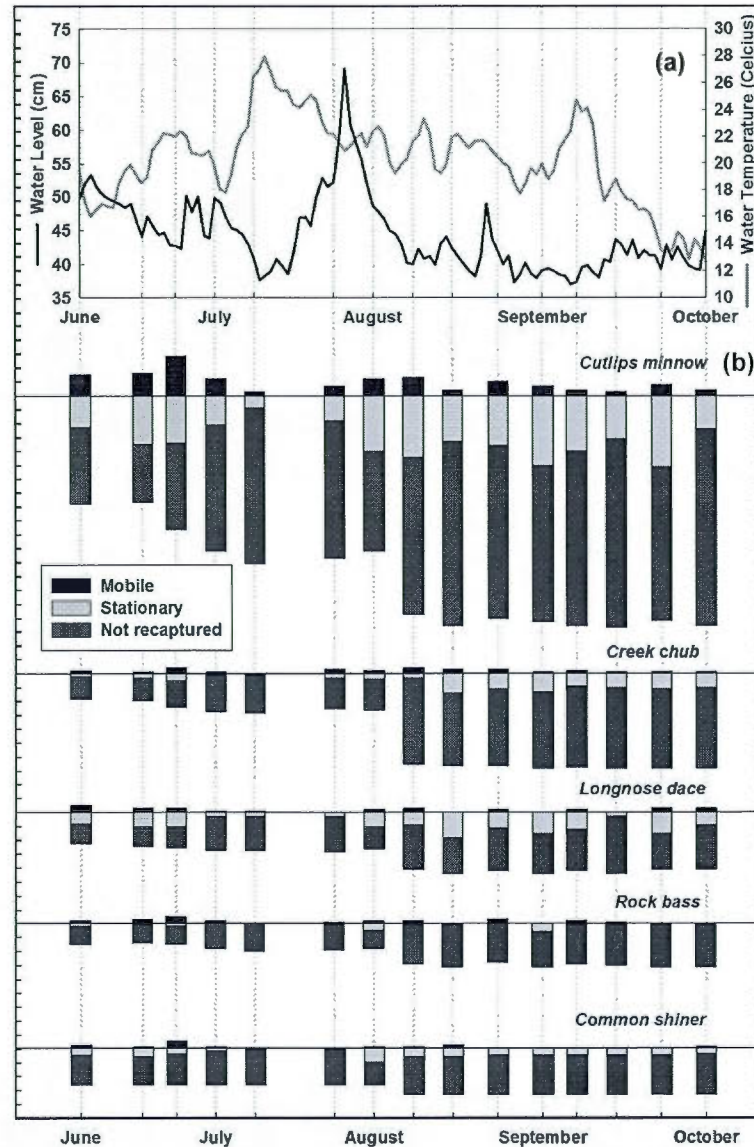


Figure 1.4 (a) Water level (black line; cm) and temperature (grey line; °C) for the Abercrombie stream in summer 2010 as estimated from mean daily data logger records for all stream sections. Dotted lines indicate recapture sessions. (b) Variation in abundance according to mobile and stationary fish (each graph tick represent 10 individuals). Not recaptured fish do not represent emigrants but rather the number of individuals previously marked that at any point in time were not recaptured (see also Table 5).

Table 1.4

Summary of the multivariate analysis of variance to test the differences across habitat types and time (week) on the basis of the environmental descriptor derived from temporal records of water level and temperature.

Test MANOVA	Wilks' Lambda	F	Effect df	P
Weeks	0	160	280	<0.0001
Habitat	0.371	10	40	<0.0001
Weeks * Habitat	0.095	1	560	<0.0001

1.4.2 Capture-Mark-Release analysis

PIT tags, tracked by portable antennas, were efficient in monitoring fish movement, with 68.88% of fish being recaptured at least once during the study. Species with more than 30 individuals recaptured at least once were selected for further analyses which included: Cutlips minnow (*Exoglossum maxillingua*), Creek chub (*Semotilus atromaculatus*), Longnose dace (*Rhinichthys cataractae*) and Common shiner (*Notropis cornutus*) from the Cyprinidae family and Rock bass (*Ambloplites rupestris*) from the Centrarchidae family. Although four of these species presented a positive index of kurtosis (i.e. leptokurtic) and a movement distribution different from normal, all species showed individual-level variability in their movement behaviour (Table 5).

Capture-mark-released (CMR) models generated estimations of survival, recapture and transition between habitat parameters. The best model for each species indicated constant survival probabilities across habitat types and the experimental period (Figure 5a, Table 6). Recapture probabilities, however, did vary through for all species (Figure 5b, Table 6), but not across habitats. Only Common shiners showed a habitat and time interaction effect on recapture probability which is described by an increase in recapture probability in runs and riffles over pool sections during weeks 4 to 6, when water levels were critically low (Figure 4). Finally, the transitions probabilities were best estimated when under the influence of habitat type (Figure 6, Table 6). Despite that some species movement rates allowed varying by time, only Cutlips minnows allowed these temporal dynamics in movement rates to be constraint by a specific environmental variable (i.e. water velocity).

Table 1.5
 Species capture-mark-recapture records for mobile stationary and emigrant individuals and kurtosis index of the distributions of distances moved by stationary and mobile fish.

Common name	Code	Recaptured at least once		Never recaptured	Kurtosis	<i>p</i>
		Mobile	Stationary	Emigrant		
Cutlips minnow	ExMa	77	66	27	9.396	<0.001*
Creek chub	SeAt	23	17	29	4.544	<0.001*
Longnose dace	RhCa	18	26	0	7.453	<0.001*
Common shiner	NoCo	21	21	21	2.274	<0.001*
Rock bass	AmRu	14	6	11	-1.200	0.063

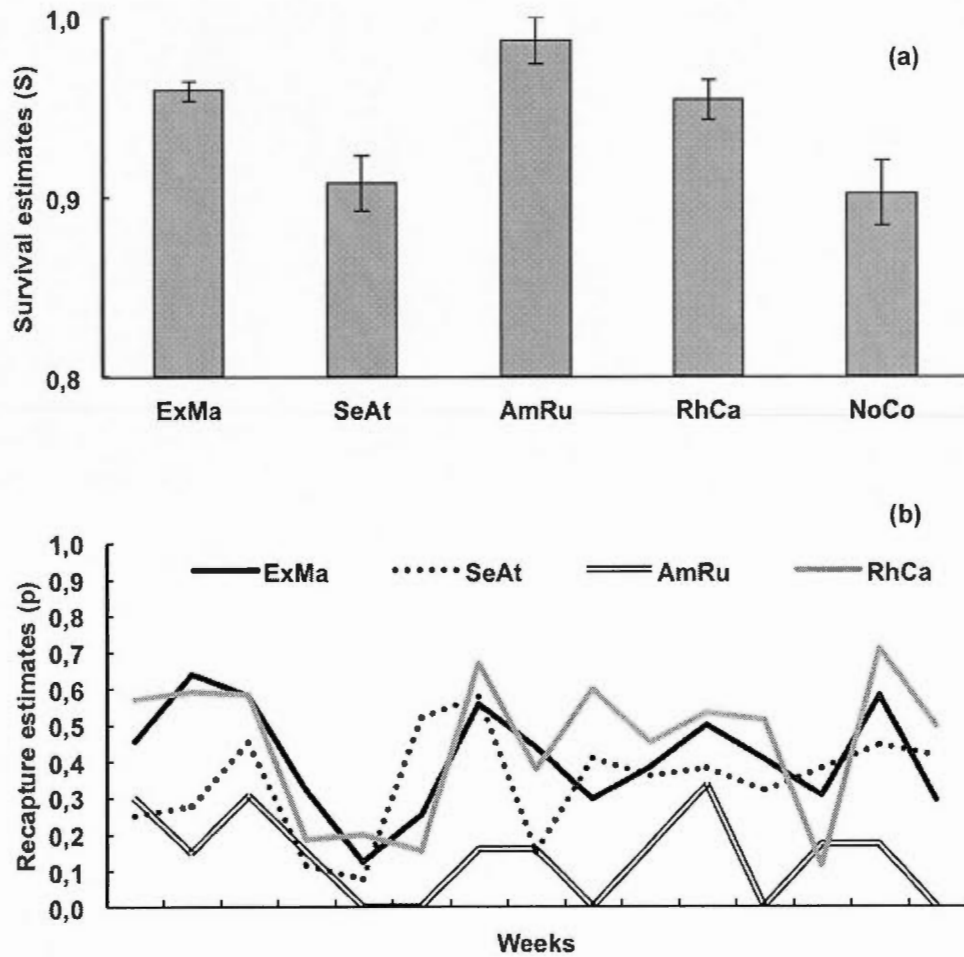


Figure 1.5 Survival (a) and recapture (b) estimates for species selected in analysis (NoCo recapture probabilities are not presented because of the habitat interaction with time). Acronyms are specified in Table 5.

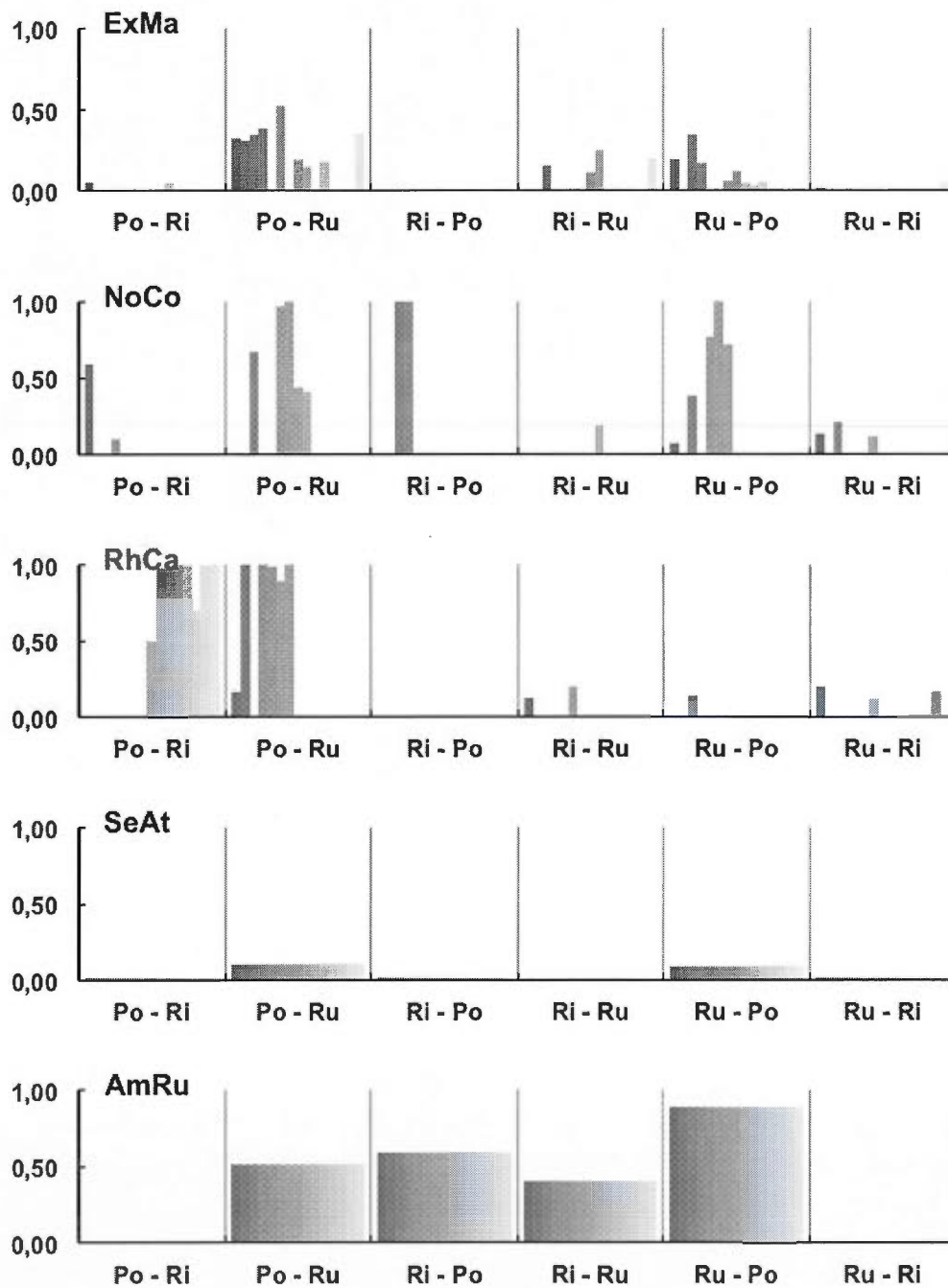


Figure 1.6 Transitions (ψ) probability estimates through time (weeks; represented by the colour gradient) and across habitat transition type (Pool: Po, Riffle: Ri and Run: Ru). Acronyms are specified in Table 5.

Table 1.6
 Best candidate models of multi-state mark-recapture analysis provided by the program MARK for all species in the study. Acronyms of species are specified in Table 5.

Species	Parameters estimated			AICc weight	Number of parameters
	Survival (S)	Recapture (p)	Movement (psi)		
ExMa	.	Time	Habitat*Velocity	99.40%	28
SeAt	.	Time	Habitat	91.10%	10
RhCa	.	Time	Habitat	98.70%	22
NoCa	.	Habitat * Time	Habitat*Time	100%	136
AmRu	.	Time	Habitat	100%	22

1.4.3 Phenotypic response

All species presented significant phenotypic differences across movement behaviours (stationary, mobile and emigrant; Table 7) and habitat preferences (riffles, pools and runs, Table 7) as revealed by the DFA on the partial warp scores generated by the geometric morphological analysis. Moreover, results of a pairwise post-hoc test (Table 8) indicated that all phenotypic differences associated to movement behaviours differed significantly from each other for all species as well. Patterns of morphological variation in the deformation grids suggest that fish across these behaviours have common features regardless of the species (Appendix A). Mobile fish generally presented a pointy shaped caudal fin with a larger and longer peduncle, a deeper body and a downward angled head position. Conversely, stationary fish, then, possessed a much more open caudal fin with eyes located more dorsally (Figure 7, Appendix A). Despite significant morphological differences among individuals within a species having different habitat preferences, deformation grids suggested (Appendix B) no consistency in patterns of body shape across species. For example, the first axis of the DFA (Figure 8) for Rock bass discriminated run morphologies characterized by a smaller body size and a much more posterior insertion of the dorsal fin than compared to riffle and pool morphology. Conversely, Rock bass preferring pools, then, presented a rounder and bigger caudal fin and a more anterior insertion of the anal fin than riffle Rock bass. The other species presented different levels of variation across species (Appendix B). The association between movement behaviour and habitat preference was only significant for Cutlips minnow either at the level of morphological variations (MANOVA, Wilk's $\lambda = 0.261$, $p = 0.0421$, Table 7) or in terms of frequencies of individuals (Pearson $X^2 = 21.968$; $p = 0.0002$, Figure 9).

Table 1.7

Forward stepwise discriminant function analysis comparing morphological differences on the basis of partial warps across movement behaviours (mobile, stationary and emigrant), habitat preference (riffle, pool and run) and their interaction. Acronyms are specified in Table 5.

Species	Wilk's lambda	Partial Warps	F	<i>p</i>	DFA 1
Movement behaviour					
ExMa	0.563	18	2.775	<0.001*	66.74%
SeAt	0.227	18	2.987	<0.001*	58.31%
RhCa	0.29	18	4.405	0.003*	100%
NoCo	0.123	13	2.709	0.003*	70.06%
AmRu	0.001	26	6.325	0.014*	95.78%
Habitat type preference					
ExMa	0.464	22	2.978	<0.001*	63.21%
SeAt	0.263	16	2.663	0.0002*	75.70%
RhCa	0.107	19	10.05	<0.001*	100%
NoCo	0.062	13	4.176	<0.001*	77.59%
AmRu	0.007	16	6.126	<0.001*	86.14%
Movement behaviour * Habitat type preference					
ExMa	0.261	-	1.247	0.042*	-
SeAt	0.019	-	0.93	0.649	-
RhCa	0.112	-	0.884	0.643	-
NoCo	0	-	2.965	0.074	-
AmRu	0.001	-	3.802	0.107	-

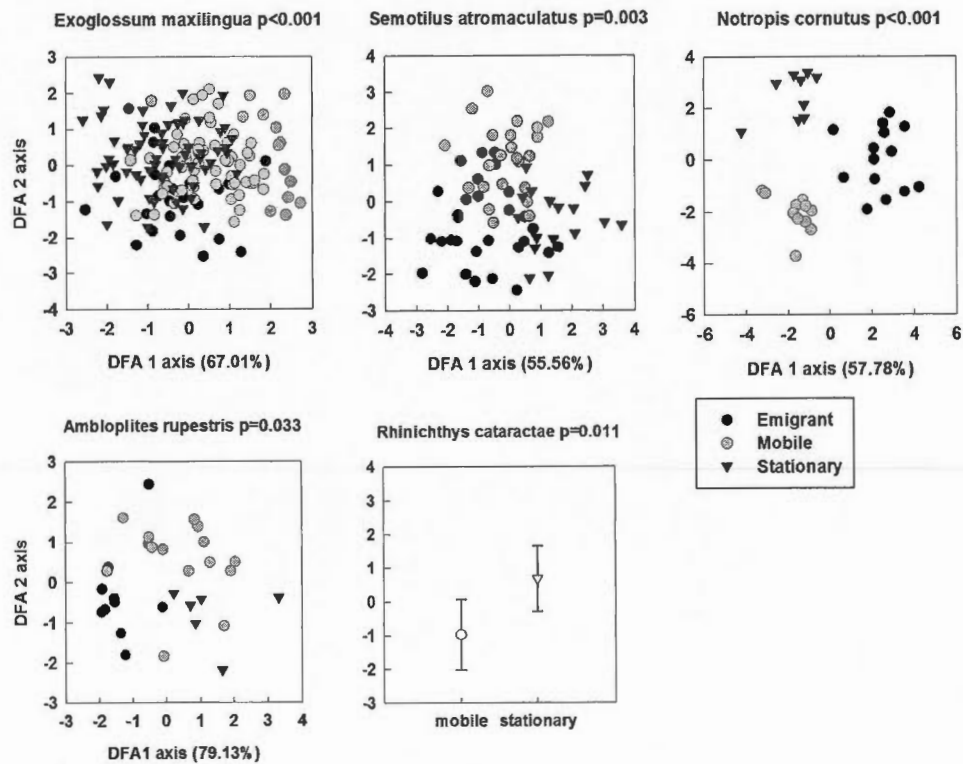


Figure 1.7 First two discriminant axes of body shape across movement behaviours (mobile, stationary and emigrant) for each species. RhCa only presented mobile and stationary individuals; hence only one axis was produced.

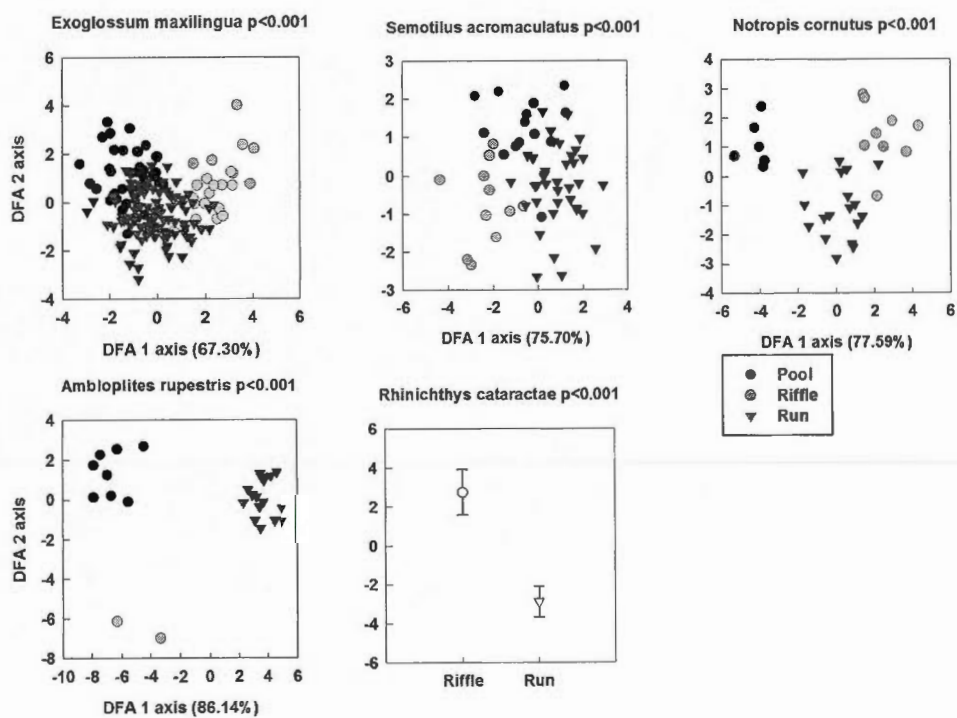


Figure 1.8 First two discriminant axes of body shape across habitat types (riffles, pools and runs) for each species. RhCa only were found only in two habitats, hence only one axis was produced.

Table 1.8

Results of the overall post-hoc discriminant analysis for the morphological analysis in function of movement behaviour (Mobile: Mo, Stationary: St or Emigrant: Em) and habitat preference (Riffle, Run or Pool). Acronyms are specified in Table 5.

Species	DFA axis 1			DFA axis 2		
Movement behaviour	Mo	St	Em	Mo	St	Em
ExMa	_____			_____	_____	
		_____	_____			_____
SeAt	_____		_____	_____		
		_____			_____	_____
Noco	_____	_____		_____		
			_____		_____	_____
AmRu	_____	_____		_____		
			_____		_____	_____
Habitat type preference	Riffle	Run	Pool	Riffle	Run	Pool
ExMa	_____			_____		_____
		_____			_____	
SeAt	_____		_____	_____		
		_____			_____	_____
Noco	_____	_____		_____		_____
			_____		_____	
AmRu	_____		_____	_____		
			_____		_____	_____

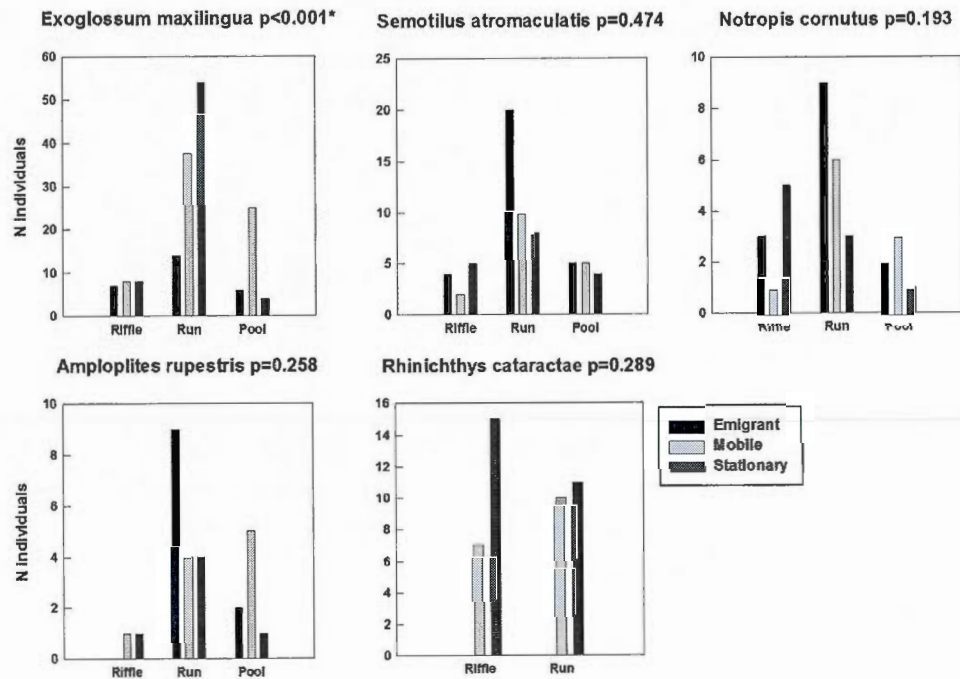


Figure 1.9 Abundance variations across movement behaviour and habitat preference. Significance of their associations were evaluated on the basis of chi-square distribution.

1.5 Discussion

Our results clearly demonstrate a link between movement behaviour and the phenotype as well as a link between habitat preference and the phenotype. Moreover, these two aspects do not appear linked as the habitat phenotype matching found here appears to be independent of the behavioural phenotype in most of the species (Figure 9). Differences across species regarding the phenotypic component related to habitat are not consistent (Appendix B) but individuals converge in several aspects of their morphology regarding the behavioural component of the phenotype. (Appendix A). The results also show that despite the fact that the studied stream underwent major spatial and temporal changes in their environmental features, only a small portion of the fish population moved throughout the season.

1.5.1 Phenotypic response to movement behaviour

The connection between morphology and heterogeneity in movement behaviour provides a concrete explanation for leptokurtic movement distributions that we, and others, have observed. There are numerous studies showing individual-level variability in movement that are consistent over time and associated with other phenotypic traits, like boldness behaviour (Fraser et al., 2001, Chapman et al., 2011), sex (Hutchings et Gerber, 2002) and size (Skalski and Gilliam, 2000), while we know of no other field study linking movement behaviour and morphology in fish. Mobile individuals from our study have mostly deeper bodies in contrast of stationary ones, which have been previously associated to burst-swim (Webb, 1984, Robinson et al., 2002), low water velocities (Peres-Neto and Magnan, 2004; Pez et al., 2008), littoral habitats (Gillepsi and Fox, 2003; Robinson et al., 2002) and predation exposure (Bronmark and Minner, 1992). Mobile fish also presented strong caudal peduncles coupled with pointy shape caudal fins, which have been mainly associated with higher acceleration (Walker, 1997) and periodic swimming (Webb, 1984). Lastly, the

ventral position of the head, certainly affecting locomotor performance, has been correlated to water velocity (Peres-Neto et Magnan, 2004). While we could think of mobile fish as good sustained swimmers, our results suggest that mobility is rather associated to traits related to fast and discontinuous movements. However, because streams environments impose to organisms to face consistent water flow, swimming capacity may not necessarily *a priori* associate with movement ability. Indeed, sustained swimming in stream is actually needed for sustaining position in their current patch (location). In fact, the morphological features found in our stationary individuals are similar to fish inhabiting lake pelagic habitats (Robinson et al., 2002), in which individuals need to invest in relatively more in swimming activities in contrast to littoral fish to find patches of food in the water column, and higher water velocity habitat (Paez et al., 2008). Our results suggest that stationary and mobile fish are two contrasting ecological strategies, at least during the summer season when fish are most likely to invest in resource exploitation. Although this polymorphism can represent adaptive responses to divergent selection (Robinson et Wilson, 1994, Schluter, 2000), further research will be required to understand the source of this polymorphism, either generated by genetic differences, phenotypic plasticity or a combination of both.

The emigrant strategy (individuals that were marked but not recaptured during the entire duration of the study) has been practically ignored in other previous capture-mark-release studies, for two main reasons. First, these individuals are often considered as mortality within studied populations. Our survival estimates were, however, remarkably high (over 90%, figure 5a) for all species, suggesting that mortality is not a likely explanation. Second, because no study has connected morphology to movement behaviour, there has been a lack of information in previous studies from those individuals that could be connected later on with movement. Our results suggest that emigrants possessed morphological traits that differed from mobile and stationary fish groups, leading to yet a new point of view in which these

individuals probably represent a different movement strategy. The presence of this third ecologically relevant group within populations calls for further research on individual variability in movement dynamics.

1.5.2 Local habitat preference and adaptation

We have also assessed the links between the phenotypic variations in morphology in relation to habitat preference. Spatial variability in environmental conditions is recognized to induce phenotypic response in many systems of freshwater fish because of their recent post-glacial divergence (Bernatchez and Wilson, 1998; Schutler, 2000; Robinson et al., 2002). In lakes, many species present two distinct morphs within populations, conditional to their utilization of either pelagic (limnetic) or littoral (benthic) habitat (Dynes et al., 1999; Gillepsi and Fox, 2003). Although lakes habitats (littoral *versus* pelagic) are much more stable in terms of abiotic variation and present greater spatial discontinuity (isolation), our results demonstrate that habitat segregation can be also observed in streams fish. Our results indicate that riffles and pools forms resemble morphologically fish found in the pelagic and benthic environments whereas runs represent intermediate forms. Significant morphological divergences in relation to habitat preference observed in all species (Table 7, Figure 8) support that despite the high temporal and spatial environmental heterogeneity of streams, such as the one observed in this study, these habitats are capable of inducing phenotypic variability, suggesting the presence of local habitat adaptation within studied populations (Pigliucci, 2003). Fish inhabiting streams encounter extreme levels of environmental heterogeneity and habitat selection is a primary way to adapt to these variable conditions. Moreover, local phenotypic adaptation and habitat specialization decrease intraspecific competition in facilitating the exploitation of greater diversity of resources in space (Pfenning and Pfenning, 2010; Gray and Robinson, 2002).

1.5.3 Movement rates across habitats

According to our findings from capture-mark-release analysis, movement of fish during the summer appeared to be habitat dependent for all species (Table 6). To date, studies exploring ecological patterns that potentially influence movement behaviour have not integrated habitat heterogeneity and preference (Slakski and Gilliam, 2000; Ovidio et al., 2009, Aldredge et al 2010). Our results suggest that fish roughly selected both where (type of habitat) and when to move with little concern of a distance matter, which is consistent with the observation that fish have strong habitat preference. Transitions from pools to runs and from runs to pools, for instance, were in general the most frequent across species (Figure 6), likely because of the proximity of these two habitats both in environmental characteristics (Figure 2 and 3) and in physical distance, at least in our studied stream (Figure 1b). Alternatively, movement from pools to riffles, representing habitat change that are much more conspicuous in their environmental properties, were performed by only two species, Common shiner in the first weeks of the summer and Longnose dace, later in the season (Figure 6). Interestingly though, only Common shiner were able to transit in the reverse path, from riffles to pools. This type of movement has been previously attributed to fish seeking refuge during drying in Creek chub (Hodges and Magoulik, 2011) and could be an explanation here for our findings. Indeed, movement dynamics that were modulated through time might indicate that habitats become temporarily more similar in their environmental conditions, giving to fish the opportunity to move from one habitat to another. The great variability of movement rates across species suggests the presence of different strategies and reveals the real complexity of movement dynamics in heterogeneous landscapes.

1.5.4 Linking individual movement to environmental variation

Habitat complexity is likely to influence movement of fish (Gilliam and Fraser, 2001; Albanese et al., 2004, Aldredge et al., 2011) and according to our findings with the Cutlips minnows of Abercrombie stream, environmental variability (i.e. water velocity) within weeks acted as a predictor of movement. Within streams ecosystem, water velocity is known to be the “master variable” (Power et al., 1995) in the sense that flow regimes shape many fundamental ecological dynamics of lotic communities. For instance, seasonal variations of stream flow intervene on reproduction timing in salmonids and cyprinids fish populations. Magnitudes of water velocity are also a critical variable for larval dispersion in fish and thus can have many impacts on fish community assembly. Still, we did not detect this environmental signal in the majority of species analysed during the 16 weeks of the study, which beg the question is there really environmental cues that can trigger movement over a season scale? Our findings suggest that temporal movement dynamics did not follow any environmental fluctuations, either water level or temperature, underlying that biotic ecological component, such as reproduction, competition or predation, might be more important in the studied systems than abiotic conditions. Moreover, the presence of phenotypic variability in function of movement and habitat preference strengthens the fact that individual attributes does interact with the attributes of habitats in determining movement decisions and needs to be integrated in movement dynamics modelling.

Technical bias of the experimental design still need to be considered regardless of the conclusions that can be made with our observations. Initially, studying movement dynamics with fish have been always a challenge for ecologists because of the historically low recapture rates of small stream fish (Gowan et al., 1994). Even with the use of new technologies such as PIT tag tracking, a large number of data gaps were still present for the majority of individuals during the study, leading to difficulties in estimating model parameters. A more likely explanation, however, is

that despite the temporal variation in the environment, the data shows that fish did not move much throughout the study and therefore the model had little power in detecting differences between movement and stationary behaviours. Actually, *real* movers might be represented by the emigrant fish, which varied in their morphological traits from stationary and mobile fish and still remain an enigma in this study. Given the strong habitat-phenotypic affinities found in this study, fish may use their morphologies to deal with local environmental variation rather than move. Additionally, we did not consider other ecological components, which act during the phenotypic development of a fish. For instance, many life-history traits such as the upstream migration prior to spawning in cyprinids (Rodriguez and Lorentio, 1992), predation threat (Fraser and Gilliam, 2001) or the competition release hypothesis (Chapman et al., 2011) are examples of ecologically relevant events that might have results in movement of fish independently of water level and temperature fluctuations. Furthermore, because the entire community could not be sample due to sample logistics, phylogeny, in addition to habitat preference and movement behaviour, could have influenced inherent morphological variability within species. Finally, future models should take into account the interaction between morphology, habitat preference and environmental dynamics in order to understand movement dynamics. Such models may be quite complex to implement and are beyond the scope of the present study.

1.5.5 Putting all together – the links between habitat, behaviour and morphology

Although behaviour and morphology should in principle share many aspects, these two traits (or aspects of the phenotype) are hardly ever integrated (Bertossa, 2011). Indeed, despite of the plethora of studies examining fish movement (Skalski et Gilliam, 2000; Aldredge et al., 2011) and fish morphology (Robinson and Parsons, 2002 for a review), this is the first study, to our knowledge, that links movement, an important aspect of the behaviour, and morphology. Because of the close connections

between swimming and habitat use in fishes, morphology is likely to play a more important role in this group than in other vertebrates. In fact, habitat-related polymorphism is widely distributed across North American fishes (Robinson and Parsons, 2002) though most studies have been on lake systems.

It is well known that streams, especially relatively small ones, undergo regular (e.g., seasonal) as well as unpredictable environmental variation (Statzner et al. 1988, Matthews et al. 1994), which can influence individual decisions regarding movement and habitat selection (Palmer, 1997; Lonzarich et al., 2000). Nonetheless, the distribution of moved distances in all species were leptokurtic (Table 5) with the vast majority of individuals being static and a minority moving distances either small (mobile) or large (emigrants). Therefore, despite of the spatial-temporal habitat dynamics, the vast majority of fish were not compelled to move, indicating a strong site (section) as well as habitat fidelity. Although geomorphological features across different stream habitat types (riffles, pools and runs) are somewhat stable over the life time of an individual fish (and potentially over evolutionary times as well), other resource axes such as food quality and availability, which may be quite limiting to fish in small streams (Angermeier, 1982; Schlosser, 1982), may play an important ecological role. Therefore it is quite surprising that fish tend to move very little during the summer, suggesting that resources at the local patch are not limiting.

Little, if anything, is known about when the development of behaviour begins (Bertossa, 2011), though we know that adaptations to habitat use in fish start early on in their lives (Grünbaum et al., 2007). The fact that we found that different stream habitats undergo different temporal dynamics, that different habitats are related to different phenotypes though not consistent across species, and that movement strategies do represent common morphological features let us suppose that movement behaviour is determined early in life at least for the species in our studies system. One alternative explanation is that mobile fish would have hybrid morphologies to

deal with different types of habitats. A central question in ecology is why do individuals leave their current locations and how do they choose a new one. The answer probably lies between two endpoints. At one end, changes in the current location may reduce individual fitness and force fish to leave, whereas at the other end, fish may leave because going to new locations may increase their fitness (Railsback et al., 1999).

1.6 Conclusion

Overall, our study demonstrate that fish populations are composed of at least two distinct strategies regarding movement behaviour, where a majority of fish are stationary and some are mobile, and that those sub groups within population are related to different morphological attributes. Additionally, our study indicates a high level of specialization to different stream habitats that involve morphological features related to the differences in environmental features and types of resources found in these habitats. Combine with the important role played by the habitat in estimating movement rates; studying movement within natural populations and communities is more just a matter of distance. Future studies should attempt to integrate individual-level variability both in movement consequences and in cause factors. Moreover, they should explore the causes and how this movement polymorphism is maintained within populations and its implication to species evolution and co-existence. One potential important mechanism is local competition. Habitat segregation is certainly an important interspecific resource-partitioning mechanism in stream fishes (Grossman et al. 1998) where different stream habitats may provide different competitive abilities to different species. Although interspecific competition has not been identified as an important element in determining patterns of species co-occurrences (Gotelli et al.. 1997; Jackson, Peres-Neto and Olden, 2001; Peres-Neto, 2004), intraspecific competition maybe an important process not only determining the

habitat polymorphism found in our study, but also in reducing interspecific interactions as well by increasing local habitat specialization.

CONCLUSION

Cette étude a été réalisée dans le but d'abord d'évaluer les liens entre les traits phénotypiques en lien avec la morphologie et le comportement de déplacement chez des populations de poissons de ruisseaux. Il a ensuite été considéré de vérifier la relation entre la morphologie et l'utilisation préférentielle de certains habitats. Finalement, nous avons déterminé si ces liens au niveau interindividuel entre la morphologie, le déplacement et la préférence à l'égard de différents habitats étaient sous l'influence de la dynamique environnementale de l'habitat.

Ainsi, un tronçon de rivière d'une largeur moyenne de 10 m et d'une longueur de 1 km a été sélectionné pour étudier le déplacement de la communauté de poissons résidente. La rivière sélectionnée a permis l'observation du déplacement à travers une grande hétérogénéité environnementale, tant au niveau spatial que temporel. Différentes mesures de l'environnement ont été recueillies, comme la composition du substrat et la variation horaire du niveau et de la température de l'eau, afin d'être en mesure de diviser le tronçon en 25 sections d'habitat distinct (soit fosse, coulée ou rapide). Près de 400 poissons ont été pêchés à la pêche électrique afin d'être pris en photos et marqués individuellement par une étiquette à transpondeurs passifs intégrés. Grâce à cette technologie, il a été possible de suivre le déplacement individuel hebdomadaire de ces poissons durant les 16 semaines qu'aura duré l'étude. Toutes les semaines, soit de juin à octobre 2010, deux personnes munies d'antennes portables ont donc parcouru l'ensemble des sections afin d'enregistrer la section utilisée par chaque individu. Les photos ont par la suite été utilisées pour analyser les caractéristiques morphologiques à l'aide de la géomorphométrie.

Le phénomène de migration partielle, lorsque les populations sont composées d'individus mobiles et stationnaires, est très répandu dans la nature et cela à travers plusieurs taxons (Chapman et al., 2011). Il s'est avéré, comme attendu, que la

majorité des espèces retenues pour les analyses démontraient une variabilité individuelle dans les déplacements. Ce type de différence comportementale se traduit habituellement par une distribution leptokurtique des distances parcourues (représenté par une majorité d'individus qui ne bougent pas et des traînes plus larges qu'une distribution normale); un patron fréquemment observé chez les communautés de poissons (Fraser and Gilliam, 2001). Malgré sa prévalence, nous en connaissons très peu sur les causes et conséquences de ce patron chez les populations et communautés écologiques. Certains l'associent directement à deux réels sous-groupes composés de deux phénotypes (mobile et stationnaire) à l'intérieur de la population (hypothèse de l'hétérogénéité de population; Skalski et Gilliam, 2000; Rodriguez, 2002) alors que d'autres pensent plutôt que la population est homogène, mais plastique en réponse aux variations rapides de l'environnement. (Zhang et al., 2007; Crook, 2004; Turchin and Thoeny, 1993).

Afin de tester ces hypothèses, nous avons évalué la relation entre la variabilité morphologique individuelle et le type de comportement de déplacement observé au sein des populations à l'étude. Les cinq espèces retenues pour les analyses ont alors révélé des différences morphologiques significatives entre les comportements de déplacement des individus, ce qui suggère la présence de deux sous-populations distinctes à l'intérieur des populations. De plus, les différences observées étaient comparables à travers les espèces, suggérant que les espèces sont soumises à des pressions de sélections analogues. Étonnement, les traits morphologiques des individus mobiles correspondaient à d'autres traits précédemment associés à des environnements nécessitant une faible capacité de nage (faible courant, milieu littoral). Ces résultats démontrent que la capacité de nage n'est pas nécessairement liée au déplacement en rivière d'un point de vue fonctionnel. Effectivement, les résultats suggèrent plutôt que les individus qui restent dans la même parcelle d'habitat possèdent des traits morphologiques qui concèdent une meilleure capacité natatoire (Peres-Neto, 2004), possiblement afin de résister au courant constant de

l'eau. De futures analyses au niveau génétique permettraient de déterminer s'il s'agit de plasticité phénotypique ou de réelles différences génétiques. Il serait aussi pertinent d'évaluer les différentes pressions de sélection exercées, qui génèrent ce polymorphisme ou le maintiennent.

Les mouvements qui ont été effectués par les individus mobiles durant l'étude ont également été influencés par la diversité spatiale d'habitat présente dans la rivière. D'une part, il a été démontré par les analyses de capture-marquage-recapture que les poissons transitent à travers les différents habitats de façon significative et que ces transitions sont influencées par le type d'habitat et sont même parfois différentes selon les semaines. D'autre part, des différences morphologiques sont apparentées à l'utilisation préférentielle d'un type d'habitat et ce, peu importe le type de comportement de déplacement. Même si les traits morphologiques n'étaient pas constants à travers les espèces, cela suggère qu'il existe certains facteurs permettant aux individus de sélectionner leur habitat. Les ressources étant différentes d'un habitat à l'autre, il pourrait s'avérer possible que les différences d'exploitation provoquent des changements physiologiques et induisent des changements morphologiques durant le développement des individus qui ne soient pas les mêmes à travers les habitats. Le fait que peu d'individus aient bougé durant l'été combiné à la forte association entre le comportement de déplacement et la morphologie suggère que les poissons développent des adaptations locales aux habitats et qu'ils se spécialisent. Les variations temporelles de l'environnement n'ont pas été en mesure de prévoir largement le déplacement des individus durant l'été. Il semble effectivement que les changements de conditions environnementales n'agissent pas en tant que déclencheur du mouvement au niveau de l'individu. Il est possible que l'échelle qui a été choisie pour ce projet (hebdomadaire) ne permette pas de mettre en lumière les changements encore plus drastiques de l'environnement (horaire) qui pourraient causer des changements d'habitats en quelques heures.

Nos résultats établissent clairement, et pour la première fois, les liens étroits entre la prédisposition de se déplacer en rivière et les traits phénotypiques des poissons de ruisseaux qui sont indépendants des variations phénotypiques aussi observées en fonction de la préférence d'habitat. Nous démontrons également que la variabilité environnementale temporelle des rivières ne prévoit pas les différences individuelles dans le déplacement des poissons. L'adaptation aux conditions de l'habitat local est une façon de faire face à la grande hétérogénéité environnementale des cours d'eau. Malgré cette adaptation, un groupe d'individus possédant des traits morphologiques distinctifs se déplacent dans la rivière et transitent à travers les habitats. Cette étude n'est toutefois pas en mesure de déterminer si ces différences morphologiques sont à l'origine des comportements de déplacement ou bien si elles en sont la conséquence. De plus, il serait intéressant de vérifier l'étendue des patrons observés à d'autres échelles de temps et d'espace. Bien que le phénomène de dispersion soit attribuable à l'échelle des métacommunautés, c'est bel et bien au niveau de l'individu que la décision de se déplacer survient. Les différences inter individuelles au sein des populations sont rarement tenues en compte dans les modèles de conservation des populations. Or, cette étude montre que ces différences existent et qu'elles peuvent avoir des conséquences sur la dynamique et la survie des espèces.

APPENDICE A

VISUALISATION DES FORMES CORPORELLES EN FONCTION DU COMPORTEMENT DE MOUVEMENT
(STATIONNAIRE, MOBILE, EMMIGRANT)

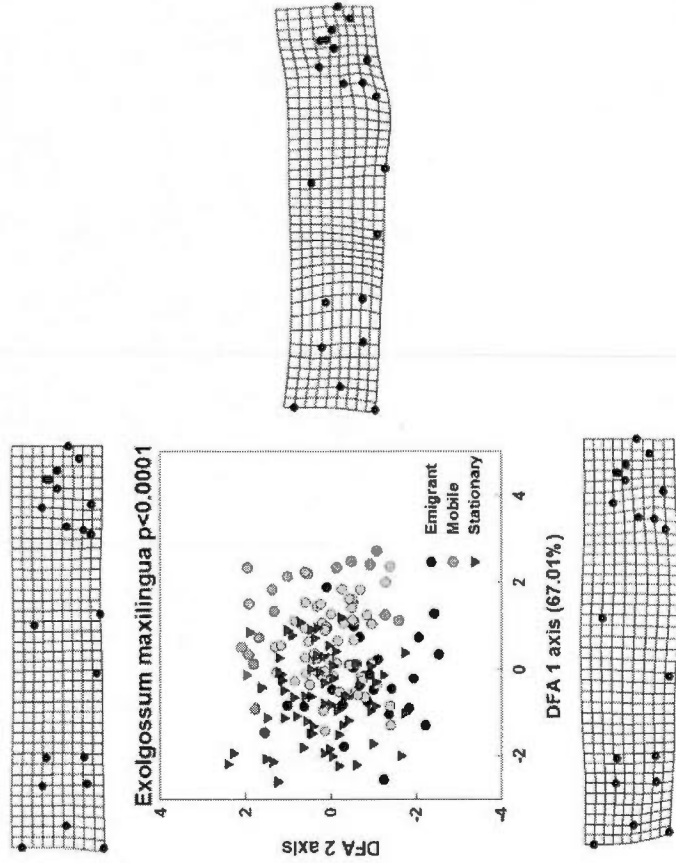


Figure A.1 Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du bec-de-lièvre (*Exoglossum maxilingua*) associées aux valeurs extrêmes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction du comportement de déplacement (stationnaire, mobile, emigrant).

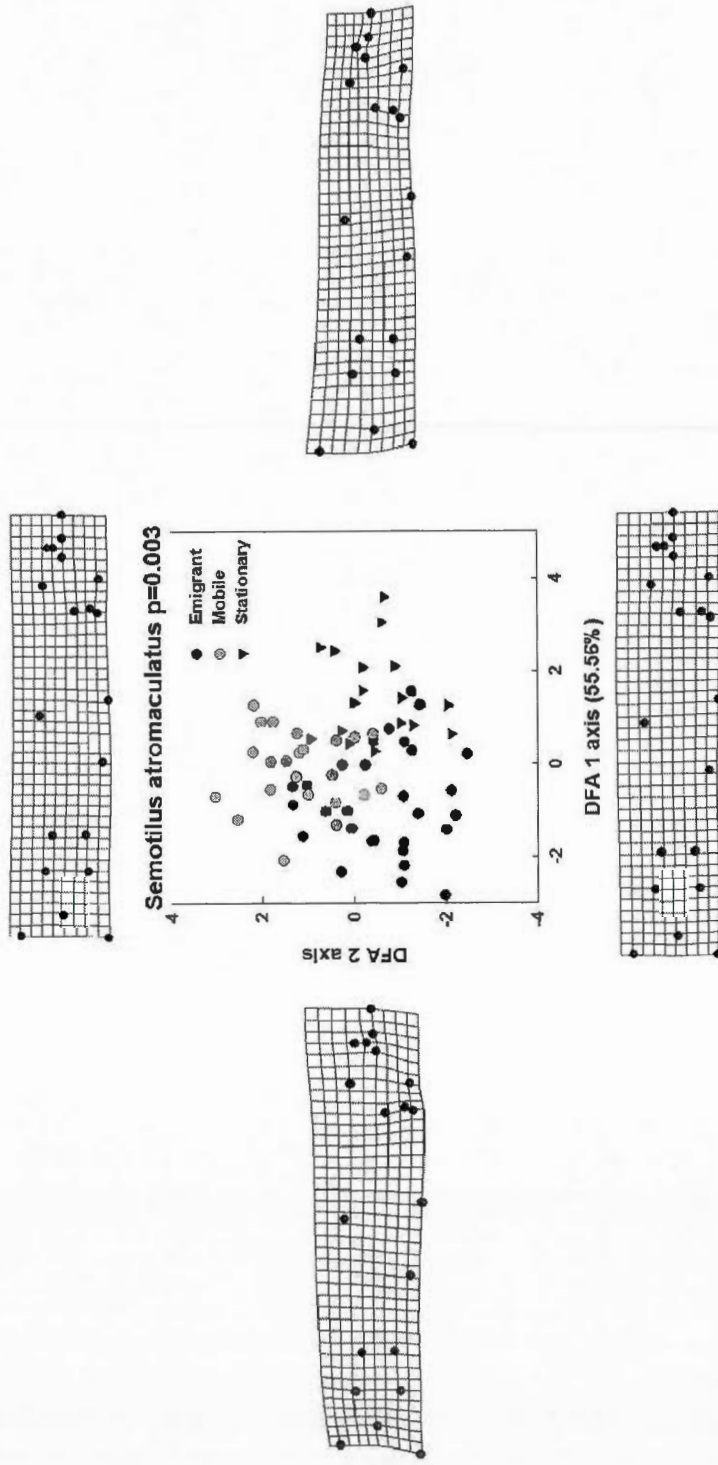


Figure A.2 Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du mullet à cornes (*Semotilus atromaculatus*) associées aux valeurs extrêmes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction du comportement de déplacement (stationnaire, mobile, émigrant).

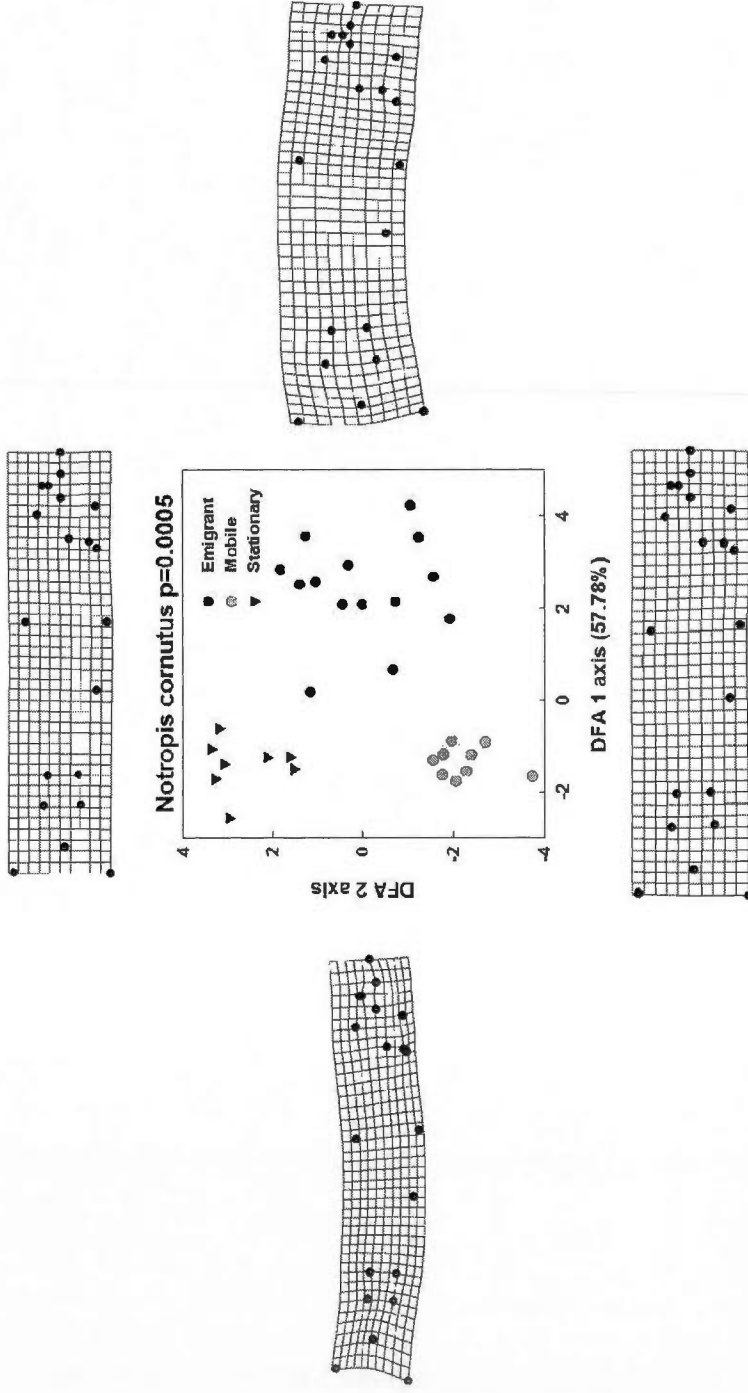


Figure A.3 Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du méné à nageoires rouges (*Notropis cornutus*) associées aux valeurs extrêmes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction du comportement de déplacement (stationnaire, mobile, emigrant).

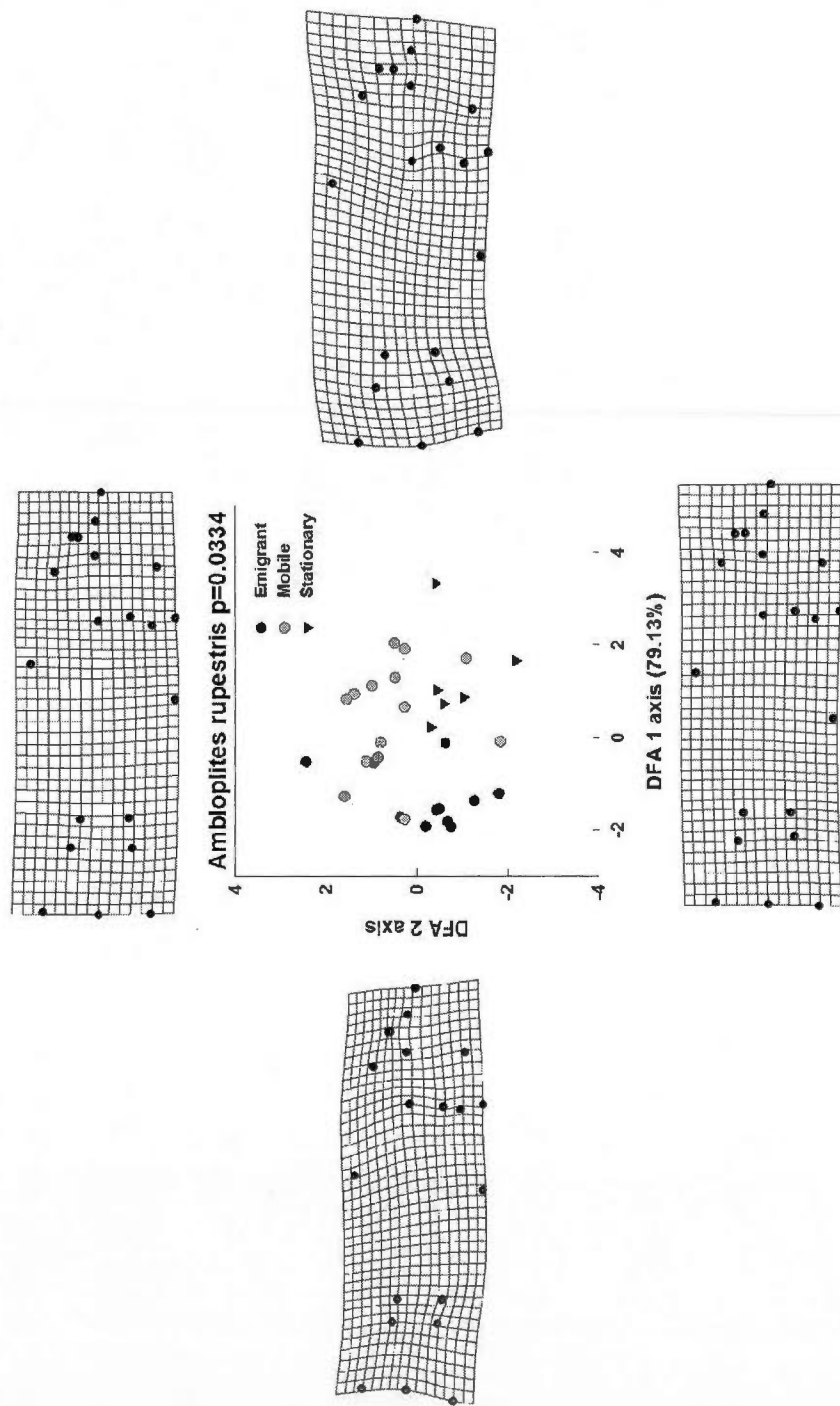
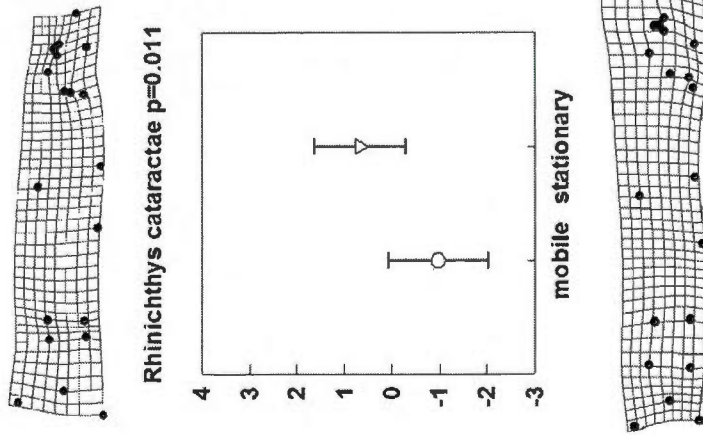


Figure A.4 Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du crapet de roche (*Ambloplites rupestris*) associées aux valeurs extrêmes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction du comportement de déplacement (stationnaire, mobile, émigrant).



Rhinichthys cataractae $p=0.011$

mobile stationary

Figure A.5 Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du naseux-des-rapides (*Rhinichthys cataractae*) associées aux valeurs extrêmes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction du comportement de déplacement (stationnaire, mobile).

APPENDICE B

VISUALISATION DES FORMES CORPORELLES EN FONCTION DE L'UTILISATION PRÉFÉRENTIELLE D'UN TYPE D'HABITAT (RAPIDE, COULÉE, FOSSE)

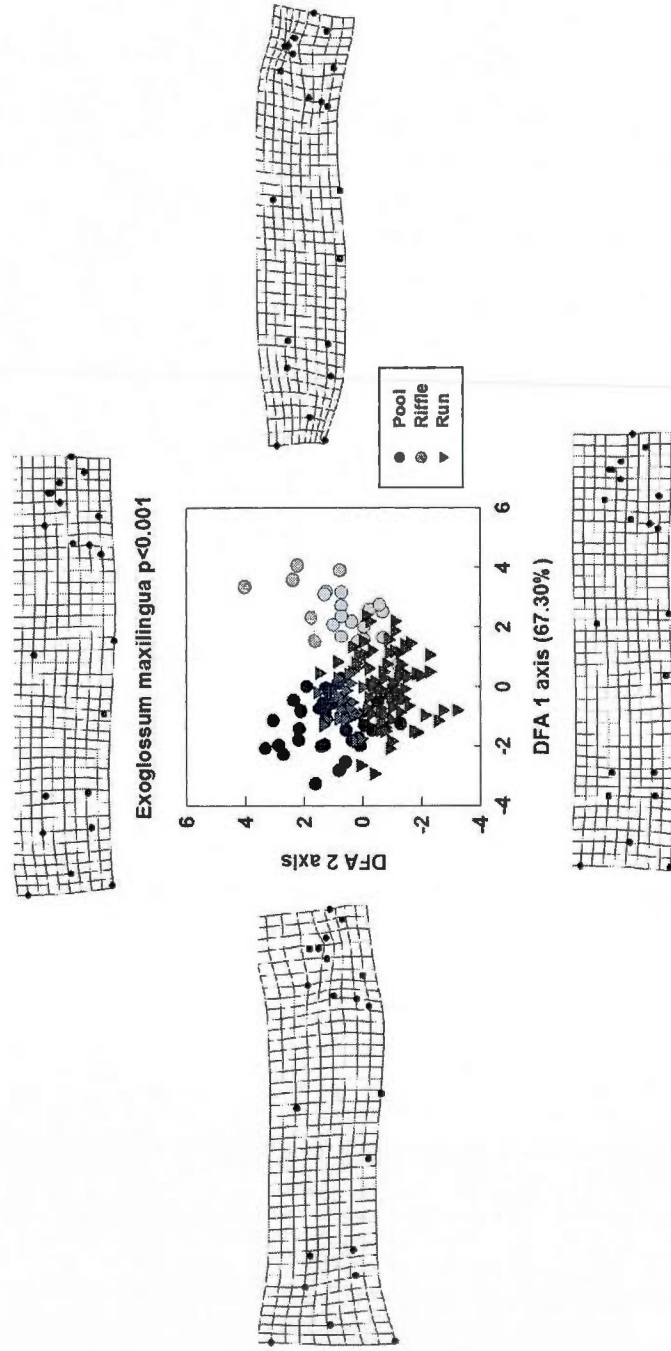


Figure B.1 Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du bec-de-lièvre (*Exoglossum maxilingua*) associées aux valeurs extrêmes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction de l'utilisation préférentielle d'un type d'habitat (Rapide: Riffle, Coulée: Run, Fosse: Pool)

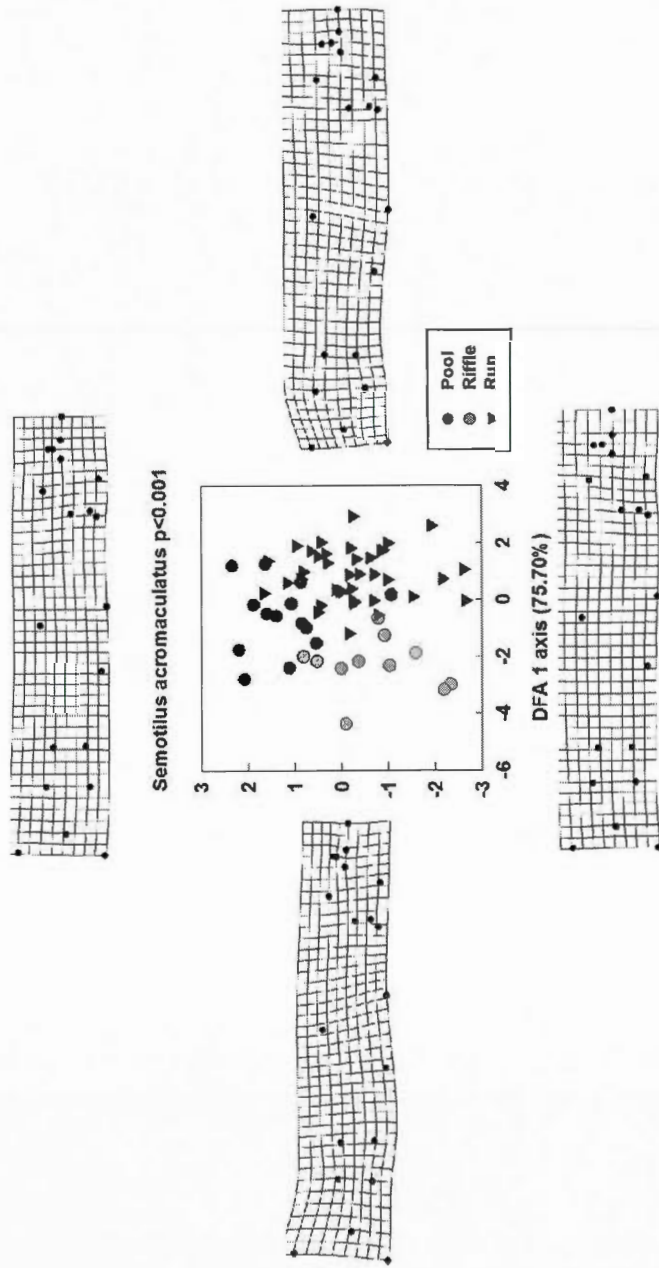


Figure B.2 Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du mullet à cornes (*Semotilus acromaculatus*) associées aux valeurs extrêmes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction de l'utilisation préférentielle d'un type d'habitat (Rapide: Riffle, Coulée: Run, Fosse: Pool)

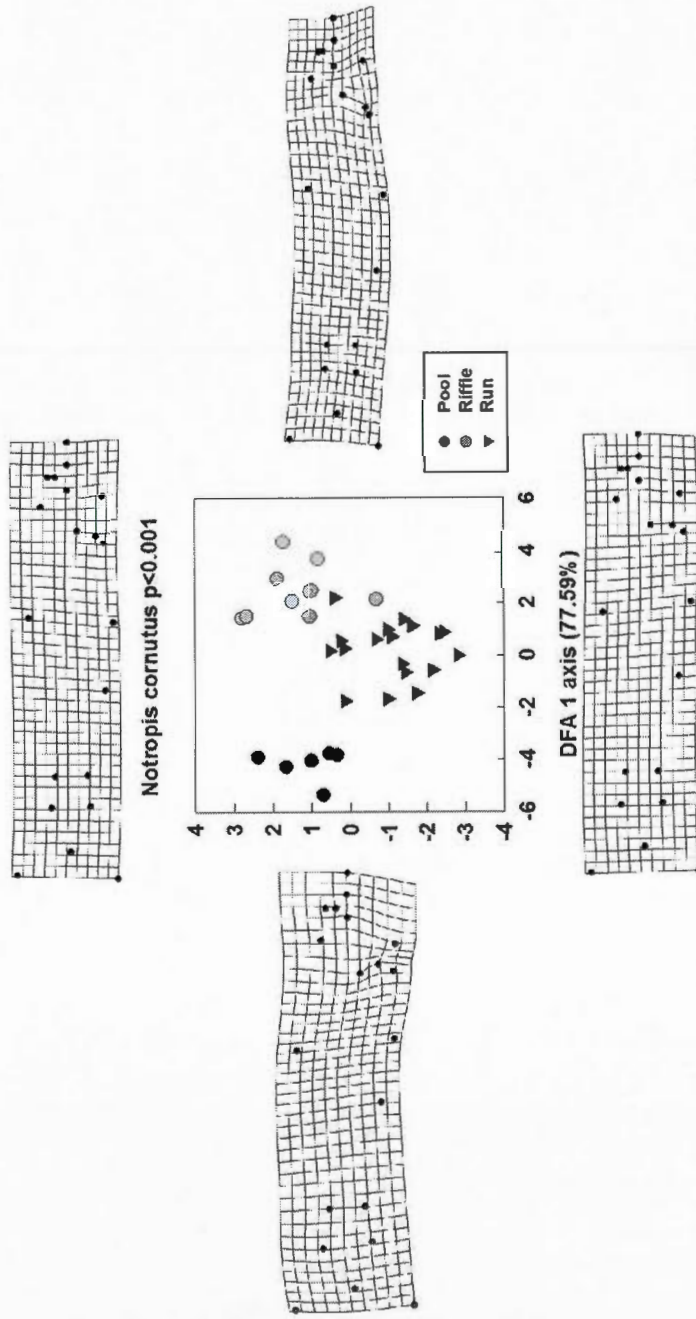


Figure B.3 Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du méné à nageoires rouges (*Notropis cornutus*) associées aux valeurs extrêmes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction de l'utilisation préférentielle d'un type d'habitat (Rapide: Riffle, Couléc: Run, Fosse: Pool)

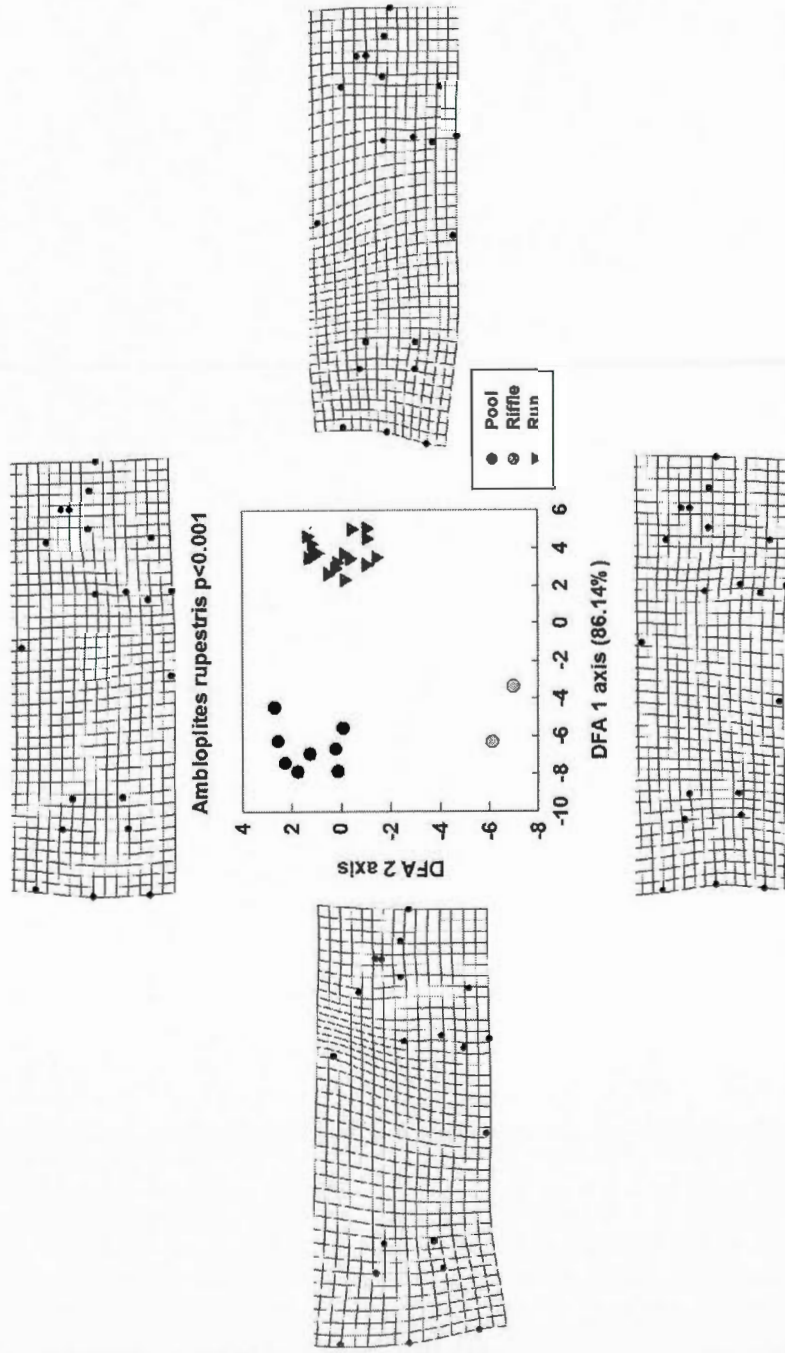


Figure B.4 Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du crapet de roche (*Ambloplites rupestris*) associées aux valeurs extrêmes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction de l'utilisation préférentielle d'un type d'habitat (Rapide: Riffle, Coulée: Run, Fosse: Pool)

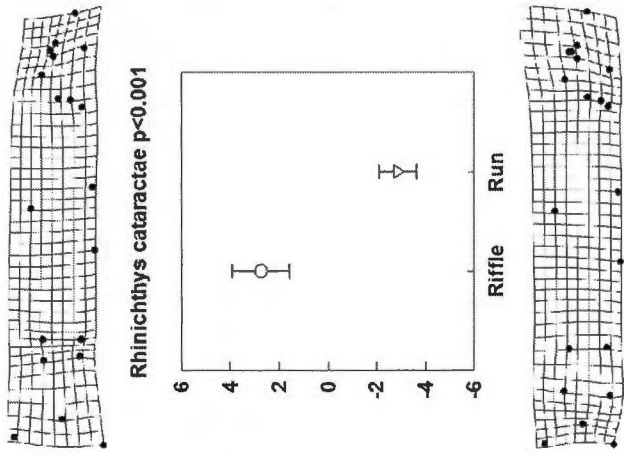


Figure B.5 Grilles des déformations permettant la visualisation des formes corporelles du naseux-des-rapides (*Rhinichthys cataractae*) associées aux valeurs extrêmes des axes 1 et 2 des analyses discriminantes de la forme corporelle en fonction de l'utilisation préférentielle d'un type d'habitat (Rapide: Riffle, Coulée: Run).

RÉFÉRENCES

- Albanese, B., P. L. Angermeier et S. Dorai-Raj. 2004. «Ecological correlates of fish movement in a network of Virginia streams». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. vol. 61, no 6, p. 857-869.
- Allredge, P., M. Gutierrez, D. Duvernell, J. Schaefer, P. Brunkow et W. Matamoros. 2011. «Variability in movement dynamics of topminnow (*Fundulus notatus* and *F. olivaceus*) populations». *Ecology of Freshwater Fish*. vol. 20, no 4, p. 513-521.
- Angermeier, P. L., 1982. «Resource seasonality and fish diets in an Illinois stream». *Environmental biology of fish*. vol. 7, p. 251-264.
- Araújo, M. S., Bolnick, D. I., et C. A. Layman. 2011. «The ecological cause of specialisation ». *Ecology Letters*. vol 14, p. 948-958.
- Arnold, S. J. 1992. «Constraints on phenotypic evolution». *American Naturalist*. vol. 140, no Suppl.
- Aymes, J. C., et J. Rives. 2009. «Detection efficiency of multiplexed Passive Integrated Transponder antennas is influenced by environmental conditions and fish swimming behaviour». *Ecology of Freshwater Fish*, vol. 18, no 4, p. 507-513.
- Bernatchez, L. et M. Giroux. 2000. *Les poissons d'eau douce du Québec et leur répartition dans l'est du Canada*. Éditions Broquet. 350 pages.
- Bernatchez, L., et C. C. Wilson. 1998. «Comparative phylogeography of Nearctic and Palearctic fishes». *Molecular Ecology*. vol. 7, no 4, p. 431-452.
- Bertossa, R.C. 2011. «Morphology and behaviour: functional links in development and evolution». *Philosophical Transaction of the Royal Society : Biological Sciences*. vol. 366, p. 2056–2068.
- Boily, P., et P. Magnan. 2002. «Relationship between individual variation in morphological characters and swimming costs in brook charr (*Salvelinus fontinalis*) and yellow perch (*Perca flavescens*)». *Journal of Experimental Biology*. vol. 205, no 7, p. 1031-1036.

- Bolland, J. D., I. G. Cowx et M. C. Lucas. 2009. «Evaluation of VIE and PIT tagging methods for juvenile cyprinid fishes». *Journal of Applied Ichthyology*, vol. 2, no 4, p. 381-386.
- Bolnick, D. I., Snowberg, L. K., Patenia, C., Stutz, W. E., Ingram, T., et O. L. Lau, O. 2009. «Phenotype-dependent native habitat preference facilitates divergence between parapatric lake and stream stickleback». *Evolution; international journal of organic evolution*, vol. 63, no 8, p. 2004-1016.
- Bronmark, C. et J.G. Miner. 1992. «Predator-induced phenotypic change in body morphology in Crucian carp». *Science*, vol.258, p. 1348–1350.
- Cadotte, M. W., D. V. Mai, S. Jantz, M. D. Collins, M. Keele et J. A. Drake. 2006. «On testing the competition-colonization trade-off in a multispecies assemblage». *American Naturalist*. vol. 168, no 5, p. 704-709.
- Cavender-Bares, J., D. D. Ackerly, D. A. Baum et F. A. Bazzaz. 2004. «Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities». *American Naturalist*. vol. 163, no 6, p. 823-843.
- Cavender-Bares, J., K. H. Kozak, P. V. A. Fine et S. W. Kembel. 2009. «The merging of community ecology and phylogenetic biology». *Ecology Letters*. vol. 12, no 7, p. 693-715.
- Chapman, B. B., Brönmark, C., Nilsson, J.-A. et L.-A. Hansson. 2011. «The Ecology and Evolution of Partial Migration». *Oikos*, vol. 120, p.1764-1775.
- Chapman, D. S., Dytham, C., et G.S. Oxford. 2007. «Modelling population redistribution in a leaf beetle: an evaluation of alternative dispersal functions». *The Journal of animal ecology*, vol. 76, no 1, p. 36-44.
- Clobert, J., Ims, R. A. et F. Rousset. 2004. 13- Causes, mechanisms and consequences of dispersal DANS: *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Hanski, I et O. E. Gaggiotti (eds), Elsevier Academic Press, pp. 307-355.
- Colborne, S., Bellemare, M., Peres-Neto, P. et B. Neff. 2011. «Morphological and swim performance variation among reproductive tactics of bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*)». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. vol. 68, no10, p.1802–1810.

- Cooper, S. D., L. Barmuta, O. Sarnelle, K. Kratz et S. Diehl. 1997. «Quantifying spatial heterogeneity in streams». *Journal of the North American Benthological Society*. vol. 16, no 1, p. 174-188.
- Cornell, H. V., et R. H. Karlson. 1996. «Species richness of reef-building corals determined by local and regional processes». *Journal of Animal Ecology*. vol. 65, no 2, p. 233-241.
- Crook, D. A. 2004. «Is the home range concept compatible with the movements of two species of lowland river fish ? ». *Journal of Animal Ecology*. vol 73, p. 353-366.
- Croteau, E. K. 2010. «Causes and Consequences of Dispersal in Plants and Animals». *Nature Education Knowledge*. vol. 1 no. 11, p. 12
- Diana, J. S., J. P. Hudson et R. D. Clark Jr. 2004. «Movement Patterns of Large Brown Trout in the Mainstream Au Sable River, Michigan». *Transactions of the American Fisheries Society*. vol. 133, no 1, p. 34-44.
- Dray, S., Legendre, P. et P. R. Peres-Neto. 2006. «Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbours matrices (PCNM) ». *Ecological Modelling*. vol. 196, p. 483-493.
- Dynes, J., Magnan, P., Bernatchez, L. and Rodríguez, M. A. 1999. «Genetic and morphological variations between two forms of lacustrine brook charr». *Journal of Fish Biology*. vol. 54, p. 955-972.
- Fagan, W. F. 2002. «Connectivity, fragmentation, and extinction risk in dendritic metapopulations». *Ecology*. vol. 83, no 12, p. 3243-3249.
- Fischer-Rousseau, L., Chu, K. P., et R. Cloutier. 2010. «Developmental plasticity in fish exposed to a water velocity gradient: a complex response». *Journal of experimental zoology. Part B, Molecular and developmental evolution*. vol. 314, no. 1, p. 67-85.
- Fraser, D. F., J. F. Gilliam, M. J. Daley, A. N. Le et G. T. Skalski. 2001. «Explaining leptokurtic movement distributions: Intrapopulation variation in boldness and exploration». *American Naturalist*, vol. 158, no 2, p. 124-135.
- Gerking, S. D. 1959. «The restricted movement of fish populations ». *Biological Reviews*. vol 34, no 2 , p. 224-242.

- Gillespie, G. J., & Fox, M. G. 2003. «Morphological and life-history differentiation between littoral and pelagic forms of pumpkinseed». *Journal of Fish Biology*, vol. 62, no 5, p. 1099-1115.
- Giller, P., et Malqvist, B. 1998. *The biology of streams and rivers*. Oxford University Press, 296 pages.
- Gorman, O. T., et J. R. Karr. 1978. «Habitat structuring in stream fish communities». *Ecology*. vol. 59, no 3, p. 507-515.
- Gotelli NJ, Buckley NJ, J.A. Wiens. 1997. «Co-occurrence of Australian birds: Diamond's assembly rules revisited». *Oikos*. vol. 80, p. 311-324.
- Gowan, C., et K. D. Fausch. 2002. «Why do foraging stream salmonids move during summer?». *Environmental Biology of Fishes*. vol. 64, no 1-3, p. 139-153.
- Gowan, C., M. K. Young, K. D. Fausch et S. C. Riley. 1994. «Restricted movement in resident stream salmonids: A paradigm lost?». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. vol. 51, no 11, p. 2626-2637.
- Gray, S. M., et B. W. Robinson. 2002. «Experimental evidence that competition between stickleback species favours adaptive character divergence». *Ecology Letters*. vol. 5, p. 264-272.
- Griffith, D. et P. R. Peres-Neto. 2006. «Spatial modeling in ecology: the flexibility of eigenfunction spatial analyses». *Ecology*. vol. 87, p. 2603-2613.
- Grossman, G.D., Ratjczak, R.E., Jr., Crawford, M., et M. C. Freeman. 1998. «Assemblage organization in stream fishes: effects of environmental variation and interspecific interactions». *Ecological Monographs*. vol 68, p. 396-420.
- Grünbaum, T., R. Cloutier, P. Mabee & N.R. LeFrançois. 2007. «Early developmental plasticity and integrative responses in Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*): effects of water velocity on body size and shape». *Journal of Experimental Zoology (Molecular and Developmental Evolution)*. vol. 308, p. 396-408.
- Gu, Z. 2007. «Across-sample Incomparability of R²s and Additional Evidence on Value Relevance Changes Over Time». *Journal of Business Finance & Accounting*, vol. 34, no 7-8, p. 1073-1098.
- Gustafson, E. J., et R. H. Gardner. 1996. «The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization». *Ecology*. vol. 77, no 1, p. 94-107.

- Hanski, I. 1999. «Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes». *Oikos*. vol. 87, no 2, p. 209-219.
- Hawkes, C. 2009. «Linking movement behaviour, dispersal and population processes: Is individual variation a key?». *Journal of Animal Ecology*. vol. 78, no 5, p. 894-906.
- Hein, S., B. Pfenning, T. Hovestadt et H. J. Poethke. 2004. «Patch density, movement pattern, and realised dispersal distances in a patch-matrix landscape - A simulation study». *Ecological Modelling*. vol. 174, no 4, p. 411-420.
- Hilty, J. A., Lidicker, W. Z. et A. M. Merenlender. 2006. *Corridor ecology*. Island Press, 323 pages.
- Hutchings, J. A. et L. Gerber. 2002. «Sex-Biased dispersal in salmonids fish». *Proceedings of the Royal Society of London*. vol. 269, p. 2487-2493.
- Hodges, S. W. et D. D. Magoulick. 2011. «Refuge habitats for fishes during seasonal drying in an intermittent stream: movement, survival and abundance of three minnow species». *Aquatic Sciences*, vol. 73, no 4, p. 513-522.
- Holyoak, M., Leibold, M. A. et R. D. Holt, 2005. *Metacommunities: spatial dynamics and ecological communities*. University of Chicago Press, 513 pages.
- Ims, R. A., et H. P. Andreassen. 2005. «Density-dependent dispersal and spatial population dynamics». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. vol. 272, no 1566, p. 913-918.
- Ives, A. R., Abbott, K. C., and N. L. Ziebarth. 2010. «Analysis of ecological time series with ARMA(p,q) models». *Ecology*. vol. 91, p. 858-871.
- Jackson, D. A., P. R. Peres-Neto et J. D. Olden. 2001. «What controls who is where in freshwater fish communities - The roles of biotic, abiotic, and spatial factors». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. vol. 58, no 1, p. 157-170.
- Johnson, A. R., Wiens, J. A., Milne, B. T., et T.O. Crist. 1992. «Animal movements and population dynamics in heterogeneous landscapes». *Landscape Ecology*, vol 7, no 1, p. 63-75.
- Johnston, P., F. Bérubé et N. E. Bergeron. 2009. «Development of a flatbed passive integrated transponder antenna grid for continuous monitoring of fishes in natural streams». *Journal of Fish Biology*. vol. 74, no 7, p. 1651-1661.

- Keene, J. L., D. L. G. Noakes, R. D. Moccia et C. G. Soto. 1998. «The efficacy of clove oil as an anaesthetic for rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum)». *Aquaculture Research*. vol. 29, no 2, p. 89-101.
- Kozakiewicz, M. 1995. «Resource tracking in space and time». *Mosaic landscapes and ecological processes*, p. 136-148.
- Leibold, M. A. et T. E. Miller. 2004. 6- From metapopulations to metacommunities DANS: *Ecology, Genetics and Evolution of Metapopulations*. Hanski, I et O. E. Gaggiotti (eds), Elsevier Academic Press, pp. 133-150.
- Leibold, M. A., M. Holyoak, N. Mouquet, P. Amarasekare, J. M. Chase, M. F. Hoopes, R. D. Holt, J. B. Shurin, R. Law, D. Tilman, M. Loreau et A. Gonzalez. 2004. «The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology». *Ecology Letters*. vol. 7, no 7, p. 601-613.
- Liao, J. C. 2007. «A review of fish swimming mechanics and behaviour in altered flows». *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. vol. 362, no 1487, p. 1973-1993.
- Lonzarich, D.G., M. R. Lonzarich et M. L. Warren Jr. 2000. «Effects of riffle length on the short-term movement of fishes among stream pools». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. vol 57, no. 7, p. 1508-1514.
- MacArthur, R.H. et Wilson, E. O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, 203 pages.
- Malanson, G. P., et B. E. Cramer. 1999. «Landscape heterogeneity, connectivity, and critical landscapes for conservation». *Diversity and Distributions*. vol. 5, no 1-2, p. 27-39.
- Matthews, W. J. Harvey, B. C., et M. E. Power. 1994. «Spatial and temporal patterns in the fish assemblages of individual pools in a midwestern stream (U.S.A.) ». *Environmental Biology of fish*. vol. 39, p. 381-397.
- McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher et M. Westoby. 2006. «Rebuilding community ecology from functional traits». *Trends in Ecology and Evolution*. vol. 21, no 4, p. 178-185.
- McGuigan, K., Franklin, C. E., Moritz, C., et M. W. Blows. 2003. «Adaptation of rainbow fish to lake and stream habitats». *Evolution*, vol. 57, no 1, p. 104-118.

- Menge, B. A., et A. M. Olson. 1990. «Role of scale and environmental factors in regulation of community structure». *Trends in Ecology and Evolution*. vol. 5, no 2, p. 52-57.
- de Meeùs, T., Y. Michalakis, F. Renaud et I. Olivieri. 1993. «Polymorphism in heterogeneous environments, evolution of habitat selection and sympatric speciation: Soft and hard selection models». *Evolutionary Ecology*, vol. 7, no 2, p. 175-198.
- Morris, D. W. 1992. «Scales and costs of habitat selection in heterogeneous landscapes». *Evolutionary Ecology*. vol. 6, no 5, p. 412-432.
- Mouquet, N., et M. Loreau. 2002. «Coexistence in metacommunities: The regional similarity hypothesis». *American Naturalist*, vol. 159, no 4, p. 420-426.
- Nathan, R., W. M. Getz, E. Revilla, M. Holyoak, R. Kadmon, D. Saltz et P. E. Smouse. 2008. «A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. vol. 105, no 49, p. 19052-19059.
- Ovaskainen O. 2004. «Habitat-specific movement parameters estimated using mark recapture data and a diffusion model». *Ecology*, vol. 85, p. 242-257.
- Ovidio, M., Detaille, A., Bontinck, C., et J. C. Philippart. 2009. «Movement behaviour of the small benthic Rhine sculpin *Cottus rhenanus* (Freyhof, Kottelat & Nolte, 2005) as revealed by radio-telemetry and pit-tagging». *Hydrobiologia* vol. 636, no 1, p. 119-128.
- Palmer, M. A., et N. L. Poff. 1997. «Heterogeneity in streams: The influence of environmental heterogeneity on patterns and processes in streams». *Journal of the North American Benthological Society*. vol. 16, no 1, p. 169-173.
- Pe'er, G., et S. Kramer-Schadt. 2008. «Incorporating the perceptual range of animals into connectivity models». *Ecological Modelling*. vol. 213, no 1, p. 73-85.
- Peres-Neto, P.R. et G.S Cumming. 2010. «A multi-scale framework for the analysis of fish metacommunities. Gido, G.B. and D.A. Jackson (eds.) Community Ecology of Stream Fishes: Concepts, Approaches, and Techniques». *American Fisheries Society Symposium*
- Peres-Neto, P. R. 2004. «Patterns in the co-occurrence of fish species in streams: the role of site suitability, morphology and phylogeny versus species interactions». *Oecologia*. vol. 140, no 2, p. 352-360.

- Peres-Neto, P. R., et P. Magnan. 2004. «The influence of swimming demand on phenotypic plasticity and morphological integration: a comparison of two polymorphic charr species». *Oecologia*, vol. 140, no 1, p. 36-45.
- Pez, D. J., Hedger, R., Bernatchez, L., et Dodson, J. J. 2008. «The morphological plastic response to water current velocity varies with age and sexual state in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*». *Freshwater Biology*, vol. 53, no 8, p. 1544-1554.
- Pfennig, D. W., et K. S. Pfennig. 2010. «Character displacement and the origins of diversity». *The American naturalist*, vol. 176 Suppl. , p. S26-44.
- Pickett, S. T. A., et M. L. Cadenasso. 1995. «Landscape ecology: Spatial heterogeneity in ecological systems». *Science*. vol. 269, no 5222, p. 331-334.
- Pigliucci, M. 2003. «Phenotypic integration: studying the ecology and evolution of complex phenotypes». *Ecology Letters*, vol. 6, no 3, p. 265-272.
- Poff, N. L. 1997. «Landscape filters and species traits: Towards mechanistic understanding and prediction in stream ecology». *Journal of the North American Benthological Society*. vol. 16, no 2, p. 391-409.
- Power M.E., Sun A., Parker G., Dietrich W.E. et J.T. Wootton. 1995. «Hydraulic food-chain models. *BioScience*», 45, 159–167.
- Proulx, R., et P. Magnan. 2002. «Physiological performance of two forms of lacustrine brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the open-water habitat». *Environmental Biology of Fishes*. vol. 64, no 1-3, p. 127-136.
- Pulliam, H. R., et B. J. Danielson. 1991. «Sources, sinks, and habitat selection: a landscape perspective on population dynamics». *American Naturalist*. vol. 137, no Suppl.
- Railsback, S. F., Lamberson, R. H., Harvey, B. C. et W. E. Duffy. 1999. «Movement rules for individual-based models of stream fish». *Ecological Modelling*, vol. 123, p. 73-89.
- Ricklefs, R. E. et D. Schutler. 1993. *Species diversity in ecological communities : historical and geographical perspectives*. University of Chicago Press, 414 pages.

- Robinson, B. W., et K. J. Parsons. 2002. «Changing times, spaces, and faces: Tests and implications of adaptive morphological plasticity in the fishes of northern postglacial lakes». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. vol. 59, no 11, p. 1819-1833.
- Robinson, B. W., et D. S. Wilson. 1996. «Genetic variation and phenotypic plasticity in a trophically polymorphic population of pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*)». *Evolutionary Ecology*. vol. 10, no 6, p. 631-652.
- Rodriguez, M. A. 1995. «Habitat-specific estimates of competition in stream salmonids: A field test of the isodar model of habitat selection». *Evolutionary Ecology*. vol. 9, no 2, p. 169-184.
- Rodriguez, M. A. 2002. «Restricted movement in stream fish: The paradigm is incomplete, not lost». *Ecology*. vol. 83, no 1, p. 1-13.
- Rodriguez-Ruiz, A. et C. Granado Lorentio. 1992. «Spawning period and migraton of three species of cyprinids in a stream with Medirerranean regimen (SW Spain) ». *Journal of Fish Biology*. vol. 41, p. 545-556.
- Rohlf, F. J. 2005a. tpsDIG2. Program for digitizing images by thin-plate splines. [windows], version 2. Departement of Ecology and Evolution, State University of New York,
- Rohlf, F. J. 2005b. tpsRegr. Program for analyzing landmark data by a thin-plate splines using multivariate multiple regression of shape. [windows], version 1.31. Departement of Ecology and Evolution, State University of New York.
- Roussel, J. M., A. Haro et R. A. Cunjak. 2000. «Field test of a new method for tracking small fishes in shallow rivers using passive integrated transponder (PIT) technology». *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. vol. 57, no 7, p. 1326-1329.
- Samways, K. M. 2008. *Linking phenotypic variability to differential selective pressures in freshwater aquatic habitats*. Mémoire présenté comme exigence partielle de la maîtrise de sciences en biologie, University of Regina.
- Schlösser, I. J. 1982. «Fish community structure and function along two habitat gradients in a headwater stream». *Ecological Monograph*. vol. 52, p. 395-414.
- Schluter, D. 2000. *The ecology of adaptive radiation*. Oxford series in ecology and evolution. Oxford Univ. Press, New York.

- Scott, W. B. et E. J. Crossman, 1973. *Freshwater fishes of Canada*. Fisheries Research Board of Canada. 966 pages.
- Senay, C. 2009. *Quelles contraintes structurent les communautés de poissons? Influence de l'environnement, de la structure spatiale multi-échelles et des traits fonctionnels sur l'assemblage des communautés de poissons en rivière*. Mémoire présenté comme exigence partielle de la maîtrise en biologie, Université du Québec à Montréal.
- Sheets, H. D. 2004a. CoordGen6. IMP-Integrated Morphometrics Package IMPBasics.exe, version 6a. Coordinate Generating Utility, also file translator to/from X1Y1, TPS file formats. Department of Physics, Casinus College, Buffalo, New York [<http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>].
- Sheets, H. D. 2004b. PCAGen6. IMP-Integrated Morphometrics Package IMPBasics.exe, version 6a. Principal components analysis based on partial warps scores and principal axis scores. Department of Physics, Casinus College, Buffalo, New York. [<http://www3.canisius.edu/~sheets/morphsoft.html>].
- Skalski, Garrick T., et James F. Gilliam. 2000. «Modelling diffusive spread in a heterogenous population : a movement study with stream fish». *Ecology*. vol. 81, no 6, p. 1685-1700.
- Skúlason S., et T.B. Smith. 1995. «Resource polymorphism in vertebrates». *Trends in Ecology and Evolution*. vol. 10, p. 366-370.
- Smithson, E. B., et C. E. Johnston. 1999. «Movement patterns of stream fishes in a Ouachita Highlands stream: An examination of the restricted movement paradigm». *Transactions of the American Fisheries Society*. vol. 128, no 5, p. 847-853.
- Stamps, Judy A., V. V. Krishnan et Mary L. Reid. 2005. «Search Costs and Habitat Selection by Dispersers». *Ecology*. vol. 86, no 2, p. 510-518.
- Stazner B., Gore, J. A. en V. H. Resh. 1988. «Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications». *Journal of the North Benthological Society*. vol. 7, no. 4, p. 307-360.
- Tischendorf, L. 1997. «Modelling individual movements in heterogeneous landscapes: Potentials of a new approach». *Ecological Modelling*. vol. 103, no 1, p. 33-42.

- Travis, J. M. J., D. J. Murrell et C. Dytham. 1999. «The evolution of density dependent dispersal». *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. vol. 266, no 1431, p. 1837-1842.
- Turchin, P. et W.T. Thoeny. 1993. «Quantifying dispersal of southern pine beetles with mark-recapture experiments and a diffusion mode». *Ecological Applications*. vol. 159, p. 372-387.
- Walker, J. A. 1997. «Ecological morphology of lacustrine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. (Gasterosteidae) body shape». *Biological Journal of the Linnean Society*, vol. 6, no 1, p. 3-50.
- Webb. P. W. 1984. «Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates ». *American Zoologist*, vol. 24, no. 1, p. 107-120.
- White G. C. et K. P. Burnham. 1999. «Program MARK: survival estimation from populations of marked animals». *Bird Study*. vol. 46, suppl. p. 120-139.
- Wiens, J. A. 1995. 1- Landscape mosaics and ecological theory DANS : *Mosaic landscapes and ecological processes*. Hansson, L., Fahrig, L. et Merriam, G. (éd.), Springer, pp. 1-26.
- Wiens, J. A. 2001. The Landscape context of dispersal DANS : *Dispersal*. Clobert, J. (éd.), Oxford University Press. pp. 96-109.
- Wiens, J. A. 2002. «Riverine landscapes: Taking landscape ecology into the water». *Freshwater Biology*. vol. 47, no 4, p. 501-515.
- Zelditch, M. L., Swiderski, D. L., Sheets, H. D. et W. L. Fink. 2004. *Geometric morphometrics for biologists : a primer*. Academic Press, 443 pages.
- Zhang, X., S. N. Johnson, J. W. Crawford, P. J. Gregory et I. M. Young. 2007. «A general random walk model for the leptokurtic distribution of organism movement: Theory and application». *Ecological Modelling*. vol. 200, no 1-2, p. 79-88.