

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC

MÉMOIRE PRÉSENTÉ À
L'UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À TROIS-RIVIÈRES

COMME EXIGENCE PARTIELLE
DE LA MAÎTRISE EN SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT

PAR
FRANÇOIS AUDET

ÉVALUATION DU TAUX DE MORTALITÉ DE LA FAUNE
ICHTYENNE EMPRISONNÉE DANS LES MARAIS AMÉNAGÉS ET
CARACTÉRISATION DES MILIEUX HUMIDES DE LA VALLÉE DU
ST-LAURENT EN PÉRIODE HIVERNALE.

AVRIL 1999

Université du Québec à Trois-Rivières

Service de la bibliothèque

Avertissement

L'auteur de ce mémoire ou de cette thèse a autorisé l'Université du Québec à Trois-Rivières à diffuser, à des fins non lucratives, une copie de son mémoire ou de sa thèse.

Cette diffusion n'entraîne pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits de propriété intellectuelle, incluant le droit d'auteur, sur ce mémoire ou cette thèse. Notamment, la reproduction ou la publication de la totalité ou d'une partie importante de ce mémoire ou de cette thèse requiert son autorisation.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier mon directeur de maîtrise, le Dr Marco A. Rodríguez, professeur à l'Université du Québec à Rimouski, pour ses judicieux conseils, sa patience et sa confiance tout au long de ce travail. Je voudrais également remercier mon co-directeur, le Dr Réjean Fortin, professeur à l'Université du Québec à Montréal pour son support et ses conseils. Je tiens aussi à remercier le personnel du ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec, particulièrement Réjean Dumas, Martin Léveillé, Jean Leclerc, Pierre Dumont, Louis-Marc Soyez, Jocelyne Brisebois et Suzanne Lepage. Je voudrais mentionner la participation exceptionnelle de Serge-Éric Picard et le remercier pour son temps et son amitié. Finalement, je remercie Pierre Magnan, Guy Charpentier et Antoine Aubin de l'Université du Québec à Trois-Rivières et Anny Fortin de l'Université McGill pour leurs critiques.

Cette étude n'aurait pu être réalisée adéquatement sans le support technique et financier du ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec ainsi que de Canards Illimité Canada. Cette étude a reçu un support financier essentiel de la Fondation de la Faune du Québec (6501-004).

La difficulté vient parce que l'on n'y arrive pas. On n'y arrive pas parce que l'on a peur. La création est le seul témoignage de l'originalité, la conscience en est la difficulté.

Avant-propos

Le chapitre 1 a été rédigé sous la forme d'un article qui sera soumis au Journal canadien de zoologie. Les normes utilisées sont celles relatives à la rédaction de mémoire sous forme d'article en anglais de l'Université du Québec à Trois-Rivières. Ce mémoire s'inscrit dans une entente entre l'Université du Québec à Rimouski et l'Université du Québec à Trois Rivières.

TABLE DES MATIÈRES

Remerciements.....	ii
Avant propos.....	iii
Table des matières.....	iv
Liste des figures.....	v
Liste des tableaux.....	vi
Résumé.....	vii
Introduction.....	1
Chapitre I	
Density- and size-dependent winter survival of fishes in natural and managed marshes of the St. Lawrence Valley, Quebec.....	7
Introduction.....	8
Materials and Methods.....	10
Results.....	13
Discussion.....	14
References.....	32
Conclusions et recommandations.....	37
Bibliographie.....	39

LISTE DES TABLEAUX

Table 1. Distribution of species abundance (numbers) under five density treatments in enclosures in the Dupas Island marsh; winter 1995-1996.....	17
Table 2. Retention rates of visible implanted tags (%) in the laboratory experiment (Lab) and the managed marsh (Field) during the winter of 1995-1996. Tags were applied on day 1.	18
Table 3. Distribution of species abundance (numbers) in two treatment enclosures with increased light penetration (T) and two control enclosures (C) in the Dupas Island marsh; winter 1996-1997.....	19
Table 4. Overall mortality (%; averaged across all density treatments) in the Dupas island marsh; winter of 1995-1996.....	20
Table 5. Multiple regression results for the effect of population density on mortality rate of brown bullhead, as indicated by the density by time interaction term (n = 28).....	21
Table 6. Multiple regression results for the effect of body size on mortality rate of brown bullhead, as indicated by the size by time interaction term (n = 20).....	22
Table 7. Physical and chemical variables in two natural and two managed marshes during the two winters, 1995-1996 and 1996-1997 combined. Mean \pm SD are reported.....	23

LISTE DES FIGURES

- Figure 1: Sampling sites: Dupas Island and Lavallière Bay (managed marshes) and Du Milieu Island and Du-Fèbvre Bay (natural marshes).....24
- Figure 2: The managed marsh on Dupas Island comprises a series of 25 parallel chanel (length=1000 m; width 6.5 m; depth=0.6 m) which run into a main collector channel (Collecting channel). The marsh surface is 14.725
- Figure 3: Winter survival in experimental enclosures under five density treatments; winter 1995-1996. Density multipliers are relative to natural density : $\nabla=3x$; $\triangle=2x$; $\times=1x$; $+ =1/2x$; $\circ =1/3x$. Regression lines for each treatment are shown also.....26
- Figure 4. Length frequency distributions of brown bullhead in Dupas Island enclosures during winter of 1995-1996. X: mean total length \pm SD.....27
- Figure 5. Dissolved oxygen concentration (mg/L) in two enclosures covered with plastic shelter (\circ) and two uncovered control enclosures (\square) in the collecting channel of the Dupas Island marsh: winter 1996-1997. D1= 15 oct.....28
- Figure 6. Survivorship of brown bullhead in two enclosures covered with plastic shelter (\circ) and two uncovered control enclosures (\square) in the Dupas Island managed marsh; winter 1996-1997. Separate regression lines are shown for the treatments and the controls. Day 1=24 september.....29
- Figure 7. Relationship between mean dissolved oxygen concentration (mg/L) and thickness of the snow and ice cover (cm) in managed (\square) and natural (\circ) marshes for the two winters combined.....30
- Figure 8. Box plots representing the percent growth in length of brown bullhead by sampling interval; winter of 1995-1996. For all intervals, the median percent growth is zero.....31

RÉSUMÉ

Nous avons analysé comment la densité des populations et la taille corporelle influencent la mortalité hivernale des poissons d'eau douce des marais aménagés de la Vallée du St-Laurent, Québec. Des poissons des six espèces les plus abondantes ont été introduits dans sept enclos pendant 150 jours durant l'hiver sous cinq densités différentes (1/3, 1/2, 1, 2 et 3 fois la densité naturelle). Les taux de mortalité ont été plus élevés pour les adultes chez les espèces de poissons de forte taille comme le grand brochet (*Esox lucius*) et la perchaude (*Perca flavescens*) (100% de mortalité). La mortalité a été plus faible pour les espèces de poissons de petite taille, ou ayant des adaptations physiologiques et comportementales pour contrer la mortalité hivernale: l'ombre de vase (*Umbra limi*), les cyprinidés (surtout *Notropis* spp.), et les juvéniles de barbotte brune (*Ameiurus nebulosus*), ont affiché des taux de mortalité respectifs de 83,7%, 93,4% et 98,8%. Le taux de mortalité augmentait significativement avec la densité, possiblement en raison de l'augmentation du besoin en oxygène (relation entre la densité et l'activité métabolique), ou par le fait que l'oxygène se raréfie davantage là où il y a de plus grandes densités de poissons. Le fait que le taux de mortalité a été significativement plus élevé chez les poissons de fortes tailles porte à croire que la survie hivernale en marais dépend davantage de la résistance à l'anoxie qu'aux réserves lipidiques emmagasinées. La comparaison des conditions physico-chimiques a permis de constater que les conditions hivernales étaient plus favorables dans les deux marais naturels étudiés que dans les deux marais aménagés. En marais naturels, le taux d'oxygène dissous moyen observé a été de 2,5 mg/L comparativement à 1,13 mg/L en marais aménagés. L'isolement des marais des autres cours d'eau et du fleuve St-Laurent et la faible profondeur de ces milieux, sont à la base des conditions environnementales observées durant l'hiver.

INTRODUCTION

Les milieux humides, qui représentent 15% de la superficie du territoire québécois, jouent un rôle écologique essentiel car ils agissent comme site d'épuration naturelle et de zones tampons pour les inondations printanières. Les milieux humides abritent par ailleurs une multitude d'espèces végétales et animales, ce qui leur confère un rôle clé dans la chaîne écologique (Grondin 1988). Ces milieux génèrent également des retombées socio-économiques très importantes (chasse, pêche, écotourisme).

Au Québec, l'écosystème des milieux humides est fréquenté par la sauvagine ainsi que par plusieurs espèces de poissons d'intérêt pour la pêche sportive, surtout entre les mois de mars et novembre. Le secteur du Lac Saint-Pierre compte plus de 83 espèces de poissons. Les inventaires ichtyologiques effectués au printemps et à l'été à l'intérieur des marais aménagés indiquent que jusqu'à 25 espèces utilisent ces milieux, soit comme site de fraie, soit pour l'alimentation ou encore comme zone d'alevinage (Dumont *et al.* 1989; Pépin *et al.* 1990, 1991; Gélinas *et al.* 1993; Grondin *et al.* 1994).

La presque totalité des poissons adultes qui envahissent les marais avec la crue les utilisent pour se reproduire (Pépin *et al.* 1991; Gélinas *et al.* 1993; Grondin *et al.* 1994). Les principales espèces rencontrées sont le grand brochet (*Esox lucius*), la perchaude (*Perca flavescens*), la barbotte brune (*Ameiurus nebulosus*), le crapet soleil (*Lepomis gibbosus*), la carpe (*Cyprinus carpio*), la marigane noire (*Pomoxis nigromaculatus*), l'ombre de vase (*Umbra limi*) ainsi que plusieurs cyprinidés comme le méné jaune (*Netomigonus crysoleus*) et le queue à tache noire (*Notropis hudsonus*) (Picard et Normand 1982).

Depuis 1976 et initialement pour la sauvagine, des projets d'aménagement ont été mis en place pour protéger ces milieux, maximiser leur rendement et évaluer l'impact à long terme des aménagements (Grondin 1988). Ainsi, 80 projets d'aménagement en milieux humides, affectant 13500 hectares de terres humides, ont été mis en oeuvre au Québec par Canards Illimités Canada (C.I.C.). De ce nombre, 19 projets ont été réalisés dans le couloir fluvial entre le lac St-François et l'archipel de Berthier-Sorel, huit sur la rive nord de la rivière des Outaouais et quatre dans la région du lac St-Pierre. Ces 31 projets représentent environ 30% de la superficie totale aménagée (Grondin 1988).

Les aménagements réalisés par Canards Illimités au Québec sont de plusieurs types. Cependant, la majorité des marais aménagés visent à favoriser la sauvagine et présentent des indices de production supérieurs ou du même ordre que ceux obtenus pour les marais naturels de très bonne qualité (Grondin 1988). Ces aménagements sont caractérisés par de larges étendues d'eau peu profondes (<2 m), où la végétation émergente et submergée est très dense (>50%) (Grondin 1988). Ces caractéristiques correspondent aux plans d'eau à fort risque de mortalité hivernale pour la faune ichthyenne. Selon Fast (1994), les plans d'eau vulnérables aux conditions de mortalité hivernale sont de faible profondeur (<4 m), eutrophes, sans apport d'eau significatif, possédant un sédiment vaseux et ayant une forte densité de végétation émergente ou submergée (>50%). Ces facteurs contribuent à créer une demande en oxygène élevée. Sous des conditions climatiques hivernales persistantes, comme c'est le cas dans la vallée du St-Laurent, ces milieux se caractérisent par: (1) une réduction rapide de l'oxygène dissous, (2) des accumulations de neige élevées (>30 cm) et persistantes, (3) des températures de l'air et de l'eau sous le seuil de congélation, (4) la formation d'une épaisse couche de glace (>30 cm), (5) une réduction du niveau normal de l'eau et (6) une réduction significative des précipitations en pluie.

Les échantillonnages ichthyologiques réalisés dans certains marais naturels et aménagés démontrent la grande capacité de support des milieux humides de la Vallée du St-Laurent. Des estimations de densité et de biomasse ont été faites pour deux marais aménagés. Ainsi à l'été 1994, dans le réseau de rigoles de l'Île Dupas, situé dans l'archipel Berthier-Sorel, une densité de plus de 82 388 poissons/ha, soit 33 750 adultes/ha et 48 638 juvénile/ha, a été estimée (Lepage et Gélinas 1994). En 1990, l'abondance des poissons a été estimée à 1,3 million dans l'aménagement du marais aux Massettes, ce qui correspond à une densité moyenne d'environ 18 000 poissons/ha (Gélinas et al. 1993). Des données de productivité ichthyologique ont également été calculées au marais aux Massettes. Ainsi, sur une période de 4 mois en 1989, cette productivité était de 78,1 kg/ha soit 12,7 kg/ha pour les adultes et les juvéniles et 65,4 kg/ha pour les fretins (Lepage et al. 1994).

Suite aux hypothèses relevées par différents intervenants, le Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec (M.E.F.) et Canards Illimités Canada ont entrepris conjointement, en 1988, un programme quinquennal de recherche. Ce programme visait la prise en compte des exigences des espèces fauniques

autres que la sauvagine lors de la réalisation des aménagements dans ces milieux. Un suivi environnemental des projets a également été réalisé afin d'évaluer l'efficacité des aménagements. Cependant, les aménagements ont soulevé certaines incertitudes quant à leurs effets sur les autres espèces fauniques comme les poissons, surtout en période hivernale (Grondin 1988).

Le type d'aménagement choisi pour réaliser le suivi ichtyologique de la présente étude est le marais aménagé de l'Île Dupas, dans l'archipel de Berthier-Sorel, un marais endigué, sans apport d'eau autre que la crue printanière, la fonte des neiges et le ruissellement. Les marais endigués sont caractérisés par une structure de contrôle et une digue qui laissent entrer les hautes eaux printanières (crues) à l'intérieur de l'aménagement. Les structures de contrôle des marais endigués permettent d'évacuer les poissons confinés dans les aménagements, tout en considérant les autres espèces fauniques qui s'y retrouvent. Cette opération, appelée la vidange du marais, est généralement effectuée l'automne afin d'évacuer les poissons qui passeraient l'hiver dans le marais (Grondin 1991). Dans le sud du Québec, ce type d'aménagement est considéré par Canards Illimités comme étant le plus efficace pour la sauvagine en fonction du taux de nidification (Grondin 1988). Le principe de ce marais est de garder un certain niveau d'eau, provenant des crues printanières, dans les aménagements afin de favoriser un rapport de la superficie eau-végétation de 50:50. La structure de contrôle permet d'atteindre ce rapport en retenant l'eau derrière une digue (Grondin 1988). Par conséquent, les espèces qui frayent hâtivement (mars-avril) ainsi qu'un certain nombre de reproducteurs plus tardifs qui commencent leur migration vers les sites de reproduction à ce moment, ont accès aux marais endigués. La majorité d'entre elles se retrouvent prisonnières dès que la crue s'atténue et que le niveau d'eau se stabilise à l'intérieur de l'aménagement (Chabot et Fournier 1986; Dion 1986; Lepage *et al.* 1994). De plus, certains aménagements ne possèdent pas de structure permettant l'évacuation de l'eau.

Les conditions environnementales mesurées dans les aménagements étudiés pendant la période estivale s'avèrent suffisamment bonnes pour permettre la survie des espèces ichtyennes répertoriées dans ces milieux (Lepage *et al.* 1994). Cependant, les conditions environnementales prévalant durant l'hiver dans certains marais du Québec (Desjardins et Thellen 1980; Dion 1986; Macquart *et al.* 1990; Lepage 1992; Lalancette et Thellen 1992) et dans divers autres endroits en Amérique du Nord (Barica et Mathias 1979; Toney et Coble 1979; Tonn et

Paszkowski 1986; Bodensteiner et Lewis 1992; Fast 1994) constituent un facteur limitant pour la survie de la communauté ichthyenne. Si la problématique de la mortalité hivernale en lacs a été étudiée, il n'y a que très peu d'information à propos de celle-ci dans les marais naturels et aménagés de la plaine du St-Laurent (Lepage *et al.* 1994).

La réduction de la concentration d'oxygène sous la couverture de neige et de glace peut s'expliquer par la décomposition de la matière organique (respiration microbienne), qui s'additionne à la respiration des plantes et des animaux dans la colonne d'eau et dans le sédiment (Fast 1994). Également en hiver, l'activité photosynthétique qui est la principale source d'oxygène est complètement inhibée par l'absence de lumière due à l'accumulation de neige et de glace (Bennett 1970). Les plantes finissent par périr et se décomposer. La décomposition végétale favorise l'émanation de gaz toxiques tels que l'anhydride sulfureux, le méthane, et l'ammoniaque (Chamie et Richardson 1978; Knowles et Lean 1986). Ces gaz s'accumulent sous la glace et demeurent susceptibles de devenir un facteur limitant la survie hivernale (Bonn et Follis 1967; Jackson et Lasenby 1982; Wetzel 1983) pouvant entraîner des mortalités (Scidmore 1957). Lors de leurs études, Mathias et Barica (1980) ont conclu que la demande en oxygène est supérieure dans le sédiment que dans la colonne d'eau.

L'épaisse couche de glace favorisée par la stagnation de l'eau restreint d'une façon considérable l'espace vital et augmente significativement les densités de poissons. En marais, ce confinement force les poissons à se réfugier dans un même secteur, engendrant ainsi potentiellement une augmentation du stress, de la prédation, de la compétition pour les ressources limitantes et du cannibalisme (Lepage *et al.* 1994). En lac, c'est l'accumulation de glace et de neige qui empêche le renouvellement d'oxygène, ce qui amène une diminution du taux d'oxygène dissous et des conditions de mortalité hivernale (Fast 1994).

Parmi les espèces qui fréquentent les marais de la vallée du St-Laurent, l'ombre de vase (*Umbra limi*) est la plus résistante à l'anoxie (Klinger *et al.* 1982; Magnuson *et al.* 1985). Ce poisson a une respiration aérienne facultative, en ce sens que sa respiration est principalement aquatique en eau normoxique, mais elle peut être aérienne en eau hypoxique (Gee 1980). La survie en condition hypoxique est également reliée à la capacité d'une espèce à rechercher des zones dans le plan

d'eau où les conditions ne sont pas limitantes. (Magnuson *et al.* 1983). Ainsi, les ombres de vase peuvent survivre pendant une courte période même quand la concentration en oxygène dissous est inférieure à 0,1 mg/L (Klinger *et al.* 1982). La mortalité hivernale est également influencée par l'hétérogénéité du milieu (Petrosky et Magnuson 1973). La densité de population et la taille des poissons ainsi que la disponibilité de réserves lipidiques semblent jouer un rôle prédominant dans la dynamique des populations de poissons vivant sous une couverture de glace et de neige durant l'hiver (Johnson et Evans 1990, 1991, 1996; Letcher *et al.* 1996).

Les autres espèces ayant une résistance élevée aux conditions hivernales limitantes sont la barbotte brune (Loeb 1964; Scott et Rogers 1980) et le méné jaune qui peuvent survivre à des concentrations d'oxygène de 0,2 à 0,3 mg/L pendant plusieurs semaines (Patriache et Merna 1970). La concentration en oxygène minimale requise pour ces poissons est très basse car la faible température de l'eau (entre 1 et 3 °C) et l'activité réduite des poissons réduisent leur demande métabolique durant cette période (Fast 1994). Les taux minimaux d'oxygène dissous tolérés par une espèce donnée sont variables. Cette variation est due aux différences entre les types de milieu étudiés. Ainsi, une même espèce peut survivre dans un lac et ne pas survivre dans un marais avec un même taux d'oxygène dissous (Patriache et Merna 1970; Fast 1994).

Des études sur les effets des conditions environnementales hivernales chez la barbotte brune (Bonn et Follis 1964; Loeb 1964; Crawshaw 1984; Keast 1985), la perchaude (Tonn et Paszkowski 1986; Sandström *et al.* 1995; Letcher *et al.* 1996), le grand brochet (Adelman et Smith 1970; Petrosky et Magnuson 1973) et d'autres espèces fréquentant le marais de l'île Dupas (Toneys et Coble 1979; Knights *et al.* 1995) montrent que la mortalité hivernale peut être attribuable aux conditions physico-chimiques peu favorables persistant alors dans ces milieux (Adelman et Smith 1970; Keefe 1977; Gilbertson 1986). Ces conditions sont souvent reliées à la diminution du taux d'oxygène dissous (Greenbank 1945; Cooper et Washburn 1946; Casselman et Harvey 1975; Barica et Mathias 1979; Mathias et Barica 1980; Magnuson *et al.* 1983; Bodensteiner et Lewis 1992; Knights *et al.* 1995).

Les vidanges des dernières années ont permis dévaluer l'effet de ce type d'aménagement sur la faune ichtyenne et d'identifier leurs principaux inconvénients, comme l'isolement et le confinement (Lepage et Gélinas 1994). Les différentes tentatives d'évacuation du poisson se sont avérées plus ou moins efficaces jusqu'ici lors des vidanges des marais aménagés étudiés (Lepage et Gélinas 1994). Lors de ces tentatives, une portion de la population est évacuée au fleuve, mais entre 30% et 99% des poissons sont retenus prisonniers selon les essais (Gélinas *et al.* 1993; Grondin *et al.* 1994; Lepage et Gélinas 1994). Cette grande variation dans le taux de sortie des poissons dépend de la technique de vidange utilisée et de la vitesse d'écoulement de l'eau. En automne 1994, sur la population estimée à 1 239 112 poissons dans le marais de l'île Dupas, seulement 3% des poissons ont été évacués. C'est donc plus d'un million de poissons qui étaient présents au début de l'hiver dans le marais (Lepage et Gélinas 1995).

Des essais de vidange réalisés au cours de l'été 1996 aux marais de l'île Dupas et de St-Eugène, ont produit des résultats satisfaisants quant aux taux de sortie des poissons (Lepage, 1997, comm. pers.). Néanmoins, même lorsque la vidange évacuait 70% des poissons, plus de 400 000 poissons sont restés prisonniers à l'intérieur de l'aménagement du marais aux Massettes (Gélinas *et al.* 1993). Ces poissons étaient alors forcés de résider dans les marais pour l'hiver et certaines observations confirment qu'on y retrouve des conditions environnementales sévères et des mortalités hivernales (Chabot et Fournier 1986; Dion 1986; Lalancette et Thellen 1992; Macquart *et al.* 1990). Cependant, aucune étude exhaustive n'a jusqu'à ce jour évalué les taux de la mortalité hivernale en marais aménagés ainsi que leurs causes possibles (Grondin 1988).

Il existe déjà plusieurs moyens et méthodes pour améliorer les conditions hivernales des plans d'eau et améliorer les taux de survie. Fast (1994) fait une description exhaustive des moyens de prévention de la mortalité hivernale par aération artificielle. Fike (1979) a réalisé ses travaux de recherche sur l'application de l'oxygène moléculaire. Rasmussen (1960), Lackey et Holmes (1972) et Patriache (1961) présentent des exemples d'utilisation d'air comprimé pour augmenter le taux d'oxygène dissous. Ces méthodes présentent des résultats plus ou moins bons selon les cas (Fast 1994). Également, les essais sont associés à des plans d'eau généralement plus profonds (>2m) que les marais. Il est donc difficile d'appliquer l'une ou l'autre de ces méthodes aux marais aménagés et naturels de la vallée du Saint-Laurent. Lassus *et al.* (1998) ont conclu qu'il est en principe

possible de se servir d'aérateurs actionnés par l'énergie éolienne pour contrer la mortalité hivernale.

L'objectif principal de cette étude consistait donc à évaluer le taux de mortalité hivernale de la faune ichtyenne dans les marais aménagés. Les objectifs spécifiques étaient: (1) déterminer si les causes directes de mortalité sont reliées aux fortes densités dans les marais; (2) déterminer quelles sont les espèces de poissons les plus vulnérables à ces conditions; (3) identifier les classes de tailles de poissons étant les plus vulnérables à ces conditions; et (4) comparer l'environnement général des marais aménagés et des marais naturels durant la période hivernale.

CHAPITRE 1.

Density- and size-dependent winter survival of fishes in natural and managed marshes of the St. Lawrence Valley, Quebec

By F. Audet, M.A. Rodríguez, and R. Fortin

Abstract

We examined the effects of population density and body size on overwinter mortality of fishes in managed freshwater marshes in the St. Lawrence Valley, Québec, a region in which natural and managed marshes are subject to winterkill conditions. Fish of the nine species with highest abundance in the managed marsh were stocked at five density levels (1/3, 1/2, 1, 2, and 3 times their mean natural density) into seven field enclosures and were monitored over a 133 d period in winter. Ice cover in winter reduced the water volume available to fish and facilitated eventual depletion of dissolved oxygen below concentrations required by fish (<1.0 mg/l). Winter mortality was highest for fish of large adult size, such as northern pike *Esox lucius* and yellow perch *Perca flavescens*; mortality was lower for smaller fish with tolerance to winterkill conditions: central mudminnow *Umbra limi*, shiners (mostly *Notropis* spp.), and juvenile brown bullhead *Ameiurus nebulosus*. Mortality rate of brown bullhead increased significantly with density, possibly as a result of increased individual requirements for oxygen (e.g. through density-dependent increase in activity) or of localized reduction of dissolved oxygen concentration at higher fish densities. Mortality rate of brown bullhead also increased significantly with body size, suggesting that in these marshes overwinter survivorship depends more on resistance to hypoxia than on lipid storage capacity.

INTRODUCTION

Small natural lakes and managed marshes may sustain sizable fish populations in summer and fall (Lepage *et al.* 1994). However, overwinter mortality can be high in these systems (Macquart *et al.* 1990). Although the causes of winterkill are well documented in natural lakes of North America (Barica and Mathias 1979; Toney and Coble 1979; Tonn and Paszkowski 1986; Fast 1994), information on the causes of winterkill in natural or managed marshes is sparse (Lepage *et al.* 1994).

Several causes for winterkill in lakes have been forwarded (Adelman and Smith 1970; Gilbertson 1986). Oxygen depletion, facilitated by prolonged periods of heavy snow and ice-cover, is often responsible for winterkill (Greenbank 1945; Cooper and Washburn 1946; Casselman and Harvey 1975; Barica and Mathias 1979; Mathias and Barrica 1980; Magnuson *et al.* 1983; Bodensteiner and Lewis 1992 ; Knights *et al.* 1995). Oxygen depletion occurs when respiratory oxygen consumption and other oxydation processes exceed photosynthetic oxygen production by aquatic plants (Fast 1994). Respiration consumes oxygen that is not replenished because wind mixing and photosynthesis are reduced or impeded by ice and snow cover (Fast 1994). Heavy ice cover can considerably reduce vital space and increase fish density. In marshes, this concentration may induce stress, predation, cannibalism, and competition for limiting resources (Lepage *et al.* 1994). Winter mortality of fish can also result from starvation (Letcher *et al.* 1996).

Fish often cease feeding in winter (Johnson and Evans 1991) and live on energy reserves (Letcher *et al.* 1996). Some species, such as perch *Perca flavescens* and brown bullhead *Ameiurus nebulosus*, lower their metabolism and subsist on lipids and proteins stored in body tissues (Johnson and Evans 1996). Central mudminnow *Umbra limi* shown the ability to forage actively during winter and to digest food relatively rapidly at cold temperature (Chilton *et al.* 1984). Brown bullheads can bury themselves in bottom sediment at low temperature (near freezing) and remain active as long as oxygen is available, but may be killed by freezing (Loeb 1964). Northern pike, yellow perch, and bluegill *Lepomis gibbosus* respond to lowered dissolved oxygen, under winter conditions, by modifying their behaviour (Petrosky and Magnuson 1973). The ability to utilize dissolved oxygen in surface waters during winter hypoxia is common among fishes (Gee *et al.* 1978).

Thick snow-cover over cloudy ice strongly reduces photosynthesis and favours oxygen depletion under the ice (Fast 1994). Woods (1961) concluded that although aeration, as he applied it, was ineffectual, some method of snow removal over the macrophyte beds would have preserved DO levels adequate for fish survival. Nitrification also can contribute to oxygen depletion under winter ice-cover (Knowles and Lean 1987).

Overwinter mortality in fish often is size dependent (Bernard and Fox 1997; Letcher *et al* 1996; Johnson and Evans 1990). One physiological mechanism explaining size-dependent overwinter mortality is based on metabolic allometry. Smaller fish have lower absolute energy stores and relatively higher metabolic rate than larger fish and would thus be expected to have higher mortality rates during winter, when energy stores are metabolized and small fish may not meet metabolic demand (Post and Evans 1989). An alternative physiological mechanism, based on the allometry of oxygen consumption, would yield higher survival in smaller fish because oxygen demand increases with body size. Another variable that could affect overwinter survival is fish density. Density may affect the activity level of overwintering fish, food availability, and thus energy reserves. Fish held at higher density display greater activity, earlier death, and a more rapid rate of lipid loss than those held at low density (Bernard and Fox 1997).

More than 25 fish species use natural and managed marshes of the St. Lawrence River, Quebec, as breeding or feeding sites (Gélinas *et al.* 1993; Grondin *et al.* 1994). The most abundant species are brown bullhead, pumpkinseed, various cyprinids such as the golden shiner *Notemigonus crysoleus* and the spottail shiner *Notropis hudsonis*, yellow perch, northern pike *Esox lucius*, central mudminnow, and black crappie *Pomoxis nigromaculatus* (Picard et Normand 1982). Managed marshes are covered by large expanses of shallow water (<2 m); emergent and submerged vegetation is abundant (>50% cover) (Grondin 1988). These characteristics resemble those in natural lakes and ponds where fish winterkill is common. Fast (1994) reviewed the characteristics of winterkill habitats: they generally are shallow (<4 m) with muck and silt bottoms, and a high percentage (>50%) of their shoreline has dense emergent or submerged vegetation. These factors contribute to high biological and biochemical oxygen demand, which under severe winter conditions reduces oxygen concentrations below those required by fish and other organisms. These severe conditions for fish include (1) early and heavy snows persisting throughout much of winter ice-cover, (2) cold air

temperatures ($<4^{\circ}\text{C}$), (3) thick ice cover ($>30\text{ cm}$), (4) low water level in the marshes ($<2\text{ m}$), (5) lack of thaw or heavy rains during ice-cover which could replenish the oxygen water supply.

In this study we examine the effects of population density and body size on overwinter survivorship of fishes in managed marshes. Fish of the nine species with highest abundance in the marsh were stocked at five density levels into seven field enclosures and were monitored over a 133 d period in winter. The following hypotheses were tested: (1) overwinter survival is higher at low population densities than at high population densities; (2) given that oxygen consumption increases with body size, smaller individuals of a given species will have higher survivorship than larger individuals; survivorship also should be highest among species of small adult size; (3) species with known adaptations to hypoxia (brown bullhead and central mudminnow) will have higher overwinter survival than species without these adaptations (northern pike and yellow perch). We also used experimental enclosures covered with a transparent plastic shelter to test whether reduced snow cover and increased light penetration under the shelter would prevent hypoxia and enhance fish survival.

MATERIALS AND METHODS

Study site

The research was conducted in two natural and two managed marshes in the St. Lawrence Valley, Quebec, Canada (Fig. 1). These sites were selected on the basis of availability of data from previous studies. Experimental enclosures were set in a dyke marsh on Dupas Island in the Berthier-Sorel archipelago ($46^{\circ}07'\text{N}$, $73^{\circ}06'\text{W}$). During its operational period (March to October), this managed marsh has a mean area of 14.7 ha, with water depth generally $<2\text{ m}$. The drainage system comprises 25 parallel channels 1000 m long, 6.5 m wide, and 0.6 m deep (Fig. 2), which drain into a collecting channel (800 m long, 3.9 m wide, and 1.2 m deep). The only connection to the St-Lawrence River is during spring floods. Dyke marshes, commonly used as control structures in the St-Lawrence Valley, allow for impoundment of high water in spring (Grondin 1988). Mature fish move into the marshes during this period, but remain trapped when the spring flood subsides (Dion 1986; Lepage *et al.* 1994). The dyke is designed to evacuate fishes from marshes before the winter. However, currently a high proportion of the fish, generally YOY, remain in the marshes during the winter (Lepage et G elinas 1994). Data on physical and chemical variables were collected in two managed

marshes, Dupas Island and Baie-Lavallière, and in two natural marshes, du Milieu Island and Baie-du-Fevbre.

Effects of population density and body size

The composition of fish communities of the Dupas Island marsh was known from earlier studies (Grondin 1991; Gélinas *et al.*, 1993; Grondin *et al.* 1994; Lepage et Gélinas 1994). Brown bullhead (66% by numbers mostly young-of-the-year, YOY), cyprinids (20%), central mudminnow (5%), pumpkinseed (3%), yellow perch (3%), and northern pike (2%) are the most abundant species (Table 1). Mean fish density (all species combined) is 5 ind/m² (Gélinas *et al.* 1993; Grondin *et al.* 1994; Lepage et Gélinas 1994). To evaluate the effect of fish density on overwinter mortality, fish of the nine most abundant species were held in seven enclosures (18 m² each) placed in the collecting channel of the Dupas Island marsh during the winter of 1995-1996, under five density treatments: 1/3, 1/2, 1, 2, and 3 times the natural population densities (Table 1). Density treatments were allocated randomly to the enclosures. Fish were collected from the marsh or from the St. Lawrence River in September 1995. Enclosures were made of two panels (12 m² each) of commercial netting screen (4 mm mesh), supported by three sections of metal-fence (2 m high) set perpendicular to the channel. The panels allowed for water movement through the enclosures. Extreme density treatments (1/3 and 3 times the natural densities) had two replicates each. Enclosures 1 and 2 were located between channels 2 and 3; enclosures 3 and 4, between channels 8 and 9; and enclosures 5, 6 and 7 between channels 13 and 14 (Fig. 2).

To estimate overwinter growth ($100(\text{final length} / \text{initial length} - 1)$), brown bullhead, yellow perch, and northern pike were marked individually with visible implant (VI) tags (Haw *et al.* 1990), following Wenburg and George (1995). Tags were implanted in the anal fin for brown bullhead and northern pike, and in the lower jaw for yellow perch.

To quantify tag retention, individuals of these three species were transported to the laboratory in a plastic tank containing marsh water and an atmosphere of pure oxygen. In the laboratory, fish were held in a 200-L tank at ambient marsh temperature (9°C) for five days. Tag retention rates were high both in the laboratory and in the managed marsh (Table 2).

Fish were introduced in the enclosures on 4 November 1995. Fish were sampled on 6-8 December 1995, 30-31 January 1996, and 18-19 March 1996 with a seine net (6x1.6 m; 6 mm mesh). The seine net was drawn under ice-cover with a specially-designed cable harness. Three to five draws were made under the ice for each enclosure. Dead fish were counted, identified when possible, and removed from the enclosure. Tagged fish were identified, measured (nearest mm), and weighed (nearest g).

Light penetration experiment

Four enclosures (18 m² each) were placed in the collecting channel of the Dupas Island marsh in the winter of 1996-1997 (Table 3). Two treatment enclosures (T) were covered with transparent polymer-plastic sheets (8x5 m) supported by an A-shaped wood frame (2 m high); the two other enclosures were left uncovered as controls (C). Similar manipulations done in lakes have shown that removal of snow on ice over macrophyte beds can preserve adequate DO levels (Fast 1994). Enclosure 1 was located between channels 2 and 3; enclosure 2 between channels 4 and 5; enclosure 3 between channels 9 and 10; enclosure 4 between channels 13 and 14 (Fig. 2). Fish sampling and tagging were done as in the previous winter.

Fish were collected from the Dupas Island marsh or from the St. Lawrence River in September 1996. To estimate overwinter growth, specimens of brown bullhead, yellow perch, and northern pike were marked individually with VI tags. Fish were placed in the enclosures on 24 September 1996 (Table 4) and were sampled on 16 December, 10-11 February 1997, and 24-25 March 1997.

Winter conditions in managed and natural marshes

Water and air temperature, depth of snow and ice cover, conductivity (YSI 33), DO (YSI 54 A), and pH (Metrohm E 588) were measured nine times each winter, biweekly from October to March. Measurements were made in two managed marshes, Dupas Island (five stations in each winter) and Baie Lavallière (two stations in 1996-1997), and in two natural marshes, du Milieu Island (two stations in both years) and Baie du Fevbre (two stations in 1996-1997).

Data analysis

Absolute abundances and probabilities of capture within the enclosures were calculated with the REMOVAL estimator for closed populations in program CAPTURE (Rexstad and Burham 1991). Probabilities of capture, a measure of the

efficiency of the seining procedure, were generally high and exceeded 0.6 in >85% of trials. The effects of population density and of body size on mortality rate were estimated with multiple regressions in which the dependent variable was the number of individuals (log-transformed to satisfy statistical assumptions) and the independent variables were time (number of days from the onset of the experiment), population density or body size (body length class), and a term for the interaction between time and population density or size. The interaction term quantifies how the slope of the relationship between log-numbers and time (thus, the mortality rate) varies as a function of density or size. The significance of the effects of population density or body size on mortality is judged by the magnitude of the p-value associated with the interaction term. The multiple regression approach also was used to evaluate the effect of treatment (plastic sheet cover vs. uncovered control) on enclosures in the light penetration experiment. Student's t-test for paired samples was used to compare dissolved oxygen concentration between treatments in the light penetration experiment. pH and conductivity in natural and managed marshes were compared with independent samples t-tests. Dissolved oxygen concentration in natural and managed marshes was compared with analysis of covariance (ANCOVA), to adjust for the effect of ice-cover on oxygen concentration.

RESULTS

Density-dependent effects on mortality

All species experienced high overwinter mortality in the 1995-1996 density manipulations (Table 4). Mortality in species other than brown bullhead was too high to allow for estimation of density-dependent effects. For brown bullhead, mortality in the high-density treatments (2X and 3X natural density) was markedly higher than in the low-density treatments (1/3X and 1/2X natural density) (Fig. 3). The interaction term in the multiple regression analysis indicated that mortality rate increased significantly with population density (Table 5).

Effect of body size on winter mortality

Length-frequency distributions for brown bullhead in the enclosures at the Dupas Island marsh changed seasonally (Fig. 4). The relative abundance of larger individuals declined through time as a consequence of the significantly higher mortality rate experienced by those individuals (Table 6). Transition of individuals across size classes did not influence changes in relative abundance of different size classes, because individual growth was negligible during the study (Fig. 8).

Although all species underwent high overwinter mortality (Table 4), the only individuals alive after 133 d were of species of small body size (central mudminnow, shiners, and brown bullhead). Northern pike and pumpkinseed exhibited high mortality after only 33 d (Table 4).

Light penetration experiment

The concentration of dissolved oxygen declined throughout the study period in all experimental enclosures (Fig. 5). The treatment enclosures covered with transparent plastic sheets maintained a significantly higher dissolved oxygen concentration than did the control enclosures (treatment mean = 2.07; control mean = 1.58; paired samples t-test $p = 0.024$, $n = 10$) (Fig. 5). Notwithstanding this difference in dissolved oxygen concentration, mortality rates in the control and treatment enclosures did not differ significantly (time by treatment interaction in multiple regression: $p = 0.64$) (Fig. 6).

Winter environmental conditions in managed and natural marshes

Dissolved oxygen concentration was significantly higher in the natural marshes than in the managed marshes (ANCOVA adjusting for the effect of ice-cover on dissolved oxygen concentration: $p < 0.001$, Figure 8, Table 7). Neither pH (independent samples t-test: $p = 0.959$, $df = 8$) nor conductivity (independent samples t-test: $p = 0.876$, $df = 5$) differed significantly in natural and managed marshes (Table 7).

DISCUSSION

Population density may influence both the rate of overwinter mortality and the extent to which it is size dependent. Bernard and Fox (1997) demonstrated a relation between density-dependent survival and lipid depletion rate. They concluded that fish held at high density displayed greater activity, earlier death, and a more rapid rate of lipid loss than those held at low density. Some other studies have shown no density-related differences in oxygen consumption (Miller *et al.* 1995). Density manipulations showed that in managed marshes in the St-Lawrence River system, brown bullhead mortality increased with population density. For brown bullhead, smaller individuals had higher survivorship than larger individuals; survivorship also was higher among species of small adult size.

Size-related overwinter mortality has been previously demonstrated in pumpkinseeds (Bernard and Fox 1997) and yellow perch (Toneys and Coble 1980; Johnson and Evans 1991; Letcher *et al.* 1996) but not in brown bullhead. The problem of overwinter survival is especially critical for age-0 fish because smaller fish spend their reserves more rapidly than larger fish (Miranda and Hubbard 1994). However, survival is higher when food is available sufficiently for all individuals (Johnson and Evans 1990). For many freshwater fish species including brown bullhead, yellow perch, and northern pike, winter feeding activity is reduced in winter because temperature is low and food is scarce. Miller *et al.* (1995) also showed that small individuals lost lipids at a proportionately faster rate than large individuals over the winter period. If winter mortality depended only on lipid reserves, then small individuals would have higher winter mortality than large individuals, a result contrary to our second hypothesis about the effect of body size on overwinter mortality. The results therefore suggest that in these marshes overwinter survivorship depends more on resistance to hypoxia than on lipid storage capacity.

The enclosure experiments showed that in marshes, overwinter survival is higher for small fish and for species well adapted to hypoxia. Brown bullhead held in enclosures showed significant size-related overwinter mortality. Some species can cope with very low oxygen tensions, especially under low water temperature and a gradual decline in DO. Patriache and Merna (1970) determined the following DO tolerance thresholds; 0.2 to 0.3 mg/l for brown bullhead and golden shiner, 0.3 to 0.4 mg/l for yellow perch, northern pike, and pumpkinseed. Minimum DO requirements under ice-cover probably are very low because cold water temperature and reduced fish activity lower metabolic rate (Fast 1994).

In the present study, brown bullhead, shiners, and central mudminnow had higher overwinter survival than yellow perch, northern pike, and pumpkinseed. Brown bullhead and central mudminnow have specific adaptations to winter conditions. Under low temperatures, brown bullheads bury themselves in bottom sediments to reduce metabolic rate. Cooper and Washburn (1946) concluded that brown bullhead and golden shiner had the best survival rates among the affected warmwater species in their study. Central mudminnows can survive at low DO concentration by using gaseous oxygen in bubbles under ice-cover (Klinger *et al.* 1982; Magnuson *et al.* 1983); they also have successful winter feeding strategies (Chilton *et al.* 1984). Yellow perch, northern pike, and pumpkinseed had the

highest winter mortality rates (100%). These species may respond to lowered dissolved oxygen under winter conditions by modifying their behavior. During winter, a variety of fish species orient to and migrate to habitats with higher dissolved oxygen concentrations (Magnuson *et al.* 1985). For these species, winter survival is not simply a function of their tolerance to hypoxia but also of their ability to locate and move to favorable areas (Petrosky and Magnuson 1973). The restrictions to movement imposed by the enclosures in the present study may have thus reduced the ability of yellow perch, northern pike, and pumpkinseed to avoid overwinter mortality.

Cloudy ice and snow are two factors that can greatly reduce light penetration through ice-cover, which in turn reduces photosynthesis and favours oxygen depletion (Fast 1994). The results of the light penetration experiment show that reducing snow cover can raise dissolved oxygen concentration. However, the small experimental increase in DO concentration (0.49 mg/l) did not suffice to significantly increase fish survivorship.

ACKNOWLEDGEMENTS

We are grateful to R. Dumas, M. Léveillé, J. Leclerc, S. Lepage, L.-M. Soyez and J. Brisebois from le Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec, and Cànards Illimités Canada for field, laboratory work and facilities. We especially thank S.-É. Picard for field assistance and P. Magnan, P. Dumont, A. Aubin, G. Charpentier and A. Fortin for helpful criticism. Financial support was provided by La Fondation de la Faune du Québec.

Table 1. Distribution of species abundance (numbers) under five density treatments in enclosures in the Dupas Island marsh; winter 1995-1996

	Enclosure							Relative abundance (%)
	1	2	3	4	5	6	7	
Initial density (Ind/m ²)	16	2.5	10	1.6	1.6	5	15	
Density ratio ^a	3	1/2	2	1/3	1/3	1	3	
Species								
<i>A. nebulosus</i>	182	31	124	20	20	62	182	66.5
<i>U. limi</i>	31	5	21	3	3	9	30	5.3
<i>L. gibbosus</i>	15	2	10	3	2	5	15	3.4
<i>P. flavescens</i>	7	1	5	1	1	2	7	2.6
<i>E. lucius</i>	5	1	4	1	1	2	5	2.2
Others ^b	62	12	40	8	7	21	60	20.0
TOTAL	302	52	204	36	34	101	299	100.0

a-Treatment density/natural density

b-Golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*), blacknose shiner (*Notropis heterolepis*), emerald shiner (*Notropis atherinoides*), and spottail shiner (*Notropis hudsonius*).

Table 2. Retention rates of visible implanted tags (%) in the laboratory experiment (Lab) and the managed marsh (Field) during the winter of 1995-1996. Tags were applied on day 1.

Species		Number of fish	Mean total length (mm)±SD	Time (days)		
				33	86	133
<i>A. nebulosus</i>	Laboratory	34	53±5	100	97.0	-
	Field	621	79±21	94.7	92.5	85.7
<i>P. flavescens</i>	Laboratory	36	66±7	100	97.2	-
	Field	24	109±11	100	a	a

a- Mortality too high to calculate retention rates

Table 3. Distribution of species abundance (numbers) in two treatment enclosures with increased light penetration (T) and two control enclosures (C) in the Dupas Island marsh; winter 1996-1997.

Enclosure	Enclosures				Relative abundance (%)
Initial density (Ind/m ²)	1 (T)	2 (C)	3 (T)	4 (C)	
Density ratio ^a	1.6	1.6	1.6	1.6	
Species					
<i>A. nebulosus</i>	100	100	100	100	66.5
<i>U. limi</i>	8	8	8	8	5.3
<i>L. gibbosus</i>	5	5	5	5	3.4
<i>P. flavescens</i>	5	5	5	5	2.6
<i>E. lucius</i>	4	4	4	4	2.2
Others ^b	28	28	28	28	20.0
TOTAL	150	150	150	150	100.0

a-Treatment density/natural density

b-Golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*), blacknose shiner (*Notropis heterolepis*), emerald shiner (*Notropis atherinoides*), and spottail shiner (*Notropis hudsonius*).

Table 4. Overall mortality (%; averaged across all density treatments) in the Dupas island marsh; winter of 1995-1996.

Species	Initial number of fish	Mean total length (mm)	Mean weight (g)	Duration of experiment (days)		
				33	86	133
<i>A. nebulosus</i>	621	79.0	7.7	51.0	93.6	98.8
<i>U. limi</i>	102	-	-	58.0	59.4	83.7
<i>L. gibbosus</i>	52	-	19.2	85.8	98.6	100.0
<i>P. flavescens</i>	24	108.9	50.2	59.4	90.7	100.0
<i>E. lucius</i>	19	134.1	-	100.0	100.0	100.0
Others ^a	210	-	-	34.1	71.3	93.4

a-Golden shiner (*Notemigonus crysoleucas*), blacknose shiner (*Notropis heterolepis*), emerald shiner (*Notropis atherinoides*) and spottail shiner (*Notropis hudsonius*).

Table 5. Multiple regression results for the effect of population density on mortality rate of brown bullhead, as indicated by the density by time interaction term (n = 28).

Effect	Coefficient	Std Error	P
Time	-0.027	0.001	<0.00001
Density	0.401	0.049	<0.00001
Time*density	-0.006	0.001	<0.00001

Table 6. Multiple regression results for the effect of body size on mortality rate of brown bullhead, as indicated by the size by time interaction term (n = 20).

Effect	Coefficient	Std Error	P
Time	-3.466	0.541	<0.00034
Density	-2.448	0.541	<0.00001
Time by density	-1.193	0.555	<0.04708

Table 7. Physical and chemical variables in two natural and two managed marshes during the two winters, 1995-1996 and 1996-1997 combined. Mean \pm SD are reported.

	Natural marshes (n=108)	Managed marshes (n=54)
Dissolved oxygen (mg/L)	2.5 \pm 0.7	1.1 \pm 0.2
pH	5.4 \pm 0.6	5.4 \pm 0.3
Conductivity (μ S/cm)	400.0 \pm 49.5	388.1 \pm 80.3

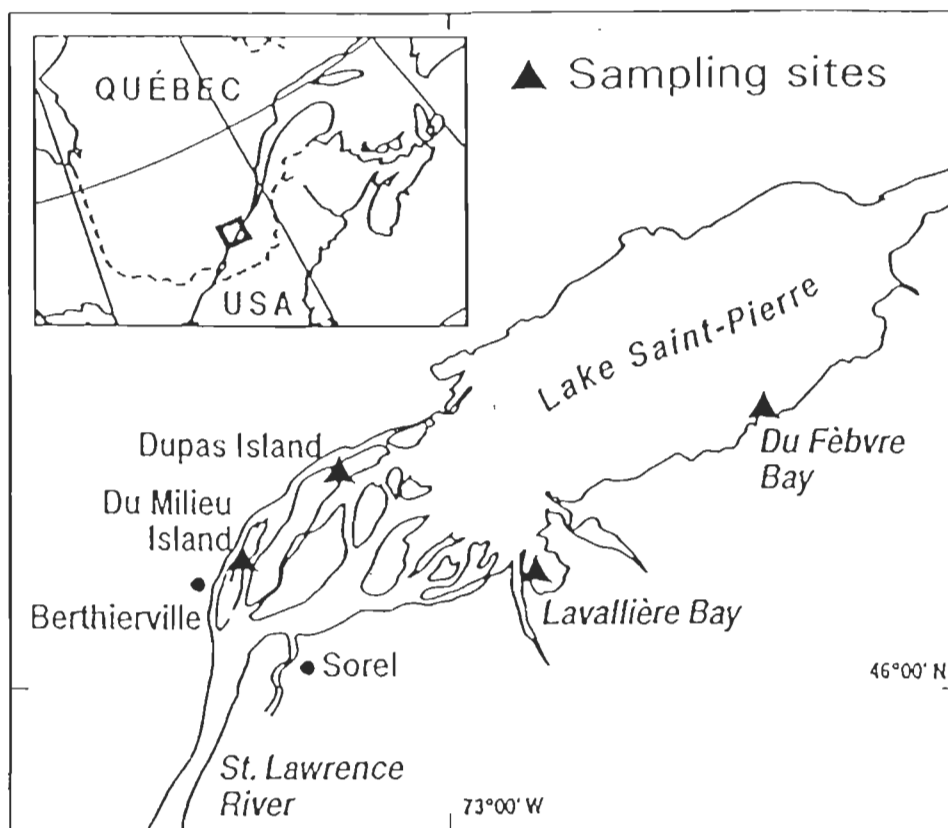


Figure 1. Sampling sites: Dupas Island and Lavallière Bay (managed marshes), and Du Milieu Island and Du-Fèbvre Bay (natural marshes).

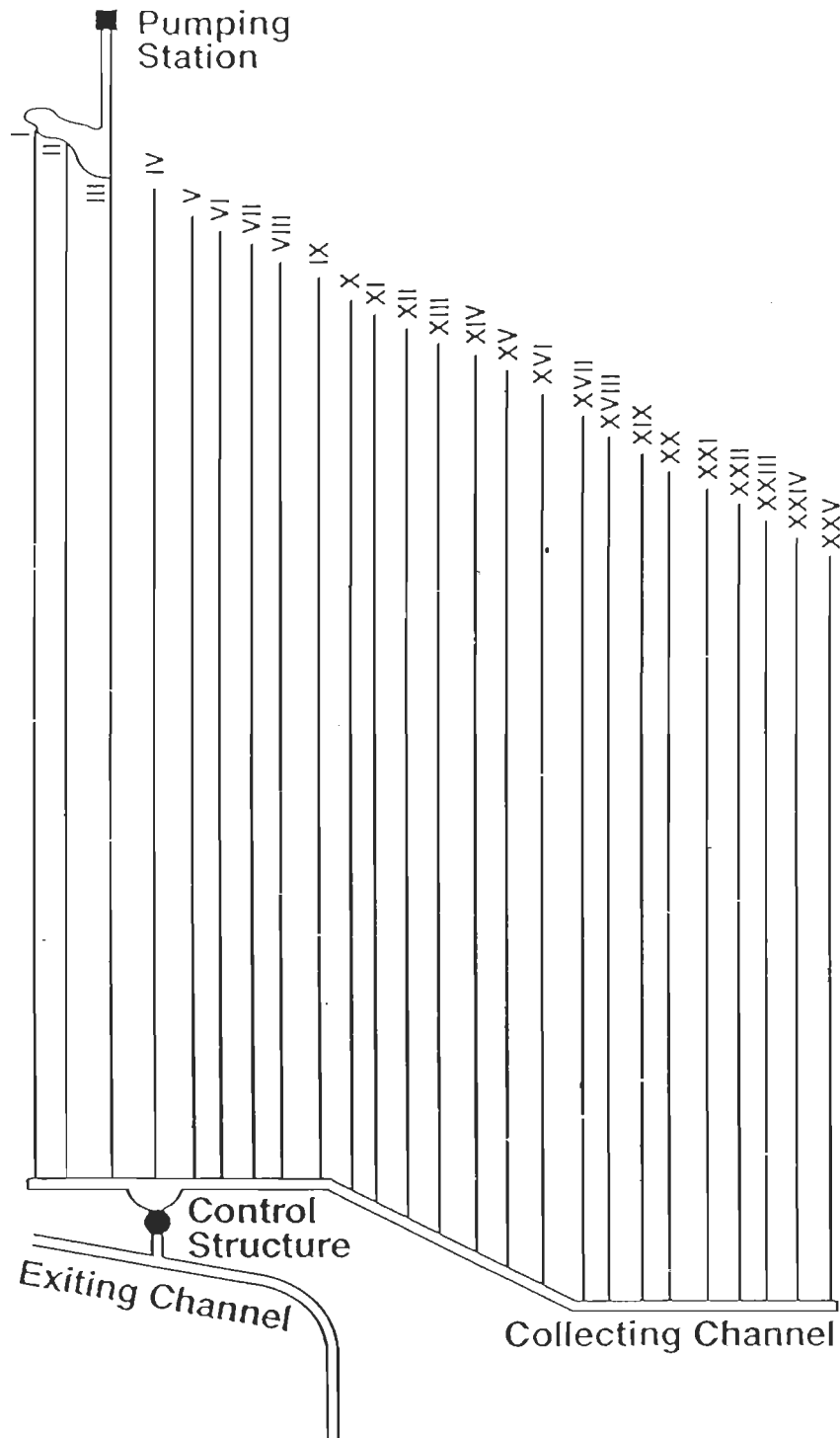


Figure 2. The managed marsh on Dupas Island comprises a series of 25 parallel channels (length=1000 m; width 6.5 m; depth=0.6 m) which run into a main collecting channel. The marsh surface is 14.7 ha.

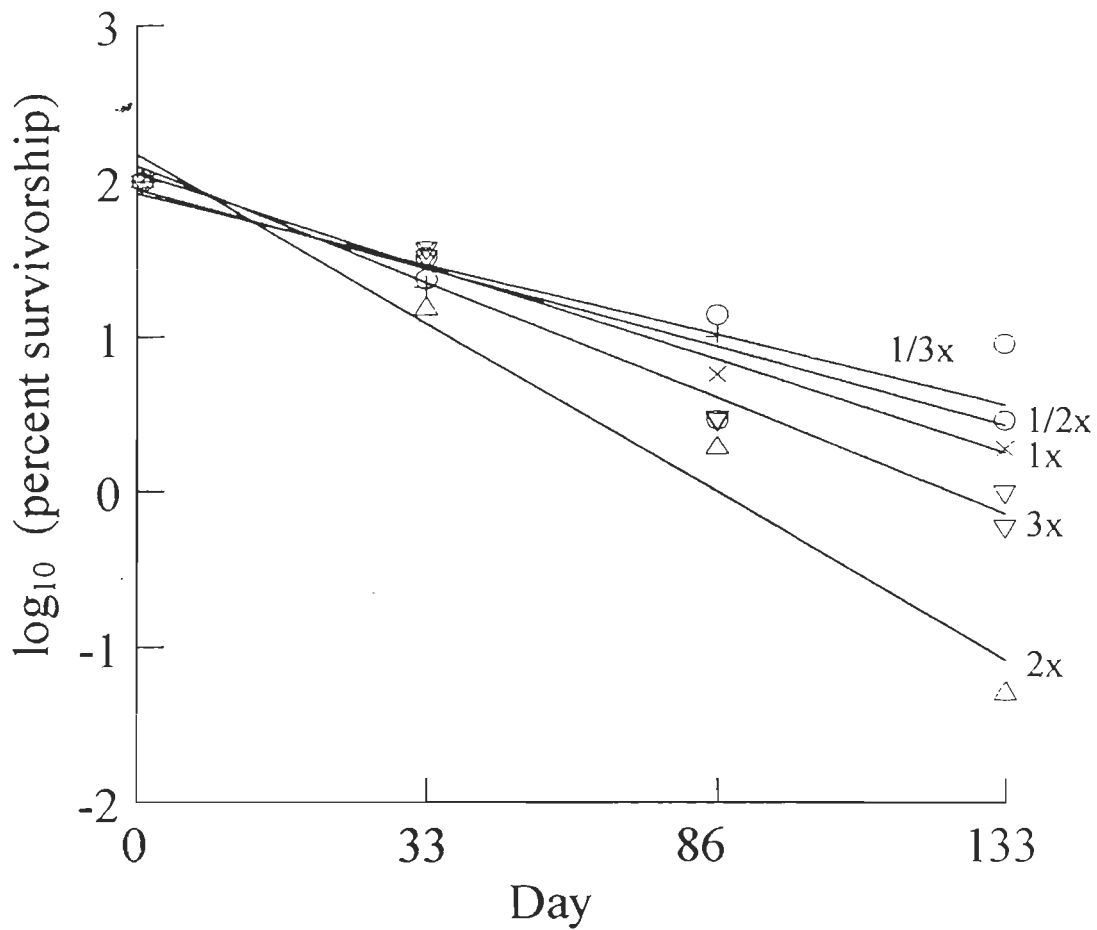


Figure 3. Winter survival in experimental enclosures under five density treatments; winter 1995-1996. Density multipliers are relative to natural density: $\nabla=3x$; $\triangle=2x$; $\times=1x$; $+ =1/2x$; $\circ =1/3x$. Regression lines for each treatment are shown also.

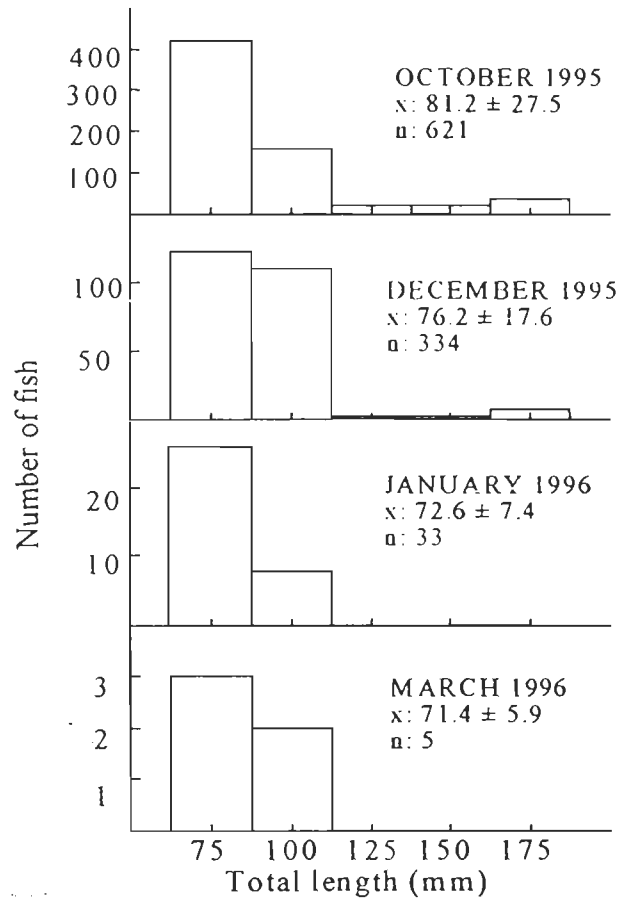


Figure 4. Length frequency distribution of brown bullhead in the Dupas Island enclosures during winter 1995-1996. X: mean total length \pm SD.

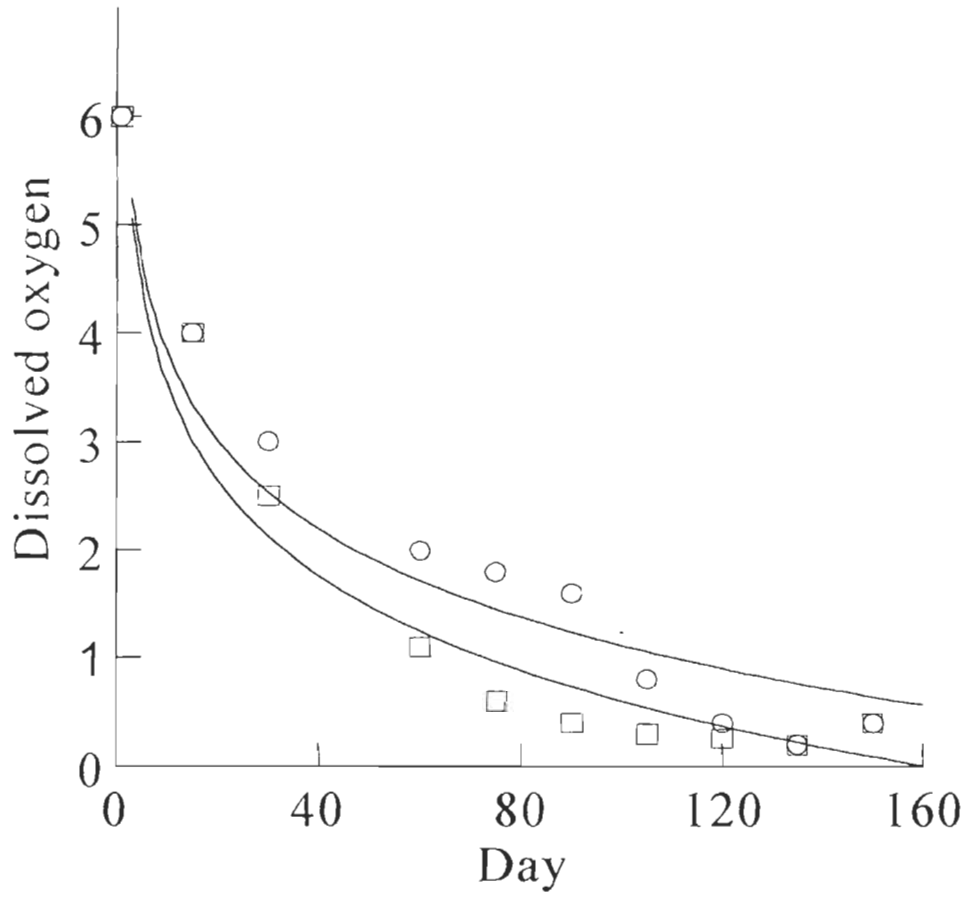


Figure 5. Dissolved oxygen concentration (mg/L) in two enclosures covered with plastic shelter (○) and two uncovered control enclosures (□) in the collecting channel of the Dupas Island marsh: winter 1996-1997. D1= 15 Oct.

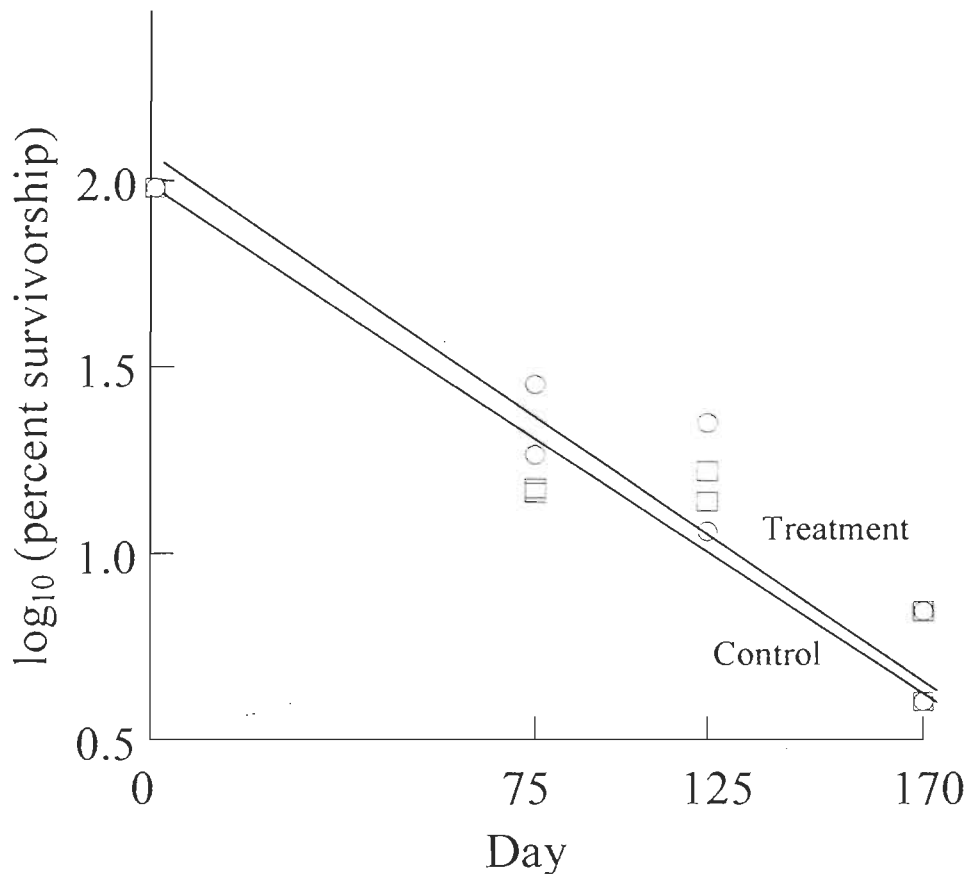


Figure 6. Survivorship of brown bullhead in two enclosures covered with plastic shelter (○) and two uncovered control enclosures (□) in the Dupas Island managed marsh; winter 1996-1997. Separate regression lines are shown for the treatments and the controls. D1=24 September.

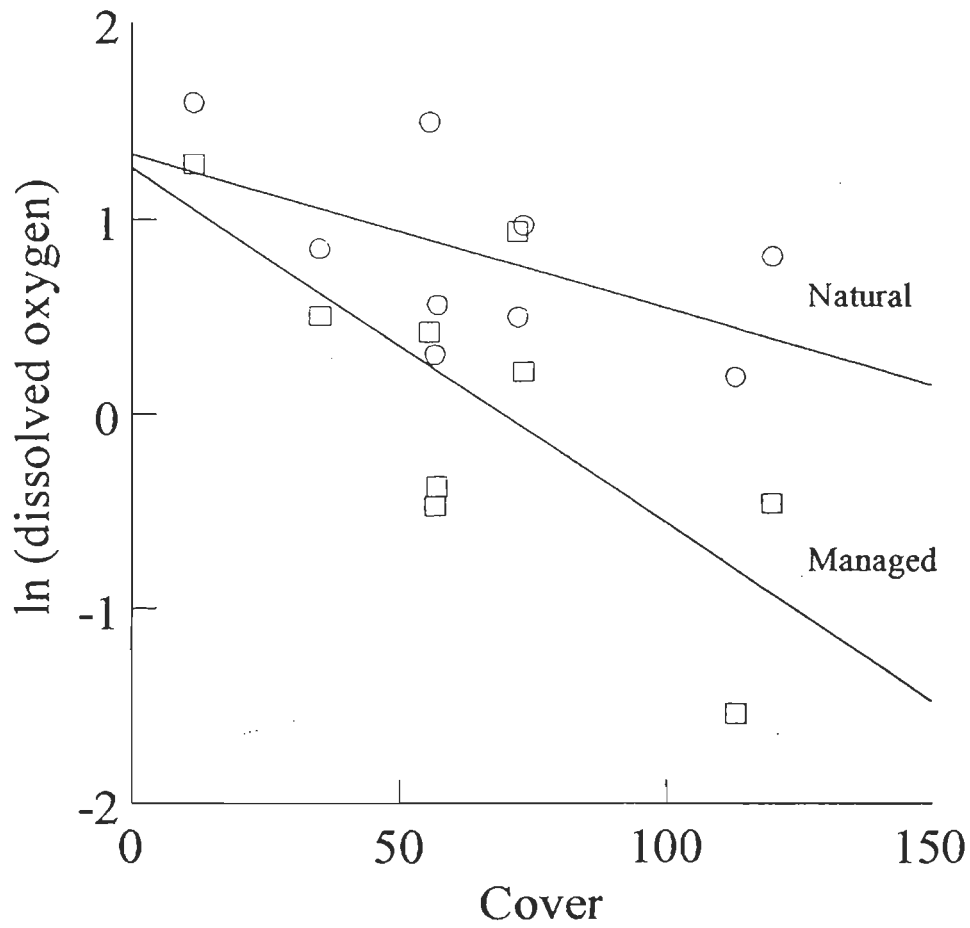


Figure 7. Relationship between mean dissolved oxygen concentration (mg/L) and thickness of the snow and ice cover (cm) in managed (□) and natural (○) marshes for the two winters combined.

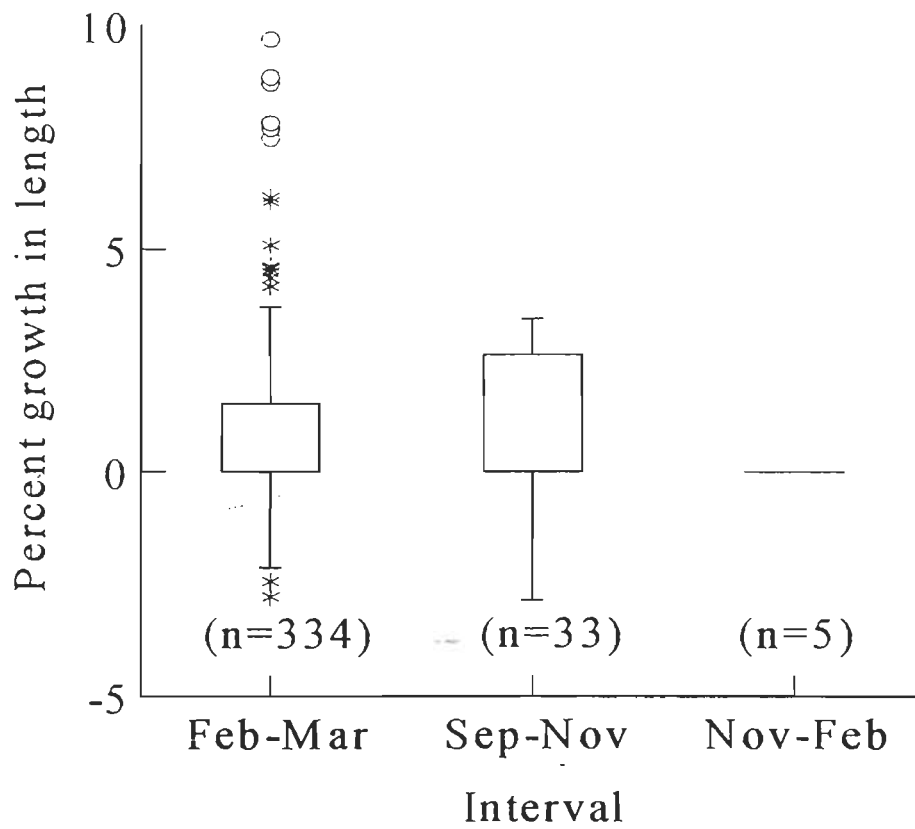


Figure 8. Box plots representing the percent growth in length of brown bullhead by sampling interval; winter of 1995-1996. For all intervals, the median percent growth is zero.

References

- Adelman, I.R. and L.L. Smith. 1970. Effect of hydrogen sulfide on northern pike eggs and sac fry. *Trans. Am. Fish. Soc.* 99:501-509.
- Barica, J. and J.A. Mathias. 1979. Oxygen depletion and winterkill risk in small prairie lakes under extended ice cover. *J. Fish. Res. Board Can.* 36:980-986.
- Bernard, G. and M.G. Fox. 1997. Effets of body size and population density on overwinter survival of age-0 pumpkinseeds. *N. Am. J. Fish. Manage.* 17:581-590.
- Bodensteiner, L.R. and W.M. Lewis. 1992. Role of temperature, dissolved oxygen, and backwaters in the winter survival of freshwater drum (*Aplodinotus grunniens*) in the Mississippi River. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49:173-184.
- Casselman, J.M. and H.H. Harvey. 1975. Selective fish mortality resulting from low winter oxygen. *Vert. Inter. Verein Limnol.* 19: 2418-2429.
- Chilton, G., K.A. Martin and J.H. Gee. 1984. Winter feeding: an adaptative strategy broadening the niche of the central mudminnow, *Umbra limi*. *Env. Biol. Fish.* 10:215-219.
- Cooper, G.P. and G.N. Washburn. 1946. Relation of dissolved oxygen to winter mortality of fish in Michigan lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 76:23-33.
- Dion, B. 1986. Inventaire des espèces de poissons fréquentant le marais Deslaîches et vérification de la mortalité hivernale. Québec, Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune, Hull, 17 pp.
- Fast, A.W. 1994. Winterkill prevention in lakes and ponds using artificial aeration. *Reviews in Fisheries Science*, 2:23-77.
- Fike, R.A. 1979. Winter limnological conditions in a prairie pothole lake and the application of molecular oxygen. Master thesis. South Dakota State University, South Dakota.
- Gee, J.H., R. Tallman and H. Smart. 1978. Reactions of some Great Plains fishes to progressive hypoxia. *Can. J. Zool.* 56:1962-1966.

- Gee, J.H. 1980. Respiratory patterns and antipredator responses in the central mudminnow, *Umbra limi*, a continuous, facultative, air-breathing fish. *Can. J. Zool.* 58 :819-827.
- Gélinas, N., S. Lepage and C. Grondin. 1993. Expérimentation d'une technique de vidange de l'eau dans un marais endigué (marais aux Massettes) en août 1990, afin d'évacuer la communauté ichthyenne restée captive suite au retrait des crues printanière. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 98pp.
- Gilbertson, B. 1986. Winter rescue of juvenile muskellunge from shallow winterkill lakes. *Amer. Fish. Soc. Spec. Publ.* 15:74-78.
- Greenbank, J.T. 1945. Limnological conditions in ice-covered lakes, especially as related to winter kill of fish. *Ecol. Monogr.* 15:344-392.
- Grondin, C. 1988. Bilan des travaux de Canards Illimité et du Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche réalisés dans certains marais du Québec et problématique d'aménagement relative aux espèces fauniques autres que la sauvagine. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 24 pp.
- Grondin, C. 1991. Protocole expérimental pour la vidange des rigoles de l'île Dupas à l'été 1991. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 17 pp.
- Grondin, C., N. Gélinas and S. Lepage. 1994. Utilisation par la faune ichthyenne du réseau de rigoles à l'île Dupas et expérimentation de deux modes d'évacuation du poisson, en 1991. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 163 pp.
- Haw, F., P.K. Bergmen, R.D. Fralick, R.M. Buckley and H.L. Blankenship. 1990. Visible Implanted Fish Tag. *Amer. Fish. Soc. Symp.* 7:311-315.
- Johnson, T.B. and D.O. Evans. 1990. Size-dependent winter mortality of young-of-the-year white perch: climate warming and invasion of the Laurentian Great Lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119:301-313.
- Johnson, T.B. and D.O. Evans. 1991. Behavior, energetics, and associated mortality of young-of-the-year white perch (*Morone americana*) and yellow perch (*Perca flavescens*) under simulated winter conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48:672-680.
- Johnson, T.B. and D.O. Evans. 1996. Temperature constraints on overwinter survival of age-0 white perch. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 125:466-471 .

- Klinger, S.A., J.J. Magnuson and G.W. Gallepp. 1982. Survival mechanisms of central mudminnow (*Umbra limi*), fathead minnow (*Pimephales promelas*) and brook stickleback (*Culaea inconstans*) for low oxygen in winter. *Env. Biol. Fish.* 7:113-120.
- Knights, B.C., B.L. Johnson and M.B. Sandheinrich. 1995. Responses of bluegill and black crappies to dissolved oxygen, temperature and current in backwater lakes of the upper Mississippi River during winter. *N. Am. J. Fish. Manage.* 15:390-399.
- Knowles, R. and D.R.S. Lean. 1987. Nitrification: a significant cause of oxygen depletion under winter ice. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44:743-749.
- Lepage, S. and N. Gélinas. 1994. Technique d'évacuation du poisson expérimentée en septembre 1993, dans un réseau de rigoles et de planches agricoles (île Dupas) aménagé par Canards Illimités Canada. Canards Illimités Canada pour le Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec et le Ministère des Pêches et des Océans du Canada, Québec. 93 pp.
- Lepage, S., N. Gélinas and C. Grondin. 1994. Bilan sur la prise en compte des besoins des autres espèces fauniques lors de la réalisation d'aménagement de Canards Illimités. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 79 pp.
- Letcher, B.H., J.A. Rice and L.B. Crowder. 1996. Size-dependent effects of continuous and intermittent feeding on starvation time and mass loss in starving yellow perch larvae and juveniles. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 125:14-16.
- Loeb, H.A. 1964. Submergence of brown bullheads in bottom sediments. *N. Y. Fish Game J.* 11:119-124.
- Macquart, M., P. Houde and C. Grondin. 1990. Suivi de certains paramètres physico-chimiques et expérimentation de techniques de pêche dans le marais aux Massettes, rivière des Outaouais, au cours de l'hiver 1989. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 23 pp.
- Magnuson, J.J., J.W. Keller, A.L. Annamarie and G.W. Gallepp. 1983. Breathing gas mixtures different from air: an adaptation for survival under the ice of a facultative air breathing fish. *Science.* 220:312-314.

- Magnuson, J.J., A.L. Beckel, K. Mills and S.B. Brandt. 1985. Surviving winter hypoxia: behavioral adaptations of fishes in a northern Wisconsin winterkill lake. *Environ. Biol. Fish.* 14:241-250.
- Mathias, J.A. and J. Barica. 1980. Factors controlling oxygen depletion in ice-covered lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 3:185-194.
- Miller, S.A., E.J. Wagner and T. Bosakowski. 1995. Performance and oxygen consumption of rainbow trout reared at two densities in raceways with oxygen supplementation. *Prog. Fish-Cult.* 57:206-212.
- Miranda, L.E. and W.D. Hubbard. 1994. Length-dependent winter survival and lipid composition of age-0 largemouth bass in Bay Springs Reservoir, Mississippi. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 123:80-87.
- Patriache, M.H. and J.W. Merna. 1970. A resume of winter management of midwestern winterkill lakes. In: *Symposium on the management of midwestern winterkill lakes*. pp. 7-18 (Schneberger, E., ed.) Bethesda, Maryland: Spec. Publ. Amer. Fish. Soc.
- Petrosky, B.R. and J.J. Magnuson. 1973. Behavioral responses of northern pike, yellow perch and bluegill to oxygen concentration under simulated winterkill conditions. *Copeia* 1973:124-133.
- Picard, J. and M. Normand. 1982. La plaine d'inondation du lac St-Pierre. Son utilisation par la faune ichthyenne. Ministère du Loisirs, de la Chasse et de la Pêche, Trois-Rivières. 25 pp.
- Post, J.R., and D.O. Evans. 1989. Experimental evidence of size-dependent predation mortality in juvenile yellow perch. *Can. J. Zool.* 67:521-523.
- Rextad, E. and K. Burnham. 1991. User's guide for interactive program capture. Colorado Cooperative Fish and Wildlife Research Unit. Colorado State University. USA. 29 pp.
- Scott, A.L. and W.A. Rogers. 1980. Histological effects of prolonged sublethal hypoxia on channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *J. Fish Dis.* 3:305-316.
- Toneys, M.L. and D.W. Coble. 1979. Size-related, first winter mortality of freshwater fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 108:415-419.
- Tonn, W.M. and C. Paszkowski. 1986. Size-limited predation, winterkill, and the organisation of *Umbra-Perca* fish assemblages. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43:194-202.

- Wenburg, J.K. and G.W. George. 1995. Placement of visible implant tags in the anal fin of wild coastal cutthroat trout. *N. Amer. J. Fish. Manage.* 15:874-877.
- Woods, D.E. 1961. The effects of compressed air on winter oxygen levels in a fertile southern Minnesota lake. pp. 51-62. *Min. Fish Game Invest., Fish Ser. No.3*, Minnesota Department of Conservation, St.Paul, MN. In: Fast A.W. 1994. Winterkill prevention in lakes and ponds using artificial aeration. *Rev. Fish. Sci.* 2:23-77

CONCLUSIONS ET RECOMMANDATIONS

Les marais aménagés offrent des conditions physico-chimiques qui génèrent un taux de mortalité hivernale supérieur à 95%. La mortalité hivernale en marais est causée principalement par une réduction de la concentration d'oxygène dissous suite à l'accumulation de glace et de neige. Les poissons sont confinés dans des espaces réduits ce qui crée une augmentation des densités, ce qui a pour effet de réduire le taux de survie.

La mortalité hivernale demeure une problématique importante pour la gestion de la faune ichtyenne. Cette étude suggère que l'analyse de cette problématique en marais et en lac doit être faite distinctement. Bien que la mortalité hivernale des marais aménagés s'explique principalement par l'anoxie hivernale, la très grande variabilité des milieux (profondeur, apport d'eau, végétation, type de substrat) et des aménagements (digue, structure de contrôle, pompage) force des analyses spécifiques pour chaque marais.

En marais, les espèces les mieux adaptées à l'anoxie (ombre de vase) ou ayant un métabolisme réduit (barbotte brune, espèces et poissons de petites tailles) affichent une capacité de survie faible mais supérieure aux autres. En marais, les géniteurs sont donc plus vulnérables que les juvéniles. Finalement, pour une même accumulation de glace et de neige, les marais naturels possèdent des concentrations en oxygène dissous supérieures à celles observées en marais aménagés.

Il existe déjà plusieurs moyens et méthodes pour améliorer les conditions hivernales des plans d'eau et améliorer les taux de survie des poissons. L'aération artificielle, l'application de l'oxygène moléculaire, l'injection d'air comprimé pour augmenter le taux d'oxygène dissous ont déjà été utilisés afin d'améliorer la survie hivernale des poissons. Ces méthodes présentent des résultats plus ou moins bons selon les cas. Également, ces essais sont associés à des plans d'eau généralement plus profonds (>2m) que les marais. Il est donc difficile de pouvoir appliquer l'une ou l'autre de ces méthodes aux marais aménagés et naturels de la vallée du Saint-Laurent. Néanmoins, un essai d'oxygénation en marais (éolienne) pourrait certainement favoriser la survie hivernale et ce, à de faibles coûts.

Recommandations:

- 1- Miser sur l'efficacité des vidanges printanières et automnales afin de diminuer les densités de poissons prisonniers dans les marais. Tous les marais aménagés devraient avoir une structure de contrôle et une vidange automnale.
- 2- Revoir le design des structures de contrôle afin de maximiser les vidanges automnales avant l'hiver.
- 3- Creuser des fosses (bassins de rétention) plus profondes (>2m) afin que les poissons qui passent l'hiver dans le marais puissent avoir une zone où la densité des populations ne serait pas un facteur si limitant et où les taux en oxygène dissous seraient plus élevés.
- 4- Pour les futurs aménagements, favoriser toutes les possibilités d'apport d'eau permanent ou intermittent afin d'augmenter l'arrivée d'eau oxygénée. Pour les marais déjà construits, favoriser les détournements de rigoles et ruisseaux pour faire pénétrer de l'eau oxygénée durant l'hiver.
- 5- Réévaluer les modalités de gestion des marais aménagés (ex. : exclure les poissons des aménagements sans apport d'eau autre que les précipitations et sans structures de contrôle).
- 6- Étendre le suivi physico-chimique à plusieurs autres marais pour identifier de façon plus précise les conditions limitantes pour les poissons.
- 7- Un projet pilote d'un essai d'oxygénation éolienne d'un marais durant la période hivernale pourrait être effectué.

BIBLIOGRAPHIE

- Adelman, I.R. and L.L. Smith. 1970. Effect of hydrogen sulfide on northern pike eggs and sac fry. *Trans. Am. Fish. Soc.* 99:501-509.
- Barica, J. and J.A. Mathias. 1979. Oxygen depletion and winterkill risk in small prairie lakes under extended ice cover. *J. Fish. Res. Board Can.* 36:980-986.
- Bennett, G.W. 1970. Management of lakes and ponds. Van Nostrand Reinhold, Second edition. Malabar, Florida. 375 pp.
- Bernard, G. and M.G. Fox. 1997. Effects of body size and population density on overwinter survival of age-0 pumpkinseeds. *N. Am. J. Fish. Manage.* 17:581-590.
- Bodensteiner, L.R. and W.M. Lewis. 1992. Role of temperature, dissolved oxygen, and backwaters in the winter survival of freshwater drum (*Aplodinotus grunniens*) in the Mississippi River. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 49:173-184.
- Bonn, E.W. and B.J. Follis. 1967. Effects of hydrogen sulfide on channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *Trans. Amer. Fish. Soc.* 96:31-37.
- Casselman, J.M. and H.H. Harvey. 1975. Selective fish mortality resulting from low winter oxygen. *Vert. Inter. Verein Limnol.* 19: 2418-2429.
- Chabot, J. and H. Fournier. 1986. Évaluation des impacts sur la faune ichtyenne provoqués par les aménagements réalisés principalement en faveur de la sauvagine au Marais Thurso et recommandations. Québec, Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune, Hull. 42 pp.
- Chamie, J.P.M. and C.J. Richardson. 1978. Decomposition in northern wetlands. *Freshwater wetlands, ecological processes and management potential.* Academic Press. New York. pp. 115-130.
- Cooper, G.P. and G.N. Washburn. 1946. Relation of dissolved oxygen to winter mortality of fish in Michigan lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 76:23-33.

- Crawshaw, L.I. 1984. Low-temperature dormancy in fish. *Am. J. Physiol.* 246:479-486.
- Desjardins, G. and G. Thellen. 1980. Dosage d'oxygène dissous dans la baie Noire Ouest, rivière des Outaouais, durant l'hiver 1978-1979. Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche du Québec, Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune, Hull. 15 pp.
- Dion, B. 1986. Inventaire des espèces de poissons fréquentant le marais Deslaîches et vérification de la mortalité hivernale. Québec, Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune, Hull, 17 pp.
- Dumont, P., J. Leclerc, J. Brisebois, M. Henri and G. Roy. 1989. Inventaire, en période estivale, de la faune ichthyenne d'un marais récemment aménagé pour la sauvagine: la baie Lavallière. Québec, Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche, Service de l'aménagement et de l'exploitation de la faune, Montréal, 56 pp.
- Fast, A.W. 1994. Winterkill prevention in lakes and ponds using artificial aeration. *Reviews in Fisheries Science.* 2:23-77.
- Fike, R.A. 1979. Winter limnological conditions in a prairie pothole lake and the application of molecular oxygen. Master's thesis. South Dakota State University, South Dakota.
- Gee, J.H., R. Tallman and H. Smart. 1978. Reactions of some Great Plains fishes to progressive hypoxia. *Can. J. Zool.* 56:1962-1966.
- Gee, J.H. 1980. Respiratory patterns and antipredator responses in the central mudminnow, *Umbra limi*, a continuous, facultative, air-breathing fish. *Can. J. Zool.* 58 :819-827.
- Gélinas, N., S. Lepage and C. Grondin. 1993. Expérimentation d'une technique de vidange de l'eau dans un marais endigué (marais aux Massettes) en août 1990, afin d'évacuer la communauté ichthyenne restée captive suite au retrait des crues printanière. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 98 pp.
- Gilbertson, B. 1986. Winter rescue of juvenile muskellunge from shallow winterkill lakes. *Amer. Fish. Soc. Spec. Publ.* 15:74-78.

- Greenbank, J.T. 1945. Limnological conditions in ice-covered lakes, especially as related to winter kill of fish. *Ecol. Monogr.* 15:344-392.
- Grondin, C. 1988. Bilan des travaux de Canards Illimité et du Ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche réalisés dans certains marais du Québec et problématique d'aménagement relative aux espèces fauniques autres que la sauvagine. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 24 pp.
- Grondin, C. 1991. Protocole expérimental pour la vidange des rigoles de l'île Dupas à l'été 1991. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 17 pp.
- Grondin, C., N. Gélinas and S. Lepage. 1994. Utilisation par la faune ichtyenne du réseau de rigoles à l'île Dupas et expérimentation de deux modes d'évacuation du poisson, en 1991. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 163 pp.
- Jackson, B.M. and D.C. Lasenby. 1982. A method for predicting winter oxygen profiles in ice-covered Ontario lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39:1267-1272.
- Johnson, T.B. and D.O. Evans. 1990. Size-dependent winter mortality of young-of-the-year white perch: climate warming and invasion of the Laurentian Great Lakes. *Trans. Am. Fish. Soc.* 119:301-313.
- Johnson, T.B. and D.O. Evans. 1991. Behavior, energetics, and associated mortality of young-of-the-year white perch (*Morone americana*) and yellow perch (*Perca flavescens*) under simulated winter conditions. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48:672-680.
- Johnson, T.B. and D.O. Evans. 1996. Temperature constraints on overwinter survival of age-0 white perch. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 125:466-471.
- Keast, A. 1985. Growth responses of the brown bullhead (*Ictalurus nebulosus*) to temperature. *Can. J. Zool.* 63:1510-1515.
- Keefe, W.P.T. 1977. Winter fish kill in the Point Pelee marsh. *Ressource et conservation. Parcs Nationaux Canada.* 9 pp.

- Klinger, S.A., J.J. Magnuson and G.W. Gallepp. 1982. Survival mechanisms of central mudminnow (*Umbra limi*), fathead minnow (*Pimephales promelas*) and brook stickleback (*Culaea inconstans*) for low oxygen in winter. *Env. Biol. Fish.* 7:113-120.
- Knights, B.C., B.L. Johnson and M.B. Sandheinrich. 1995. Responses of bluegill and black crappies to dissolved oxygen, temperature and current in backwater lakes of the upper Mississippi River during winter. *N. Am. J. Fish. Manage.* 15:390-399.
- Knowles, R. and D.R.S. Lean. 1987. Nitrification: a significant cause of oxygen depletion under winter ice. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 44:743-749.
- Lackey, R.T. and D.W. Holmes. 1972. Evaluation of two methods of aeration to prevent winterkill. *Prog. Fish-Cult.* 34:175-178.
- Lalancette, M. and G. Thellen. 1992. Comparaison de la mortalité de poissons au cours de l'hivers 1987-1988 dans les baies aménagées et non aménagées pour la faune en bordure de la rive Nord de la rivière au Outaouais entre Hull et Montébello. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche, Direction régionale de l'outaouais, Hull. 22 pp.
- Lassus, C., Y. Lemay, A. Pelletier and C. Banville. 1998. Expérimentation d'une éolienne pour l'aération artificielle des lacs affectés par la mortalité hivernale. Université du Québec à Rimouski et Ministère de l'environnement de la faune du Québec. Rapport présenté à la Fondation de la Faune du Québec. 31 pp.
- Lepage, S. 1992. Évaluation de la faune ichthyenne dans le marais aux Massettes, au printemps 1992. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 22 pp.
- Lepage, S. and N. Gélinas. 1994. Technique d'évacuation du poisson expérimentée en septembre 1993, dans un réseau de rigoles et de planches agricoles (île Dupas) aménagé par Canards Illimités Canada. Canards Illimités Canada pour le Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec et le Ministère des Pêches et des Océans du Canada, Québec. 93 pp.

- Lepage, S., N. Gélinas and C. Grondin. 1994. Bilan sur la prise en compte des besoins des autres espèces fauniques lors de la réalisation d'aménagement de Canards Illimités. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 79 pp.
- Lepage, S. and N. Gélinas. 1995. Technique d'évacuation du poisson expérimentée en septembre 1994, dans le réseau de rigoles et de planches agricoles (île Dupas) réaménagé à l'été 1994 par Canards Illimité Canada. Canards Illimités Canada (région de Québec) pour le Ministère de l'Environnement et de la Faune du Québec et le Ministère des Pêches et des Océans du Canada, Québec. 67 pp.
- Letcher, B.H., J.A. Rice and L.B. Crowder. 1996. Size-dependent effects of continuous and intermittent feeding on starvation time and mass loss in starving yellow perch larvae and juveniles. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 125:14-16.
- Loeb, H.A. 1964. Submergence of brown bullheads in bottom sediments. *N. Y. Fish Game J.* 11:119-124.
- Macquart, M., P. Houde and C. Grondin. 1990. Suivi de certains paramètres physico-chimiques et expérimentation de techniques de pêche dans le marais aux Massettes, rivière des Outaouais, au cours de l'hiver 1989. Ministère du Loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 23 pp.
- Magnuson, J.J., J.W. Keller, A.L. Annamarie and G.W. Gallepp. 1983. Breathing gas mixtures different from air: an adaptation for survival under the ice of a facultative air breathing fish. *Science.* 220:312-314.
- Magnuson, J.J., A.L. Beckel, K. Mills and S.B. Brandt. 1985. Surviving winter hypoxia: behavioral adaptations of fishes in a northern Wisconsin winterkill lake. *Environ. Biol. Fish.* 14:241-250.
- Mathias, J.A. and J. Barica. 1980. Factors controlling oxygen depletion in ice-covered lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 3:185-194.
- Patriache, M.H. 1961. Air-induced winter circulation of two shallow Michigan lakes. *J. Wild. Manage.* 25:282-289.

- Patriache, M.H. and J.W. Merna. 1970. A resume of winter management of midwestern winterkill lakes. *In*: Symposium on the management of midwestern winterkill lakes. pp. 7-18 (Schneberger, E., ed.) Bethesda, Maryland: Spec. Publ. Amer. Fish. Soc.
- Pépin, S., A. Tremblay and C. Grondin. 1990. Évaluation de techniques de pêches expérimentales en milieux humides, inventaire ichtyologique et caractérisation des habitats dans le marais aux Massettes (région de l'Outaouais). Ministère du loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada. 43 pp.
- Pépin, S., D. Dubé and C. Grondin. 1991. Utilisation d'un marais aménagé pour la sauvagine et d'un marais naturel par la faune ichtyenne de la rivière Outaouais. Ministère du loisir, de la chasse et de la pêche du Québec et Canards Illimité Canada, Québec. 156 pp.
- Petrosky, B.R. and J.J. Magnuson. 1973. Behavioral responses of northern pike, yellow perch and bluegill to oxygen concentration under simulated winterkill conditions. *Copeia* 1973:124-133.
- Picard, J. and M. Normand. 1982. La plaine d'inondation du lac St-Pierre. Son utilisation par la faune ichtyenne. Ministère du loisirs, de la Chasse et de la Pêche, Trois-Rivières. 25 pp.
- Rasmussen, D.H. 1960. Preventing a winterkill by use of compressed-air system. *Prog. Fish-Cul.* 22:185-187
- Sandström, O., E. Neuman and G. Thoresson. 1995. Effects of temperature on life history variables in perch. *J. Fish Biol.* 47: 652-670.
- Scidmore, W.J. 1957. An investigation of carbon dioxide, ammonia, and hydrogen sulphide as factors contributing to fish kills in ice-covered lakes. *Prog. Fish-Cult.* 19:124-127
- Scott, A.L. and W.A. Rogers. 1980. Histological effects of prolonged sublethal hypoxia on channel catfish (*Ictalurus punctatus*). *J. Fish Dis.* 3:305-316.
- Toneys, M.L. and D.W. Coble. 1979. Size-related, first winter mortality of freshwater fishes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 108:415-419.

Tonn, W.M. and C. Paszkowski. 1986. Size-limited predation, winterkill, and the organisation of *Umbra-Perca* fish assemblages. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43:194-202.

Wetzel, R.G. 1983. Limnology. Saunders, Philadelphia. 767 pp.