

TABLE DES MATIÈRES

| | |
|---|------------|
| REMERCIEMENTS | ii |
| AVANT-PROPOS..... | iii |
| RÉSUMÉ..... | iv |
| CHAPITRE I | |
| RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE | 1 |
| 1.1 Mise en contexte..... | 1 |
| 1.2 Bilan énergétique..... | 2 |
| 1.3 Approche isotopique..... | 4 |
| 1.4 Compétition | 6 |
| CHAPITRE II | |
| EFFICACITÉ BIOÉNERGÉTIQUE DE L'OMBLE DE FONTAINE (<i>SALVELINUS FONTINALIS</i>) ENSEMENCÉ RÉVÉLÉE PAR LA DYNAMIQUE ISOTOPIQUE..... | 8 |
| Résumé..... | 9 |
| Introduction..... | 10 |
| Méthodes..... | 12 |
| Sites d'étude | 12 |
| Échantillonnage | 12 |
| Préparation des échantillons et analyses..... | 13 |
| Analyses isotopiques | 14 |
| Analyses quantitatives | 15 |
| Résultats | 16 |
| Contenus stomacaux | 16 |
| Analyses isotopiques | 17 |
| Discussion | 18 |
| Remerciements..... | 22 |
| Références..... | 23 |
| Légendes des figures..... | 30 |

| | |
|--|-----------|
| CHAPITRE III | |
| CONCLUSION..... | 39 |
| 3.1 Contribution scientifique de l'étude | 39 |
| 3.2 Perspective future | 40 |
| RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES..... | 41 |

CHAPITRE I

RÉTROSPECTIVE DE LA LITTÉRATURE

1.1 Mise en contexte

L'ensemencement de poissons est une pratique courante utilisée dans beaucoup de pays à des fins de conservation des populations et d'augmentation de la production des pêcheries pour la ressource alimentaire ou encore la pêche sportive (Marie *et al.*, 2010). Les ensemencements sont en constante croissance à l'échelle mondiale. Une fois ensemencée, l'acclimatation des poissons à leur nouvel environnement reste problématique (Waples et Hendry, 2008). En effet, ceux-ci devront faire face à certaines conditions environnementales et biotiques qu'ils ne rencontraient pas en bassin d'élevage. Les principales modifications du milieu sont la disponibilité de la nourriture, la compétition ou encore les changements de conditions physiques du milieu. Ces facteurs peuvent avoir un impact sur la performance du poisson dans son nouveau milieu (voir Weber et Fausch, 2003). C'est pourquoi l'élaboration d'un modèle pouvant mesurer l'efficacité bioénergétique du poisson dans son milieu d'ensemencement pourrait être utile.

Nous avons choisi pour cette étude l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), une espèce très répandue dans le Bouclier canadien puisque c'est l'espèce la plus exploitée par la pêche sportive au Québec (Masse, 2010). Cependant, pour pallier à une demande trop grande pour la productivité naturelle des plans d'eau, chaque année des ensemencements sont effectués, ce qui génère des retombées économiques importantes pour les pourvoiries, réserves fauniques, zecs (zones d'exploitation contrôlées) ou encore les associations de pêche (MRNF, 2008). En 2011, plus de 580 tonnes d'ombles de fontaine ont ainsi été ensemencées au Québec (Morin, 2012). Pour que cet ensemencement atteigne ses buts, il faut que les pêcheurs aient une bonne expérience de pêche, en nombre de captures et en taille. La qualité de la pêche est donc directement

liée à la capacité du poisson à s'adapter à son nouveau milieu tout en restant actifs et en gardant une croissance relativement importante (Biro *et al.*, 2004; Rennie *et al.*, 2005; Cooke *et al.*, 2007).

Cependant, les ensemencements entraînent des modifications sur le comportement des poissons. De fortes densités d'individus en pisciculture induiraient un comportement plus agressif par rapport aux populations indigènes de la même espèce (Blanchet *et al.*, 2008). Le niveau d'activité du poisson peut aussi changer en fonction de la nourriture disponible, la présence de compétiteurs et des conditions environnementales comme l'oxygène ou la température. On peut alors se demander quel est l'impact des ensemencements sur les transferts d'énergie reliés à l'activité du poisson et l'assimilation de la nourriture. Ainsi, dresser le bilan énergétique des poissons élevés en pisciculture permettrait d'évaluer l'efficacité des ensemencements en termes de croissance et de vulnérabilité à la capture.

1.2 Bilan énergétique

Un bilan énergétique dresse le budget de l'énergie entrée et de l'énergie dépensée. Ainsi, un poisson utilise les ressources alimentaires ingérées de différentes façons. Suite à l'assimilation de ces ressources, les poissons vont pouvoir acheminer cette énergie vers la croissance. Par ailleurs, le fonctionnement des processus biologiques tels que le déplacement, la recherche de nourriture et les comportements liés à la reproduction entraînent un coût énergétique qui va se définir par le coût métabolique (Kerr, 1971). Les ressources non assimilées ou transformées en déchets seront rejetées sous forme de perte fécale ou perte d'urée (Trudel et Rasmussen, 2001). Dans la littérature, l'approche bioénergétique a été formalisée sous forme de simples bilans massiques prenant en compte la croissance, l'activité et le taux d'ingestion des poissons (Trudel et Rasmussen, 2006; Carleton et Martínez del Rio, 2010). Kitchell et ses collaborateurs (1977) précisent qu'il y a croissance quand l'énergie consommée par les poissons excède l'énergie perdue par la respiration, la production de déchets, la nage et d'autres activités. Cependant ces variables restent difficiles à évaluer dans le milieu

naturel. Certains auteurs ont pu examiner les bilans énergétiques d'une même espèce s'alimentant différemment dans lacs distincts avec un degré de piscivorie nuancé. Par exemple, Pazzia et ses collaborateurs (2002) ont voulu comparer les bilans énergétiques des touladis (*Salvelinus namaycush*) piscivores et non piscivores. Les touladis piscivores étaient plus gros et avaient un taux de croissance plus élevé que les touladis non piscivores. Ces derniers consommaient par contre deux à trois fois plus de nourriture, mais les coûts métaboliques reliés à l'ingestion étaient plus élevés et leurs taux d'anabolisme beaucoup plus faibles que chez les piscivores. Ce phénomène est lié au coût de recherche de nourriture qui augmente plus rapidement avec la taille du corps chez les poissons consommant des petites proies tel que le zooplancton ou le benthos, ce qui diminue ainsi l'efficacité de croissance (Kerr, 1971).

Une autre étude (Trudel *et al.*, 2001) a comparé les budgets énergétiques de deux phénotypes de corégones (*Coregonus clupeaformis*): les nains et les normaux. Bien que les corégones nains consomment 40 à 50 % de nourriture en plus que les corégones normaux, leur taux et leur efficacité de croissance sont plus faibles. De plus, ils atteignent leur maturité plus vite et ont une durée de vie plus courte que les normaux. Les auteurs suggèrent que les corégones nains allouent une plus grande proportion de leur énergie à leur métabolisme pour la recherche de nourriture ou encore pour la maturation des gonades (Trudel *et al.*, 2001). Ces deux exemples montrent que l'activité, et donc l'efficacité de la croissance, joue un rôle non négligeable dans le bilan énergétique des poissons. Cette composante bioénergétique semble être importante pour évaluer la performance des poissons en milieu lacustre.

La performance générale peut être mesurée par différentes approches telles que la croissance brute ou encore l'efficacité de croissance. Dans la croissance brute, seul le gain de masse est pris en compte et contrairement à l'efficacité de croissance, cette mesure donne peu d'informations sur la performance d'un poisson comme le démontrent les études de Pazzia *et al.*, 2002 et Trudel *et al.*, 2001. Ainsi l'efficacité de croissance prend en compte la quantité de nourriture assimilée par rapport à la croissance à la croissance effectuée (Ward *et al.*, 2010).

1.3 Approche isotopique

L'efficacité de croissance peut être évaluée grâce à de simples mesures d'accroissement en masse et de changements isotopiques observés chez l'omble de fontaine élevé en pisciculture, puis introduit dans les lacs. En effet, les ombles de pisciculture présentent un signal isotopique distinct (lié à leur source de nourriture d'origine marine) de celui observé chez les ombles des lacs naturels (Tableau 1.1). L'intérêt de l'utilisation des isotopes stables pour notre étude est de pouvoir déterminer l'activité d'un poisson en utilisant le taux de renouvellement isotopique, c'est-à-dire le changement graduel de la signature isotopique des ombles ensemencés au cours du temps qui finira par atteindre celle des ombles déjà présents dans le lac. La figure 1.1 montre bien comment un changement d'habitat peut entraîner un changement de signal isotopique, ce qui reflète le taux d'assimilation de la nourriture (Hobson, 1999).

Tableau 1.1

Ratios isotopiques moyen (écart-type) de l'omble de fontaine dans les lacs naturels de la Réserve Mastigouche (Bouclier canadien) et à la pisciculture Tellier et filles dans l'Estrie (même pisciculture que dans le projet)
Tiré de Caron (2003) et Cabana (comm. pers.)

| Variable | Lacs naturels | Pisciculture (LT = 20 cm) |
|-----------------------|--------------------------|------------------------------|
| $\delta^{13}\text{C}$ | -29,8 ₁ (1,4) | -19,2 (0,2) |
| $\delta^{15}\text{N}$ | 6,0 ₁ (0,6) | 9,8 (0,1) |

Note : Abréviations : LT : Longueur totale.

De plus, l'approche isotopique présente un autre intérêt grâce au calcul du taux de renouvellement isotopique on peut mesurer la vitesse de remplacement des tissus avec ou sans croissance (Fry et Arnold, 1982). Ainsi le taux de renouvellement isotopique diffère selon les tissus considérés (Johnson *et al.*, 2002; Logan *et al.*, 2006). Par exemple, Perga et Gerdeaux (2005) ont noté que la composition isotopique du muscle des corégones était similaire à celle des proies consommées au cours du

printemps et de l'été alors que le foie incorpore les changements tout au long de l'année puisque son renouvellement catabolique est plus important que celui du muscle. Les tissus avec un renouvellement protéique élevé comme le foie incorporent les nouveaux ratios isotopiques de l'alimentation plus rapidement que les tissus de structure comme les muscles et les os (Carleton et Martínez del Rio, 2010). Le foie présente donc un taux de renouvellement plus rapide que le muscle (Logan *et al.*, 2006).

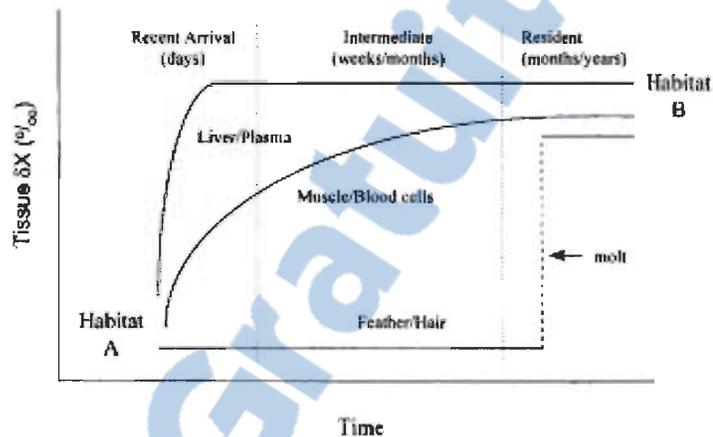


Figure 1.1 Représentation de l'évolution des valeurs des isotopes stables (X) que l'on devrait observer quand un organisme se déplace hypothétiquement entre deux habitats (Habitat A vs Habitat B) qui sont isotopiquement distincts.

En contrastant les valeurs des isotopes stables dans les tissus, on peut estimer la durée de séjour d'un individu dans l'habitat B ainsi que le taux de renouvellement des tissus (Tirée de Hobson, 1999).

Dans notre cas, le changement de diète correspond à un changement d'habitat, de la pisciculture au milieu lacustre. La figure 1.1 montre bien qu'un changement d'habitat peut entraîner un changement de signal isotopique avec des taux de renouvellement isotopique variant d'un tissu à l'autre. Le foie est alors utilisé pour suivre les changements d'habitat de courte durée contrairement au muscle qui détermine le changement sur un plus long terme (Hobson, 1999). Le taux de renouvellement isotopique dans les tissus d'un organisme permet ainsi d'estimer les liens temporels entre les ratios isotopiques d'un organisme et son alimentation (Sakano *et al.*, 2005). L'approche multitissulaire permet ainsi de donner une réponse rapide sur la mesure du

catabolisme des différents tissus ce qui permet ainsi d'identifier les changements de nourriture à différentes échelles de temps (Reich *et al.*, 2008).

1.4 Compétition

Dans notre étude, on suppose que les six lacs choisis diffèrent en termes de compétition, ce qui peut avoir un effet sur l'efficacité de croissance des poissons introduits (Vijayan et Leatherland, 1988; Foss *et al.*, 2002). Plusieurs chercheurs ont étudié les impacts de la compétition sur l'omble de fontaine par le meunier noir (*Catostomus commersoni*) ou le mulot à cornes (*Semotilus atromaculatus*) qui ont été introduits accidentellement comme appâts par des pêcheurs dans des lacs d'ombles de fontaine du Québec (Scott et Crossman, 1974). Lachance et Magnan (1990 a et b) ont montré que l'omble de fontaine changeait de niche écologique, passant de la consommation d'invertébrés benthiques à la zooplanktivorie en présence du mulot à cornes et du meunier noir. Cela entraîne ainsi une baisse du rendement annuel moyen des ombles de fontaine dans les lacs sympatriques. L'impact de la compétition sur l'omble de fontaine semble être un facteur important influençant son rendement bioénergétique. L'intensité d'interactions entre ces espèces varie en fonction de la taille des ombles, mais aussi et surtout en fonction de la ressource alimentaire disponible dans le milieu (Tremblay et Magnan, 1991). Enfin, Brodeur et ses collaborateurs (2001) se sont intéressés aux impacts du meunier noir sur des populations d'ombles de fontaine dans les lacs où les meuniers noirs ont été retirés de façon massive. Les résultats montrent que le retrait de meuniers noirs entraîne une augmentation de la croissance des individus que ce soit des ombles ou des meuniers noirs, ce qui est probablement lié à une compétition moins grande et une augmentation de la ressource en nourriture. L'omble de fontaine et le meunier montrent alors des réponses compensatoires suite à l'intensité de ces retraits massifs (Brodeur *et al.*, 2001). Toutes ces études montrent donc que la présence du meunier noir a un impact important sur l'omble de fontaine puisqu'il entraîne un changement de niche écologique de cette espèce. La présence de compétition intra- et interspécifique dans les lacs semble ainsi modifier la croissance des individus, bien que les composantes bioénergétiques (taux d'anabolisme, efficacité énergétique)

de ces réponses ne soient pas connues. L'objectif principal de la présente étude est d'utiliser l'approche de la dynamique isotopique afin d'estimer les taux d'anabolisme et l'efficacité de croissance des ombles de fontaine de pisciculture exposés à un gradient de compétition suite à leur ensemencement dans des lacs naturels.

CHAPITRE II

EFFICACITÉ BIOÉNERGÉTIQUE DE L'OMBLE DE FONTAINE (*SALVELINUS FONTINALIS*) ENSEMENCÉ RÉVÉLÉE PAR LA DYNAMIQUE ISOTOPIQUE

Manuscrit en attente de soumission à la revue scientifique

Ecological Applications

Adeline **Hérault**¹, Gilbert **Cabana**¹ et Marco A. **Rodríguez**¹

¹ Centre de recherche sur les interactions bassins versants - écosystèmes aquatiques (RIVE) et Groupe de recherche interuniversitaire en limnologie et en environnement aquatique (GRIL), Université du Québec à Trois-Rivières, C.P. 500, Trois-Rivières, Québec G9A 5H7, Canada

Auteur de correspondance :

Gilbert Cabana

E-mail: gilbert.cabana@uqtr.ca; (819) 376-5011, ext. 3366

Adeline **Hérault**, Gilbert **Cabana** et Marco A. **Rodríguez**

Département des sciences de l'environnement, Université du Québec à Trois-Rivières, 3351, boul. des Forges, C.P. 500, Trois-Rivières, Québec G9A 5H7, Canada.

Résumé

L'ensemencement d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) est utilisé à des fins de conservation des populations et d'augmentation de la production des pêcheries dans l'Est canadien. Ces objectifs sont intimement liés à la bioénergétique des poissons comme la croissance et l'activité (taux de capture). Le développement d'une méthode qui permet de mieux comprendre les transferts d'énergie et la performance des poissons introduits dans le milieu naturel afin d'optimiser les stratégies d'ensemencement. L'efficacité de croissance est une variable physiologique et écologique clef. Nous testons l'hypothèse que l'efficacité de croissance peut être mesurée par le changement isotopique par dilution de croissance dans le muscle et le foie. Cette approche est basée sur l'observation des poissons de pisciculture, nourris à la moulée à base de farine de poissons marins ($\delta^{13}\text{C} = -19 \text{‰}$), dont la signature isotopique est très différente des poissons natifs vivant dans des lacs oligotrophes ($\delta^{13}\text{C} = -32 \text{‰}$). Nous avons suivi la diminution isotopique des poissons pendant six mois dans six lacs du Bouclier canadien (Québec). L'abondance de meuniers noirs, l'alimentation benthique et les compétiteurs de l'omble de fontaine affectent la croissance de l'omble et influenceraient aussi l'efficacité de croissance. Les résultats montrent que la bioénergétique de l'omble est grandement influencée par la compétition et que le taux de renouvellement isotopique mesuré par la dynamique isotopique est plus faible chez les ombles des lacs dominés par les meuniers que dans les lacs qui ne présentent pas de compétition. Tandis que l'efficacité de croissance varie entre les lacs mais aucun lien direct avec le gradient de compétition n'a pu être établi.

Mots-clés : catabolisme, croissance, isotopes stables, modèle de bioénergétique, renouvellement isotopique

Introduction

Les isotopes stables de carbone, d'azote et de soufre représentent un outil couramment utilisé en écologie pour comprendre les liens dans la chaîne alimentaire, notamment la position trophique des consommateurs. Le signal isotopique d'un organisme reflète directement la composition isotopique de sa diète, puisqu'il est en équilibre avec sa source de nourriture (De Niro et Epstein, 1978; Hesslein *et al.*, 1993; Frazer *et al.*, 1997; MacAvoy, 2001; Maruyama, 2001; Hobson et Clark, 1992; Bearhop *et al.*, 2002). Il peut cependant y avoir un déséquilibre lorsque la composition isotopique de la source de nourriture change. Le signal isotopique du consommateur changera alors pour être de nouveau en équilibre avec sa source de nourriture, suite au renouvellement isotopique après un laps de temps suffisant (Woodland *et al.*, 2011, 2012). Le taux de renouvellement isotopique peut être représenté par la somme du taux de croissance et du taux de catabolisme (Fry et Arnold, 1982; Hesslein *et al.*, 1993; Carleton et Martínez del Rio, 2010). Ce taux de renouvellement représente aussi le taux d'anabolisme ou assimilation totale. Les multiples facteurs qui influencent ces paramètres clés interviennent donc dans les variations du taux de renouvellement isotopique des tissus. Par exemple, le catabolisme inclut des termes liés au métabolisme de base, à l'action dynamique spécifique et aux coûts métaboliques nécessaires à l'activité et la reproduction (Kitchell *et al.*, 1977). Le taux de renouvellement isotopique peut être estimé dans des expériences de changement de diète en utilisant des sources de nourriture ayant des ratios isotopiques distincts (Maruyama *et al.*, 2001, Carleton et Martínez del Rio, 2010). Ces expériences sont conduites en laboratoire où le contrôle de la nourriture est plus facile à évaluer. La majorité de ces expériences ont porté sur des organismes chez qui la croissance rapide est la cause principale du changement isotopique (Herzka, 2005, mais voir aussi Tarboush *et al.*, 2006). Des bilans de masse bioénergétiques utilisant des traceurs radioactifs (Trudel *et al.*, 2000; Tucker et Rasmussen, 1999) suggèrent que l'activité dans le milieu naturel peut être une composante importante du catabolisme, atteignant jusqu'à quatre fois le métabolisme de base chez les espèces les plus actives. Chez les insectes, qui ont un taux de croissance très élevé, le catabolisme constitue une faible proportion du taux d'anabolisme (Frazer *et al.*, 1997), tandis que chez les oiseaux et mammifères, cette proportion est beaucoup plus

élevée (Tieszen *et al.*, 1983, Hobson et Clark, 1992). Ainsi chez la souris adulte la croissance ne représente que 10 % de l'incorporation isotopique (MacAvoy *et al.*, 2005). Chez un ectotherme à croissance rapide comme la tortue adulte, la croissance peut expliquer entre 26 et 100 % des variations du taux d'assimilation (Reich *et al.*, 2008). Cela suggère que le changement isotopique peut être très variable dans le milieu naturel en raison de la contribution des variables de croissance et de catabolisme qui à leur tour reflètent les conditions écologiques du milieu comme la taille et la disponibilité des proies. Le taux de renouvellement isotopique nous donne des informations sur les transferts d'énergie chez les organismes.

Le développement d'une méthode quantitative pour mesurer la performance des poissons introduits en déterminant leur taux d'assimilation de la nourriture dans le milieu naturel permettrait d'optimiser les stratégies d'ensemencement. Ici, nous testons l'hypothèse que l'efficacité de croissance peut être mesurée par le changement isotopique dans le muscle et le foie par dilution de croissance. Cette approche est basée sur l'observation des poissons de pisciculture, nourris à la moulée à base de farine de poissons marins ($\delta^{13}\text{C} = -19\text{‰}$; Caron, 2003), dont la signature isotopique est très différente des poissons natifs vivant dans des lacs oligotrophes ($\delta^{13}\text{C} = -32\text{‰}$; Caron, 2003). Nous avons suivi, à l'aide d'un modèle de changement isotopique, la diminution isotopique des ombles de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) ensemencés dans six lacs du Bouclier canadien (Québec) ainsi que leur proie. Nos objectifs étaient de : 1) déterminer, par le biais des changements isotopiques, comment le taux d'anabolisme variaient entre les lacs chez des ombles de tailles semblables, 2) déterminer, par le biais des changements isotopiques, comment l'efficacité de croissance variaient entre les lacs chez des ombles de tailles semblables et mettre ces variations en lien avec les caractéristiques écologiques des lacs telles que la compétition et 3) déterminer les différences de signatures isotopiques entre le foie et le muscles.

Méthodes

Sites d'étude

L'étude a été réalisée du printemps à l'automne 2012 dans six lacs du Bouclier canadien (climat tempéré froid) situés dans la Réserve Faunique de Portneuf, Québec, Canada (47°0'N, 72°10'O; Figure 1). Ces petits lacs (surface de 2-18 ha) sont relativement peu profonds (profondeur maximale de 5-18 m; Tableau 1) et subissent donc une stratification en été (Fee *et al.*, 1996). Les lacs Samson, Stein et Boswell sont oxiques avec une zone hypoxique (< 3 mg O₂/L) inférieure à 45 % de la colonne d'eau, tandis que les lacs Massiat, Perdrix et Génétot présentent une zone hypoxique comprenant entre 58 % et 81 % de la colonne d'eau (Tableau 1). Les lacs contiennent des populations d'ombles de fontaine vivants en allopatrie (seule espèce de poisson présente) ainsi qu'en sympatrie avec plusieurs espèces compétitrices (Magnan, 1988; Tableau 2). L'omble de fontaine est en allopatrie dans les lacs Perdrix et Samson et en sympatrie dans les quatre autres lacs, où on retrouve du meunier noir, de la ouitouche et des ménés en différentes proportions (Tableau 2). La présence du meunier noir dans le lac Stein est cependant très importante (174 poissons par jour-trappe), tandis que le lac Massiat montre une présence importante en ménés (263 poissons par jour-trappe) et le lac Génétot est utilisé par des ménés (mulet perlé, méné de lac et mulet à cornes), meuniers noirs et rouge (271 poissons par jour-trappe). Au lac Boswell l'omble de fontaine est en sympatrie avec six autres espèces (37 poissons par jour-trappe). Les populations d'omble de fontaine de ces lacs sont exploitées par la pêche sportive.

Échantillonnage

Au jour 1 (9 mai 2012), 7000 ombles de fontaine provenant de la pisciculture Tellier et filles dans l'Estrie ont été marqués par ablation partielle de la nageoire adipeuse (Thomson et Blackenship, 1997; Vander Haegen *et al.*, 2005) puisensemencés dans les six lacs (Tableau 2). Des ombles marqués et non-marqués ainsi que d'autres espèces de poissons ont été capturés lors des campagnes de terrain mensuelles en juin, juillet, août et octobre 2012. La capture des poissons a été effectuée à l'aide de

bourrolles pour les poissons-fourrage (mulets à cornes (*Semotilus atromaculatus*), mulets perlé (*Margariscus margarita*) et méné de lac (*Couesius plumbeus*), de lancer léger, de deux filets maillants monofilaments de grandeur de mailles de 1 po étiré d'une longueur de 25 m et de deux filets maillants expérimentaux multi-filaments de grandeur de mailles de 3/8 à 3,5 po étiré d'une longueur de 50 et de trois trappes Alaska (longueur des ailes : 15 m) pour les autres espèces de poissons. Chaque poisson a alors été euthanasié à l'eugénol (2 mL d'essence de clou de girofle + 8 mL d'alcool 95 % pour 12 L d'eau), pris en photo, pesé (± 1 g) et mesuré (longueur totale; ± 1 mm). Dans l'ensemble du document, les ombles marqués dont la nageoire adipeuse a été sectionnée seront appelés : « omblesensemencés », les ombles déjà présents avant notre ensemencement qui ont une nageoire adipeuse non sectionnée sont appelés : « omblesrésidents » et les ombles sacrifiés à la pisciculture seront les ombles témoins. Les ombles résidents peuvent être issus de la pisciculture, étant ensemencés au printemps 2011 ou avant, ou être de souche indigène. À chaque campagne, la collecte de zooplancton a été réalisée à la station la plus profonde sur la colonne d'eau de 8 m de profondeur pour les lacs ayant une profondeur supérieure à 8m ou à 1 m des sédiments jusqu'à la surface pour les lacs ayant une profondeur inférieure à 8m à l'aide d'un filet Wisconsin (30 cm de diamètre; maille 80 μ m). Les invertébrés benthiques ont été échantillonnés à l'aide d'un troubleau en zone littorale (< 1 m).

Préparation des échantillons et analyses

Les échantillons de zooplancton et d'invertébrés ont été stockés à 4 °C durant au plus trois jours avant d'être filtrés (63 μ m) ou triés, puis congelés à -18 °C. Les invertébrés benthiques ont été identifiés à la famille. Ils ont alors été séchés dans une étuve à 60 °C pendant 72 h dans des fioles en verre. Les échantillons de muscles et de foie des poissons ($1,5 \pm 0,5$ g) destinés aux analyses isotopiques ont été séchés dans des fioles en verre à l'étuve à 60 °C pendant au moins 72 h. Tous les échantillons ont été alors broyés en une fine poudre homogène à l'aide d'un mortier et d'un pilon, les instruments ont été nettoyés à l'alcool et à l'eau distillée entre chaque échantillon. Les contenus stomacaux des ombles ont été classés selon neuf catégories : invertébrés

terrestres (IT), invertébrés aquatiques (IL), petits poissons (PP), chaoboridae (CH), zooplancton (ZO), lombricidae (AN), bivalves (BI), débris végétaux (VEG) et autres (AU). Ces contenus ont été pesés ($\pm 0,01$ g) après avoir séchés à l'étuve pendant 72 h à 60 °C.

Analyses isotopiques

Une partie des échantillons destinés aux analyses isotopiques ont été traités au laboratoire SINLAB à l'Université du Nouveau-Brunswick avec des échantillons de 0,4 mg ($\pm 0,02$) encapsulés dans des capsules en étain (4 × 6 mm). Les échantillons ont été brûlés à haute température et analysés avec un spectromètre de masse Finnigan Mat Delta Plus à flux continu (ISOMASS Scientist Inc., Calgary, Alberta) connecté au Costech ECS 4010 Elemental Analyser (Costech Analytical, USA). L'autre partie des échantillons (1 mg; $\pm 0,2$) a été analysée au Laboratoire d'analyse en écologie aquatique et sédimentologie de l'Université du Québec de Trois-Rivières à l'aide d'un spectromètre de masse Thermo Scientific modèle Delta V Plus Isotope Ratio MS (ISOMASS Scientist Incorporation, Calgary, Alberta). Les abondances relatives des isotopes stables sont exprimées selon la notation δ relative à un standard en partie par millier (‰) :

$$\delta X = \left[\frac{R_{\text{échantillon}}}{R_{\text{standard}}} - 1 \right] \cdot 1000$$

où X correspond à ^{13}C ou ^{15}N et R correspond au ratio $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ et $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ (Peterson et Fry, 1987). Les valeurs de R_{standard} sont basées sur un standard international (USGS40) et d'autres standards internes provenant de muscles de poissons incluant la fourchette de valeurs isotopiques des échantillons analysés afin d'ajuster et valider les résultats obtenus. La précision des appareils de mesure (SINLAB et Laboratoire d'analyse de l'UQTR) est respectivement de 0,04 ‰ et 0,06 ‰ pour le carbone et de 0,15‰ et 0,08 ‰ pour l'azote, calculée à partir de l'écart-type des différents standards utilisés.

Analyses quantitatives

L'analyse multidimensionnelle non-métrique (« non-metric multidimensional scaling » ou NMDS; Kruskal, 1964; Mather, 1976) a été utilisée pour ordonner les contenus stomacaux en fonction des différentes catégories de proies décrites plus haut et ensuite comparer les régimes alimentaires des ombles des différents lacs. Cette technique permet ainsi de représenter un échantillon dans un espace d'ordination à faible dimension (Whittaker, 1987).

Après un changement de nourriture, le changement isotopique peut-être exprimé par une fonction exponentielle négative, où l'exposant est la somme du changement isotopique porté par la croissance et le catabolisme (Fry et Arnold, 1982; Hesslein *et al.*, 1993) :

$$\delta_t = \delta_\infty - (\delta_\infty - \delta_0)e^{-(k_c+k_g)t}$$

où δ_t , δ_∞ et δ_0 sont respectivement les valeurs isotopiques au temps t , à la fin de la croissance asymptotique et au temps initial de l'expérience. k_g représente le taux de croissance relatif et k_c est le catabolisme. Le taux d'anabolisme ou taux de renouvellement isotopique λ , est la somme de la croissance et du catabolisme ($\lambda=k_g+k_c$; Fry et Arnold, 1982; Hesslein *et al.*, 1993; Wolf *et al.*, 2009).

Le modèle de changement isotopique découle de celui de Hesslein *et al.*, 1993 :

$$\mu_C = C_\infty + (C_0 - C_\infty)e^{-(k_g+k_c)t}$$

et prend en compte quatre sources de données : (1) C_0 , le $\delta^{13}\text{C}$ initial au temps de l'ensemencement des poissons, qui est commun à tous les lacs $t=0$, (2) μ_C , les trajectoires temporelles des $\delta^{13}\text{C}$ des poissons ensemencés (3) C_∞ , le $\delta^{13}\text{C}$ des poissons résidents du lac qui varient aussi selon les lacs et (4) k_g , croissance nette du tissu analysé (foie ou muscle). Toutes ces sources de données ont été intégrées en une seule analyse dans un modèle mixte hiérarchique monté dans un cadre bayésien qui tient pleinement compte de l'incertitude des données.

Le taux de croissance net se détermine par l'équation suivante :

$$k_g = \frac{\log w - \log w_0}{t}$$

où w représente la masse (g) du tissu utilisé à un temps t donné (jours) et w_0 , la masse (g) du tissu utilisé au temps initial (jour = 0). Ce modèle a été implémenté à l'aide du logiciel R (R Development Core Team 2005; version 3.0), couplé au logiciel JAGS (version 3.4.0) par le biais du module « rags » (Plummer and Stukalov 2006; version 3.13). Cette approche permet d'avoir une représentation fiable de la variabilité inter- et intra-lac, d'intégrer l'ensemble des données dans une seule et même analyse et ainsi d'avoir des estimations des paramètres plus précises. Le taux de changement isotopique du $\delta^{13}\text{C}$ était alors estimé par le modèle à l'aide de 190 échantillons de foie (193 pour le muscle), dont 11 ombles provenant directement de la pisciculture, 138 d'ombles ensemencés (139 pour le muscle) et 41 d'ombles résidents des lacs (43 pour le muscle). L'ajustement global du modèle a été évalué à l'aide des corrélations linéaires entre les valeurs de $\delta^{13}\text{C}$ prédites et observées. Le temps de demi-vie du $\delta^{13}\text{C}$ suite au changement de diète a été formulé suivant Tieszen *et al.*, 1983 :

$$T_{\alpha/100} = \frac{\ln(1-\alpha/100)}{-k_g + k_c}$$

où $\alpha = 50$.

Résultats

Contenus stomacaux

Pour ces analyses, 249 des 295 ombles de fontaine capturés dans les lacs ont été conservés, les autres avaient un estomac vide. L'axe 1 de la NMDS (« non-metric multidimensional scaling ») permet de représenter les contenus stomacaux les uns par rapport aux autres. Dans la partie positive de l'axe, nous avons les insectes littoraux et terrestres, débris végétaux, bivalves et chaoboridae (Figure 2). Dans la partie négative, on retrouve les petits poissons, le zooplancton, les lombricidae et les autres items.

L'axe 2 sépare les items situés dans cet espace d'ordination en trois groupes. En effet, les poissons ont une valeur négative, puis le zooplancton, chaoboridae, insectes littoraux et terrestres ont des valeurs toujours négatives, mais proches de zéro et dans un dernier groupe les débris végétaux, lombricidae, bivalves et autres items non identifiés ont typiquement des valeurs positives. De plus, l'axe 1 de la NMDS permet aussi d'ordonner les lacs entre eux (Figure 2). En effet, du plus négatif au plus positif, nous avons les lacs Stein, Génétot et Boswell où le meunier noir est présent puis les lacs Massiat, Perdrix et Samson où il est absent. Ces résultats montrent que la présence du meunier noir dans ces lacs est en lien avec un changement d'alimentation des ombles (Figure 2). En allopatrie, il y a une orientation alimentaire vers les insectes benthiques tandis que lorsqu'il y a présence de cyprinidés ou de catostomidés, et particulièrement de meuniers, les ombles s'alimentent plus de zooplancton.

Analyses isotopiques

Au temps $t = 0$, la valeur isotopique moyenne des poissons de pisciculture, nourris avec une alimentation d'origine marine est de $-21,2\text{‰}$ pour les échantillons de foie. Les valeurs isotopiques du foie des poissons résidents (présents avant l'ensemencement de mai 2012) sont plus négatives et varient de -25‰ à -34‰ selon les lacs. Les données estimées par le modèle sont corrélées aux données observées pour le foie mesuré avec une pente de 1,00, une ordonnée à l'origine de $-0,02$ et R^2 de 0,79. De plus, le modèle permet de tracer la trajectoire de changement isotopique des ombles ensemencés pour chacun des lacs pour le foie et le muscle (Figures 4 et 5). Le taux de croissance spécifique et l'anabolisme estimés par nos modèles sont fortement reliés entre eux pour le foie (Figure 6). Cette pente représente l'efficacité de croissance c'est-à-dire k_g/λ de 0,56, donc pour 1,77 g de nourriture assimilée, une prise en masse de 1 g est nécessaire.

Les proies (cyprins, invertébrés et zooplancton) ont des ratios isotopiques en carbone et en azote plus faibles que les ombles de fontaine (Figure 3). Le zooplancton présente des valeurs isotopiques très négatives en carbone inférieures à -35‰ et en

azote autour de 6 ‰. Pour des valeurs autour de -32 ‰ en carbone, nous observons, en ordre croissant en $\delta^{15}\text{N}$: les invertébrés, les meuniers, les cyprins et finalement les ombles résidents. Les omblesensemencés tendent à suivre les signatures isotopiques des ombles résidents, intégrant le nouveau signal isotopique du changement de milieu tout au long de l'expérience, les valeurs les plus négatives correspondant aux omblesensemencés capturés à la fin de la saison de croissance en octobre 2012, soit cinq mois après leur introduction dans les lacs.

La majorité des lacs présente des taux de renouvellement isotopiques plus élevés pour le foie que pour le muscle (Tableau 3 et Figures 4 et 5). En effet, le coefficient de corrélation de Pearson est de 0,97 entre les λ des deux tissus. Pour le lac Samson, le taux de renouvellement isotopique du foie est au moins 2 fois plus élevé que pour les autres lacs voir 20 fois plus si on prend le cas du lac Stein. Le taux de renouvellement isotopique varie donc entre les lacs. Les poissons du Stein ont un temps de demi-vie pour le foie en carbone trois fois plus lent ($T_{0,5} = 482$ jours) que ceux des lacs Boswell et Perdrix ($T_{0,5} = 161$ et 156 jours), voire trois fois plus lent que ceux des lacs Massiat et Samson (Tableau 3). Ainsi, dans le lac Samson, les omblesensemencés atteindraient selon le modèle la valeur isotopique des poissons résidents (-32,3 ‰) en moins de 150 jours. Les taux d'anabolisme λ sont fortement corrélés aux valeurs de l'axe 1 de la NMDS (Figure 7), de forts taux de changements isotopiques étant associés à la présence de proies benthiques plus grosses que le zooplancton.

Discussion

L'approche isotopique appliquée au milieu naturel nous a permis de déterminer *in situ* le taux d'anabolisme des poissons et donc d'ainsi estimer leur efficacité de croissance. De nombreuses études sur ce sujet ont été réalisées en laboratoire (Heady et Moore, 2012, Buchheister et Latour, 2010, Carleton et Martínez del Rio, 2010). Cependant, l'approche bioénergétique à l'aide des isotopes stables a très peu été utilisée en milieu naturel (Weidel *et al.*, 2011).

À l'aide du modèle, nous avons décomposé le taux de renouvellement isotopique en estimant le taux de catabolisme et le taux de croissance par lac. L'utilisation de plusieurs lacs nous permet d'observer la variation du taux d'anabolisme et d'efficacité de croissance afin d'évaluer les facteurs qui pourraient les influencer. Les résultats montrent des différences entre les lacs, mais aussi entre les tissus mesurés. En effet, les deux tissus analysés, le foie et le muscle, ont un temps de renouvellement isotopique différent. Le temps de demi-vie du carbone pour le foie est 3 fois plus court en moyenne que celui du muscle à l'exception du lac Stein qui présente une demi-vie de carbone très importante pour le muscle, soit 10676 jours. Ce qui paraît être une valeur aberrante, le modèle ayant possiblement mal évalué les paramètres peut-être par un manque de recapture dans ce lac. Ces temps de demi-vie du carbone pour le muscle restent cependant semblables (49-107 jours, 139 jours et 116-173 jours respectivement) à ceux estimés par Bucheister et Latour (2010) sur le cardeau d'été (*Paralichthys dentatus*), ceux de Church *et al.* (2009) sur la truite Arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) et ceux de Weidel *et al.* (2011) sur trois espèces de poissons lacustres pour les lacs où l'évolution de la demi-vie est la plus rapide.

L'étude de Weidel *et al.* (2011), réalisée en milieu naturel, avait utilisé l'approche isotopique par observation du taux de renouvellement isotopique dans un nouveau milieu en faisant un ajout massif de ^{13}C dans le lac ce qui a modifié le signal isotopique de la chaîne alimentaire au complet. Cette étude montre des résultats sur des calculs bioénergétiques tel que le taux de croissance ou encore le catabolisme sur trois espèces de poissons. Les auteurs suggèrent que la masse des poissons est un bon prédicteur du taux de renouvellement isotopique qui représente aussi l'anabolisme des poissons. Néanmoins, cette approche par ajout de ^{13}C dans un lac présente quelques limites. En effet, elle ne peut être appliquée que dans des lacs à petits volumes et est difficile à mettre en œuvre puisqu'il faut que l'ajout en ^{13}C soit suffisamment important pour observer un changement. Notre étude, effectuée elle aussi en milieu naturel, présente l'avantage d'être réalisable sur plusieurs lacs et ainsi à plus grande échelle.

Notre étude nous a permis de calculer le renouvellement isotopique des ombles de fontaine dans les différents lacs étudiés et de mettre en lien ces résultats avec le type de

nourriture consommée. L'analyse des contenus stomacaux a montré que les lacs étudiés se distribuaient sur un axe représentant la qualité de la nourriture allant du zooplancton vers les invertébrés benthiques. Trois des lacs à l'étude présentent une compétition importante avec le meunier noir, dans un ordre décroissant, le lac Stein, puis le lac Génétot et enfin le lac Boswell. Dans le lac Massiat, il n'y avait pas de meunier noir mais seulement du mullet à cornes et de la ouitouche, deux espèces qui n'influencent pas dans les mêmes proportions que le meunier noir le changement de niche écologique de l'omble de fontaine (Lacasse et Magnan, 1992). Enfin dans le lac Samson, où il n'y a pas de compétition inter-spécifique, les ombles s'alimentent principalement d'invertébrés benthiques. La compétition dans les lacs peut ainsi modifier la dynamique énergétique des individus. En effet, dans les lacs qui présentent une compétition avec le meunier noir, les ombles se rapprochent de l'alimentation à dominante zooplanctonique tandis que les ombles des lacs où il n'y a pas de compétition interspécifique s'alimentent principalement d'invertébrés benthiques. Ces résultats concordent avec l'étude de Magnan (1988) qui a démontré que les ombles ne subissant pas de pressions compétitives avec d'autres espèces s'alimentent à 62,5 % d'invertébrés benthiques, en présence de mullets à cornes ces résultats diminuent à 41 % et en présence de meuniers noirs à 26,5 %. La compétition semble donc avoir une influence sur le type d'alimentation des ombles de fontaine puisqu'elle induit un changement de niche écologique passant des invertébrés benthiques au zooplancton présent en abondance dans le milieu. Ainsi, l'omble se déplacerait vers une niche écologique dans laquelle le meunier noir est moins présent (Tremblay et Magnan, 1991). Ce changement de ressources alimentaires induirait une baisse de la taille des poissons et donc de la croissance brute. En effet le taux de croissance des ombles de fontaine est plus important dans les lacs en absence de compétition importante avec le meunier noir (Brodeur *et al.*, 2001).

Les résultats obtenus à l'aide des contenus stomacaux concordent avec le taux de renouvellement isotopique λ du foie (Figure 6), montrant ainsi que le renouvellement isotopique est reliée au type d'alimentation, plus λ augmente plus la taille de la proie augmente (du zooplancton vers les invertébrés benthiques voir les poissons).

Hayden *et al.* (2014) suggèrent que l'analyse des contenus stomacaux et du taux de renouvellement isotopique se complètent lors d'une analyse saisonnière de l'alimentation. En effet, la signature isotopique du muscle permet de connaître l'alimentation annuelle la plus importante, mais pour affiner à la saison il faudra travailler avec la signature isotopique du foie et l'analyse des contenus stomacaux.

Les ombles du lac Samson présentent un taux de renouvellement isotopique 2 à 10 fois plus rapide que les ombles des autres lacs pour les deux tissus considérés et un temps de demi-vie court, de l'ordre de 40 jours pour le foie et de 70 jours pour le muscle. Cela peut s'expliquer par l'absence de compétition inter-spécifique, la nourriture y est donc présente en abondance, les proies sont de meilleures qualités (de plus grosses tailles) et les ombles peuvent investir leur énergie dans la croissance plutôt que dans les déplacements pour la recherche de nourriture. En effet, le lac Samson présente un taux de catabolisme 8 fois plus important que le lac Stein, de plus le taux de croissance (k_g) est bien supérieur aux autres lacs (Tableau 3). Les ombles ont donc des dépenses énergétiques plus importantes associées à une croissance plus forte. Le lac Stein présente une croissance faible, un temps de demi-vie très long et une efficacité de croissance deux fois plus basse que les autres lacs pour le foie. Dans ce lac, la compétition avec le meunier noir est présumément très importante. De plus, ce lac est peu profond et clair ce qui entraîne en été une augmentation de la température et donc une baisse de l'oxygène dissous. L'habitat favorable à l'omble de fontaine (température de 13 °C (Scott et Crossman, 1974) et une concentration en oxygène supérieure à 5 mg/L (Spoor, 1990)) est donc très réduit et la disponibilité en nourriture très faible, ce qui peut entraîner soit beaucoup de déplacements et donc des dépenses énergétiques importantes pour se nourrir soit peu de déplacements mais peu de consommation de proies et donc une croissance nulle voir négative. Nos résultats peuvent être appuyés par ceux de Trudel *et al.* (2001) qui ont montré que pour deux phénotypes de corégones capturés dans un même lac, le phénotype nain présentait une croissance faible et une efficacité de croissance deux fois plus faible que le phénotype normal, ceci serait lié à la qualité de la nourriture : la forme naine consomme du zooplancton tandis que la forme normale se nourrit de benthos et en moins grande quantité. De plus, Pazzia *et al.* (2002) ont montré

que des touladis piscivores consommant 2 à 3 fois moins de nourriture ont une haute efficacité d'assimilation et un taux de croissance deux fois plus élevé que les touladis non-piscivores. En résumé, les différents résultats établis à l'aide des isotopes stables mettent deux lacs en opposition, le lac Samson en première position et le lac Stein en dernière. Ces deux lacs se distinguent principalement par la compétition. Les autres lacs varient entre ces valeurs. L'efficacité de croissance du foie pour 5 des 6 lacs varient entre 0,560 et 0,602, ce qui implique que pour produire 1 g de masse corporelle, le poisson doit assimiler 1,8 g de nourriture, tandis qu'au lac Stein est l'efficacité de croissance est de 0,293 pour produire 1 g le poisson doit assimiler 3,3 g de nourriture.

Notre étude, réalisée sur six lacs du Bouclier canadien, montre que la compétition inter-spécifique semble influencer la bioénergétique de l'omble de fontaine. C'est pourquoi il a été intéressant dans notre étude de mettre le taux de catabolisme et le taux de croissance en lien avec la compétition. Précédemment ces mesures n'ont pas été réalisées en milieu naturel par l'approche isotopique à l'aide de l'ensemencement de poissons de pisciculture. De plus l'utilisation de la signature isotopique du muscle et du foie couplé à l'analyse des contenus stomacaux nous apporte une précision plus importante sur l'échelle temporelle du taux d'ingestion de la source de nourriture (Hayden *et al.*, 2014). Il serait donc intéressant de réaliser ce type de projet à plus grande échelle pour pouvoir confirmer ces résultats et examiner l'importance d'autres facteurs comme l'oxygène ou la température sur la croissance des poissons en milieu naturel.

Remerciements

Nous remercions Jean-François Duval et Simon Boisvert ainsi que tout l'équipe du laboratoire de recherche pour l'aide sur le terrain et au laboratoire, la pisciculture de la Jacques-Cartier pour l'ensemencement des poissons ainsi que Marc Savard, Robin Plante et toute l'équipe de la réserve faunique de Portneuf pour leur disponibilité et l'aide apportée lors des campagnes de terrain. Cette recherche a été possible grâce aux différents soutiens financiers apportés par les Fonds québécois de la recherche sur la nature et les technologies (FQRNT), le Conseil de recherche en sciences naturelles et en génie du Canada (CRSNG), l'Université du Québec à Trois-Rivières et le GRIL.

Références

- Bearhop, S., S. Waldron, S.C. Votier et R. W. Furness. 2002. Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiology and Biochemical Zoology* **75**: 451-458.
- Brodeur, P., P. Magnan et M. Legault. 2001. Response of fish communities to different levels of white sucker (*Catostomus commersoni*) biomanipulation in five temperate lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 1998-2010.
- Buchheister, A. et Latour, R.J. 2010. Turnover and fractionation of carbon and nitrogen stable isotopes in tissues of a migratory coastal predator, summer flounder (*Paralichthys dentatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **67**: 445-461.
- Carleton, S. A. et Martínez Del Rio, C. 2010. Growth and catabolism in isotopic incorporation: a new formulation and experimental data. *Functional Ecology* **24**: 805-812.
- Caron, M. 2003. Position de l'omble de fontaine dans les réseaux trophiques lacustres: traçage isotopique et estimation des proies consommées en zones littorale et pélagique. Mémoire. Trois-Rivières, Université du Québec à Trois-Rivières 92 p.
- Church, M.R., J.L. Ebersole, K.M. Rensmeyer, R.B. Couture, F.T. Barrows et D.L.G. Noakes. 2009. Mucus: a new tissue fraction for rapid determination of fish diet switching using stable isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **66**: 1-5.
- De Niro, M. J. et S. Epstein. 1978. Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta* **42**: 495-506.
- Fee E.J., R.E. Hecky, S.E.M. Kasian et D. R. Cruikshank. 1996. Effects of lake size, water clarity, and climatic variability on mixing depths in Canadian Shield lakes. *Limnology and Oceanography* **41**: 912-920.
- Frazer, T.K., R.M. Ross, L.B. Quetin et J.P. Montoya. 1997. Turnover of carbon and nitrogen during growth of larval krill, *Euphausia superba* Dana: a stable isotope approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **212**: 259-275.
- Fry, B. et C. Arnold. 1982. Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia* **54**: 200-204.

- Hayden, B., C. Harrod et K. K. Kahilainen. 2014. Dual fuels: intra-annual variation in the relative importance of benthic and pelagic resources to maintenance, growth and reproduction in a generalist salmonid fish. *Journal of Animal Ecology* **83**: 1501-1512.
- Heady W.N. et J.W. Moore. 2013. Tissue turnover and stable isotope clocks to quantify resource shifts in anadromous rainbow trout. *Oecologia* **172**: 21-34
- Herzka S.Z. 2005. Assessing connectivity of estuarine fishes based on stable isotope ratio analysis. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **64**: 58-69.
- Hesslein, R.H., K.A. Hallard et P. Ramlal. 1993. Replacement of sulfur, carbon, and nitrogen in tissue of growing broad whitefish (*Coregonus nasus*) in response to a change in diet traced by $\delta^{34}\text{S}$, $\delta^{13}\text{C}$, and $\delta^{15}\text{N}$. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **50**: 2071-2076.
- Hobson, K.A. et R.G. Clark. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *Condor* **94**: 181-188.
- Kitchell, J. F., D. J. Stewart et D. Weininger. 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 1910-1921.
- Kruskal, J.B. 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika* **29**: 115-129.
- Lacasse, S et P. Magnan. 1992. Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentian Shield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**: 1001-1009.
- MacAvoy, S.E., S.A. Macko et L.S. Arneson. 2005. Growth versus metabolic tissue replacement in mouse tissues determined by stable carbon and nitrogen isotope analysis. *Canadian Journal of Zoology* **83**: 631-641.
- MacAvoy, S.E., S.A. Macko et G.C. Garman. 2001. Isotopic turnover in aquatic predators: quantifying the exploitation of migratory prey. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**: 923-932.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**: 999-1009.

- Maruyama, A., Y. Yamada, B. Rusuwa et M. Yuma. 2001. Change in stable nitrogen isotope ratio in the muscle tissue of a migratory goby, *Rhinogobius sp.*, in a natural setting. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 2125-2128.
- Mather P.M. 1976. Computational methods of multivariate analysis in physical geography. John Wiley & Sons, London.
- Pazzia, I., M. Trudel, M. Ridgway et J. B. Rasmussen. 2002. Influence of food web structure on the growth and bioenergetics of lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 1593-1605.
- Peterson, B.J. et Fry, B. 1987. Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics* **18**: 293-320.
- Plummer, M. et A. Stukalov. 2014. rjags: Bayesian graphical models using MCMC. R package version 3.13 R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>
- R Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>
- Reich, K. J., Bjorndal, K. A. et Martínez Del Rio, C. 2008. Effects of growth and tissue type on the kinetics of ^{13}C and ^{15}N incorporation in a rapidly growing ectotherm. *Oecologia*. **155**: 651-663.
- Scott, W. B. et Crossman, E. J. 1974. Poissons d'eau douce du Canada, traduction française de « Freshwater fishes of Canada ». Ministère de l'environnement, Service des pêches et des sciences de la mer, Ottawa. 1026 p.
- Spoor, W. A. 1990. Distribution of fingerling brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), in dissolved oxygen concentration gradients. *Journal of Fish Biology* **36**: 363-373.
- Tarboush, R.A., S.E. MacAvoy, S.A. Macko et V. Connaughton. 2006. Contribution of catabolic tissue replacement to the turnover of stable isotopes in *Danio rerio*. *Canadian Journal of Zoology*. **84**: 1453-1460.
- Thompson D.A. et H.L. Blankenship. 1997. Regeneration of adipose fins given complete and incomplete clips. *North American Journal of Fisheries Management* **17**: 467-469.

- Tieszen, L.L., T.W. Boutton, K.G. Tesdahl et N.A. Slade. 1983. Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia* **57**(1-2): 32-37.
- Tremblay, S. et P. Magnan. 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **48**: 857-867.
- Trudel, M., A. Tremblay, R. Schetagne et J. B. Rasmussen. 2000. Estimating food consumption rates of fish using a mercury mass balance model. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **57**: 414-428.
- Trudel, M., A. Tremblay, R. Schetagne et J. B. Rasmussen. 2001. Why are dwarf fish so small? An energetic analysis of polymorphism in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 394-405.
- Tucker, S. et J.B. Rasmussen. 1999. Using ^{137}Cs to measure and compare bioenergetic budgets of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in the field. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**(5): 875-887.
- Vander Haegen G.E., H.L. Blankenship, A. Hoffmann et D.A. Thompson. 2005. The effects of adipose fin clipping and coded wire tagging on the survival and growth of spring Chinook salmon. *North American Journal of Fisheries Management* **25**: 1161-1170.
- Weidel, B.C., S.R. Carpenter, J.F. Kitchell et M.J. Vander Zanden. 2011. Rates and components of carbon turnover in fish muscle: insights from bioenergetics models and a whole-lake ^{13}C addition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **68**: 387-399.
- Whittaker, R. J. 1987. An application of detrended correspondence analysis and non-metric multidimensional scaling to the identification and analysis of environmental factor complexes and vegetation structures. *Journal of Ecology* **75**: 363-376.
- Wolf, N., S.A. Carleton et C. Martínez del Rio. 2009. Ten years of experimental isotopic ecology. *Functional Ecology* **23**: 17-26.
- Woodland, R.J., P. Magnan, H. Glémet, M.A. Rodríguez et G. Cabana. 2011. Variability and directionality of temporal changes in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of aquatic primary consumers. *Oecologia* **169**: 199-209.
- Woodland, R.J., M.A. Rodríguez, P. Magnan, H. Glémet et G. Cabana. 2012. Incorporating temporally dynamic baselines in isotopic mixing models. *Ecology* **93**: 131-144.

Tableau 1. Coordonnées géographiques et caractéristiques physiques et chimiques des lacs étudiés. Réserve faunique de Portneuf (Québec, Canada).

| Lac | Latitude | Longitude | Superficie | Profondeur maximum | Zone photique Kd | Zone hypoxique |
|---------|--------------------|--------------------|------------|--------------------|--------------------|---|
| | (deg., min., sec.) | (deg., min., sec.) | (ha) | (m) | (m ⁻¹) | < 3 mgO ₂ /L (% colonne d'eau) |
| Boswell | 47° 12' 07''N | 72° 35' 36''O | 34 | 8 | -1,212 | 31 |
| Génétot | 47° 04' 24''N | 72° 19' 10''O | 11 | 12 | -0,855 | 58 |
| Massiat | 47° 04' 03''N | 72° 06' 13''O | 5 | 8 | -1,227 | 81 |
| Perdrix | 47° 03' 28''N | 72° 06' 43''O | 2 | 17 | -1,076 | 76 |
| Samson | 47° 15' 37''N | 72° 16' 55''O | 21 | 18 | -1,160 | 45 |
| Stein | 47° 04' 46''N | 72° 13' 03''O | 3 | 5 | -0,837 | 30 |

Tableau 2. Caractéristiques biologiques des lacs étudiés. Réserve faunique de Portneuf (Québec, Canada).

| Lac | Nombre de poissons introduits | Nombre de poissons autres que l'omble de fontaine capturés/jours/trappes | Autres espèces de poissons | | | | | |
|---------|-------------------------------|--|----------------------------|------|------|------|------|------|
| | | | CACO | CACA | SECO | MAMA | COPL | SEAT |
| Boswell | 1500 | 37 | x | x | x | x | x | x |
| Génétot | 1500 | 271 | x | x | | x | x | x |
| Massiat | 500 | 263 | | | x | | | x |
| Perdrix | 1000 | 0 | | | | | | |
| Samson | 1000 | 0 | | | | | | |
| Stein | 1500 | 174 | x | | | x | x | x |

Note : Abréviations des espèces de poissons : CACO, Meunier noir (*Catostomus commersoni*); CACA, Meunier rouge (*Catostomus catastomus*); SECO, Ouitouche (*Semotilus corporalis*); MAMA, Mulet perlé (*Margariscus margarita*); COPL, Méné de lac (*Couesius plumbeus*); SEAT, Mulet à cornes (*Semotilus atromaculatus*).

Tableau 3. Paramètres du modèle de bioénergétique pour le foie et le muscle des lacs étudiés (Réserve faunique de Portneuf (Québec, Canada)) avec k_g : taux de croissance; k_c : taux catabolique; λ : taux de renouvellement isotopique ($k_g + k_c$); EC : efficacité de croissance (k_g/λ); $T_{0.5}$: temps de demi-vie du $\delta^{13}\text{C}$. Réserve faunique de Portneuf (Québec, Canada).

| Tissu | Lac | k_g (j-1) | k_c (j-1) | λ (j-1) | EC | $T_{0.5}$ (j) |
|--------|---------|----------------|----------------|--------------------|--------|------------------|
| Foie | Boswell | 0,0025 | 0,0018 | 0,0043 | 0,575 | 161 |
| | Génétot | 0,0045 | 0,0030 | 0,0075 | 0,602 | 91 |
| | Massiat | 0,0059 | 0,0043 | 0,0102 | 0,581 | 67 |
| | Perdrix | 0,0048 | 0,0038 | 0,0085 | 0,560 | 156 |
| | Samson | 0,0103 | 0,0081 | 0,0184 | 0,561 | 37 |
| | Stein | 0,0004 | 0,0010 | 0,0014 | 0,293 | 482 |
| Muscle | Boswell | 0,0006 | 0,0049 | 0,0054 | 0,104 | 687 |
| | Génétot | 0,0007 | 0,0013 | 0,0020 | 0,353 | 348 |
| | Massiat | 0,0034 | 0,0015 | 0,0049 | 0,690 | 198 |
| | Perdrix | 0,0007 | 0,0007 | 0,0014 | 0,496 | 535 |
| | Samson | 0,0047 | 0,0055 | 0,0102 | 0,461 | 65 |
| | Stein | -0,0022 | 0,0028 | 0,0005 | -4,187 | 10676 |

Légendes des figures

Figure 1. Localisation des six lacs à l'étude. Réserve faunique de Portneuf (Québec, Canada).

Figure 2. Positionnement multidimensionnel non métrique (NMDS) des items retrouvés dans les estomacs des ombles et des lacs étudiés (Réserve faunique de Portneuf (Québec, Canada) calculé à partir de la distance euclidienne. Les différentes couleurs représentent les ellipses correspondant à un intervalle de confiance de 95 % pour les six lacs échantillonnés, mauve (Stein), rouge (Générot), noir (Boswell), vert (Massiat), bleu (Perdrix) et bleu-ciel (Samson). Les différents items retrouvés dans les estomacs sont représentés par les des carrés noirs.

Figure 3. $\delta^{15}\text{N}$ en fonction du $\delta^{13}\text{C}$ des différentes catégories de proies et d'ombles de fontaines : triangle blanc (zooplancton), triangle noir (cyprins), losange (invertébrés), carré (meuniers), cercle blanc (ombles résidents) et cercle noir (omblesensemencés). Les ellipses en pointillés regroupent chacune des catégories identifiées.

Figure 4. Taux de changement isotopique du foie d'omblesensemencés dans six lacs. Les lignes en pointillées représentent la moyenne $\delta^{13}\text{C}$ pour les poissons résidents, les lignes pleines représentent la trajectoire du changement isotopique pour les poissons introduits dans les différents lacs chaque point représente une mesure isotopique, les lacs se différencient par la couleur: mauve (Stein), rouge (Générot), noir (Boswell), vert (Massiat), bleu (Perdrix), bleu-ciel (Samson) et en gris (pisciculture).

Figure 5. Taux de changement isotopique du muscle d'omblesensemencés dans six lacs. Les lignes en pointillées représentent la moyenne $\delta^{13}\text{C}$ pour les poissons résidents, les lignes pleines représentent la trajectoire du changement isotopique pour les poissons introduits dans les différents lacs chaque point représente une mesure isotopique, les lacs se différencient par la couleur: mauve (Stein), rouge (Générot), noir (Boswell), vert (Massiat), bleu (Perdrix), bleu-ciel (Samson) et en gris (pisciculture).

Figure 6. Corrélation entre le taux d'anabolisme (λ) et le taux de croissance spécifique (k_g) du foie. La ligne pleine représente la pente 1 :1; la ligne en pointillée rouge l'axe de régression majeur avec une ordonnée à l'origine de 0,0003 (-0,0007; 0,0013) et une pente de 0,564 (0,454; 0,702); chaque point représente une mesure par lac : mauve (Stein), rouge (Généto), noir (Boswell), vert (Massiat), bleu (Perdrix) et bleu-ciel (Samson).

Figure 7. Corrélation entre le taux d'anabolisme (λ) du foie et l'axe 1 du NMDS. La ligne pleine représente la pente de régression; chaque point représente une mesure par lac : mauve (Stein), rouge (Généto), noir (Boswell), vert (Massiat), bleu (Perdrix) et bleu-ciel (Samson).

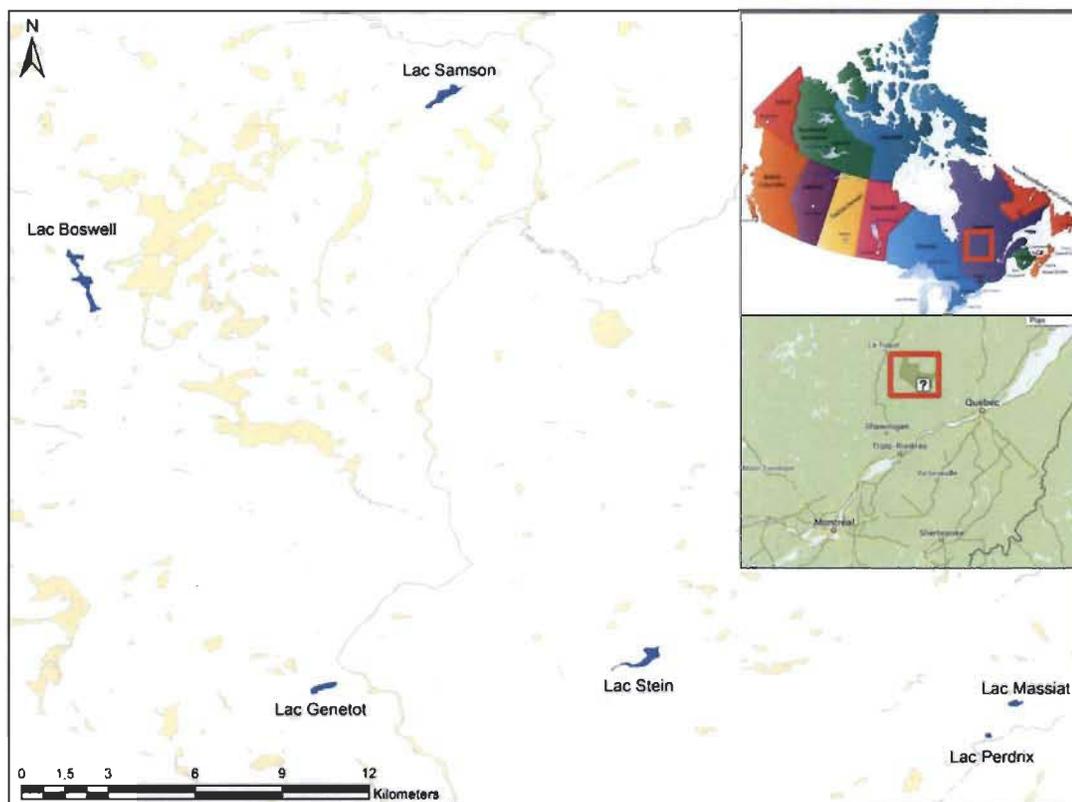


Figure 1

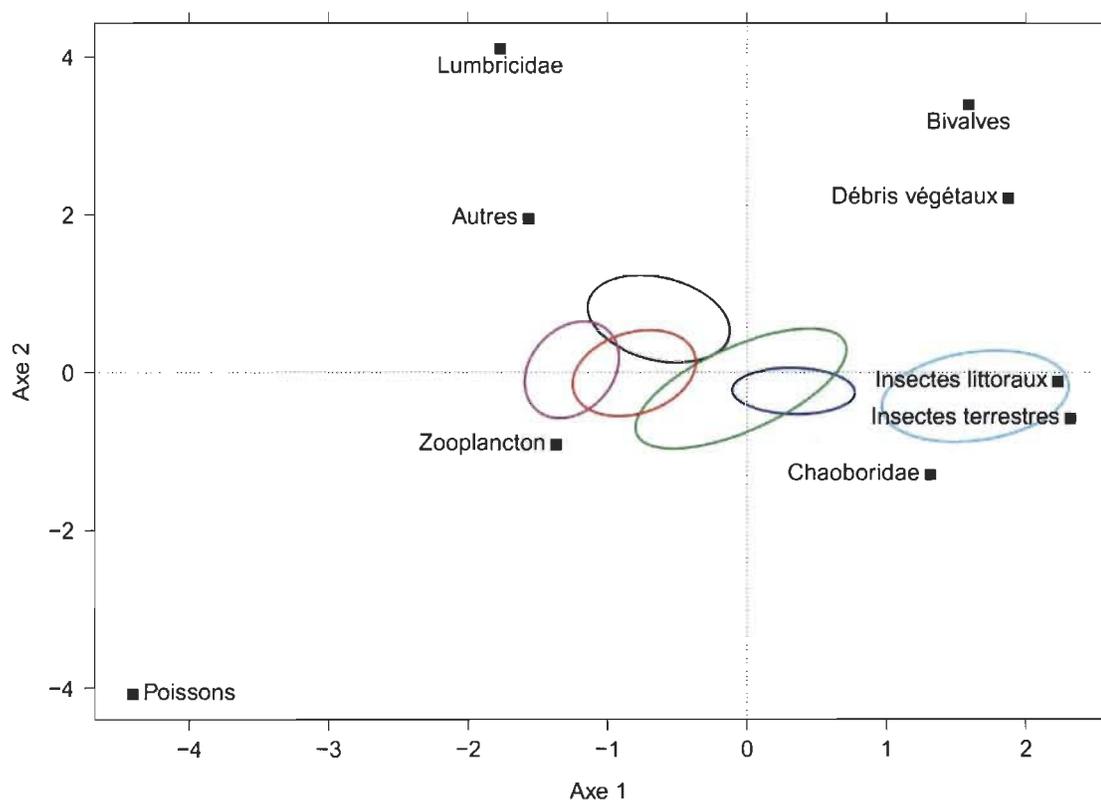


Figure 2

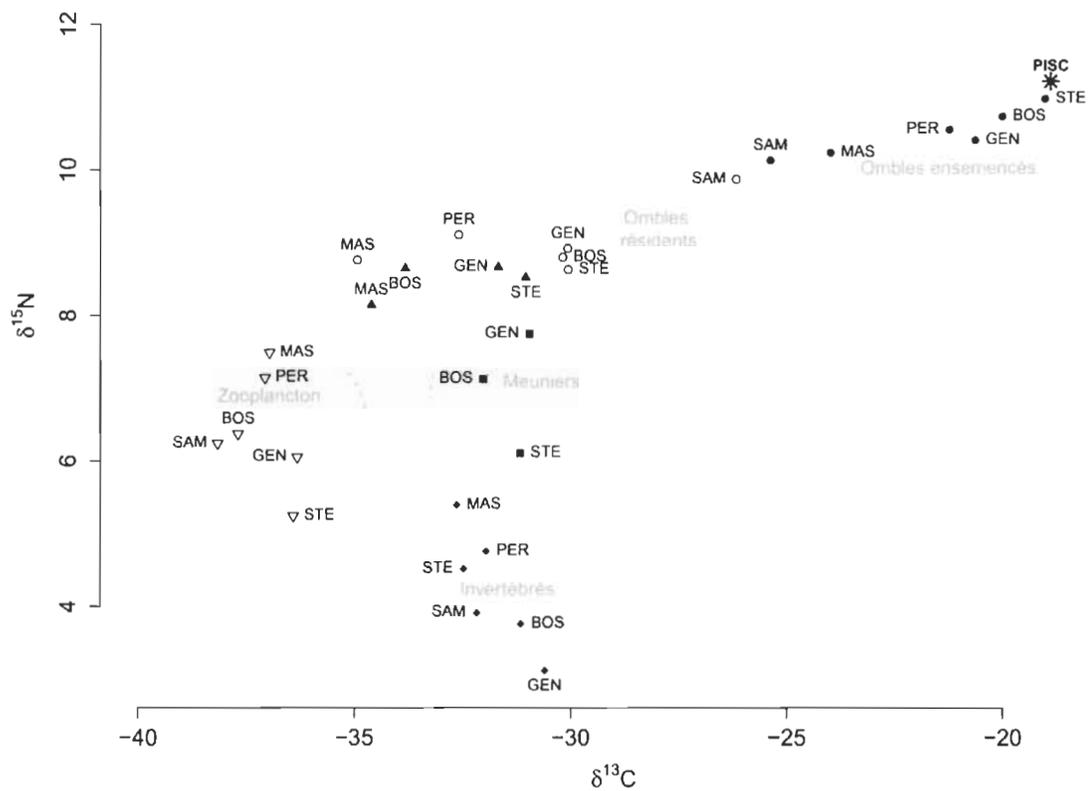


Figure 3

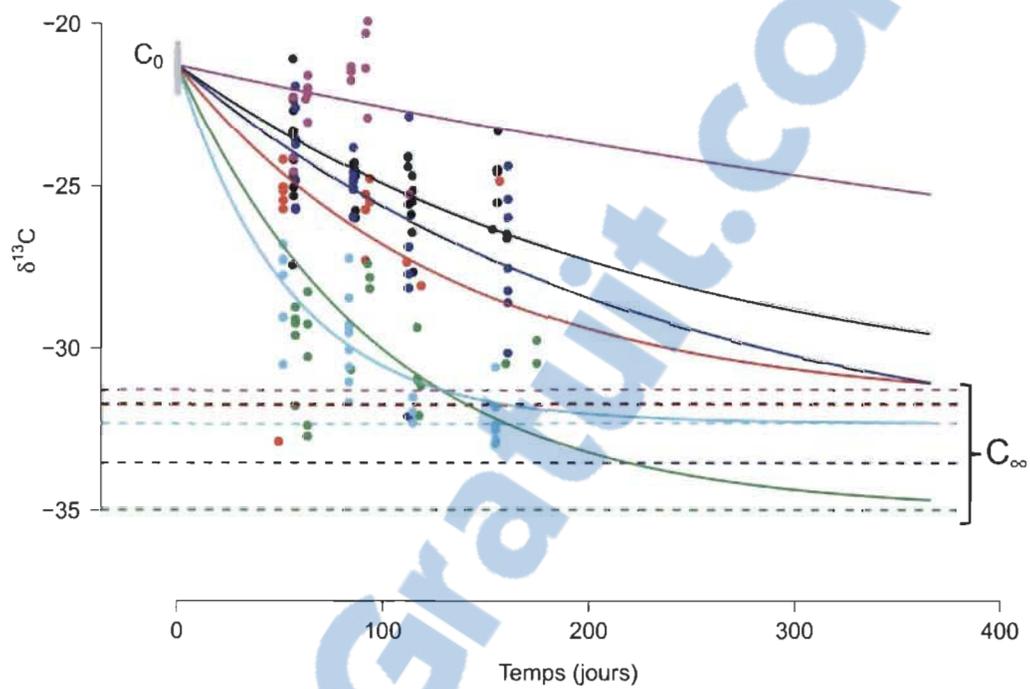


Figure 4

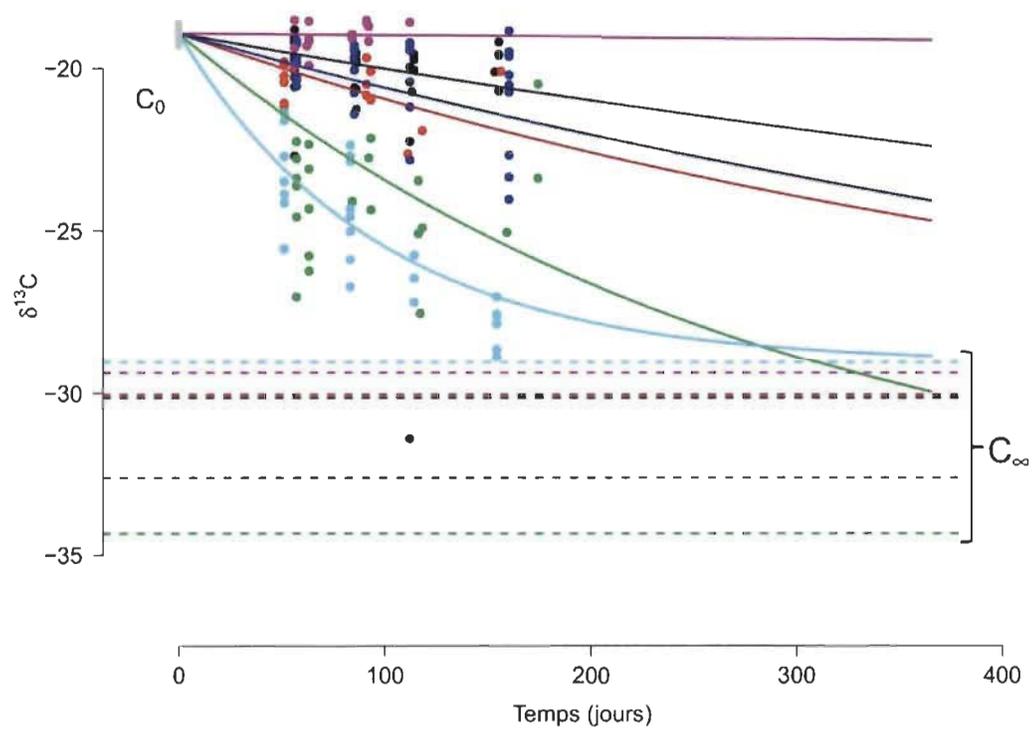


Figure 5

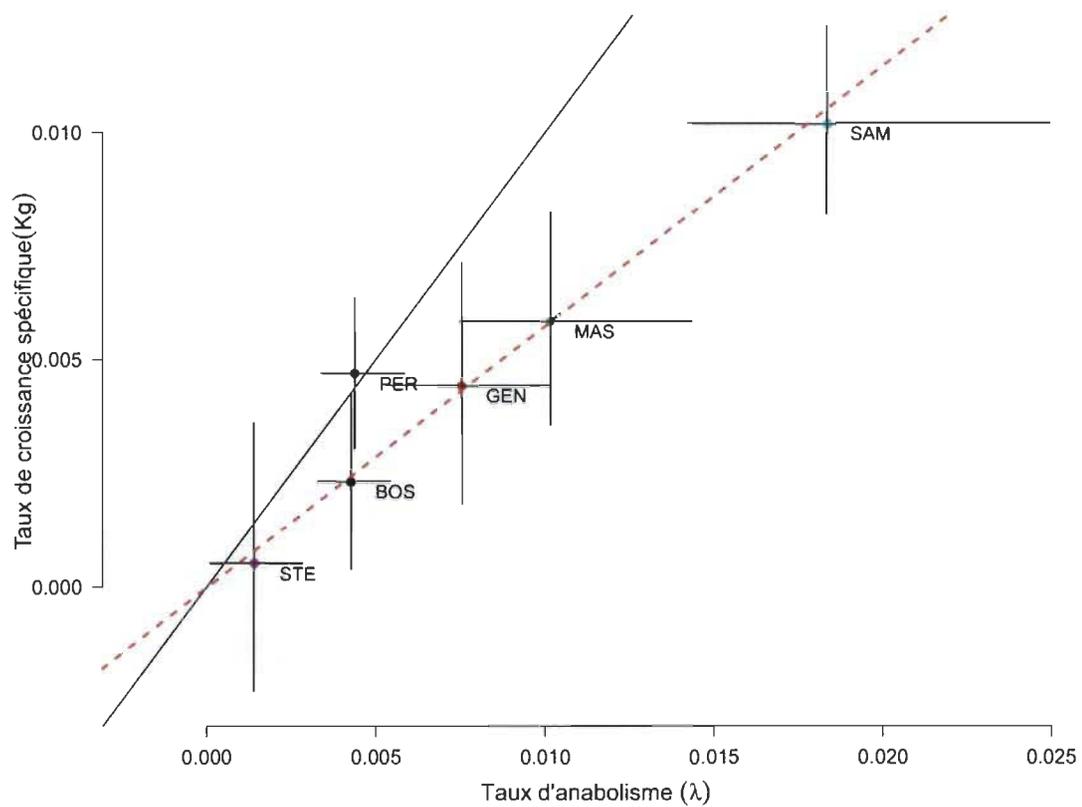


Figure 6

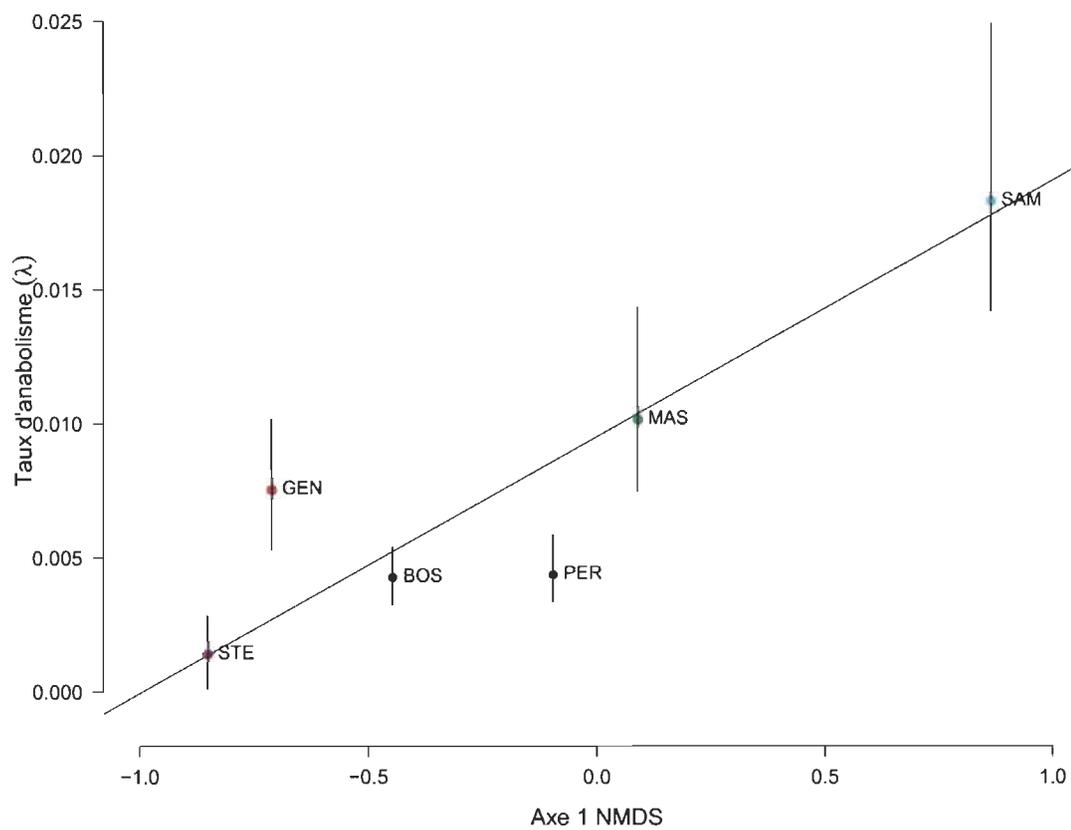


Figure 7

CHAPITRE III

CONCLUSION

3.1 Contribution scientifique de l'étude

Cette étude a permis d'établir un modèle de bioénergétique de l'omble de fontaine provenant de pisciculture et ensemencé dans le milieu naturel. Le modèle monté dans un cadre bayésien présente des résultats satisfaisants, en effet les courbes obtenues montrent bien l'évolution de la signature isotopique, elles se rapprochent des courbes déjà présentes dans la littérature à partir d'études de laboratoire (Hobson, 1999). D'autre part, pour le traitement des données l'utilisation de l'approche bayésienne nous a permis d'avoir une meilleure précision qu'avec les statistiques classiques, puisque cette approche peut mettre en lien différents types de données dans une même analyse et même permettre d'estimer des données manquantes. De plus, il existe très peu d'études de bioénergétique réalisées dans le milieu naturel, ainsi cette étude enrichit quantitativement et qualitativement les connaissances sur les transferts d'énergie en milieu naturel.

Nous avons pu répondre aux objectifs fixés pour ce projet de maîtrise par le biais des changements isotopiques. Le premier objectif était de déterminer les variations du taux d'anabolisme selon les lacs et chez des ombles de tailles semblables. Le deuxième objectif était de déterminer l'efficacité de croissance selon les lacs et chez des ombles de tailles semblables et mettre ces variations en lien avec les caractéristiques écologiques des lacs telles que la compétition. Le troisième objectif était de déterminer les différences de signatures isotopiques entre le foie et le muscle pour affiner l'échelle de temps à laquelle nous travaillons. Concernant notre premier objectif, le taux de renouvellement isotopique varie bien chez les ombles de tailles semblables selon les lacs. Il est corrélé à la qualité de la source de nourriture et la compétition avec d'autres

espèces comme le meunier noir. Pour le deuxième, l'efficacité de croissance présente aussi des variations chez les ombles de tailles semblables suivant les lacs étudiés, cependant il n'est pas lié au gradient de compétition des lacs. On peut simplement observer que pour le lac qui présente une très forte compétition avec le meunier l'efficacité de croissance est très faible comparativement au lac qui ne présente aucune compétition avec d'autres espèces. Quant au dernier objectif, les résultats montrent que le foie a un taux de renouvellement isotopique trois fois plus rapide que le muscle, ce qui confirme ce que l'on peut trouver dans la littérature.

3.2 Perspective future

Une perspective envisageable serait de généraliser cette méthode isotopique en le répétant chaque année, sur différentes variétés de poissonsensemencés dans le milieu naturel et sur un plus grand nombre de lacs et de rivières. Cela permettrait d'approfondir les études de bioénergétique et d'améliorer la fiabilité des résultats.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Biro, P. A., Abrahams, M. V., Post, J. R. Parkinson et E. A. 2004. Predators select against high growth rates and risk-taking behaviour in domestic trout populations. *Proceedings of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences* **271**: 2233-2237.
- Blanchet, S., Páez, D. J., Bernatchez, L. et Dodson, J. J. 2008. An integrated comparison of captive-bred and wild Atlantic salmon (*Salmo salar*): Implications for supportive breeding programs. *Biological Conservation* **141**: 1989-1999.
- Brodeur, P., Magnan, P. et Legault, M. 2001. Response of fish communities to different levels of white sucker (*Catostomus commersoni*) biomanipulation in five temperate lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**: 1998-2010.
- Carleton, S. A. et Martínez Del Rio, C. 2010. Growth and catabolism in isotopic incorporation: a new formulation and experimental data. *Functional Ecology* **24**: 805-812.
- Caron, M. 2003. Position de l'omble de fontaine dans les réseaux trophiques lacustres: traçage isotopique et estimation des proies consommées en zones littorale et pélagique. Mémoire. Trois-Rivières, Université du Québec à Trois-Rivières 92 p.
- Cooke, S. J., Suski, C. D., Ostrand, K. G., Wahl, D. H. et Philipp, D. P. 2007. Physiological and behavioral consequences of long-term artificial selection for vulnerability to recreational angling in a teleost fish. *Physiological and Biochemical Zoology* **80**: 480-490.
- Foss, A., Evensen, T. H. et Øiestad, V. 2002. Effects of hypoxia and hyperoxia on growth and food conversion efficiency in the spotted wolffish *Anarhichas minor* (Olafsen). *Aquaculture Research* **33**: 437-444.
- Fry, B. et Arnold C. 1982. Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia* **54**: 200-204.
- Hobson, K. A. 1999. Tracing origins and migration of wildlife using stable isotopes: a review. *Oecologia* **120**: 314-326.

- Johnson, B. M., Martínez, P. J. et Stockwell, J. D. 2002. Tracking trophic interactions in coldwater reservoirs using naturally occurring stable isotopes. *Transactions of the American Fisheries Society* **131**: 1-13.
- Kerr, S. R. 1971. Prediction of fish growth efficiency in nature. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **28**: 809-814.
- Kitchell, J. F., Stewart, D. J. et Weininger, D. 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* **34**: 1910-1921.
- Lacasse, S et P. Magnan. 1992. Biotic and abiotic determinants of the diet of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in lakes of the Laurentian Shield. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **49**: 1001-1009.
- Lachance, S et P. Magnan. 1990a. Performance of domestic, hybrid and wild strains of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, after stocking: the impact of intra- and interspecific competition. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**: 2278-2284.
- Lachance, S et P. Magnan. 1990b. Comparative ecology and behaviour of domestic, hybrid and wild strains of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, after stocking. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**: 2285-2292.
- Logan, J., Haas, H., Deegan, L. et Gaines, E. 2006. Turnover rates of nitrogen stable isotopes in the salt marsh mummichog, *Fundulus heteroclitus*, following a laboratory diet switch. *Oecologia* **147**: 391-395.
- Magnan, P. 1988. Interactions between brook charr, *Salvelinus fontinalis*, and nonsalmonid species: ecological shift, morphological shift, and their impact on zooplankton communities. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **45**: 999-1009.
- Marie, A. D., Bernatchez, L. et Garant, D. 2010. Loss of genetic integrity correlates with stocking intensity in brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Molecular Ecology* **19**: 2025-2037.
- Masse, P. 2010. L'ensemencement massif de truites mouchetées modifie la diversité génétique de l'espèce. Université de Sherbrooke.
- Ministère des Ressources Naturelles et de la Faune (MRNF). 2008. Lignes directrices sur les ensemencements de poissons. Secteur faune Québec, Direction de l'expertise sur la faune et ses habitats. Québec. 41 p.

- Morin, R. 2007. Production piscicole au Québec . Document d'information DADD-02. Ministère de l'Agriculture, des Pêcheries et de l'Alimentation. 8 p. <http://www.mapaq.gouv.qc.ca/Fr/Peche>
- Pazzia, I., Trudel, M., Ridgway, M. et Rasmussen, J. B. 2002. Influence of food web structure on the growth and bioenergetics of lake trout (*Salvelinus namaycush*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **59**: 1593-1605.
- Perga, M. E. et Gerdeaux, D. 2005. 'Are fish what they eat' all year round? Oecologia **144**: 598-606.
- Peters, R. H. 1983. The Ecological Implications of Body Size. Cambridge University Press.
- Reich, K. J., Bjorndal, K. A. et Martínez Del Rio, C. 2008. Effects of growth and tissue type on the kinetics of ¹³C and ¹⁵N incorporation in a rapidly growing ectotherm. Oecologia **155**: 651-663.
- Rennie, M. D., Collins, N. C., Shuter, B. J., Rajotte, J. W. et Couture, P. 2005. A comparison of methods for estimating activity costs of wild fish populations: more active fish observed to grow slower. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **62**: 767-780.
- Sakano, H., Fujiwara, E., Nohara, S. et Ueda, H. 2005. Estimation of nitrogen stable isotope turnover rate of *Oncorhynchus nerka*. Environmental Biology Fish **72**: 13-18.
- Scott, W. B. et Crossman, E. J. 1974. Poissons d'eau douce du Canada, traduction française de « Freshwater fishes of Canada ». Ministère de l'environnement, Service des pêches et des sciences de la mer, Ottawa. 1026 p.
- Tremblay, S. et Magnan, P. 1991. Interactions between two distantly related species, brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and white sucker (*Catostomus commersoni*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **48**: 857-867.
- Trudel, M. et Rasmussen, J. B. 2001. Predicting mercury concentration in fish using mass balance models. Ecological Applications **11**: 517-529.
- Trudel, M. et Rasmussen, J. B. 2006. Bioenergetics and mercury dynamics in fish: a modelling perspective. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **63**: 1890-1902.

- Trudel, M., Tremblay, A., Schetagne, R. et Rasmussen, J. B. 2001. Why are dwarf fish so small? An energetic analysis of polymorphism in lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences **58**: 394-405.
- Vijayan, M. M. et Leatherland, J. F. 1988. Effect of stocking density on the growth and stress-response in brook charr, *Salvelinus fontinalis*. Aquaculture **75**: 159-170.
- Ward, D. M., Nislow, K. H., Chen, C. Y. et Folt, C. L. 2010. Rapid, efficient growth reduces mercury concentrations in stream-dwelling atlantic salmon. Transactions of the American Fisheries Society **139**: 1-10.