



Université du Québec
à Rimouski

Évaluation d'un modèle bioénergétique de type Wisconsin pour déterminer sa performance à estimer la croissance de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) sous deux conditions de salinité

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en océanographie

en vue de l'obtention du grade de maître ès sciences

PAR

© VIRGINIE CHALIFOUX

Décembre 2023

Composition du jury :

Emmanuelle Chrétien, présidente du jury, Université du Québec à Rimouski

David Deslauriers, directeur de recherche, Université du Québec à Rimouski

Céline Audet, codirectrice de recherche, Université du Québec à Rimouski

Marc Trudel, examinateur externe, Pêches et Océans Canada

Dépôt initial le 29 août 2023

Dépôt final le 7 décembre 2023

UNIVERSITÉ DU QUÉBEC À RIMOUSKI
Service de la bibliothèque

Avertissement

La diffusion de ce mémoire ou de cette thèse se fait dans le respect des droits de son auteur, qui a signé le formulaire « *Autorisation de reproduire et de diffuser un rapport, un mémoire ou une thèse* ». En signant ce formulaire, l'auteur concède à l'Université du Québec à Rimouski une licence non exclusive d'utilisation et de publication de la totalité ou d'une partie importante de son travail de recherche pour des fins pédagogiques et non commerciales. Plus précisément, l'auteur autorise l'Université du Québec à Rimouski à reproduire, diffuser, prêter, distribuer ou vendre des copies de son travail de recherche à des fins non commerciales sur quelque support que ce soit, y compris Internet. Cette licence et cette autorisation n'entraînent pas une renonciation de la part de l'auteur à ses droits moraux ni à ses droits de propriété intellectuelle. Sauf entente contraire, l'auteur conserve la liberté de diffuser et de commercialiser ou non ce travail dont il possède un exemplaire.

REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à remercier David Deslauriers, mon directeur. Grâce à toi, j'ai appris à devenir autonome dans mes recherches et à me faire confiance. Tu as su croire en moi et je t'en serai toujours extrêmement reconnaissante. Merci pour tout le temps que tu m'as consacré et pour tous tes encouragements. Tu m'as permis de me dépasser et c'est aussi grâce à toi si je continue au doctorat. J'ai beaucoup apprécié mon temps dans ton laboratoire et j'aurais aimé continuer dans le tien, mais mon désir d'aventure m'amène autre part. Je suis tout de même certaine que ce n'est pas la dernière fois que l'on collaborera.

Un merci aussi spécial à ma codirectrice, Céline Audet. Merci pour ta disponibilité, ton accompagnement et ta gentillesse. Je t'en suis reconnaissante. Ta sagesse et toutes tes années d'expérience m'ont permis d'en apprendre beaucoup sur l'omble de fontaine et sur la recherche. J'aspire à être une femme et chercheuse aussi forte et passionnée que toi.

Je souhaite aussi remercier Nathalie Morin qui m'a appris à gérer l'élevage d'omble de fontaine et m'a aidé lorsqu'il y avait des problèmes pendant mon expérience. Merci aussi à Laurent Prévost-Frenette qui m'aidait avec l'élevage et qui est venu à la pêche.

Merci à toutes les personnes que j'ai rencontrées pendant ma maîtrise. Spécialement mes copains de Riki : Émilie, Marie, Margaux, Baptiste, Raph, Jordan et Enzo. Vous êtes tous des personnes inoubliables qui m'ont aidé à me motiver et à profiter de ces deux belles années. Je vous aime du plus profond de mon cœur et vous allez tous me manquer.

Un merci spécial à ma famille qui m'a soutenu et encouragé à distance. Vous m'avez toujours fait savoir que vous étiez fiers de moi et cela m'a poussé à continuer de donner mon 110 %. Je vous remercie pour tout.

Je remercie le CRSNG pour avoir financé ce projet de recherche. Merci aussi au RAQ qui a fourni des bourses pour me permettre d'assister à deux conférences pendant ma maîtrise, soit celles de la « Société canadienne des sciences aquatiques » et de l'« American Fisheries Society ». Ce furent des expériences que j'ai beaucoup appréciées.

Cette maîtrise m'a vraiment apporté beaucoup d'opportunités et je suis très fière de l'avoir accomplie en deux ans. Ce n'est clairement que le début pour ma carrière en tant que chercheuse, mais elle aura su me fournir des bonnes fondations en recherche en me montrant qu'il ne faut pas avoir peur de se lancer dans tout plein de projets.

RÉSUMÉ

Au Québec, l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) est l'espèce de poisson la plus recherchée pour la pêche récréative, ce qui lui confère une importance économique élevée. Il est donc nécessaire de s'assurer d'une bonne gestion de l'espèce alors qu'elle peut être négativement affectée par l'augmentation des températures environnementales. Dans le but d'améliorer le suivi des populations et de mieux planifier les impacts des changements climatiques sur l'omble de fontaine, les modèles bioénergétiques peuvent s'avérer des outils pertinents. Ils nous permettent de comprendre l'effet des conditions environnementales sur la croissance et la consommation de nourriture de cette espèce. Ainsi, l'objectif de ce projet est d'évaluer la performance d'un modèle bioénergétique développé sur des ombles de fontaine résidents appliqué sur une souche anadrome sous deux conditions de salinité. Afin d'évaluer la performance du modèle Wisconsin Energy Budget (WEB), la croissance et la consommation des poissons ont été prédits par le modèle et comparés aux valeurs observées obtenues lors d'une expérience en laboratoire d'une durée de 60 jours sur des poissons élevés en eau douce (0 ppm) ou en eau saumâtre (14 ppm). Il était attendu que les performances du WEB soient meilleures en eau douce qu'en eau saumâtre puisque que le modèle a été développé pour une souche résidente en eau douce, alors que les individus utilisés étaient anadromes. En effet, des adaptations associées au comportement migratoire pourraient impliquer une variation des demandes énergétiques, causant ainsi une sous-estimation de la croissance par le modèle WEB en eau saumâtre. Cependant, aucune différence de croissance n'a été observée au cours de cette expérience. Puisque nous avons réalisé l'expérience en conditions naturelles de température tant pour l'eau douce que pour l'eau saumâtre, cette dernière s'est avérée plus froide. La même ration alimentaire journalière ayant été donnée pour les poissons exposés aux deux traitements, la température plus froide en eau saumâtre pourrait avoir engendré un surplus d'énergie disponible pour les poissons exposés à cet environnement permettant au modèle WEB de mieux prédire la masse finale. Dans l'ensemble, cette expérience suggère qu'il existe une différence dans la prédiction du modèle WEB en fonction de la température de l'eau, indépendamment de la salinité.

Mots clés : omble de fontaine, modèle bioénergétique, Wisconsin Energy Budget, métabolisme, salinité, croissance, consommation, température

ABSTRACT

In the province of Quebec, Canada, Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) is the most sought-after species for recreational fisheries, which makes it economically important. The need to ensure proper management of the species is even greater as Brook Charr may be negatively affected by increasing environmental temperatures. In order to improve population monitoring and better anticipate climate change impacts on Brook Charr, bioenergetics models can act as a useful tool to predict the future of a population by allowing us to understand the effects environmental conditions can have on its growth and food consumption. Therefore, the objective of this research was to evaluate the performance of a resident Brook Charr Wisconsin Energy Budget (WEB) model applied to the anadromous strain under two salinity treatments. To evaluate WEB's performance, growth was predicted by the model and compared to the observed values obtained after a 60-day experiment in the laboratory on fish reared in fresh (0 ppt) or brackish (14 ppt) water. WEB's performance was anticipated to be better for fish grown in fresh water than in brackish water because the model was developed on a freshwater resident strain while the individuals used for the experiment were anadromous. Adaptations in the migratory behavior of this species may imply variations in energy demands between populations, which may result in underestimations when the WEB model is applied on fish reared in brackish water. However, WEB performance to predict growth was similar in fish maintained in both environments. Natural temperature conditions were used which resulted in a colder environment in brackish water. Fish from both treatments received the same daily food ration. Colder temperature conditions in brackish water may suppose a surplus of available energy for the fish allowing the WEB model to better predict the final mass. Overall, this experiment suggests that there is a difference for the WEB model's predictions depending on the water temperature regardless of salinity.

Keywords: Brook Charr, bioenergetics model, Wisconsin Energy Budget, metabolism, salinity, growth, consumption, temperature

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS.....	vi
RÉSUMÉ.....	ix
ABSTRACT.....	xi
TABLE DES MATIÈRES.....	xiii
LISTE DES TABLEAUX.....	xv
LISTE DES FIGURES.....	xvii
LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES.....	xx
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1. BIOLOGIE GÉNÉRALE DE L'OMBLE DE FONTAINE (<i>SALVELINUS FONTINALIS</i>).....	1
2. SITUATION DE L'OMBLE DE FONTAINE.....	4
3. EFFETS DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES SUR LE MÉTABOLISME.....	5
3.1 La température.....	6
3.2 La salinité.....	6
4. PROBLÉMATIQUE.....	7
4.1 Wisconsin Energy Budget (WEB).....	8
5. OBJECTIF DU MÉMOIRE ET HYPOTHÈSE.....	12
CHAPITRE 1 EVALUATION OF A BROOK CHARR (<i>SALVELINUS FONTINALIS</i>) WISCONSIN-TYPE BIOENERGETICS MODEL TO DETERMINE ITS PERFORMANCE AT ESTIMATING GROWTH UNDER TWO SALINITY CONDITIONS.....	14
1.1 INTRODUCTION.....	14
1.2 MATERIALS AND METHODS.....	16
1.2.1 Fish husbandry.....	16
1.2.2 Experimental design.....	17

1.2.3	Growth rate and Fulton's condition factor.....	19
1.2.4	Gonadosomatic and hepatosomatic index.....	20
1.2.5	Energy density	20
1.2.6	Bioenergetics modeling	21
1.2.7	Statistical analysis.....	21
1.3	RESULTS.....	23
1.3.1	Food consumption.....	23
1.3.2	Growth rate and Fulton's condition factor.....	23
1.3.3	Gonadosomatic index.....	26
1.3.4	Hepatosomatic index.....	29
1.3.5	Energy density	32
1.3.6	Bioenergetics modeling	35
1.4	DISCUSSION.....	42
	DISCUSSION GÉNÉRALE	47
	CONCLUSION GÉNÉRALE.....	51
	ANNEXES	53
	RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES	56

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Paramètres physiologiques décrits par Hanson et al. (1997) utilisés pour l'application du modèle bioénergétique de type Wisconsin chez l'omble de fontaine.....	10
Table 2. Mean (\pm S.D.) experimental water parameters for Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) reared in fresh or brackish water for 60 days.....	18
Table 3. Summary of mean \pm SD initial and final mass, fork length, energy density, and delta Fulton's condition factor for 172 Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) reared in fresh or brackish water for 60 days.....	25
Table 4. Confidence intervals of the linear models for predicted and observed mass of 172 age-2+ Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) reared in fresh or brackish water for 60 days by WEB model.	35
Table 5. Confidence intervals of the linear models for predicted and observed consumption of age 2+ Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) reared in fresh or brackish water for 60 days by WEB model.	38

LISTE DES FIGURES

Fig. 1. Carte des zones de pêche à l'omble de fontaine au Québec avec leur limite de prise quotidienne et de possession par permis.	5
Fig. 2. Box plot representing the growth rate (g day^{-1}) of 172 age-2+ Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) reared in fresh or brackish water for 60 days.....	24
Fig. 3. Boxplot representing changes in gonadosomatic index (GSI) for female age-2+ Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) reared in fresh or brackish water for 60 days.....	27
Fig. 4. Boxplot representing changes in gonadosomatic index (GSI) for male age-2+ Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) from (A) the control line and (B) the selected line reared in fresh or brackish water for 60 days	28
Fig. 5. Boxplot representing changes in hepatosomatic index (HSI) for female age-2+ Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) reared in fresh or brackish water for 60 days.....	30
Fig. 6. Boxplot representing changes in hepatosomatic index (HSI) for male age-2+ Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) from (A) the control line and (B) the selected line reared in fresh or brackish water for 60 days.	31
Fig. 7. Energy density (J g^{-1} of wet mass) of age-2+ Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) at the beginning and end of the experiment where fish were reared in fresh or brackish water for 60 days	33
Fig. 8. Relationship between dry to wet mass ratio and energy density (J g^{-1} of wet mass) measured in 72 age-2+ Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) at the end of the 60-day experiment: 36 in fresh water and 36 in brackish water..	34
Fig. 9. Predicted mass by the WEB model (g) compared to the experimental observed mass (g) of 172 age-2+ Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) reared in fresh or brackish water for 60 days.	36
Fig. 10. Observed (boxplots) and simulated growth by WEB model (solid lines) for four age-2+ Brook Charr (<i>Salvelinus fontinalis</i>) reared in fresh or brackish water for 60 days.	37

Fig. 11. Predicted total consumption by the WEB model (g) compared to the assumed total consumption (g) of 172 age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh and brackish water for 60 days. 39

Fig. 12. Predicted total consumption by the WEB model (g) compared to the experimental observed consumption (g) of the twelve tanks where age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) were reared in either fresh or brackish water for 60 days. 40

Fig. 13. Simulated (dashed lines) by WEB model and observed (solid lines) consumption values for four age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh or brackish water for 60 days. 41

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

GH	Hormone de croissance
DEB	Dynamic Energy Budget
WEB	Wisconsin Energy Budget
MTE	Metabolic Theory of Ecology
C	Consommation
R	Respiration
A	Énergie dépensée par l'activité
SDA	Actions spécifiques dynamiques
F	Pertes fécales
U	Excrétion
G	Croissance somatique et/ou gonadique
ACT	Multiplicateur d'activité – Activity rate multiplier
C_{max}	Taux de consommation maximal
ISMER	Institut des sciences de la mer
UQAR	Université du Québec à Rimouski
MS-222	Ethyl 3-aminobenzoate methanesulfonate
PIT	Passive Integrated Transponder tags

K	Fulton's condition factor
ΔK	delta Fulton's condition factor
GSI	Gonadosomatic Index
HSI	Hepatosomatic Index
ED	Energy density
FB4	Fish Bioenergetics 4.0
ANOVA	Analysis of variance
DWR	Dry to wet mass ratio

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Les rivières côtières de l'Est du Canada comportent plusieurs espèces de poissons à intérêts économique et écologique. L'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) en fait partie et est, par ailleurs, le poisson le plus recherché pour la pêche récréative au Québec avec 3.5 millions de jours-pêche par année, ce qui lui confère une importance économique élevée (Gagné 2023). Afin de s'assurer de la conservation et de la gestion des stocks de cette espèce, il est important d'étudier la productivité de certaines populations.

1. BIOLOGIE GÉNÉRALE DE L'OMBLE DE FONTAINE (*SALVELINUS FONTINALIS*)

L'évaluation de la productivité de l'omble de fontaine passe tout d'abord par la compréhension de sa répartition et de sa biologie. L'omble de fontaine est un poisson de la famille des salmonidés. Indigène au Nord-Est de l'Amérique du Nord, son aire de répartition originale s'étend à travers le Québec, les Maritimes, de la côte Est américaine jusqu'en Pennsylvanie, de l'Ouest de la Baie d'Hudson jusqu'aux Grands lacs ainsi que le long des Appalaches jusqu'en Caroline du Sud (Gagné 2023). De nos jours, au Québec, la dégradation des habitats causée par l'agriculture et le développement urbain ont diminué son abondance dans les Basses-Terres du Saint-Laurent et on la retrouve davantage dans les Appalaches où l'eau est plus froide et oxygénée (Gagné 2023). Sa distribution au nord du 50° parallèle est mal connue (Gagné 2023), mais on sait que l'omble de fontaine s'adapte à des habitats variés allant de l'eau saumâtre des estuaires à l'eau douce des lacs et qu'il préfère les eaux claires, fraîches et oxygénées (Scott et Crossman 1974; Gagné 2023).

Les ombles de fontaine, retrouvés dans les rivières côtières de l'Est du Canada, présentent deux écotypes, soit anadrome et résident d'eau douce (Power 1980; Hendry et al. 2004). Au Québec, l'écotype anadrome est établi dans plusieurs rivières du Nord-du-Québec, du Saguenay-Lac-Saint-Jean, de la Côte-Nord et de la Gaspésie, et ces cours d'eau peuvent

aussi abriter la forme résidente (Gagné 2023). Les populations sympatriques où l'on retrouve les deux écotypes peuvent ou non être du même groupe génétique. En effet, sur la rivière Sainte-Marguerite, les deux écotypes font partie d'un même groupe génétique, alors que sur la rivière Laval les deux écotypes appartiennent à deux groupes génétiques différents (Morinville et Rasmussen 2003; Perry et al. 2005). On sait également que les adaptations dans les comportements migratoires de cette espèce peuvent impliquer une variation des demandes énergétiques entre les populations (Bernatchez et Dodson 1987).

La reproduction a lieu lorsque la photopériode et la température diminuent (Power 1980). Ainsi, selon la latitude, les populations nordiques vont frayer de août à septembre alors que celles du sud peuvent se reproduire jusqu'en décembre (Scott et Crossman 1974; Power 1980). Un nid de gravier creusé par la femelle dans un cours d'eau protège les œufs pondus et permet un échange adéquat d'oxygène dissous (Power 1980; Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs 2016). La fécondité des femelles varie selon leur masse et le diamètre des œufs (Power 1980). Par exemple, une femelle de 225 g peut pondre entre 400 et 600 œufs (Karas 1997). Dans la rivière Laval, l'écotype anadrome produit significativement plus d'œufs que les résidents, ce qui pourrait être expliqué par le fait que les anadromes doivent compenser la mortalité liée à l'acclimatation à l'eau salée et à la prédation lorsqu'ils migrent et aussi par le fait que la différence phénotypique entre les deux écotypes est considérable à l'âge adulte (Crespi et Teo, 2002; Perry et al. 2005). Généralement, un seul mâle féconde les œufs à la suite d'une séquence comportementale spécifique afin d'attirer la femelle (Power 1980). Les géniteurs n'offriront pas de soins parentaux une fois que les œufs sont fécondés (Power 1980).

L'incubation des œufs se produit pendant l'hiver et la durée embryonnaire varie en fonction de la température, allant de 28 à 146 jours à 15 °C et 1,5 °C, respectivement (Embody 1934; Power 1980). Une fois que la pigmentation des yeux est développée, la survie ou le développement de malformations ne semblent pas être affectés par une température d'incubation entre 2 et 12 °C (Marten 1992). À l'éclosion, les alevins restent de 23 à 80 jours dans le nid, dépendamment de la température, jusqu'à ce que le sac vitellin soit absorbé et

qu'ils puissent nager librement à approximativement 3.8 cm de longueur afin de bénéficier de la protection du nid (Karas 1997).

Les alevins devenus juvéniles vont passer deux ou trois étés en rivière avant de se déplacer jusqu'à l'embouchure de celle-ci, dans les eaux profondes d'un lac ou en estuaire s'ils sont anadromes (Power 1980; Karas 1997). La taille du poisson joue un rôle quant au moment de migration. Pour les anadromes de la rivière Sainte-Marguerite sur la Côte-Nord, les individus plus gros migraient plus tôt et pouvaient se retrouver en eau salée à l'âge 0+ (Lenormand et al. 2004). Cependant, les aptitudes physiologiques nécessaires à la vie en eau salée se développent généralement à l'âge 2+ (Morinville et Rasmussen 2003) et des études effectuées en laboratoire montrent qu'il existe une différence entre les stratégies de mobilisation d'énergie entre anadrome et résident d'eau douce. En effet, les anadromes ont, pour une même longueur, un facteur de condition plus faible que les résidents (Crespel et al. 2013), ce qui représente un trait commun aux salmonidés puisqu'un facteur de condition plus faible facilite la nage prolongée en banc observée en période de migration.

Les juvéniles grandissent jusqu'à atteindre la maturité sexuelle où ils deviennent des adultes qui peuvent frayer annuellement jusqu'à leur mort (Power 1980). L'atteinte de maturité sexuelle se produit plus tôt chez les mâles que chez les femelles. En effet, les mâles peuvent être matures à 0+ alors que les femelles le seront davantage à l'âge 1+ pour permettre la maturation des œufs (Karas 1997). La température, la densité de la population et la disponibilité de nourriture sont des facteurs influençant l'atteinte de la maturité sexuelle (Karas 1997). La longévité des ombles de fontaine se situe souvent autour de quatre ans à cause des pressions de prédation, de compétition et de pêche, mais peut atteindre jusqu'à 24 ans si les conditions sont favorables (Reimers, 1979). Une mortalité élevée est aussi enregistrée dans les premiers mois de vie (Power 1980). Une bonne connaissance du cycle de vie de l'espèce permet donc de mieux comprendre les différentes pressions que peut subir l'omble de fontaine tout au long de sa vie.

2. SITUATION DE L'OMBLE DE FONTAINE

Un déclin des populations d'omble de fontaine est observé au Québec, mais les problématiques reliées à ce déclin diffèrent selon l'écotype (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs 2020; Gagné 2023). En effet, aucun permis provincial pour la pêche récréative n'est requis dans la partie estuarienne de la zone 21 où l'on retrouve l'écotype anadrome (Fig. 1) alors que la pêche dans les autres zones, abritant davantage l'écotype résident, nécessite un permis. Selon le Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs (2020), malgré le fait que l'omble de fontaine ait une grande résilience à l'exploitation, les principales causes de son déclin sont les pêches récréative et commerciale. L'omble de fontaine anadrome fait l'objet d'une pêche récréative, d'une pêche commerciale sur la Basse-Côte-Nord et d'une pêche alimentaire, rituelle et sociale effectuée par plusieurs communautés autochtones (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs 2020). D'autre part, les changements climatiques contribuent à la dégradation et la diminution des refuges thermiques et des corridors de migrations (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs 2020). Les conditions environnementales ont donc de grandes influences sur l'état des populations, ce qui découle principalement de leurs effets sur les individus et leur métabolisme.

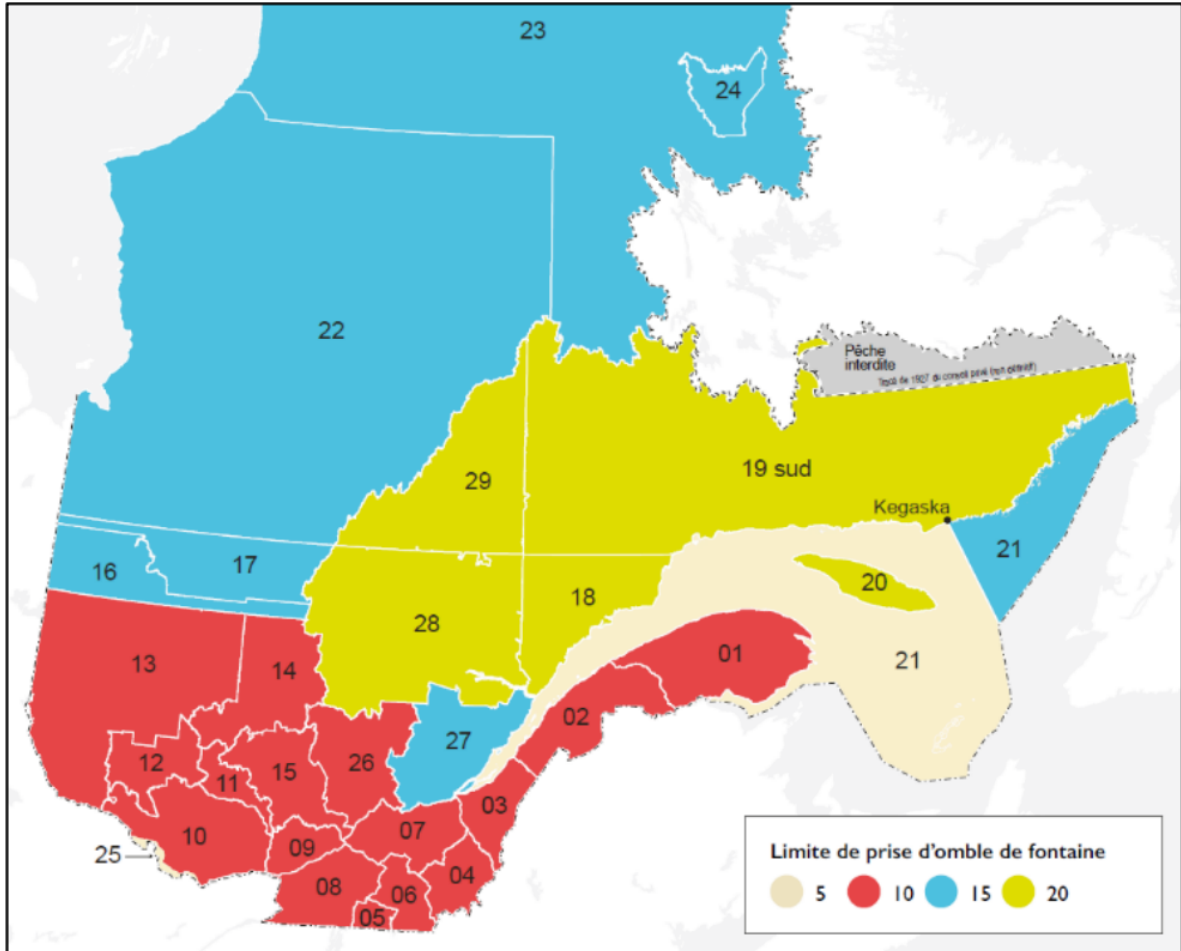


Fig. 1. Carte des zones de pêche à l'omble de fontaine au Québec avec leur limite de prise quotidienne et de possession par permis. (Gagné 2023).

3. EFFETS DES VARIABLES ENVIRONNEMENTALES SUR LE MÉTABOLISME

Le métabolisme est défini comme l'énergie attribuée aux différentes réactions biochimiques nécessaires à la respiration, au maintien de base et aux actions spécifiques dynamiques (coûts énergétiques liés à la digestion) (Ney 1993; Deslauriers et al. 2017). Les variables environnementales, comme la température, peuvent donc influencer les coûts énergétiques du métabolisme.

3.1 La température

Le taux métabolique de l'omble de fontaine, étant une espèce ectotherme, varie en fonction de la température ambiante (Brett et Groves 1979). Les intervalles de température tolérables par cette espèce changent en fonction du stade de vie et de son acclimatation. En effet, la température optimale pour sa croissance se situe entre 13 et 16 °C, pouvant s'étendre de 10 à 19 °C (Hokanson et al. 1973; Chadwick et McCormick 2017). L'omble de fontaine semble être généraliste quant à sa tolérance à la température, puisqu'il est capable de maintenir son registre aérobie sur un large intervalle de température (Durhack et al. 2021). Pour le frai, la température maximale moyenne ne devrait pas excéder 16 °C pour les femelles et 19 °C pour les mâles le mois précédant la reproduction, afin qu'il n'y ait pas de dommages permanents à la gamétogénèse (Hokanson et al. 1973). La température létale pour un individu résident d'un an acclimaté à 20 °C est de 25,3 °C, alors qu'elle est plutôt de 23,4 °C pour un individu du même âge acclimaté à 3 °C (Fry et al. 1946).

3.2 La salinité

Un autre facteur environnemental pouvant influencer le métabolisme de l'omble de fontaine est la salinité lorsqu'il est anadrome. Quelques mécanismes physiologiques de base pour la régulation des ions sont nécessaires à la vie en eau salée, comme une augmentation de l'activité Na⁺/K⁺ ATPase branchiale, de la perméabilité des membranes et du taux de consommation de l'eau (McCormick 1994; Boula et al. 2002). Chez l'omble de fontaine, ces mécanismes de tolérance à la salinité semblent être activés par la salinité de l'environnement (McCormick 1994). Les changements physiologiques se voient donc en eau saumâtre et ce même chez les résidents qui sont aussi capables de s'adapter à l'eau salée (McCormick 1994; Claireaux et Audet 2000). Par ailleurs, la différenciation de ces mécanismes physiologiques semble être causée par une augmentation de l'hormone de croissance (GH) (McCormick 1994). L'hormone de croissance agit de manière directe ou non sur les organes osmorégulateurs afin d'augmenter la tolérance à la salinité (McCormick 1994). La présence de cette hormone suggère donc une plus grande croissance chez les ombles de fontaine retrouvés en eau salée. Il est généralement reconnu que l'avantage d'aller vivre en eau salée

pour les espèces anadromes en général est la productivité plus élevée des écosystèmes marins contrairement à ceux d'eau douce aux latitudes tempérées, ce qui résulte en des individus plus gros (Gross et al. 1988; McDowall 2001). Par exemple, il a été montré chez la truite arc-en-ciel que le métabolisme de base est plus faible en eau saumâtre comparativement en eau douce ou eau salée, ce qui fait en sorte qu'une croissance plus rapide peut généralement être observée puisque les dépenses énergétiques moindres sont combinées avec un taux élevé d'hormones de croissance (Rao, 1968). De plus, un an avant la migration, les ombles de fontaine anadromes ont des taux de consommation 1,4 fois plus élevés que les ombles résidentes, mais une efficacité de croissance plus faible, ce qui résulte en des coûts métaboliques plus élevés (Morinville et Rasmussen 2003).

4. PROBLÉMATIQUE

Dans le but d'améliorer le suivi des populations et de mieux planifier l'impact des changements climatiques sur l'omble de fontaine, l'utilisation de modèles bioénergétiques est pertinente puisqu'ils permettent de comprendre l'effet des conditions environnementales, comme la température et la salinité, sur la croissance, la reproduction, et la consommation de nourriture d'une espèce (Kitchell et al. 1977). En utilisant les principes de conservation de la masse, l'énergie acquise par la consommation est distribuée dans quatre composantes physiologiques de l'individu : le métabolisme, la production de déchets métaboliques, la croissance et l'effort reproducteur (Hansen et al. 1993; Ney 1993; Deslauriers et al. 2017). Un modèle bioénergétique efficace permet donc de fournir des informations qui contribueront à la gestion des populations surexploitées (Hansen et al. 1993; Woodward et al. 2021). Plusieurs modèles bioénergétiques existent, comme le « Dynamic Energy Budget » (DEB) (Kooijman 2010), le « Wisconsin Energy Budget » (WEB) (Kitchell et al. 1977) et le « Metabolic Theory of Ecology » (MTE) (Brown et al. 2004). Dans ce projet, nous avons ciblé l'étude de la performance du modèle WEB sous deux conditions de salinité pour l'omble de fontaine. Ce modèle présente un intérêt particulier puisqu'il a été développé afin d'améliorer la conservation de l'omble de fontaine dans les cours d'eau de l'Est des États-Unis d'où ils sont originaires et de l'Ouest des États-Unis où ils sont considérés comme une

menace pour les autres salmonidés natifs de cette région (Hartman et Sweka 2003; Hartman et Cox 2008). De plus, la performance de ce modèle n'a jamais été comparée pour des ombles anadromes élevés en eau douce et en eau saumâtre.

4.1 Wisconsin Energy Budget (WEB)

Le modèle WEB inclut les paramètres de modèles bioénergétiques pour près de 70 espèces de poissons, principalement d'eau douce, dont l'omble de fontaine (Deslauriers et al. 2017). Il ne peut être utilisé que sur un stade de vie à la fois (Deslauriers et al. 2017). Le WEB estime la consommation de nourriture comme une proportion de la ration maximale disponible pour un poisson à n'importe quelle masse et température à partir de plusieurs sous-modèles : consommation (C), respiration (R), énergie dépensée par l'activité (A), actions spécifiques dynamiques (SDA), pertes fécales (F), excrétion (U) et croissance somatique et/ou gonadique (G) qui peuvent être mis en lien à partir de l'équation suivante (Ney 1993; Deslauriers et al. 2017) :

$$(1) C = R + A + SDA + F + U + G$$

Le modèle WEB pour l'omble de fontaine a été développé par Hartman et Sweka (2003) et raffiné par Hartman et Cox (2008) sur des juvéniles et adultes provenant de la « Natural Resources Bowden State Fish Hatchery », Virginie de l'Ouest, où une population est maintenue en captivité depuis plus de 40 ans et hébergée à la « West Virginia University ». Ce modèle a été développé dans le but de déterminer les rivières où l'omble de fontaine serait à risque suite à une augmentation de température causée par les changements climatiques (Hartman et Sweka 2003). De plus, il peut être appliqué pour la gestion des pêcheries ou de la production aquacole en permettant d'estimer la consommation de nourriture (Hartman et Sweka 2003). Par exemple, ce modèle a été utilisé pour prédire les effets des changements climatiques sur les saisons de croissance et les demandes énergétiques de l'omble de fontaine et de la truite fardée (*Oncorhynchus clarkii*) (Christianson et Johnson 2020) et pour évaluer différents régimes thermiques à plusieurs périodes sur la respiration et l'excrétion d'ammonium (Hansen et Rahel 2015).

Étant donné que les taux de consommation alimentaire et de respiration contrôlent la croissance et sont grandement influencés par la taille du poisson et la température du milieu, les paramètres pour le sous-modèle de la consommation (C), le sous-modèle de la respiration (R) et le multiplicateur d'activité (ACT) ont été acquis à partir d'expériences sur les ombles de fontaine de la « West Virginia University » (Kitchell et al. 1977; Hartman et Sweka 2003; Hartman et Cox 2008) (Tableau 1). Le sous-modèle C a été acquis à partir d'expériences de taux de consommation maximal (C_{max}) où plusieurs poissons individuellement placés dans des bassins étaient nourris en excès. Le surplus de nourriture leur était ensuite retiré 24 heures plus tard et ce pendant sept jours (Hartman et Sweka 2003). Le sous-modèle R a été développé avec des expériences de respirométrie où trois mesures de consommation d'oxygène étaient effectuées en 24 heures (Hartman et Cox 2008). L'ACT a été raffiné à partir d'expériences de 21 et 31 jours réalisées par Hartman et Cox (2008), complémentées par des expériences de 7 jours menées par Hartman et Sweka (2003), où la ration, la température et la densité énergétique des proies variaient. Par la suite, l'ACT était ajusté en fonction de la croissance, consommation, température et densité énergétique des proies et des ombles de fontaine selon les méthodes de Boisclair et Sirois (1993) et de Hartman et Brandt (1995). Les paramètres pour SDA, F et U ont été empruntés à la truite commune européenne (*Salmo trutta*), car utilisés comme référence pour plusieurs salmonidés (Elliott 1976). Le SDA représente une proportion constante d'une valeur de 0.172 pour l'omble de fontaine de l'énergie assimilée qui est égale à la différence entre la consommation et les pertes fécales (Hanson et al. 1997). Des analyses de sensibilité montrent que les modèles bioénergétiques sont relativement moins sensibles à ces paramètres, contrairement à ceux de la consommation, de la respiration et de l'activité, et c'est pourquoi ils peuvent être empruntés à une autre espèce (Elliott 1976; Bartell et al. 1986) (Tableau 1). Toutefois, ce n'est pas toujours le cas, comme l'a montré Bajer et al. (2003), où ces paramètres sont une source d'erreur systématique lorsqu'ils ont fait des prédictions sur la perchaude.

Tableau 1. Paramètres physiologiques décrits par Hanson et al. (1997) utilisés pour l'application du modèle bioénergétique de type Wisconsin chez l'omble de fontaine. Les paramètres de consommation proviennent de Hartman et Sweka (2003), pour les pertes fécales et l'excrétion de Elliott (1976), et pour la respiration de Hartman et Cox (2008) (Tableau adapté de Hartman et Cox 2008) (Voir annexe 1 pour les sous-équations contenant ces paramètres).

Paramètre	Valeur	Description
Consommation		
CA	0,3013	Ordonnée à l'origine de la fonction masse-dépendante pour la consommation
CB	-0,3055	Exposant de la fonction masse-dépendante pour la consommation
CQ	7,274	Température où la valeur de la consommation est la fraction inférieure de la consommation maximale (CK1)
CTO	20,9	Température où la valeur de la consommation est égale à 98 % du maximum sur la partie croissante de la courbe de dépendance de la température.
CTM	21,0	Température où la valeur de la consommation est égale à 98 % du maximum sur la partie décroissante de la courbe de dépendance de la température.
CTL	24,05	Température où la valeur de la consommation est la fraction supérieure de la consommation maximale (CK4)
CK1	0,500	Fraction de la consommation à la température CQ
CK4	0,203	Fraction de la consommation à la température CTL
Respiration		
RA	0,0132	Ordonnée à l'origine d'une fonction allométrique de la masse
RB	-0,265	Pente d'une fonction allométrique de la masse
RQ	4,5	Estimation de la pente de la fonction de respiration à basses températures
RTO	20,2	Température optimale pour la respiration

RTM	25,0	Température maximale (létale) pour la respiration
ACT	2,89	Multiplicateur d'activité
Pertes fécales		
FA	0,212	Ordonnée à l'origine de la fonction température/ration-dépendante pour les pertes fécales
FB	-0,222	Exposant de la fonction température/ration-dépendante pour les pertes fécales
FG	0,631	Coefficient de dépendance par rapport au niveau d'alimentation pour les pertes fécales
Excrétion		
UA	0,0314	Ordonnée à l'origine de la fonction température/ration-dépendante pour l'excrétion
UB	0,58	Exposant de la fonction température/ration-dépendante pour l'excrétion
UG	-0,299	Coefficient de dépendance par rapport au niveau d'alimentation pour l'excrétion

Pour l'omble de fontaine, le modèle de consommation utilisé est adapté aux espèces en eau froide (Thornton et Lessem 1978). Une fonction allométrique de la masse est utilisée afin d'estimer la consommation maximale journalière et comprend une fonction de dépendance à la température (Thornton et Lessem 1978). Cette relation comprend donc deux courbes sigmoïdes pour la portion croissante et décroissante de la fonction de dépendance à la température (Thornton et Lessem 1978). Hartman et Sweka (2003) ont déterminé les paramètres de cette équation à l'aide de deux expériences sur l'omble de fontaine : une température-dépendante avec des températures variant de 6 à 24°C et des poissons de 6,2 à 22,2 g et une taille-dépendante avec une seule température de 12,6°C et 15 poissons entre 8,2 et 119,8 g. Quant au modèle de respiration, celui-ci dépend de la taille du poisson et d'une fonction liée à la température qui est ajustée par un multiplicateur d'activité (Kitchell et al. 1977). Le multiplicateur d'activité est considéré comme constant (Kitchell et al. 1977), même

si plusieurs études montrent que l'environnement et la physiologie influencent l'activité (Boisclair et Sirois 1993; Deslauriers et al. 2017). Le raffinement des paramètres a été fait à partir d'une expérience à quatre températures (6,3 ; 11,3 ; 15,5 et 20,2°C) avec trois classes de tailles de poissons (moyenne des trois classes = 10,5 ; 39,7 et 220,8 g). Les modèles pour les pertes fécales et l'excrétion dépendent de la température et de la ration (Elliott 1976).

Afin de valider le modèle, selon Ney (1993), un taux d'erreur entre 30 et 50 % est considéré acceptable pour pouvoir ensuite l'utiliser à des fins de gestion d'une espèce. Celui-ci est calculé en divisant la différence entre les prédictions et les données observées par les données observées (ex. données de consommation totale de nourriture ou de masses finales). Ainsi, le modèle d'Hartman et Sweka (2003) a été validé à partir des résultats des huit expériences effectuées pour raffiner le modèle afin d'obtenir un taux d'erreur d'approximativement 20% de la consommation mesurée. Les paramètres pour le métabolisme et l'activité ont toutefois été raffinés en 2008 par Hartman et Cox puisque ceux-ci n'avaient pas pris en compte le taux d'évacuation gastrique plus faible chez l'omble de fontaine que chez d'autres ombles (Sweka et al. 2004) et que l'ACT de 1 était pour des valeurs de métabolisme de routine. La prise en compte d'un taux d'évacuation gastrique plus faible devrait diminuer les erreurs dans les mesures de métabolisme à faible température étant donné qu'il y aurait des activités spécifiques dynamiques à ces températures causées par un contenu stomacal évacué de manière incomplète. Le raffinement de ces paramètres du sous-modèle de la consommation et l'augmentation de l'ACT à 2,89 ont permis d'obtenir des prédictions à 2,3 % de la croissance, de la masse finale et de la consommation observées (Hartman et Cox 2008).

5. OBJECTIF DU MÉMOIRE ET HYPOTHÈSE

L'objectif principal de ce projet de recherche était d'évaluer la performance du modèle bioénergétique de type Wisconsin pour estimer la croissance et la consommation de nourriture de l'omble de fontaine anadrome sous deux conditions de salinité. Afin d'évaluer la performance du modèle WEB, la croissance et la consommation de nourriture prédites par le modèle ont été comparées aux valeurs observées obtenues à partir d'une expérience de

croissance en laboratoire : 174 ombles de fontaine anadromes de la souche Laval maintenus soit en eau douce (0 ppm), soit en eau saumâtre (14 ppm) pendant 60 jours. Nous avons émis l'hypothèse que le modèle WEB permettrait de mieux prédire la croissance des individus élevés en eau douce que celle des individus élevés en eau saumâtre, le modèle ayant été développé à partir de données obtenues sur une souche résidente en eau douce (Hartman et Sweka 2003; Hartman et Cox 2008). La croissance en eau saumâtre devrait donc être sous-estimée par le modèle WEB puisque les adaptations physiologiques permettant le comportement migratoire peuvent impliquer une augmentation des demandes énergétiques chez les ombles de fontaine anadromes (Bernatchez et Dodson 1987), même s'il est suggéré par Rao (1968) que les taux de consommation d'oxygène sont relativement les mêmes en eau douce et en eau saumâtre à 15 ‰ chez la truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*).

CHAPITRE 1
EVALUATION OF A BROOK CHARR (*SALVELINUS FONTINALIS*)
WISCONSIN-TYPE BIOENERGETICS MODEL TO DETERMINE ITS
PERFORMANCE AT ESTIMATING GROWTH UNDER TWO SALINITY
CONDITIONS.

1.1 INTRODUCTION

Brook Charr is the most sought-after species for recreational fisheries in the province of Quebec, Canada, representing approximately 30 % of the total fishing effort (Gagné 2023). Populations inhabiting coastal rivers of eastern Canada have two ecotypes: anadromous and freshwater resident (Power 1980; Hendry et al. 2004). Unfortunately, anadromous populations have been declining since the early 2000s due to anthropogenic pressures such as overfishing, habitat degradation, the introduction of non-native competing species, as well as climate change (Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs 2020). Moreover, no provincial licence is needed to fish in the area where the anadromous strain is found making them more vulnerable to fisheries (Gagné 2023). The need to ensure proper management of coastal populations is even greater as Brook Charr, whose metabolism is generally optimal between 10 and 19 °C for growth and maturation, may be negatively affected by increasing environmental temperatures as thermal regimes of some rivers in Quebec are getting close to 20 and 24 °C (Hokanson et al. 1973; Daigle et al. 2019). Indeed, ectotherm species, such as fish, see their metabolic rate fluctuate according to ambient temperature (Brett 1972). In sub-optimal conditions, mortality rates increase while reproduction efforts decrease compromising species resilience (McCormick et al. 1972). It is therefore important to take an interest in Brook Charr coastal populations to ensure their conservation and stock management.

With the aim of improving population monitoring on Brook Charr, the use of bioenergetics models is relevant. These tools may improve our understanding of environmental conditions effects on growth, reproduction, and food consumption of a species (Kitchell et al. 1977). Bioenergetics models can be used by fisheries managers to estimate food consumption (Kitchell et al. 1977; Ney 1993; Rudstam et al. 1994; Railsback and Rose 1999) or to evaluate stocking strategies (Stewart et al. 1981; Al-Chokhachy et al. 2009) while they can also be used to determine impacts of increasing temperatures on fish (Lyons 1997; Bevelhimer and Bennett 2000; Bevelhimer 2002). Using the principles of mass conservation, energy acquired through food consumption is distributed into four physiological components at the individual level: metabolism (standard metabolism, activity and energy required for digestion), production of metabolic waste (equivalent to the total of energy egested as feces and excreted as urea and ammonia), growth, and reproductive effort (Ney 1993; Deslauriers et al. 2017). The Wisconsin Energy Budget (WEB) model estimates consumption as a proportion of the maximum ration available for the fish (Ney 1993) wherein consumption and respiration rates are controlled by growth and are influenced by fish size and environmental temperature (Kitchell et al. 1977).

The WEB model explored in this study was developed by Hartman and Sweka (2003) and refined by Hartman and Cox (2008) on a juvenile and adult freshwater Brook Charr resident strain. The goal of this model was to improve fish community management in eastern streams where Brook Charr are native, and in western streams, where they are considered a threat to other native salmonids of the United States (Hartman and Sweka 2003; Hartman and Cox 2008). This specific bioenergetics model was first developed to assess fish thermal limits in order to determine streams where Brook Charr could become vulnerable due to climate change (Hartman and Sweka 2003). According to Ney (1993), the error rates should be between 30-50 % for a model to be validated and used for management applications. This is calculated by dividing the difference between predictions and observed data by the observed data. The Brook Charr bioenergetics model was within 20% of observed consumption rates in a laboratory experiments, and was thus considered valid for field applications (Hartman and Sweka 2003). Hartman and Cox (2008) further refined the

parameters for metabolism and activity rate because they assumed that gastric evacuation rates for Brook Charr were the same as for other charr species whilst it has been shown to be lower in Brook Charr (Sweka et al. 2004) and that the activity rate multiplier was for routinely active fish. The refinement of the model provided predictions within 2.3 % of the observed growth, final mass and consumption which makes this WEB model one of the best-validated one (Hartman and Cox 2008). Since then, this bioenergetics model has been used for different purposes, including predictions of the effects of climate change on seasonal growth and fish energy demands (Christianson and Johnson 2020) or the evaluation of time and temperature regime on respiration and ammonium excretion (Hansen and Rahel 2015). However, the performance of this WEB model has never been tested on an anadromous strain, which could introduce bias as their metabolism has been shown to differ from the resident ecotype (Morinville et Rasmussen 2003).

The objective of this research project was to evaluate the performance of the freshwater Brook Charr WEB model applied to an anadromous strain. Growth and food consumption were predicted by the model and compared to the observed values obtained after a 60-day experiment in the laboratory under two salinity conditions: fresh and brackish water. We hypothesized that WEB's predictions would provide better estimates for fish reared in fresh water rather than in brackish water.

1.2 MATERIALS AND METHODS

1.2.1 Fish husbandry

Anadromous Brook Charr used for the experiment were held at the ISMER-UQAR (Institut des sciences de la mer – Université du Québec à Rimouski) aquaculture station in Pointe-au-Père (Québec, Canada). These fish originated from the Laval River, a tributary of the St. Lawrence Estuary (Bastien et al. 2011). The stock has been divided into two lines over six generations: 1. The control line, whose individuals are randomly chosen as broodstock after each new generation is produced, and 2. The selected line, whose broodstock have been chosen from combined selection on the absence of early gonad development and enhanced growth. Selection for both traits takes place in the fall at age 1+. Spawning takes place at the

aquaculture station when females are ready to release their eggs, generally between November and December. For each generation, both lines are composed of at least 20 families. Each family is created using unique male-female combinations within each line avoiding brother-sister crosses. Eggs hatch between January and February depending on spawning date and the temperature of the water arriving in the system. At a temperature of 8 °C, it takes approximately four weeks for the fingerlings to absorb their yolk sac. For fingerlings and adults, maximal biomasses within rearing tanks are kept below 30 kg m⁻³. Brook Charr remain in freshwater throughout the year until they reach age 2+. In accordance with the Canadian Council on Animal Care guidelines, all experimental protocols were approved by the UQAR Animal Care Committee (Certificate # CPA-88-22-241).

1.2.2 Experimental design

During the summer of 2022, a 60-day growth experiment was conducted in twelve 50-liters flow-through tanks. For the experiment, 174 Brook Charr were used: 88 from the control line and 86 from the selected line, but 172 were used for the analyses: 86 from the control line and 86 from the selected line. One control fish was misplaced in the wrong tank at the beginning of the experiment and, for that reason, was withdrawn from all analyses. The other missing fish (control line) died on day 59 of the experiment. Half of the fish were reared in fresh water (0 ppt; 6 tanks) and the other half reared in brackish water (14 ppt; 6 tanks). Each tank contained a maximum of 15 fish with both lines (control and selected) kept separately. Treatments were randomly distributed. There were three replicate tanks for each line per water treatment. Three families from each line and ~five fish per family were used to ensure that the observed effects were not due to parental effects, but to the treatment and/or the genetic line. Fish were randomly chosen from ~200 individuals available in each family. Brook Charr were of age 2+ at the time of the experiment, which infers that they had developed physiological aptitudes necessary for life in salt water and would be sexually mature to reproduce in the fall (Boula et al. 2002). Prior to being placed in their experimental tank, fish were anesthetized (Ethyl 3-aminobenzoate methanesulfonate [MS-222] 0.16 g/L, Sigma-Aldrich co., Missouri, USA) for measurement of fork length (mm), mass (g), and

individual identification by implantation of Passive Integrated Transponder (PIT tags, AVID, California, USA) into the epaxial muscle near the dorsal fin. Brook Charr were not fed 24 hours prior to anesthesia.

Fresh water was supplied by dechlorinated tap water from the City of Rimouski whilst brackish water was obtained by mixing City of Rimouski fresh water and salt water obtained from an underwater pumping system with the water source located 1 km offshore in the St. Lawrence Estuary. Once the fish were evenly distributed in the tanks, salinity was increased by 2 ppt per day until 14 ppt was reached.

Photoperiod was maintained to reflect natural conditions at the Pointe-au-Père latitude (48°30'59.99" N). Temperature, salinity, and dissolved oxygen were measured in each tank every day (Table 2) using a YSI probe (Professional Plus (Pro Plus) Multiparameter instrument, YSI Inc., Ohio, USA).

Table 2. Mean (\pm S.D.) experimental water parameters for Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh or brackish water for 60 days. The salinity value does not include the 7 days of acclimation to brackish water.

Treatment	Temperature (°C)	Salinity (PSU)	Oxygen (mg/L)
Brackish water	10.9 \pm 1.3	13.98 \pm 1.23	9.41 \pm 1.77
Fresh water	12.4 \pm 1.6	0.19 \pm 0.04	8.06 \pm 2.48

A failure in the saltwater supply system occurred on day 24. The reserves of the aquaculture station were therefore used until day 32 after which a temporary supply system was installed for the remaining of the experiment. Water flow rates were reduced on day 27 for each tank, from 10 L min⁻¹ to 5 L min⁻¹, to save water and allow the temporary system to operate correctly. To ensure homogeneity between the treatments, water flow in freshwater tanks was also reduced to the same rate. The change in water flow rates did not impact

temperature, salinity, or dissolved oxygen. However, the use of a temporary system had for effect to increase the temperature variability for the brackish water treatment as water was pumped closer to the St. Lawrence River coast. Nonetheless, this should have no impact on WEB model predictions considering that the model takes daily temperature into account. Although, daily temperature was considered by the WEB model, it did not account for the fact that fish did not eat for a whole day during the installation of the temporary system, as murky water with sediment entered into the system for the brackish water system. As a result, fish were unable to see the food during that day. Instead, this was considered into the total food consumption, but the model distributed the food almost equally with a gradual increase each day which is not what was observed in the experiment.

The feed used was the same for each tank (3 mm Floating fish (salmonid) feed, Corey Aquafeeds, New Brunswick, Canada). The food ration represented 1.5 % of the tank initial biomass per day. The feed was given in two 20 min intervals to allow all fish to eat. The uneaten wet feed was weighted, converted into dry mass feed, and subtracted to the initial ration. At the end of the experiment, the individuals were anesthetized with MS-222 (0.2 g L⁻¹) before being measured (mm) and weighted (g) again. Decapitation followed those measurements. Epaxial muscles were sampled on the left side over the lateral line. If the fish was too small, the right side was also sampled. Gonads and liver were also weighted.

1.2.3 Growth rate and Fulton's condition factor

Growth rate was calculated from the fish initial and final mass data to determine Brook Charr growth performance during the 60-day experiment following the equation:

$$(1) \text{ Growth rate} = (\text{Final mass (g)} - \text{Initial mass (g)}) / 60 \text{ days}$$

Fulton's condition factor (K) and its delta (ΔK) were calculated for each fish following the equations:

$$(2) K = \text{Body mass (g)} / \text{Fork length (cm)}^3 * 100$$

$$(3) \Delta K = \text{Final K} - \text{Initial K}$$

1.2.4 Gonadosomatic and hepatosomatic index

Gonadosomatic index (GSI) and hepatosomatic index (HSI) were calculated for all the fish sampled following the equations:

$$(4) \text{ GSI} = \text{Gonad mass (g)} / \text{Total body mass (g)} * 100$$

$$(5) \text{ HSI} = \text{Liver mass (g)} / \text{Total body mass (g)} * 100$$

1.2.5 Energy density

Bomb calorimetry (Parr 6100 Compensated Calorimeter, Parr Instruments, Illinois, USA) was used to quantify energy density (ED, J g⁻¹ of wet mass) for the muscle of a subset of fish (n = 72; two per family per tank for a total of six fish per tank). Muscle samples were desiccated in a drying oven for 72 hours at 60°C until the dry mass was constant. Samples were weighed once and an hour later to validate dry mass consistency. The dry samples were powdered down using a mortar and pestle and then made into ~1 g pellets. The pellets were combusted at 370 psi oxygen (1 psi = 6.894 747 × 10³ Pa). The nitric acid resulting from combustion was neutralised by 0.1 M NaOH. Benzoic acid controls were made at the beginning of each day to reduce experimental error. Thirty-six fish were sacrificed on day 1 of the experiment for the purpose of having initial energy density values for each family used. The family average was calculated and used as the initial value for each fish within a given family. A linear regression model between dry-to-wet mass ratio and muscle energy density estimated through bomb calorimetry was created with this subset of fish to estimate the initial energy density of the fish that were euthanized at the end of the experiment (n = 72).

Energy density was also estimated by bomb calorimetry for the feed found in the two bags used during the experiment. Three replicates of 10 g per bag of feed given to the fish were used to quantify energy density. The mean energy density of the feed was calculated to obtain only one value per bag and the two values were used in the model as input.

1.2.6 Bioenergetics modeling

The WEB model simulations were performed in Fish Bioenergetics 4 (FB4) v1.1.1 platform in R (Deslauriers et al. 2017). The parameters for consumption, growth and metabolism used in the WEB model were developed with an Appalachian Brook Charr from the Bowden State Fish Hatchery, Bowden, West Virginia (Hartman and Sweka 2003; Hartman and Cox 2008). Egestion, excretion and specific dynamic action were borrowed from a Brown Trout (*Salmo trutta*) model (Elliott 1976). The activity rate multiplier (ACT) set as 2.89 by Hartman and Cox (2008) in their refinement of the WEB model was also used. Several additional input data are needed by the model in order to predict final fish mass. Data provided in a design file to FB4 were initial mass of each fish, initial and final energy densities for each fish, mean energy density for the two bags of feed (in order of utilization), daily tank temperature and the total food consumption (in g) over the 60 days. The oxycalorific coefficient, which converts oxygen consumption data to energy units, was of $13\,560\text{ J g}^{-1}\text{ O}_2$ (Elliott and Davison 1975; Hartman and Sweka 2003). Two approaches were used to obtain WEB predictions: estimating growth providing total food consumption and estimating total consumption providing the final mass of the fish. The total food consumption of an individual is equal to the 1.5 % ration added over the 60 days divided into the number of fish in the tank because it was assumed that each fish ate an equal part of the ration. The predictions of overall food consumption over the 60 days also used final fish mass as input. Error rates of the final mass and the consumption predictions made by the model were calculated as follows:

$$(6) \text{ Error rates} = | \text{Observed value} - \text{Predicted value} | / \text{Observed value}$$

1.2.7 Statistical analysis

An independent t-test was carried out on the diet energy density to determine whether it was significantly different between the two bags of feed used for the experiment. The effects of number of days until the ration was completely eaten, the overall food consumption, the initial fish mass and the final fish mass were also tested between the treatments using an independent t-test.

For ΔK , growth rate, GSI and HSI, normality of residuals was tested using a Shapiro-Wilk test and homogeneity of variances was tested using a Levene test. Salinity and genetic line effects on growth rate and ΔK were tested using a two-way analysis of variance (ANOVA). A square root transformation was made on the growth rate to achieve normality of residuals. For ΔK , normality was not achieved following data transformation so a Kruskal-Wallis test was used with lines and treatments combined as one factor. For the growth rate, in presence of significant effects, Tukey HSD comparison of mean was performed.

Male and female were tested separately for GSI and HSI. Female GSI and HSI were tested using a two-way ANOVA. A Games & Howell test was performed in presence of a significant effect because variances were heterogeneous for the GSI while a Tukey HSD was used for the HSI. For male GSI and HSI, a treatment effect was tested using a Kruskal-Wallis test. Selected and control fish were tested separately as residuals were not normal and variances were heterogeneous. A posteriori LSD rank test was performed in the presence of significant differences.

An ANOVA was used to test if the family had an effect on the initial fish muscle energy density. In the absence of a family effect, the line average could be used as the initial energy density value provided to the model. The WEB model will interpolate a constant change in energy density over the 60-day experimental period.

To determine the WEB model performance, final mass and food consumption predictions were plotted against final mass and consumption observations to test if the intercept and slope deviated significantly from 0 and 1, respectively.

All statistical analyses were performed with R version 4.2.3 (2023-03-01) (R Core Team 2023).

1.3 RESULTS

1.3.1 Food consumption

The 1.5 % ration was completely eaten after 13.8 ± 4.4 (mean \pm S.D.) days in fresh water and 17.3 ± 3.3 days in brackish water with no significant difference among treatments (Welch's *t* test; *df* = 9.35; *p* = 0.15). The number of days before food ration was completely eaten also did not differ between lines: 15.2 ± 4.3 and 16.0 ± 4.3 days for the control and selected lines (Welch's *t* test; *df* = 10.00; *p* = 0.74), respectively. The total food consumption over the 60 days was not significantly different between fresh and brackish water with values of 110.5 ± 18.2 g and 108.3 ± 18.3 g respectively (Welch's *t* test; *df* = 10.00; *p* = 0.83) but was significantly different between lines (Welch's *t* test; *df* = 8.64; *p* = 0.004) with 96.4 ± 9.0 g for the control line and 122.4 ± 13.7 g for the selected line.

1.3.2 Growth rate and Fulton's condition factor

No interaction was found between the treatment and genetic line for the growth rate ($F_1 = 0.16$; *p* = 0.69; Fig. 2). The salinity treatment had no influence on the growth rate ($F_1 = 1.70$; *p* = 0.19; Fig. 2). However, the growth rate was significantly lower in the control line than in the selected line ($F_1 = 9.12$; *p* = 0.003; Fig. 2). Initial fish mass was significantly lower in the control line than in the selected line (Welch's *t* test; *df* = 167.25; *p* < 0.001; Table 3), with the mean mass being 119 ± 53 g and 149 ± 59 g for the control and selected lines respectively. Final fish mass also differed between both lines (Welch's *t* test; *df* = 164.03; *p* < 0.001; Table 3). The mean final fish mass for the control line (219 ± 83 g) was significantly lower than for the selected line (268 ± 99 g). ΔK was not significantly different between the line-treatment combinations ($X^2_3 = 2.55$; *p* = 0.47; Table 3).

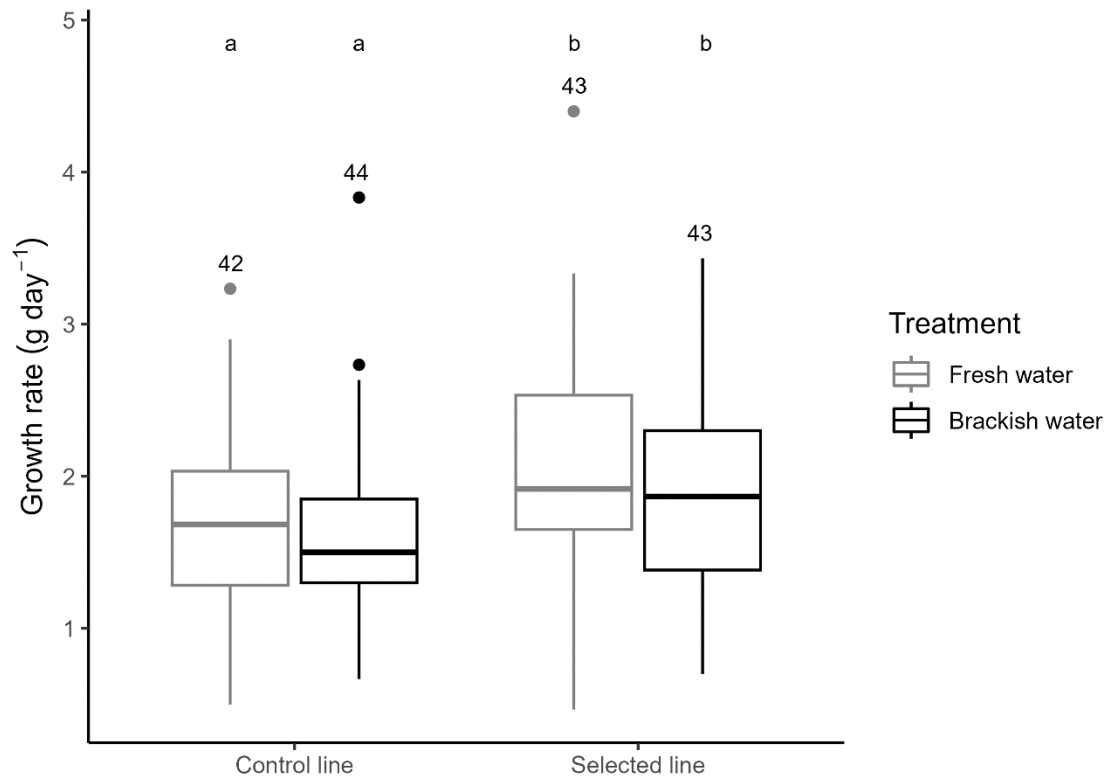


Fig. 2. Box plot representing the growth rate (g day⁻¹) of 172 age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh or brackish water for 60 days. The middle hinge of the boxplot is the median while the lower and upper hinges correspond to the first and third quartiles and the lower and upper whisker extend at most 1.5 x the inter-quartile range from the hinges. Dots represent outliers. The value on top of each box is the sample size. All data points were used for statistical analysis. Letters at the top of the figure indicate the significant differences between treatments and lines.

Table 3. Summary of mean \pm SD initial and final mass, fork length, energy density, and delta Fulton's condition factor for 172 Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh or brackish water for 60 days.

Treatment	Line	n	Initial mass (g)	Final mass (g)	Initial fork length (mm)	Final fork length (mm)	Initial energy density (J g ⁻¹ of wet mass)	Final energy density (J g ⁻¹ of wet mass)	ΔK
Brackish water	Selected	43	148 \pm 55	261 \pm 90	240 \pm 28	276 \pm 29	5182 \pm 161	5874 \pm 427	0.18 \pm 0.07
	Control	43	118 \pm 57	215 \pm 86	214 \pm 35	251 \pm 34	5181 \pm 256	5794 \pm 324	0.18 \pm 0.09
Fresh water	Selected	42	151 \pm 63	276 \pm 107	241 \pm 33	279 \pm 38	5182 \pm 161	5766 \pm 392	0.24 \pm 0.48
	Control	44	120 \pm 49	222 \pm 81	217 \pm 32	256 \pm 35	5181 \pm 256	5794 \pm 342	0.16 \pm 0.06

1.3.3 Gonadosomatic index

Two initial fish were withdrawn from the analysis of GSI and HSI because their sex was not determined with certainty. As fish selection was random, sampling of pre-experimental control males was low ($n = 3$) compared to post-experimental control males (brackish water $n = 25$, fresh water $n = 26$).

For the females, a significant difference was found for the treatment ($F_2 = 10.73$; $p < 0.001$; Fig. 3) but not for the line ($F_1 = 0.65$; $p = 0.42$; Fig. 3). A treatment effect was observed for male GSI in the control ($X^2_2 = 8.87$; $p = 0.01$; Fig. 4a) and in the selected line ($X^2_2 = 7.13$; $p = 0.03$; Fig. 4b). In both lines, the initial treatment was significantly lower than the two experimental treatments. No significant difference was observed between fresh and brackish water.

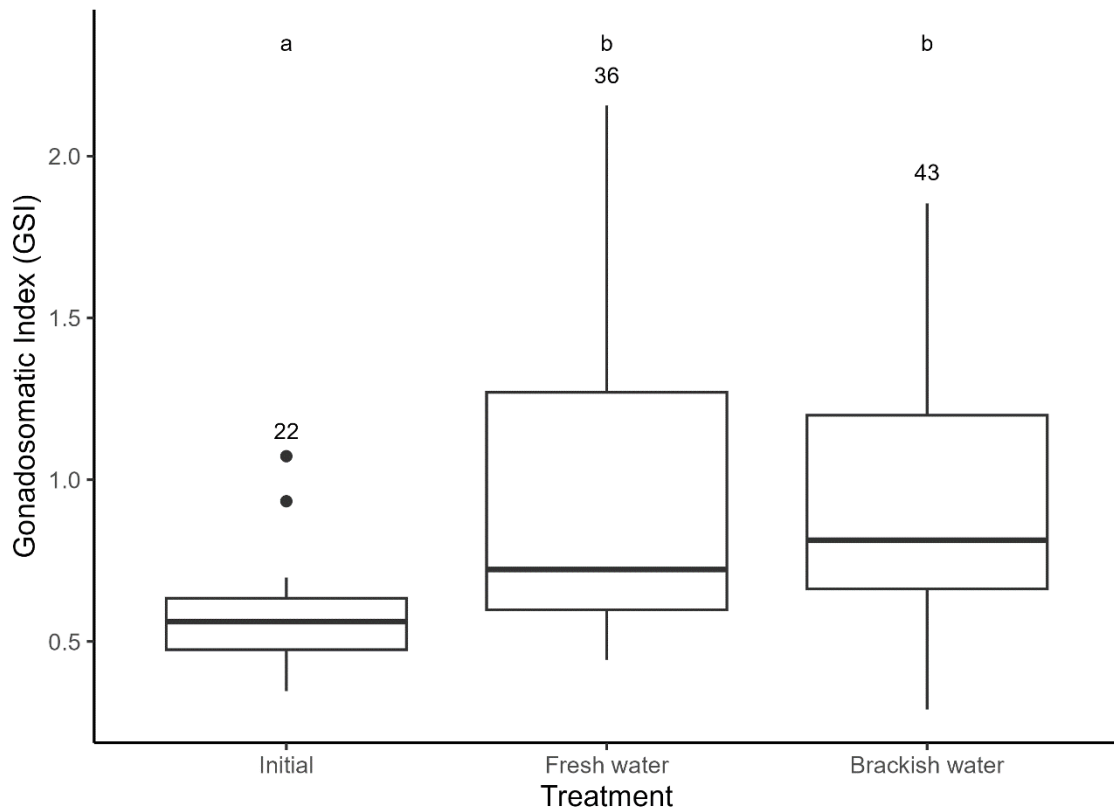


Fig. 3. Boxplot representing changes in gonadosomatic index (GSI) for female age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh or brackish water for 60 days. The initial treatment represents fish sacrificed on day 1 of the experiment while fresh and brackish water represent fish sacrificed on day 60. The middle hinge of the boxplot is the median while the lower and upper hinges correspond to the first and third quartiles and the lower and upper whisker extend at most 1.5 x the inter-quartile range from the hinges. Dots represent outliers. The value on top of each box is the sample size. Two initial fish were withdrawn from statistical analysis because their sex was identified with uncertainty. Letters at the top of the figure indicate the significant differences between treatments.

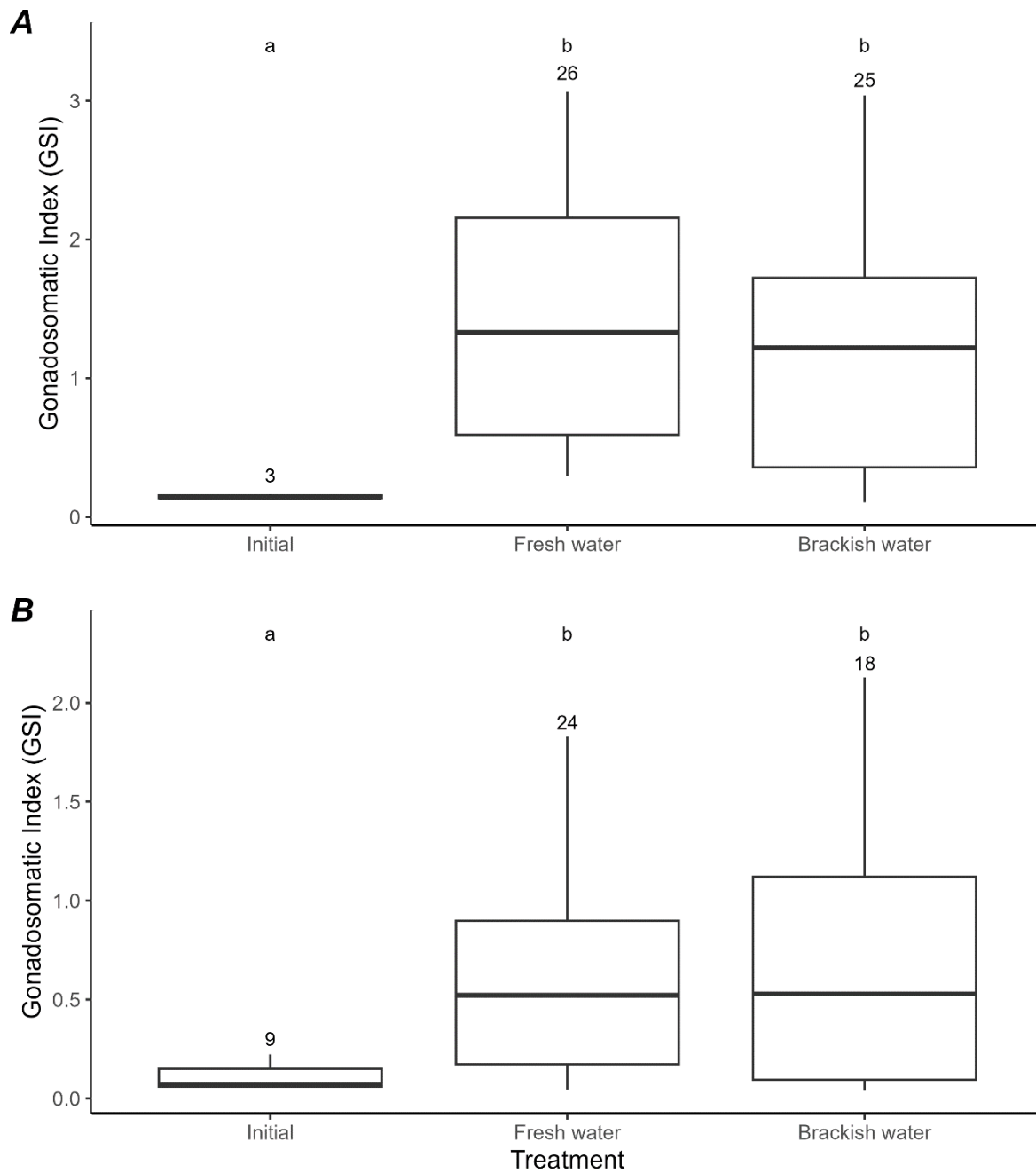


Fig. 4. Boxplot representing changes in gonadosomatic index (GSI) for male age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) from (A) the control line and (B) the selected line reared in fresh or brackish water for 60 days. The initial treatment represents fish sacrificed on day 1 of the experiment while fresh and brackish water represent fish sacrificed on day 60. The middle

hinge of the boxplot is the median while the lower and upper hinges correspond to the first and third quartiles and the lower and upper whisker extend at most 1.5 x the inter-quartile range from the hinges. Dots represent outliers. The value on top of each box is the sample size. Two initial fish were withdrawn from statistical analysis because their sex was identified with uncertainty. Letters at the top of the figure indicate the significant differences between treatments.

1.3.4 Hepatosomatic index

No interaction was found between treatments and genetic line for female HSI ($F_2 = 0.92$; $p = 0.40$; Fig. 5). Female Brook Charr from the selected line had significantly lower HSI than those from the control line ($F_1 = 16.85$; $p < 0.001$; Fig. 5). Significantly lower initial HSI was found compared to fresh ($p < 0.001$; Fig. 5) and brackish water ($p < 0.001$; Fig. 5). For male HSI, a treatment effect was observed only in the selected line ($X^2_2 = 8.15$; $p = 0.02$; Fig. 6). Initial fish had significantly lower HSI than fish reared in brackish water but not with fish reared in fresh water. Therefore, there was a significant difference between fresh and brackish water treatments.

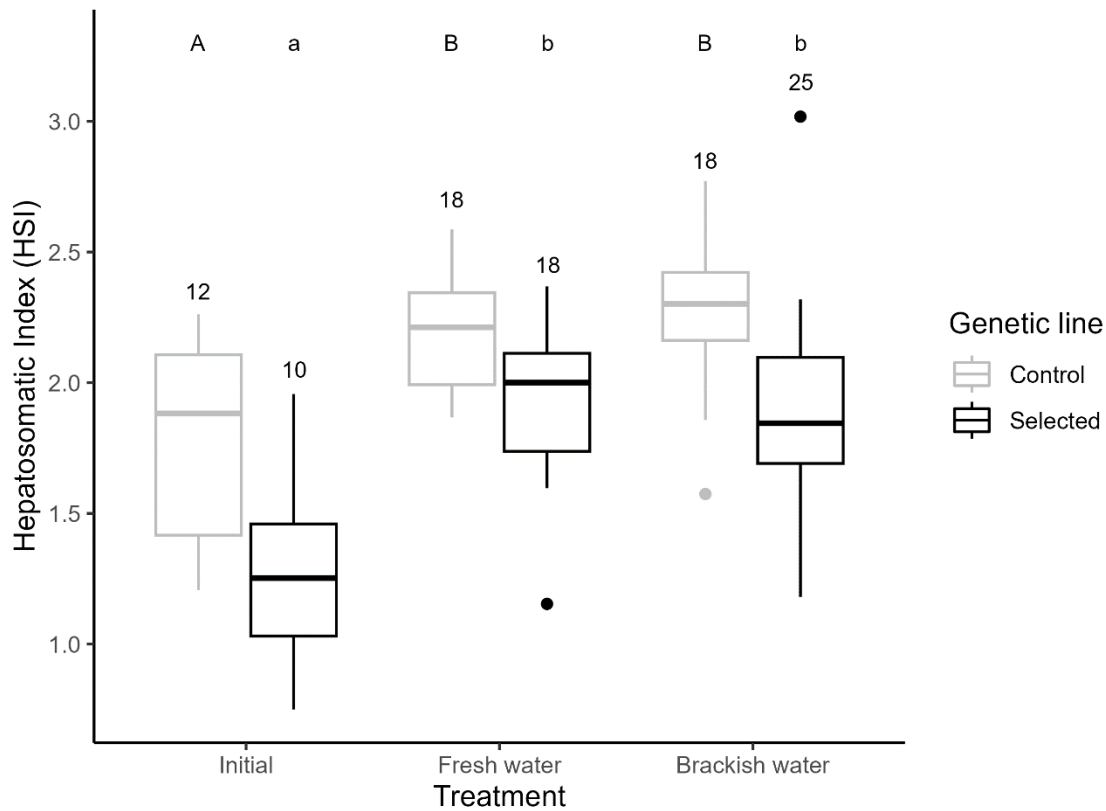


Fig. 5. Boxplot representing changes in hepatosomatic index (HSI) for female age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh or brackish water for 60 days. Initial represents fish sacrificed on day 1 while fresh and brackish water represent fish sacrificed on day 60. The middle hinge of the boxplot is the median while the lower and upper hinges correspond to the first and third quartiles and the lower and upper whisker extend at most 1.5 x the inter-quartile range from the hinges. Dots represent outliers. The value on top of each box is the sample size. Two initial fish were withdrawn from statistical analysis because their sex was undetermined. Letters at the top of the figure indicate the significant differences between treatments. Lowercase represents significant difference between the genetic lines.

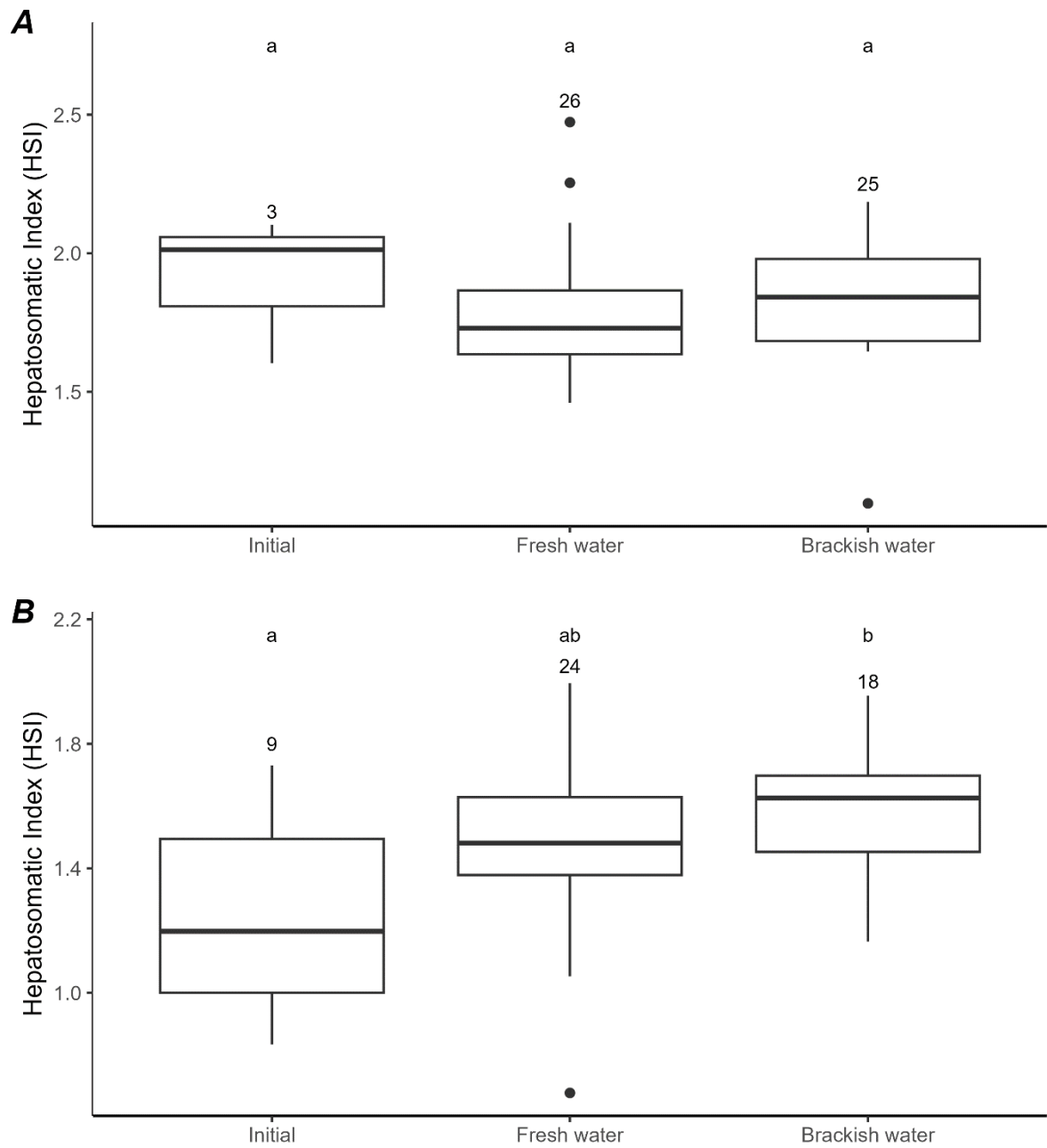


Fig. 6. Boxplot representing changes in hepatosomatic index (HSI) for male age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) from (A) the control line and (B) the selected line reared in fresh or brackish water for 60 days. The initial treatment represents fish sacrificed on day 1 of the experiment while fresh and brackish water represent fish sacrificed on day 60. The middle

hinge of the boxplot is the median while the lower and upper hinges correspond to the first and third quartiles and the lower and upper whisker extend at most 1.5 x the inter-quartile range from the hinges. Dots represent outliers. The value on top of each box is the sample size. Two initial fish were withdrawn from statistical analysis because their sex was identified with uncertainty. Letters at the top of the figure indicate the significant differences between treatments.

1.3.5 Energy density

There was no significant difference for muscle energy density between families at the beginning of the experiment ($F_6 = 1.27$; $p = 0.30$). Therefore, mean of muscle energy density was used for each genetic line as an input into the WEB model without considering familial effect. However, muscle energy density differed significantly between the initial values measured and both salinity treatments ($p < 0.001$; Fig. 7).

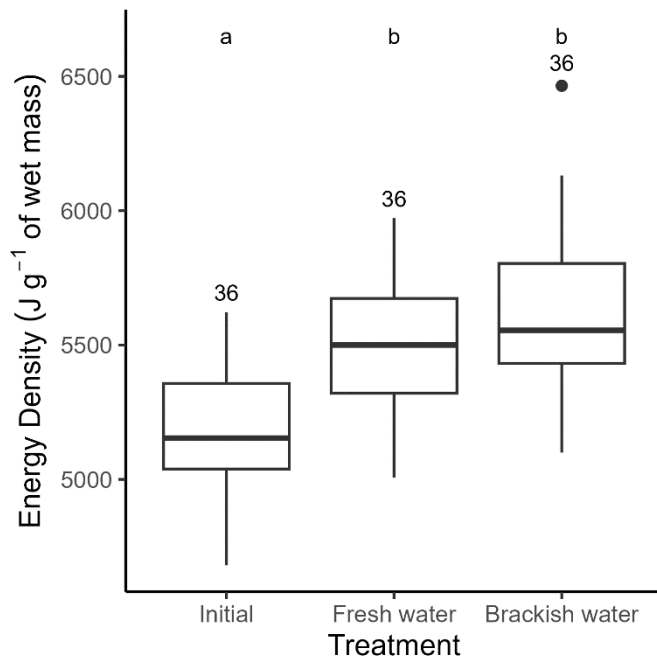


Fig. 7. Energy density (J g^{-1} of wet mass) of age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) at the beginning and end of the experiment where fish were reared in fresh or brackish water for 60 days. The initial treatment represents fish sacrificed on day 1 of the experiment while fresh and brackish water treatments represent fish sacrificed on day 60. The middle hinge of the boxplot is the median while the lower and upper hinges correspond to the first and third quartiles and the lower and upper whisker extend at most 1.5 x the inter-quartile range from the hinges. Dots represent outliers. Values at the top of each box is the sample size.

The relationship between dry to wet mass ratio (DWR) and energy density (ED) in age-2+ Brook Charr was calculated in fresh ($\text{ED} = 30382.3 \times \text{DWR} - 1766.26$; $r^2 = 0.88$; Fig. 8) and brackish water ($\text{ED} = 32690.4 \times \text{DWR} - 2315.08$, $r^2 = 0.90$; Fig. 8) for 36 fish per treatment. For the remaining hundred fish whose ED was not estimated by bomb calorimetry, these regressions were used to estimate ED depending on the treatment fish were reared in.

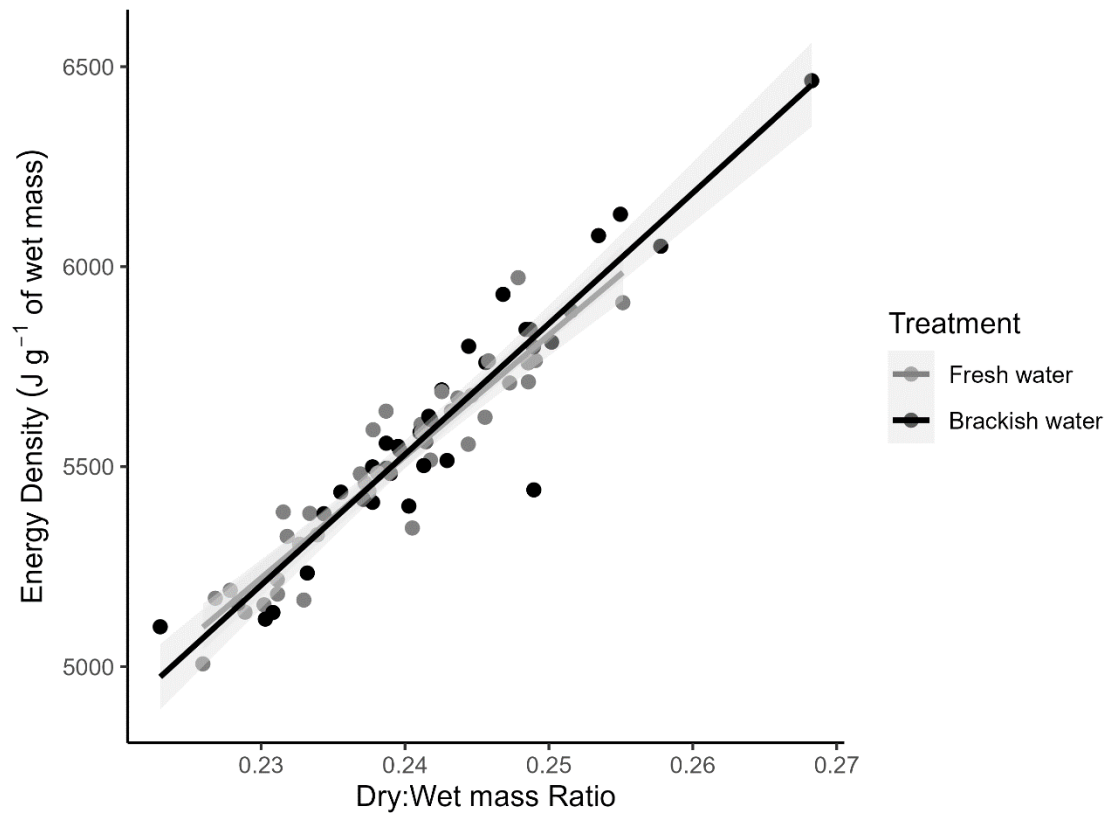


Fig. 8. Relationship between dry to wet mass ratio and energy density (J g^{-1} of wet mass) measured in 72 age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) at the end of the 60-day experiment: 36 in fresh water and 36 in brackish water. The solid line represents regression through actual data for both treatments. The shaded area represents the standard error.

Feed energy density did not significantly differ between the two bags used in the experiment ($n = 3$ per bag, Welch's t test; $df = 3.86$; $p = 0.1942$). The mean energy density for the first bag of feed was of $20\,244 \pm 543 \text{ J g}^{-1}$ of wet mass while it was of $21\,017 \pm 657 \text{ J g}^{-1}$ of wet mass for the second one. Even without significant difference, both values were still used in the WEB model simulations to represent reality more accurately.

1.3.6 Bioenergetics modeling

Linear models to validate WEB's predictions for Brook Charr did not include the values of 1 for the slope and 0 for the intercept for either brackish or fresh-water treatments (Table 4).

Table 4. Confidence intervals of the linear models for predicted and observed mass of 172 age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh or brackish water for 60 days by WEB model.

	Treatment	2.5%	Coefficients	97.5%
Intercept	Brackish water	141.39	161.83	182.26
	Fresh water	135.98	156.06	176.13
Slope	Brackish water	0.37	0.45	0.53
	Fresh water	0.31	0.39	0.46

Predictions overestimated final mass by 294.7 g and 254.2 g for brackish and fresh-water treatments respectively (Fig. 9). Final mass predictions error rates in fresh and brackish water were of $27.6 \pm 33.5 \%$ and $30.9 \pm 28.9 \%$ respectively. The absolute difference between the final mass predictions and the observed value was of 55.3 ± 41.0 g in fresh water and of 56.9 ± 36.1 g in brackish water.

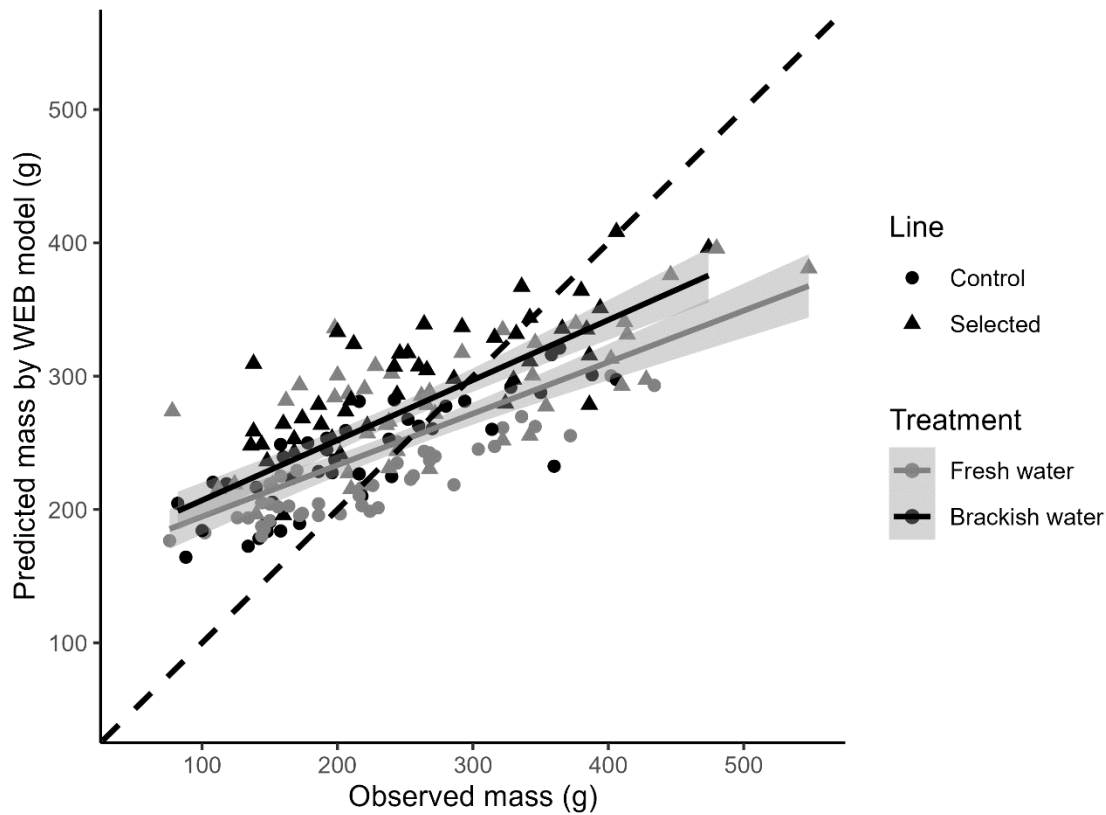


Fig. 9. Predicted mass by the WEB model (g) compared to the experimental observed mass (g) of 172 age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh or brackish water for 60 days. The solid lines represent regression through the actual data for both treatments. The points shape represents the genetic line. The shaded area represents the standard error. The dashed line represents a slope of 1 and an intercept of 0.

To visualise how the model predicted growth over time, growth simulations using the WEB model were made for four Brook Charr with initial mass almost equal to the treatment mean mass. This revealed trends where in both water treatments mass predictions for Brook Charr from the selected line exceed those from the control line at the end of the experiment (Fig. 10). It also shows that mass is overestimated after 60 days (Fig. 10).

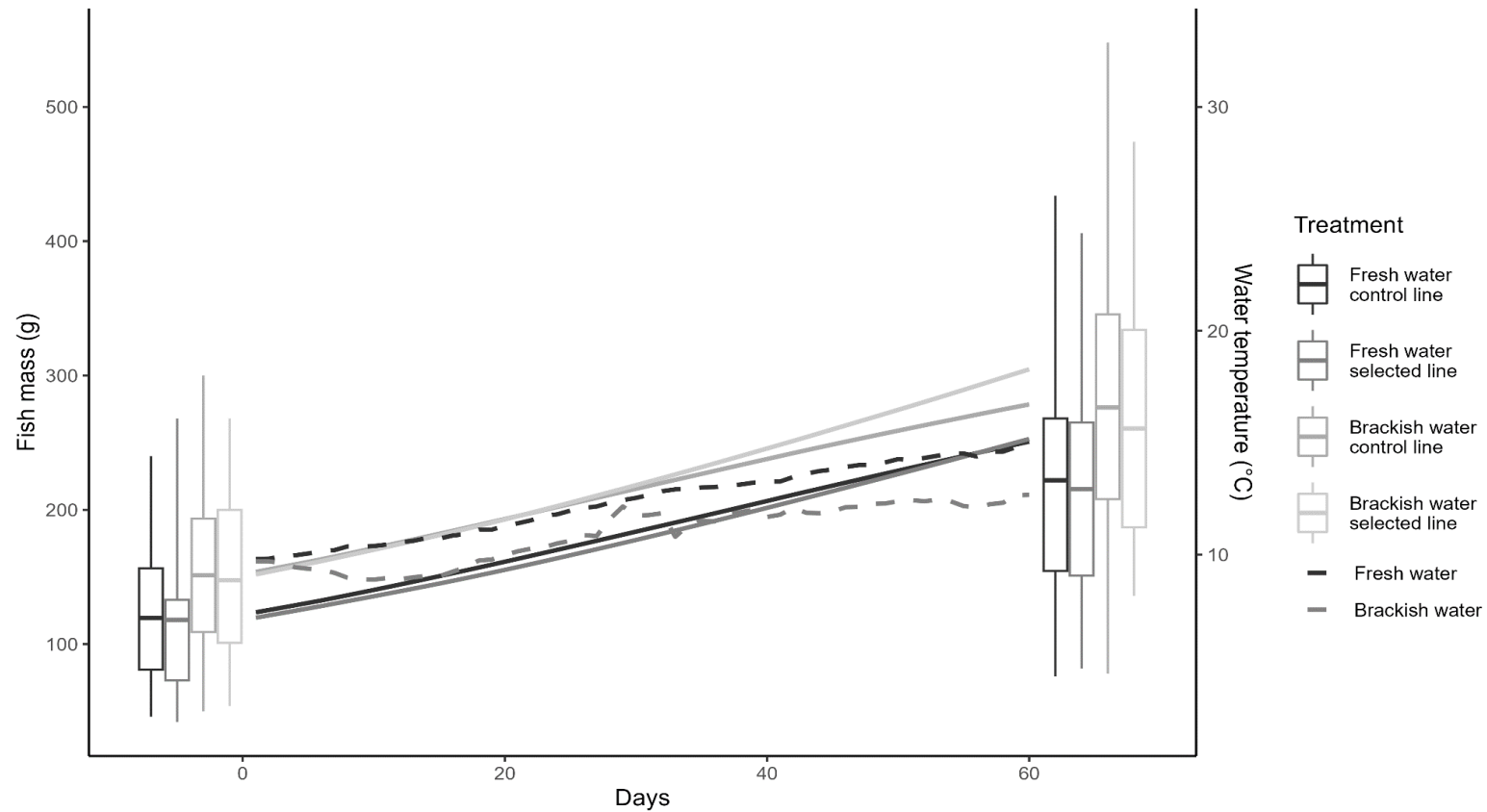


Fig. 10. Observed (boxplots) and simulated growth by WEB model (solid lines) for four age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh or brackish water for 60 days. The middle hinge of the boxplot is the mean fish mass. The lower and upper hinges correspond to the first and third quartiles while the lower and upper whisker extend to the minimum and maximum value, respectively. The chosen Brook Charr for the simulated growth had an initial mass closest to the mean mass of all the fish reared in the same treatment. Mean temperature profiles for fresh and brackish water are represented by the dashed lines.

Overall food consumption was also estimated with the WEB model by fitting it to the final mass of each fish. The confidence intervals of the linear models for predicted and observed mass in fresh and brackish water both include the value of 1 for the slope and 0 for the intercept (Table 5, Fig. 11). It is shown that the WEB model fails to predict that each fish ate an equal part of the ration as we assumed (Fig. 11).

Table 5. Confidence intervals of the linear models for predicted and observed consumption of age 2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh or brackish water for 60 days by WEB model.

	Treatment	2.5%	Coefficients	97.5%
Intercept	Brackish water	-34.92	10.94	56.81
	Fresh water	-28.86	26.30	81.29
Slope	Brackish water	0.33	0.75	1.17
	Fresh water	0.25	0.75	1.25

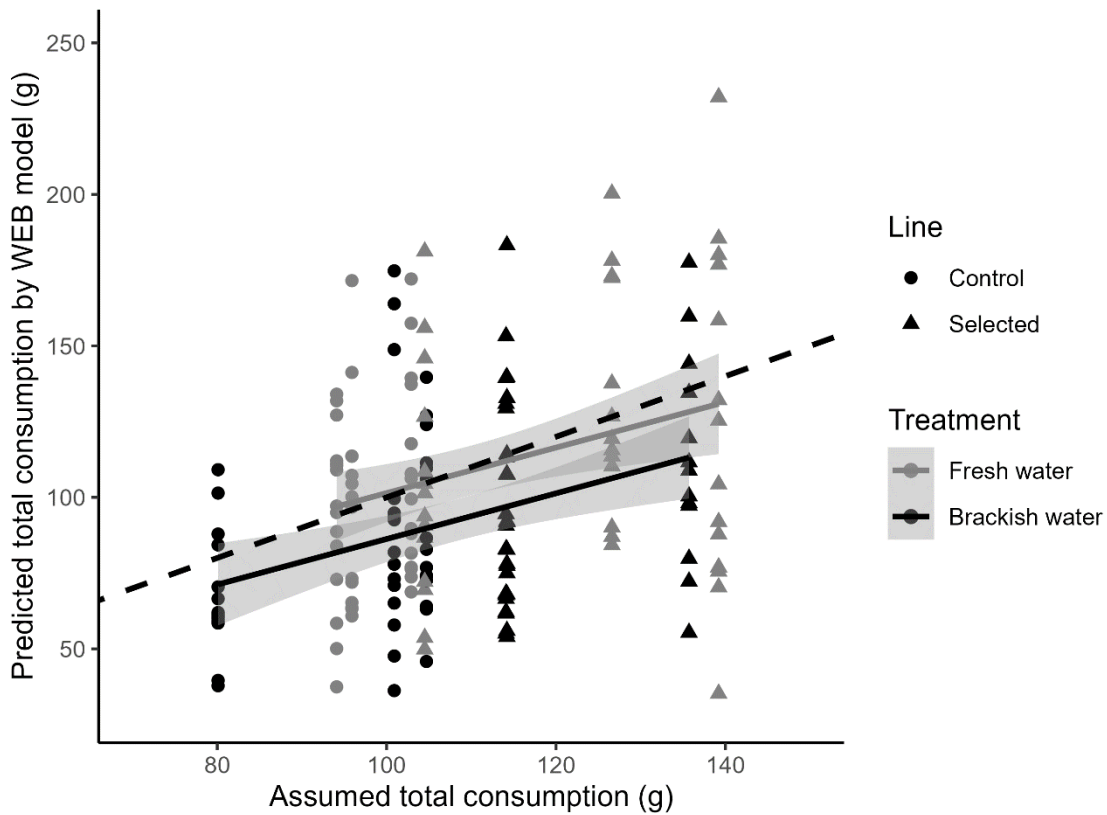


Fig. 11. Predicted total consumption by the WEB model (g) compared to the assumed total consumption (g) of 172 age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh and brackish water for 60 days. The solid lines represent regression through the actual data for both treatments. The points shape represents the line. The shaded area represents the standard error. The dashed line represents a slope of 1 and an intercept of 0.

When it was assumed that each fish ate an equal part of the ration, food consumption error rates were of $27.3 \pm 19.0\%$ in fresh water and of $27.9 \pm 16.9\%$ in brackish water (Fig. 11). Furthermore, the absolute difference between food consumption predictions and the observations was of 30.5 ± 22.4 g in fresh water and 30.1 ± 18.9 g in brackish water. However, when we look at the observed food consumption which is equal to the total consumption of the tank, error rates were of $3.2 \pm 4.2\%$ in fresh water and of $14.4 \pm 3.2\%$ in brackish water (Fig. 12).

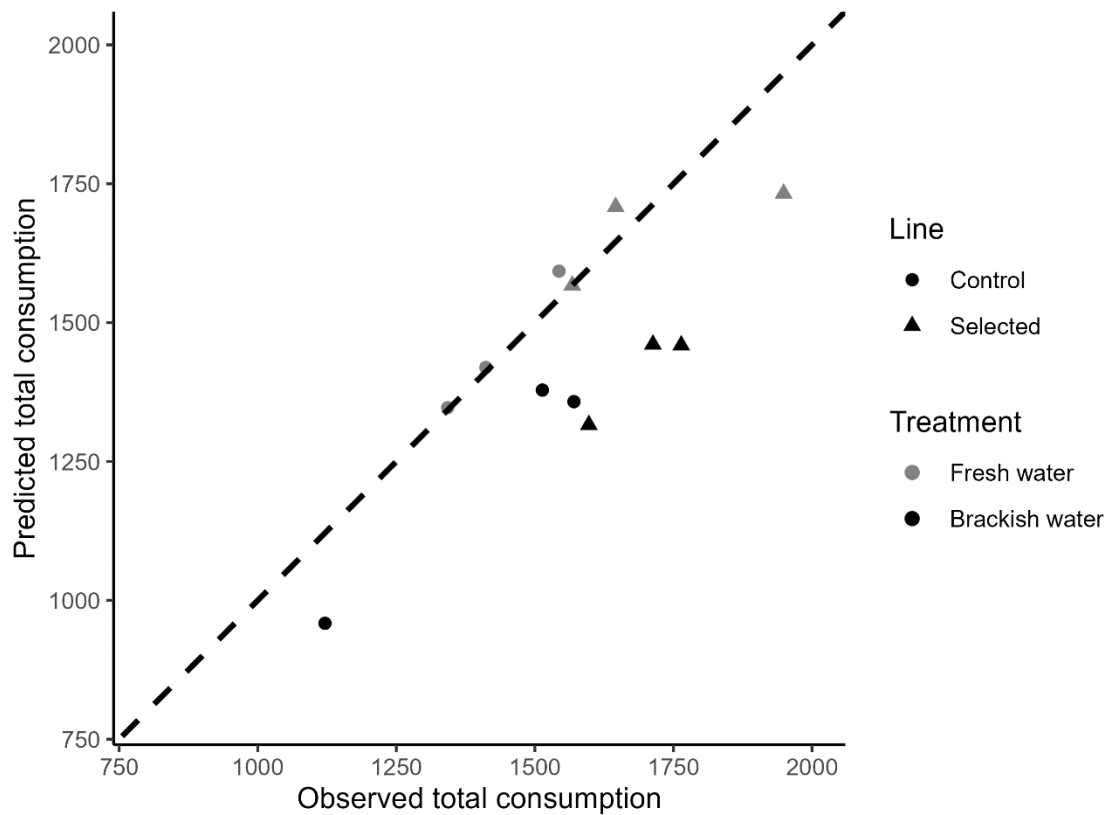


Fig. 12. Predicted total consumption by the WEB model (g) compared to the experimental observed consumption (g) of the twelve tanks where age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) were reared in either fresh or brackish water for 60 days. The points shape represents the line. The dashed line represents a slope of 1 and an intercept of 0.

Consumption simulations by the WEB model were also made with only one Brook Charr per treatment to show how the model redistributes the overall food consumption over the 60 days that was given as an input to the model (Fig. 13). It revealed that consumption is distributed with a gradual increase every day while this was not the case in the experiment.

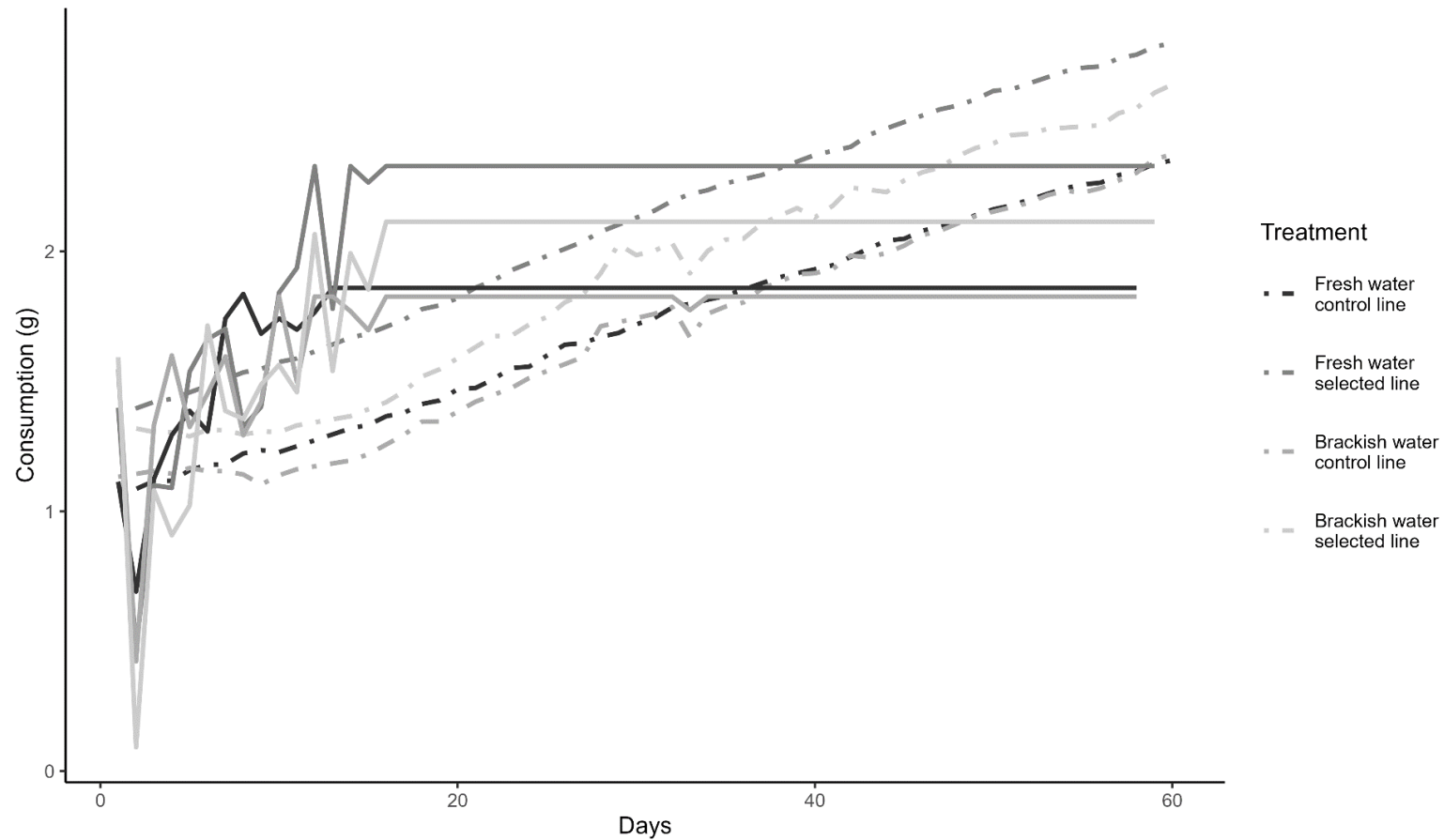


Fig. 13. Simulated (dashed lines) by WEB model and observed (solid lines) consumption values for four age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh or brackish water for 60 days. The chosen Brook Charr for the simulated growth had an initial mass closest to the mean mass of all the fish reared in the same treatment. Due to a water supply system failure, an increase in turbidity on day 33 affected the food consumption in some brackish water tanks resulting in a small decrease.

1.4 DISCUSSION

Altogether, our results showed that the Brook Charr WEB model better predicted growth variations that occurred in brackish water than in fresh water with the brackish water slope being closest to 1. Indeed, the WEB model did not perform perfectly at estimating mass in either water treatments because the confidence intervals should have included the values of 0 for the intercept and 1 for the slope. However, Ney (1993) suggested an error rate between 30 and 50 % to validate the model in the laboratory which means that even if its performance was not perfect, the Brook Charr WEB model is still validated in fresh and brackish water with 27.6 ± 33.5 % and 30.9 ± 28.9 % error rates respectively. While we validated the model with an anadromous strain, Hartman and Cox (2008) showed that predictions were within 1.7 ± 5.1 % of the measured final mass, which shows that the model performance varies depending on the environmental conditions, the energy density of the feed and the Brook Charr strain being used.

We had initially hypothesised that the WEB model should have underestimated growth in brackish water, but this was not observed in this study. While growth should have been higher in brackish water because salinity enhances the production of a growth hormone in anadromous Brook Charr (McCormick 1994), no difference was observed during this experiment and it might explain why predictions in brackish water were not underestimated. Furthermore, adaptations in the migratory behaviour of this species may imply a variation in energy demands between populations (Bernatchez and Dodson 1987), variations that might not be considered by the WEB model and could explain the difference in predictions in both treatments. It has also been shown that growth efficiency is lower in anadromous Brook Charr a year before their migration compared to the residents showing that their metabolic costs are higher (Morinville and Rasmussen 2003). Furthermore, Trudel et al. (2004) showed that standard metabolic rates are underestimated for steelhead in salt water which only confirms the need to consider salinity in bioenergetics model. Even though the ACT parameter was refined from 1 to 2.89 because fish were more active than what had been originally anticipated (Hartman and Cox 2008), further experiments should aim to refine this parameter

for an anadromous strain considering that bioenergetics models are sensitive towards parameters associated with metabolism.

Given that there was no significant difference between brackish and freshwater treatments in any fish physiological factor such as growth rate, Fulton's condition factor, HSI (except for male) and GSI, environmental condition, e.g. temperature, was one factor that could influence the WEB predictions. Indeed, ambient temperature conditions that were used in the experiment resulted in a colder environment in brackish water, where the mean temperature was ~1.5 °C lower than the freshwater treatment. Both treatments had the same ration, so colder temperature for the brackish water group could suppose lower metabolic costs leading to a surplus of available energy allowing the WEB model to better predict the final mass. By re-running the brackish treatment fish simulations with the mean temperature from the freshwater treatment, it was shown that the slope and intercept of the brackish water treatment was closer to the freshwater linear model. The same was observed when using mean brackish water temperature, whereas the freshwater treatment slope and intercept were closer to the brackish water we initially had (Appendix 2). Salinity is not an input in this bioenergetics model as opposed to other applications where it has been shown that salinity has an effect on physiological rates and oxygen consumption of Atlantic sturgeon (*Acipenser oxyrinchus*) (Niklitschek and Secor 2009), so this experiment suggests that there is a difference for the WEB model's prediction depending on the water temperature regardless of salinity.

While the WEB model did not predict perfectly Brook Charr final mass, it performed better at predicting overall food consumption for the 60 days in both water treatments as it has been shown in other studies (Rice and Cochran 1984). Error rates were lower in predicting food consumption over the 60 days than in estimating final fish mass. Predictions of final fish mass were fitted to the total amount of feed divided by the number of fish in the tank while for food consumption they were fitted to each individual fish final mass. Brook Charr is known to display dominance in certain situations. It has already been assessed that dominance in salmonids is frequently linked to the size of individuals and population density

(Grossman and Simon 2020) and that prey capture success is strongly influenced by the dominance status (Sliger and Grossman 2021). Therefore, the fact that we assumed that each fish ate an equal part of the ration is likely misleading. It could explain why the model did not perform as well to predict final fish mass, considering it was fitted to an equal part of the ration value, rather than overall food consumption. It is also why both lines were separated in the tanks because it was not known if the selected line was more voracious than the control line individuals. Because Brook Charr from the selected line had significantly greater initial and final mass and that dominance is often size-dependent, this also explains the rationale behind the separation of the lines.

As with the WEB model predicting final mass, food consumption predictions were also influenced by temperature rather than salinity because the model doesn't consider that variable for respiration and consumption submodels. Therefore, it would be interesting to develop these for the anadromous strain under different salinity conditions.

Observed food consumption seemed to have an impact on the WEB model predictions. When the final mass predictions are fitted to the consumption, the WEB model redistributes the value with a gradual increase every day as fish get bigger and should therefore eat more. Although it could be possible, this was not observed in the experiment. At the beginning of the experimental period, Brook Charr were stressed from changing to a tank density of approximately 200 to only 15 individuals in a 500-L tank. Even if there was no significant difference between the number of days before the 1.5 % ration was completely eaten, it could create a difference in the model as the consumption sub-model is sensitive. In addition, Brook Charr in brackish water did not eat for a day during the experiment because of the water supply problem. Given that the food consumption is redistributed by the model for each day, this issue was not considered in the predictions.

As there were no significant differences between treatments, there was one between both lines whereas Brook Charr from the selected line ate more than those from the control line. However, the 1.5 % ration was chosen according to the initial tank biomass. Brook Charr from the selected line had significantly higher initial mass than those from the control line.

Therefore, even if there was a significant difference in overall food consumption, it could not explain the difference in WEB predictions. In contrast, it could have influenced Brook Charr growth rate which was significantly lower for the control line. This is in line with our assumption because these individuals were not selected for their growth characteristics. Brook Charr from the control line probably had a lower growth rate because it has been shown that gonad development can take 8 to 15 % of the total body energy in rainbow trout (Kaushik and Médale 1994).

In this study, predictions for fish reared in brackish water better estimated growth rate and mass gain than for fish reared in fresh water even though we had predicted that the WEB model should have underestimated mass in brackish water. This experiment suggests that there is a difference for the WEB model's prediction depending on the water temperature regardless of salinity which means that for conservation and management purposes, it is important to consider water temperature more than salinity. Indeed, this bioenergetics model can be used to predict final mass and food consumption for anadromous Brook Charr populations in Quebec, Canada, to evaluate stocking impacts but there would be a need to refine the ACT parameter to improve the predictions and reduce the error rates of the WEB model for strains considered. There would also be a need to refine the respiration and consumption submodels for the anadromous ecotype as metabolic rates are approximately 30 % higher in salt water than in fresh water (Rao, 1968) and as consumption rates can vary depending on the diet.

DISCUSSION GÉNÉRALE

Cette section vise à ajouter une perspective plus large associée à mon projet de recherche ainsi que de discuter des problèmes rencontrés, et ne reprend donc pas la discussion des résultats de l'article à soumettre tel que précédemment présentée.

Ce projet de maîtrise avait pour but d'évaluer la performance d'un modèle de type Wisconsin pour l'omble de fontaine élevé sous deux conditions de salinité, ce qui n'a jamais été fait auparavant. En effet, le modèle WEB, ayant été développé sur une souche résidente d'omble de fontaine, n'a jamais été évalué sur une souche anadrome. Les données de ce projet ouvrent plusieurs perspectives quant à l'évaluation de modèles bioénergétiques sous différentes conditions environnementales et sur le raffinement de ceux-ci, malgré les quelques problèmes rencontrés lors de cette étude.

Au départ, l'expérience requérait 180 ombles de fontaine afin d'avoir 15 ombles de fontaine par bassin représentant 3 familles à raison de cinq individus par famille. Cependant, les effectifs disponibles à la station aquicole ne permettaient pas d'atteindre ce nombre, avec comme résultat que certains bassins avaient moins d'ombles de fontaine que d'autres. Le nombre de poissons a été pris en compte tout au long de l'expérience (ex. pour le calcul des rations), des analyses statistiques et de l'évaluation du modèle WEB et donc cela ne devrait pas avoir eu d'impact sur les conclusions. Cependant, il serait pertinent pour de futures expériences d'avoir un nombre égal d'ombles de fontaine dans tous les bassins.

Durant l'expérience, un problème d'approvisionnement en eau salée est survenu, situation hors de notre contrôle. L'installation d'un système temporaire a permis de maintenir un apport d'eau salée, mais a eu un impact sur la température de l'eau qui est devenue plus chaude, ainsi que sur l'alimentation des ombles de fontaine. L'augmentation de température est considérée par le modèle, ainsi cela ne devrait pas modifier les prédictions. Cependant, le

fait que de l'eau brute a été pompée augmentant la turbidité dans les bassins et empêchant ainsi les poissons de voir la nourriture flottante pendant une journée ne peut pas être pris directement en compte par le modèle. En effet, le modèle peut en tenir compte partiellement puisque qu'il inclut la valeur totale de consommation de nourriture, mais il ne peut intégrer la manière dont la nourriture est distribuée tout au long de l'expérience. Cet impact a été discuté dans la discussion de l'article.

Finalement, dans le cadre des analyses calorimétriques des muscles des ombles de fontaine, la formation des pastilles a été problématique. Le muscle réduit en poudre ne voulait pas adhérer en pastilles compactes. Le protocole a donc dû être ajusté, à la suite d'échanges avec la compagnie (Parr Instrument Company), et 1 mL d'eau a été ajouté dans les pastilles. Selon la compagnie, l'ajout d'eau à l'échantillon ne devrait avoir aucun impact sur les données.

L'ensemble des données récoltées dans le cadre de ma maîtrise pourra être utile pour la réalisation de projets futurs. Elles pourront aussi être utilisées dans d'autres modèles, comme le modèle DEB, afin d'évaluer aussi sa performance dans deux conditions de salinité. Comme le modèle WEB, le modèle DEB n'a jamais été testé dans ces mêmes conditions chez l'omble de fontaine. Les performances des deux modèles pourraient ainsi être comparées entre elles afin de déterminer le meilleur modèle à utiliser pour la gestion et la conservation de cette espèce. Par ailleurs, il serait intéressant de raffiner le modèle pour des souches anadromes. Des expériences de respirométrie sur cet écotype permettant de comparer le métabolisme sous les deux conditions de salinité pourraient être effectuées. Le paramètre d'ACT pourrait lui aussi être raffiné pour cette souche afin de diminuer le taux d'erreur du modèle. Plusieurs simulations pourraient être effectuées à partir des données existantes afin de déterminer le paramètre d'ACT optimal pour de meilleures prédictions.

Dans le cadre de ma maîtrise, un ensemencement de 600 ombles de fontaine a été effectué dans le lac de l'Arche à la Pourvoirie des Bouleaux blancs près de Forestville, Québec. Chaque individu avait été identifié à l'aide d'une étiquette de type T-bar à numéro unique insérée dans le muscle épaxial près de la nageoire dorsale afin d'effectuer un suivi

individuel à la suite d'une recapture. La température du lac était aussi enregistrée au fond et en surface. Cependant, seulement 17 individus ont été recapturés. Avec les données de laboratoire à traiter et les faibles taux de recapture, je n'ai pas pu traiter ces données, mais il serait intéressant de le faire pour estimer la consommation de nourriture en conditions naturelles à partir du modèle WEB.

Le choix d'évaluer la performance du modèle WEB sous deux conditions de salinité a été fait parce que nous utilisons une souche anadrome. Il aurait été intéressant de contrôler la température afin que les conditions de température soient similaires entre les deux traitements de salinité, puisque c'est principalement ce facteur qui semble avoir influencé les résultats. En conservant une température constante, un effet de salinité aurait peut-être pu être mieux observé. De plus, un sous-modèle de salinité pourrait être développé pour cette écotype étant donné que les coûts métaboliques sont plus élevés en eau salée (Rao, 1968). Cependant, mon expérience a tout de même permis d'évaluer la performance du modèle WEB sous ces deux conditions.

CONCLUSION GÉNÉRALE

En conclusion, cette étude indique que la performance du modèle WEB à estimer la masse finale pour l'omble de fontaine est meilleure en eau saumâtre qu'en eau douce et que cette différence serait plus liée à la température de l'eau plutôt que de la salinité. Les résultats montrent que l'utilisation du modèle est dans l'intervalle de validation pour prédire la masse finale et la consommation de nourriture pour une souche anadrome alors que le modèle WEB a été développé sur des ombles de fontaine résidant en eau douce. Lorsque le modèle estime la consommation de nourriture, sa performance est meilleure que pour l'estimation de la masse finale. Cela semble être dû au fait que le modèle effectue ses prédictions à partir de données individuelles de masse finale alors que, lorsqu'il est ajusté à partir des données de consommation pour prédire la masse finale, ce sont des données de rations égales pour chaque poisson d'un bassin. L'ajustement est donc effectué sur une supposition plutôt que sur des données individuelles. De plus, cette hypothèse semble donc interférer avec la performance du modèle et peut être expliquée par le fait que la consommation de nourriture dépend de la taille des poissons et peut être affectée par le comportement de dominance que peut adopter l'omble de fontaine. Même si le modèle est validé pour la souche anadrome, les paramètres de consommation, de respiration et d'activité pourraient être raffinés, comme ce fut déjà fait auparavant par Hartman et Cox (2008). Avec les données générées pour ce projet, il serait possible d'évaluer la performance d'un autre modèle couramment utilisé, comme le DEB, et ensuite de la comparer avec celle du modèle WEB afin de déterminer le modèle le plus adéquat à utiliser pour la gestion et la conservation de différentes souches d'omble de fontaine.

ANNEXES

Annexe 1. Sous-équations du modèle bioénergétique de type Wisconsin pour l'omble de fontaine, comprenant tous les paramètres du tableau 1. L'équation principale du sous-modèle est en gras.

Sous-modèle de consommation (Thornton et Lessem, 1978) :

$$(A1) \quad \mathbf{C} = \mathbf{CA} * \mathbf{W}^{CB} * \mathbf{f}(T)$$

$$(A2) \quad f(T) = K_A * K_B$$

$$(A2.1) \quad K_A = \frac{CK1*L1}{1+CK1*(L1-1)}$$

$$(A2.4) \quad K_B = \frac{CK4*L2}{1+CK4*(L2-1)}$$

$$(A2.2) \quad L1 = e^{(G1*(T-CQ))}$$

$$(A2.5) \quad L2 = e^{(G2*(CTL-T))}$$

$$(A2.3) \quad G1 = \left(\frac{1}{CTO-CQ} \right) * \ln \left(\frac{0.98*(1-CK1)}{CK1*0.02} \right) \quad (A2.6) \quad G2 = \left(\frac{1}{CTL-CTM} \right) * \ln \left(\frac{0.98*(1-CK4)}{CK4*0.02} \right)$$

Sous-modèle de respiration (Kitchell et al. 1977) :

$$(A3) \quad \mathbf{R} = \mathbf{RA} * \mathbf{W}^{RB} * \mathbf{F}(T) * \mathbf{ACT}$$

$$(A4) \quad F(T) = V^x * e^{(x*(1-V))}$$

$$(A4.1) \quad V = \frac{RTM - T}{RTM - RTO}$$

$$(A4.2) \quad X = \frac{Z^2 * \left(1 + \left(1 + \frac{40}{y} \right)^{0.5} \right)^2}{400}$$

$$(A4.3) \quad Z = \ln(RQ) * (RTM - RTO)$$

$$(A4.4) \quad Y = \ln(RQ) * (RTM - RTO + 2)$$

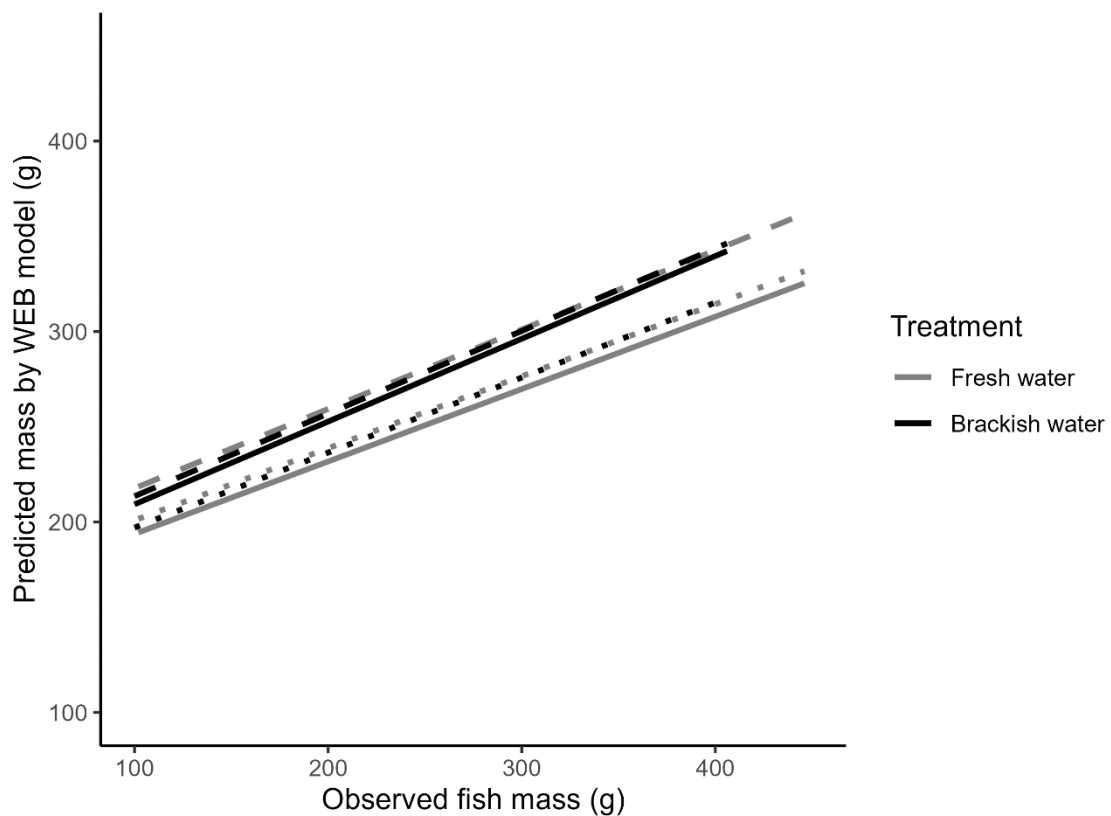
Sous-modèle des pertes fécales (Elliott, 1976) :

$$(A5) \quad F = FA * T^{FB} * e^{(FG-p)} * C$$

Sous-modèle de l'excrétion (Elliott, 1976) :

$$(A6) \quad U = UA * T^{UB} * e^{(UG-p)} * (C - F)$$

Appendix 2. Predicted mass by the WEB model (g) compared to the experimental observed mass (g) of 172 age-2+ Brook Charr (*Salvelinus fontinalis*) reared in fresh or brackish water for 60 days with the solid lines. Re-running mass simulations with the mean temperature from the freshwater treatment was done and is shown with the dotted lines who are closer to the solid line from fresh water. Re-running mass simulations with the mean temperature from the brackish water treatment is shown with the dashed lines who are closer to the solid line from brackish water.



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Al-Chokhachy, R., Peacock, M., Heki, L.G., and Thiede, G. 2009. Evaluating the reintroduction potential of Lahontan cutthroat trout in Fallen Leaf Lake, California. *North Am. J. Fish. Manag.* **29**(5): 1296–1313. doi:10.1577/M08-087.1.
- Bajer, P.G., Whitley, G.W., Hayward, R.S., and Zweifel, R.D. 2003. Laboratory evaluation of two bioenergetics models applied to yellow perch: identification of a major source of systematic error: Test of bioenergetics model for yellow perch. *J. Fish Biol.* **62**(2): 436–454. doi:10.1046/j.1095-8649.2003.00040.x.
- Bartell, S.M., Breck, J.E., Gardner, R.H., and Brenkert, A.L. 1986. Individual parameter perturbation and error analysis of fish bioenergetics models. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **43**(1): 160–168. doi:10.1139/f86-018.
- Bastien, A., Perry, G.M.L., Savaria, J., Bernatchez, L., and Audet, C. 2011. Genetic gain for growth and delayed sexual maturation using a feral strain of anadromous brook trout. *North Am. J. Aquac.* **73**(1): 24–33. doi:10.1080/15222055.2011.544609.
- Bernatchez, L., and Dodson, J.J. 1987. Relationship between bioenergetics and behavior in anadromous fish migrations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**(2): 399–407. doi:10.1139/f87-049.
- Bevelhimer, M., and Bennett, W. 2000. Assessing cumulative thermal stress in fish during chronic intermittent exposure to high temperatures. *Environ. Sci. Policy* **3**(1): 211–216. doi:10.1016/S1462-9011(00)00056-3.

- Bevelhimer, M.S. 2002. A bioenergetics model for white sturgeon *Acipenser transmontanus*: assessing differences in growth and reproduction among Snake River reaches. *J. Appl. Ichthyol.* **18**(4–6): 550–556. doi:10.1046/j.1439-0426.2002.00392.x.
- Boisclair, D., and Sirois, P. 1993. Testing assumptions of fish bioenergetics models by direct estimation of growth, consumption, and activity rates. *Trans. Am. Fish. Soc.* **122**(5): 784–796. doi:10.1577/1548-8659(1993)122<0784:TAOFBM>2.3.CO;2.
- Boula, D., Castric, V., Bernatchez, L., and Audet, C. 2002. Physiological, endocrine, and genetic bases of anadromy in the brook charr, *Salvelinus fontinalis*, of the Laval River (Québec, Canada). *Environ. Biol. Fishes* **64**(1): 229–242. doi:10.1007/978-94-017-1352-8_21.
- Brett, J.R. 1972. The metabolic demand for oxygen in fish, particularly salmonids, and a comparison with other vertebrates. *Respir. Physiol.* **14**(1–2): 151–170. doi:10.1016/0034-5687(72)90025-4.
- Brett, J.R. and Groves, T.D.D. (1979). Physiological energetics. *In* Bioenergetics and growth, Vol. VIII (Hoar, W. S., Randall, D. J. & Brett, J. R., eds), pp. 279 – 352. New York, NY:Academic Press.
- Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., and West, G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* **85**(7): 1771–1789. doi:10.1890/03-9000.
- Chadwick, J.G., and McCormick, S.D. 2017. Upper thermal limits of growth in brook trout and their relationship to stress physiology. *J. Exp. Biol.* **220**(21): 3976–3987. doi:10.1242/jeb.161224.
- Christianson, K.R., and Johnson, B.M. 2020. Combined effects of early snowmelt and climate warming on mountain lake temperatures and fish energetics. *Arct. Antarct. Alp. Res.* **52**(1): 130–145. doi:10.1080/15230430.2020.1741199.

- Claireaux, G., and Audet, C. 2000. Seasonal changes in the hypo-osmoregulatory ability of brook charr: the role of environmental factors. *J. Fish Biol.* **56**(2): 347–373. doi:10.1111/j.1095-8649.2000.tb02111.x.
- Crespel, A., Bernatchez, L., Garant, D., and Audet, C. 2013. Genetically based population divergence in overwintering energy mobilization in brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Genetica* **141**(1–3): 51–64. doi:10.1007/s10709-013-9705-x.
- Crespi, B.J., and Teo, R. 2002. Comparative phylogenetic analysis of the evolution of semelparity and life history in salmonid fishes. *Evolution* **56**(5): 1008–1020. doi:10.1111/j.0014-3820.2002.tb01412.x.
- Daigle, A., Boyer, C., and St-Hilaire, A. 2019. A standardized characterization of river thermal regimes in Québec (Canada). *J. Hydrol.* **577**(1): 123963. doi:10.1016/j.jhydrol.2019.123963.
- Deslauriers, D., Chipps, S.R., Breck, J.E., Rice, J.A., and Madenjian, C.P. 2017. Fish Bioenergetics 4.0: An R-based modeling application. *Fisheries* **42**(11): 586–596. doi:10.1080/03632415.2017.1377558.
- Durhack, T.C., Mochnacz, N.J., Macnaughton, C.J., Enders, E.C., and Treberg, J.R. 2021. Life through a wider scope: Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) exhibit similar aerobic scope across a broad temperature range. *J. Therm. Biol.* **99**(1): 102929. doi:10.1016/j.jtherbio.2021.102929.
- Elliott, J.M. 1976. Energy losses in the waste products of brown trout (*Salmo trutta* L.). *J. Anim. Ecol.* **45**(2): 561–580. doi:10.2307/3891.
- Elliott, J.M., and Davison, W. 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia* **19**(3): 195–201. doi:10.1007/BF00345305.

- Embody, G.C. 1934. Relation of temperature to the incubation periods of eggs of four species of trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* **64**(1): 281–292. doi:10.1577/1548-8659(1934)64[281:ROTTTI]2.0.CO;2.
- Fry, F.E.J., J.S. Hart & K.F. Walker. 1946. Lethal temperature relations for a sample of young speckled trout (*Salvelinus fontinalis*). *Univ. Toronto Studies in Biol., Series No. 54, Publ. Ont. Fish. Res. Lab.* 66: 9–35.
- Gagné, S. 2023. Plan de gestion de l’omble de fontaine au Québec 2020-2028. Ministère de l’environnement, de la Lutte aux changements climatiques, de la Faune et des Parcs, Direction générale de l’expertise sur la faune et ses habitats, Direction de l’expertise sur la faune aquatique, Québec.
- Gross, M.R., Coleman, R.M., and McDowall, R.M. 1988. Aquatic productivity and the evolution of diadromous fish migration. *Science* **239**(4845): 1291–1293. doi:10.1126/science.239.4845.1291.
- Grossman, G.D., and Simon, T.N. 2020. Density-dependent effects on salmonid populations: A review. *Ecol. Freshw. Fish* **29**(3): 400–418. doi:10.1111/eff.12523.
- Hansen, E.S., and Rahel, F.J. 2015. Fish energy use among fluctuating and constant thermal regimes simulating winter conditions in rivers. *Trans. Am. Fish. Soc.* **144**(5): 990–997. doi:10.1080/00028487.2015.1057347.
- Hansen, M.J., Boisclair, D., Brandt, S.B., Hewett, S.W., Kitchell, J.F., Lucas, M.C., and Ney, J.J. 1993. Applications of bioenergetics models to fish ecology and management: Where do we go from here? *Trans. Am. Fish. Soc.* **122**(5): 1019–1030. doi:10.1577/1548-8659(1993)122<1019:AOBMTF>2.3.CO;2.
- Hanson, P.C., Johnson, T.B., Schindler, D.E., and Kitchell, J.F. 1997. Fish bioenergetics 3.0 software for Windows. University of Wisconsin Center for Limnology, Sea Grant Institute, Technical Report WISCUT-97-001, Madison, Wisconsin.

- Hartman, K.J., and Brandt, S.B. 1995. Estimating energy density of fish. *Trans. Am. Fish. Soc.* **124**(3): 347–355. doi:10.1577/1548-8659.
- Hartman, K.J., and Cox, M.K. 2008. Refinement and testing of a brook trout bioenergetics model. *Trans. Am. Fish. Soc.* **137**(1): 357–363. doi:10.1577/T05-243.1.
- Hartman, K.J., and Sweka, J.A. 2003. Development of a bioenergetics model for Appalachian brook trout. *Proc. Annu. Conf. Southeast. Assoc. Fish Wildl. Agencies* **55**(2001): 38–51.
- Hendry, A.P., Bohlin, T., Jonsson, B., and Berg, O. 2004. To sea or not to sea? Anadromy versus Non-Anadromy in Salmonids. *In Evolution Illuminated: Salmon and Their Relatives*, Oxford University Press, Oxford. pp. 92–125.
- Hokanson, K.E.F., McCormick, J.H., Jones, B.R., and Tucker, J.H. 1973. Thermal requirements for maturation, spawning, and embryo survival of the brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **30**(7): 975–984. doi:10.1139/f73-158.
- Karas, N. 1997. Brook trout. *In Lyons & Burford*. New York.
- Kaushik, S.J., and Médale, F. 1994. Energy requirements, utilization and dietary supply to salmonids. *Aquaculture* **124**(1–4): 81–97. doi:10.1016/0044-8486(94)90364-6.
- Kitchell, J.F., Stewart, D.J., and Weininger, D. 1977. Applications of a bioenergetics model to yellow perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum vitreum*). *J. Fish. Res. Board Can.* **34**(10): 1922–1935. doi:10.1139/f77-258.
- Kooijman, S.A.L.M. 2010. *Dynamic Energy Budget theory for metabolic organisation*, Third Edition. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lenormand, S., Dodson, J.J., and Ménard, A. 2004. Seasonal and ontogenetic patterns in the migration of anadromous brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **61**(1): 54–67. doi:10.1139/f03-137.

- Lyons, J. 1997. Influence of winter starvation on the distribution of smallmouth bass among Wisconsin streams: A bioenergetics modeling assessment. *Trans. Am. Fish. Soc.* **126**(1): 157–162. doi:10.1577/1548-8659(1997)126<0157:IOWSOT>2.3.CO;2.
- Marten, P.S. 1992. Effect of temperature variation on the incubation and development of brook trout eggs. *Progress. Fish-Cult.* **54**(1): 1–6. doi:10.1577/1548-8640(1992)054<0001:EOTVOT>2.3.CO;2.
- McCormick, J.H., Hokanson, K.E.F., and Jones, B.R. 1972. Effects of temperature on growth and survival of young brook trout, *Salvelinus fontinalis*. *J. Fish. Res. Board Can.* **29**(8): 1107–1112. doi:10.1139/f72-165.
- McCormick, S.D. 1994. Ontogeny and evolution of salinity tolerance in anadromous salmonids: Hormones and heterochrony. *Estuaries* **17**(1): 26. doi:10.2307/1352332.
- McDowall. 2001. Anadromy and homing: two life-history traits with adaptive synergies in salmonid fishes? *Fish Fish.* **2**(1): 78–85. doi:10.1046/j.1467-2979.2001.00036.x.
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. 2016. Guide d'identification des frayères à omble de fontaine dans les cours d'eau. Québec.
- Ministère des Forêts, de la Faune et des Parcs. 2020. Plan d'action de l'omble de fontaine anadrome (*Salvelinus fontinalis*) 2019-2023. Gouv. Qué.: 20p.
- Morinville, G.R., and Rasmussen, J.B. 2003. Early juvenile bioenergetic differences between anadromous and resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **60**(4): 401–410. doi:10.1139/f03-036.
- Ney, J.J. 1993. Bioenergetics modeling today: Growing pains on the cutting edge. *Trans. Am. Fish. Soc.* **122**(5): 736-748. doi:10.1577/15488659(1993)122<0736:BMTGPO>2.3.CO;2.

- Niklitschek, E.J., and Secor, D.H. 2009. Dissolved oxygen, temperature and salinity effects on the ecophysiology and survival of juvenile Atlantic sturgeon in estuarine waters: II. Model development and testing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **381**(1): S161–S172. doi:10.1016/j.jembe.2009.07.019.
- Perry, G.M.L., Audet, C., and Bernatchez, L. 2005. Maternal genetic effects on adaptive divergence between anadromous and resident brook charr during early life history: Maternal QST for early traits in charr. *J. Evol. Biol.* **18**(5): 1348–1361. doi:10.1111/j.1420-9101.2005.00954.x.
- Power, G. 1980. The brook charr (*Salvelinus fontinalis*). In *Charrs: salmonid fishes of the genus (Salvelinus)*, Klawer Academic Publication. Boston. pp. 141–203.
- Railsback, S.F., and Rose, K.A. 1999. Bioenergetics modeling of stream trout growth: Temperature and food consumption effects. *Trans. Am. Fish. Soc.* **128**(2): 241–256. doi:10.1577/1548-8659(1999)128<0241:BMOSTG>2.0.CO;2.
- Rao, G.M.M. 1968. Oxygen consumption of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in relation to activity and salinity. *Can. J. Zool.* **46**(4): 781–786. doi:10.1139/z68-108.
- Reimers, N. 1979. A history of a stunted brook trout population in an alpine lake: a life span of 24 years. *Calif. fish game* **65**(4): 196–214.
- Rice, J.A., and Cochran, P.A. 1984. Independent evaluation of a bioenergetics model for largemouth bass. *Ecology* **65**(3): 732–739. doi:10.2307/1938045.
- Rudstam, L.G., Binkowski, F.P., and Miller, M.A. 1994. A bioenergetics model for analysis of food consumption patterns of bloater in Lake Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.* **123**(3): 344–357. doi:10.1577/1548-8659(1994)123<0344:ABMFAO>2.3.CO;2.
- Scott, W.B., and Crossman, E.J. 1974. *Poissons d’eau douce du Canada*. Bull. Off. Rech. Pêch. Can. 184.

- Sliger, R., and Grossman, G.D. 2021. Foraging dynamics of Southern brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Environ. Biol. Fishes* **104**(7): 825–835. doi:10.1007/s10641-021-01117-4.
- Stewart, D.J., Kitchell, J.F., and Crowder, L.B. 1981. Forage fishes and their salmonid predators in Lake Michigan. *Trans. Am. Fish. Soc.* **110**(6): 751–763. doi:10.1577/1548-8659(1981)110<751:FFATSP>2.0.CO;2.
- Sweka, J.A., Keith Cox, M., and Hartman, K.J. 2004. Gastric evacuation rates of brook trout. *Trans. Am. Fish. Soc.* **133**(1): 204–210. doi:10.1577/T02-064.
- Thornton, K.W., and Lessem, A.S. 1978. A temperature algorithm for modifying biological rates. *Trans. Am. Fish. Soc.* **107**(2): 284–287. doi:10.1577/1548-8659(1978)107<284:ATAFMB>2.0.CO;2.
- Trudel, M., Geist, D.R., and Welch, D.W. 2004. Modeling the oxygen consumption rates in Pacific salmon and steelhead: An assessment of current models and practices. *Trans. Am. Fish. Soc.* **133**(2): 326–348. doi:10.1577/02-116.
- Woodward, G., Morris, O., Barquín, J., Belgrano, A., Bull, C., De Eyto, E., Friberg, N., Guðbergsson, G., Layer-Dobra, K., Lauridsen, R.B., Lewis, H.M., McGinnity, P., Pawar, S., Rosindell, J., and O’Gorman, E.J. 2021. Using food webs and metabolic theory to monitor, model, and manage Atlantic salmon—A keystone species under threat. *Front. Ecol. Evol.* **9**(1): 675261. doi:10.3389/fevo.2021.675261.

