COMPARAISON DES TRAITS COMPORTEMENTAUX ENTRE LES ÉCOTYPES RÉSIDENT ET ANADROME CHEZ LES JUVÉNILES D'OMBLE DE FONTAINE (*SALVELINUS FONTINALIS*)

Mémoire présenté

dans le cadre du programme de maîtrise en biologie

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

PAR

© SOFIA SABBAGH

Août 2026

Composition du jury :

Céline Audet, présidente du jury, ISMER-Université du Québec à Rimouski

Emmanuelle Chrétien, directrice de recherche, Université du Québec à Rimouski

Eva Enders, codirectrice de recherche, Institut National de la Recherche Scientifique

Frédérique Dubois, examinatrice externe, Université de Montréal

Dépôt initial le 24 avril 2026 Dépôt final le 18 août 2026

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.

« We only know a tiny proportion about the complexity of the natural world. Wherever you look, there are still things we don’t know about and don’t understand. [...] There are always new things to find out if you go looking for them. » – David Attenborough

REMERCIEMENTS

D'abord et avant tout, j'aimerais remercier mes directrices de recherche, Emmanuelle Chrétien et Eva Enders. Merci de m'avoir accordé votre confiance pour la réalisation de ce super projet. J'ai énormément appris à vos côtés, et je n'aurais pas pu espérer être mieux accompagnée dans cette aventure qu'ont été les études de deuxième cycle. À Emmanuelle, merci de m'avoir accueillie dans ton laboratoire et pour toutes les opportunités que cela m'a apportées. Je garderai toujours à cœur d'avoir été parmi les premiers étudiants à rejoindre ton labo. Je souhaite également remercier Gabriel Guité Leblanc, mon compagnon de maîtrise, avec qui j'ai vécu (et survécu) tout le terrain. Je ne pense pas que mon terrain aurait aussi bien pu se dérouler sans toi; tu as été une pièce essentielle du casse-tête qu'a représenté cette maîtrise. Merci aussi pour toutes les soirées mémorables au CIRSA et au RAQ, et de m'avoir encouragé à venir pêcher, même si je suis loin d'être la meilleure. Merci à mes salmo boys et girls, aka Benjamin Gilbert, Jules Bartial et Maria Martinez-Yiya, ainsi qu'à tous les autres aides-terrain qui nous ont prêté main-forte pour la réalisation de nos expériences. Je remercie André « Mononcle » Boivin, technicien du CIRSA, pour toute son aide sur le terrain, ainsi que pour l'inoubliable machine à karaoké, qui a créé de précieux souvenirs que je garderai toute ma vie. Merci à l'équipe du MELCCFP du Saguenay, notamment Olivier Flamand et Judith Boulianne, de nous avoir permis de récolter des truites à la trappe rotative, de nous avoir fait découvrir vos installations, ainsi qu'aux stagiaires du MELCCFP pour les belles soirées passées au CIRSA. Un projet de cette ampleur n'aurait pas été possible sans le soutien financier du FRQNT, ni sans l'implication des chercheurs du grand projet sur l'omble de fontaine : David Deslauriers, Céline Audet, Pascal Sirois et Olivier Morissette. Merci également à l'équipe de la CREAE pour les analyses d'otolithes, notamment Pascal Sirois et Anne-Lise Fortin. Merci à Sandra Ann Binning pour le prêt du logiciel Lolitrack, ainsi que pour avoir continué à m'inviter aux lab meetings. Merci aux membres de mon labo

(Benjamin, Juliane, Félix, Elia et Catherine) pour leur excellente compagnie au cours des dernières années. De plus, mon parcours de maîtrise n'aurait pas été le même sans les collègues en or avec qui j'ai eu la chance de partager mon quotidien : labos Chrétien, Vézina, de Lafontaine, Berteaux, Arseneault, ainsi que Léa. Enfin, je termine en remerciant mes proches, qui m'ont soutenue et encouragée tout au long de ce parcours. Merci d'abord à mes précieux amis, de Montréal et de Sherbrooke, qui, malgré les presque 600 km qui nous séparent, ont toujours été présents pour moi. Mention spéciale aux B.A.B.s (Émmélie, Ariane, Andréa et Amy) de m'avoir toujours encouragée, écoutée et supportée. Merci aussi à ma sœur, Serina, pour tous les fous rires et pour m'avoir toujours inclus dans ta vie. Tu as été ma première amie, et je suis tellement chanceuse de t'avoir à mes côtés. Finalement, un merci tout spécial à ma mère, Antonietta. Merci maman pour ton soutien inconditionnel, pour ta joie de vivre contagieuse, pour m'avoir remonté le moral dans les moments plus difficiles, et surtout pour avoir toujours vu le potentiel en moi. Je ne serais pas la personne que je suis aujourd'hui sans toi.

RÉSUMÉ

La migration partielle, où seule une fraction d'une population migre, est largement répandue dans le règne animal. Chez plusieurs espèces de salmonidés, ce phénomène se manifeste par la coexistence en sympatrie de deux écotypes principaux : un écotype anadrome, qui migre vers les milieux marins, et un écotype résident, qui complète son cycle de vie en eau douce. Ces écotypes partagent généralement un même pool génétique et aucune base génétique claire ne semble déterminer l'adoption de l'une ou l'autre tactique migratoire. Une question fondamentale demeure donc : quels sont les mécanismes qui sous-tendent la détermination de l'écotype chez un individu ? Jusqu'à présent, les recherches se sont principalement concentrées sur les stratégies conditionnelles, notamment les seuils physiologiques liés à la condition individuelle (p. ex., croissance, taille corporelle), ainsi que sur les facteurs environnementaux. En revanche, le rôle potentiel du comportement demeure étonnamment peu étudié, bien qu'il soit reconnu que les traits comportementaux covarient avec les traits physiologiques et d'histoire de vie, et ainsi puissent influencer la stratégie d'histoire de vie adoptée. Dans ce contexte, ce projet visait à examiner le lien entre trois traits comportementaux associés à la migration (la témérité, l'exploration et l'agressivité) chez des juvéniles d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) issus d'une population partiellement migratrice de la rivière Sainte-Marguerite (Saguenay, QC, Canada). Les traits comportementaux ont été quantifiés à l'aide de tests réalisés en milieu semi-naturel, permettant d'obtenir des mesures plus écologiquement représentatives. Les prédictions principales étaient que les juvéniles adoptant un écotype anadrome seraient plus téméraires et explorateurs, tandis que les juvéniles résidents seraient plus agressifs. Les résultats obtenus appuient partiellement ces prédictions : des différences significatives entre écotypes ont été observées pour la témérité et l'agressivité, suivant nos prédictions, mais aucune différence d'exploration n'a été trouvée. De plus, toutes les mesures de témérité et d'exploration étaient positivement corrélées chez les individus résidents uniquement, suggérant la présence d'un syndrome comportemental. À l'inverse, l'association plus faible entre ces deux traits chez les individus anadromes pourrait refléter une plus grande flexibilité comportementale, facilitant potentiellement les transitions entre les environnements contrastés de l'eau douce et de l'eau salée. Dans l'ensemble, ces résultats mettent en évidence l'importance de la variation comportementale intra-populationnelle dans l'adoption de stratégies d'histoire de vie alternatives. Sur le plan appliqué, cette étude apporte des connaissances nouvelles susceptibles d'améliorer les stratégies de gestion et de conservation de l'omble de fontaine. En particulier, une meilleure compréhension des mécanismes influençant l'adoption d'une tactique anadrome, qui est actuellement en déclin dans plusieurs régions du Québec, est essentielle pour orienter les actions visant à préserver cet écotype. Ce travail contribue aussi à mieux anticiper les réponses des populations face aux changements environnementaux.

Mots clés : migration partielle, anadromie facultative, écotype, stratégie conditionnelle, écologie comportementale, truite mouchetée, *Salvelinus fontinalis*

ABSTRACT

Partial migration, i.e., when only a portion of a population migrates, is widespread across the animal kingdom. In several salmonid species, this phenomenon is expressed through the sympatric coexistence of two main ecotypes: an anadromous ecotype, which migrates to marine environments, and a resident ecotype, which completes its life cycle in freshwater. These ecotypes generally share a common gene pool, and no clear genetic basis appears to determine the adoption of one migratory tactic over the other. A fundamental question therefore remains: what mechanisms underlie ecotype determination in individuals? To date, research has primarily focused on conditional strategies, particularly physiological thresholds related to individual condition (e.g., growth rate, body size), as well as environmental factors. In contrast, the potential role of behaviour has been surprisingly understudied, despite growing recognition that behavioural traits covary with life history traits and may thus influence the life history strategy adopted. In this context, this project aimed to examine the relationship between three behavioural traits associated with migratory tendency (boldness, exploration, and aggressiveness) in juvenile brook trout (*Salvelinus fontinalis*) from a partially migratory population in the Sainte-Marguerite River (Saguenay, QC, Canada). Behavioural traits were quantified using assays conducted in a semi-natural setting, allowing for measurements that better reflect natural ecological conditions. The main predictions were that juveniles adopting an anadromous ecotype would be bolder and more exploratory, whereas resident juveniles would be more aggressive. The results partially supported these predictions: significant differences were observed in boldness and aggressiveness between ecotypes following our predictions, but not in exploration. In addition, all boldness and exploration measures were positively correlated only in resident individuals, suggesting the presence of a behavioural syndrome. In contrast, the weaker association between these traits in anadromous individuals may reflect greater behavioural flexibility, potentially facilitating transitions between contrasting freshwater and marine environments. Overall, these results highlight the importance of within-population behavioral variation in the adoption of alternative life history strategies. From an applied perspective, this study provides new insights that may improve management and conservation strategies for brook trout. In particular, a better understanding of the mechanisms influencing the adoption of an anadromous tactic, which is currently declining in several regions of Quebec, is essential for guiding actions aimed at preserving this ecotype. This work also contributes to better anticipating population behavioural responses to environmental change.

Keywords: partial migration, facultative anadromy, ecotype, conditional strategy, behavioural ecology, speckled trout, *Salvelinus fontinalis*

TABLE DES MATIÈRES

REMERCIEMENTS ix

RÉSUMÉ xi

ABSTRACT xiii

TABLE DES MATIÈRES xv

LISTE DES TABLEAUX xvii

LISTE DES FIGURES xix

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES xxiii

LISTE DES SYMBOLES xxv

INTRODUCTION GÉNÉRALE 1

MIGRATION PARTIELLE 3

DETERMINISME DE L'ECOTYPE CHEZ LES SALMONIDES PARTIELLEMENT MIGRATEURS 5

Déterminant génétique 7
Stratégie conditionnelle 8
Traits comportementaux 10

DESCRIPTION DU PROJET 14

Espèce modèle 14
Objectifs et prédictions 16

CHAPITRE 1 Rester ou migrer : LE lien entre les traits comportementaux et la détermination de l'écotype chez l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) partiellement migrateur 19

RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE 19

BORN TO STAY OR BORN TO STRAY: LINKING BEHAVIOURAL TRAITS AND ECOTYPE DETERMINATION IN PARTIALLY MIGRATORY BROOK TROUT (*SALVELINUS FONTINALIS*) 21

Abstract 21
Introduction 21
Material and methods 27
Results 41
Discussion 48
Acknowledgments 59
Supplementary materials 60

CONCLUSION GÉNÉRALE 71

RETOUR SUR LES OBJECTIFS ET LES PRINCIPAUX RESULTATS 71

CONTRIBUTIONS DE L'ETUDE 76

LIMITES ET PERSPECTIVES DE L'ETUDE 80

CONCLUSION 84

ANNEXES 85

TABLEAUX SUPPLÉMENTAIRES 85

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES 87

LISTE DES TABLEAUX

Table 1.1. Mean morphological measurements of brook trout parr by age group and ecotype. Values include individuals from the final dataset (i.e., non-mature and confirmed freshwater residents), excluding one unaged individual (n = 88). 35

Table 1.2. Overview of the behavioural scores for each behavioural trait. 37

Table 1.3. Selection coefficients (β) and 95% CI of the most parsimonious models describing behavioural measures of brook trout parr from Sainte-Marguerite River (n = 89). Response variables were scaled and if needed Yeo-Johnson transformed (YJT) to fit normal distribution assumptions. For each model, anadromous ecotype was chosen as the reference category. Coefficients for which the 95% CI did not include 0 are indicated in bold and are considered to have a significant influence on the behavioural measure. 45

Table S1. Nonparametric Friedman test (χ^2 statistic) among orientations of fish towards the mirror, followed by paired Wilcoxon (V statistic) with Bonferroni-corrected P-values, for each ecotype separately (anadromous, n = 46; resident, n = 43). Orientations include perpendicular to mirror, parallel left to mirror (Left), parallel right to mirror (Right), and not facing mirror (NF). 60

Table S2. Results of simple linear models solely testing the effect of parasite load on behavioural measures of brook trout parr (n = 89). Response variables were scaled and if needed Yeo-Johnson transformed (YJT) to fit normal distribution assumptions. 61

Table S3. Mean correlation estimates (r) and confidence intervals of each pairwise trait combination for each ecotype. Sample size of anadromous group: n = 46. Sample size of resident group: n = 43. Significant correlations are in bold. 61

Table S4. Top candidate linear models testing behavioural measures of brook trout parr (n = 89). For each model, the degrees of freedom (df), the log-likelihood (LL), and the difference in AIC_c value relative to the best-fitting model (ΔAIC_c) are reported. The four best supported models (i.e., those with the lowest ΔAIC_c values) are shown for each behavioural measure. Models in bold were selected for analyses. 67

Table S5. Top candidate linear models evaluating fish size and condition variables as potential predictors of behavioural measures of brook trout parr (n = 89). For each model, the degrees of freedom (df), the log-likelihood (LL), and the difference in AIC_c value relative to the best-fitting model (ΔAIC_c) are reported. Models in bold were selected for analyses. 68

Tableau A1. Moyenne et écart-type (ÉT) des mesures comportementales non transformées, selon l'écotype. Anadrome, n = 46; résident, n = 43. 85

LISTE DES FIGURES

Fig. 0.1. Schéma conceptuel du cadre proposé pour les conséquences écologiques des traits comportementaux. Les flèches ne représentent pas l'ensemble des relations possibles entre les variables. Les flèches simples indiquent des relations directes. Les flèches doubles en gris indiquent des corrélations. Figure modifiée de Réale et al. (2007). 11

Fig. 0.2. Cycle de vie des deux écotypes principaux de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), résident et anadrome. 15

Fig. 1.1. Map of the study system, the Sainte-Marguerite River principal branch and its tributaries. 29

Fig. 1.2. Three behavioural trials: (a) shelter test, (b) open-field test, and (c) mirror test. 31

Fig. 1.3. Graphic representation of the two first components (PC1 and PC2) of the principal component analysis (PCA) with aggressiveness scores. Each dot represents an individual (n = 89), and all variables were normalized and centered prior to conducting the PCA. 39

Fig. 1.4. Age distribution and morphological comparisons between brook trout ecotypes. (A) Frequency of individuals per age group. (B) Total length by age group. (C) Body mass by age group. (D) Relative body condition factor by age group. Excludes one individual that could not be aged and one 3+ individual (n = 87). For panels B-C-D, letters indicate significant differences among ecotypes and age groups ($P < 0.050$). 42

Fig. 1.5. Total length (A) and relative body condition factor (B) of brook trout parr in relation to the sampling date in Julian days for both anadromous (n = 46) and resident (n = 43) ecotypes. Shaded areas around the regression lines represent 95% CI. 43

Fig. 1.6. Correlation estimates of behavioural measure pairwise combinations. The bold points represent the mean estimates and the fine lines represent the confidence intervals. Asterisks on the right of each estimate indicate significant correlations (i.e., if the CI does not overlap 0). Aggressiveness is defined as the PC1 values with scores from the mirror test, Boldness-OFT as the time spent in the center of the arena from the OFT, Exploration as the area explored from OFT, and Boldness-ST as the emergence time from the

shelter test, respectively. All behavioural measures were scaled prior to running the MCMC. 44

Fig. 1.7. Yeo-Johnson transformed (YJT) and scaled boldness scores in relation to the sampling date in Julian days (A, C) and between ecotypes (B, D). Panels A-B show inverted emergence time (maximum allotted time minus emergence time, shelter test). Panels C-D show the proportion of time spent in the center of the arena (OFT). Significance: ns, $P > 0.050$; ****, $P < 0.0001$. 46

Fig. 1.8. Scaled exploration score, defined as the area explored during OFT, in relation to the sampling date in Julian days (A) and between ecotypes (B). Significance: ns, $P > 0.050$. 47

Fig. 1.9. Yeo-Johnson transformed (YTJ) and scaled aggressiveness metric (PC1 values). (A) Relation with the sampling date in Julian days. (B) Relation with the relative body condition factor. (C) Comparison between ecotypes. Significance: ****, $P < 0.0001$. 48

Fig. S1. Daily water temperature (°C) and dissolved oxygen (% saturation) in the holding basins. Temperature was measured twice daily (am and pm) and oxygen once daily (pm). 62

Fig. S2. Exponential regression of the mass-length relationship of sampled brook trout. The intercept and slope of the regression were used to calculate the relative body condition factor for each individual: $\text{mass} = 0.0077 \times (\text{length}^{3.0014})$. $R^2 = 0.8914$. 62

Fig. S3. Normalized strontium (Sr; red) and barium (Ba; blue) profiles relative to an expected calcium (Ca) content of 40.72 wt.% plotted against distance from the otolith core (used as a proxy for time) for three individuals excluded from all analyses. These individuals were sampled in Des Monts Creek and were initially classified as residents. However, their otolith profiles show $^{86}Sr/Ca$ concentrations exceeding 2,000 ppm at some point in their life, indicating prior exposure to estuarine environments and supporting their reclassification as non-residents. 63

Fig. S4. Mirror test orientations of brook trout towards the mirror (% of time) by ecotype. Differences between ecotypes for each orientation were tested with nonparametric Mann-Whitney U tests with Bonferroni's correction. Differences among orientations within each ecotype were tested with nonparametric Friedman tests, followed by paired post-hoc Wilcoxon comparisons with Bonferroni's correction (Table S1). Different letters indicate significant differences among ecotypes and orientations ($P < 0.050$). 63

Fig. S5. Mirror test aggressiveness scores of brook trout parr compared between ecotypes. Significance was tested using nonparametric Mann-Whitney U tests with Bonferroni's correction: ns, $P > 0.050$; **, $P < 0.010$; ***, $P < 0.001$; ****, $P < 0.0001$. 64

Fig. S6. Body mass of brook trout parr in relation to the sampling date in Julian days and ecotype. Shaded areas around the regression lines represent 95% CI. Estimate and significance of slopes for each ecotype: anadromous, $\beta = -0.067 \pm 0.051$ SE, $P = 0.195$; resident, $\beta = 0.089 \pm 0.033$, $P = 0.008$. 65

Fig. S7. Boldness (A-B) and exploration (C) scores of brook trout parr in relation to their relative body condition factor. None of the slope estimates were significant ($P > 0.050$). (A) Inverted emergence time (maximum allotted time minus emergence time, shelter test), scaled and Yeo-Johnson transformed (YJT). (B) Time spent in the center of the arena (OFT), scaled and YJT. (C) Area explored (OFT), scaled. 65

Fig. S8. Yeo-Johnson transformed (YTJ) and scaled aggressiveness metric (PC1 values) of brook trout parr in function of water temperature (°C) during behavioural trials. Estimate and significance of both slopes: $\beta = 0.161 \pm 0.050$ SE, $P = 0.002$. 69

LISTE DES ABRÉVIATIONS, DES SIGLES ET DES ACRONYMES

95% CI	*Confidence interval at 95%* [Intervalle de confiance à 95 %]
AIC_c	*Akaike's information criterion corrected* [critère d'information d'Akaike corrigé]
ANOVA	*Analysis of variance* [Analyse de variance]
df	*Degrees of freedom* [Degrés de liberté]
e.g.	*For example*
i.e.	*That is* [c'est-à-dire]
LM	*Linear model* [Modèle linéaire]
LL	*Log-likelihood* [Log-vraisemblance]
MELCCFP	*Ministère de l'environnement, de la lutte contre les changements climatiques, de la faune et des parcs*
MCMC	*Markov Chain Monte Carlo*
OFT	*Open-field test* [Test en milieu ouvert]
PC1	*Prinicpal component 1* [Composante principale 1]
PCA	*Prinicpal component analysis* [Analyse en composantes principales]
p. ex.	Par exemple
POLS	*Pace-of-life-syndrome*

SE *Standard error* [Erreur type]

SD *Standard deviation* [Écart-type]

SRV Syndrome de rythme de vie

YJT *Yeo-Johnson transformed* [Transformation Yeo-Johnson]

LISTE DES SYMBOLES

±	Plus ou moins
> et <	Plus grand que et plus petit que, respectivement
≥	Plus grand ou égal à
°C	Degré Celsius
Δ	Delta (variation)
β	Coefficient de sélection
χ^2	Valeur de khi carré
F	Valeur de la statistique du test de Fisher
n	Taille de l'échantillon
P	Valeur de probabilité
r	Valeur de corrélation
t	Valeur de la statistique du test de Student
V	Valeur de la statistique de somme des rangs signés
W	Valeur de la statistique de somme des rangs de Wilcoxon

INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'histoire de vie réfère à l'ensemble des traits et des stratégies biologiques qui gouvernent l'allocation des ressources d'un organisme entre la croissance, la survie et la reproduction tout au long de sa vie (Healy et al., 2019). Des traits d'histoire de vie incluent l'âge à la maturité, la fécondité, le taux de croissance, l'investissement dans la survie ou encore le métabolisme (Healy et al., 2019). Parmi les stratégies d'histoire de vie observées dans le règne animal, la migration est l'une des plus répandues (Dingle & Drake, 2007). Celle-ci englobe tous les déplacements périodiques et prévisibles d'animaux entre des lieux distincts, généralement associés à des changements saisonniers (Dingle & Drake, 2007). Ces déplacements peuvent être motivés par plusieurs facteurs, tels que la recherche de nourriture, la reproduction et l'évitement d'intempéries (Alerstam et al., 2003; Dingle & Drake, 2007). Les patrons spatiaux et temporels de la migration peuvent grandement varier entre les espèces. Par exemple, la migration peut être locale et journalière, comme chez le zooplancton, ou intercontinentale et annuelle, comme chez certains oiseaux (Dingle & Drake, 2007). La migration constitue un aspect fondamental de l'écologie animale, agissant à de multiples échelles; en transportant des nutriments, de l'énergie et divers organismes (p. ex., graines, parasites ou pathogènes) entre des milieux, les organismes migrateurs peuvent structurer les communautés ainsi qu'influencer les processus évolutifs et la biodiversité à l'échelle locale et globale (Dingle & Drake, 2007; Nathan et al., 2008).

À l'échelle individuelle, la migration est considérée une stratégie d'histoire de vie puisqu'elle permet aux individus de maximiser leur valeur adaptative (ou *fitness*) en exploitant des habitats offrant des conditions plus favorables à la croissance, au succès reproducteur et/ou à la survie (Dingle & Drake, 2007; Gross, 1987). Toutefois, cette stratégie s'accompagne généralement de coûts énergétiques et physiologiques importants (Soriano-Redondo et al., 2023). Il en résulte, chez certaines espèces, un compromis quant à l'adoption

d'une stratégie migratrice ou résidente (non migratrice) (Chapman et al., 2011A; Nicholson et al., 1997). Par exemple, chez le cerf mulet (*Odocoileus hemionus*), les individus migrateurs peuvent accéder à des habitats de meilleure qualité, ce qui favorise la production d'une progéniture plus nombreuse ou en meilleure condition, augmentant ainsi leur succès reproducteur (Nicholson et al., 1997). À l'inverse, la migration peut entraîner un désavantage reproducteur, comme chez le cormoran huppé (*Phalacrocorax aristotelis*); Grist et collaborateurs (2017) ont montré que les œufs de parents résidents ont éclos en moyenne plus tôt et les oisillons avaient un meilleur taux de survie que les œufs et les oisillons provenant de parents migrateurs. Ainsi, les bénéfices et les coûts associés à la migration varient selon les espèces et les contextes écologiques.

L'existence de différentes stratégies migratoires au sein d'une même espèce est très répandue dans le règne animal (Chapman et al., 2011A). Cette diversité s'explique notamment par la variabilité environnementale, tant spatiale que temporelle, qui favorise l'émergence de multiples stratégies d'histoire de vie, chacune adaptée à des conditions écologiques particulières (Cayuela et al., 2016). Dans ce contexte, il est courant de faire référence aux écotypes, c'est-à-dire des groupes d'individus appartenant à une même espèce, mais présentant des traits phénotypiques (i.e., des caractéristiques observables) et/ou des stratégies d'histoire de vie distincts en réponse à leur environnement (Stronen et al., 2022). Soumis à des conditions environnementales différentes, les écotypes d'une même espèce peuvent développer des traits physiologiques, morphologiques, comportementaux ou d'histoire de vie divergents, façonnés par les pressions de sélection propres à leur habitat (Stronen et al., 2022). Par exemple, chez l'épinoche à trois épines (*Gasterosteus aculeatus*), certaines caractéristiques morphologiques, comme l'armure corporelle, varient en fonction du niveau de prédation de l'habitat (Vamosi & Schluter, 2004). De même, les trois principaux écotypes d'orques (*Orcinus orca*) du Pacifique Nord (résident, transient et hauturier) se distinguent entre autres par leurs préférences alimentaires, la structure sociale de leurs groupes et leur taille corporelle (Morin et al., 2024). Les écotypes peuvent également différer par leur propension à migrer. Pour plusieurs espèces, certains individus adoptent une stratégie migratoire et exploitent des habitats spatialement distincts de d'autres, dits résidents, qui

complètent l'ensemble de leur cycle de vie dans un même habitat (Chapman et al., 2011A; Jonsson & Jonsson, 1993). La coexistence de plusieurs écotypes au sein d'une même espèce peut jouer un rôle clé dans sa persistance à long terme. En exploitant différentes ressources ou habitats, les écotypes diversifient les stratégies permettant de faire face aux fluctuations environnementales (Nevoux et al., 2019). Ce phénomène s'inscrit dans le cadre du *bet-hedging*, une stratégie évolutive selon laquelle la diversification des histoires de vie permet de réduire les risques associés à un environnement imprévisible (Nevoux et al., 2019; Villa Martín et al., 2019). Ainsi, lorsque les conditions deviennent défavorables pour un écotype donné, d'autres écotypes, exploitant des niches différentes, peuvent contribuer au maintien de la population, voire de l'espèce dans son ensemble.

MIGRATION PARTIELLE

Les écotypes migrateurs et non migrateurs d'une même espèce peuvent vivre en sympatrie, c'est-à-dire occuper un même habitat durant au moins une partie de leur cycle de vie (Chapman et al., 2011A; Jonsson & Jonsson, 1993). La migration est alors dite partielle lorsque seule une portion des individus d'une population sont migrateurs, tandis que les autres demeurent dans l'habitat d'origine (Chapman et al., 2011A). Largement répandue dans le règne animal, la migration partielle a été documentée chez de nombreux taxons, incluant les insectes, les poissons, les amphibiens, les oiseaux et les mammifères (Chapman et al., 2011A; Jonsson & Jonsson, 1993; Pulido, 2011). Trois formes principales de migration partielle saisonnière sont généralement distinguées (Chapman et al., 2011A) : (i) la migration partielle hors reproduction, où les individus migrateurs et résidents partagent un habitat de reproduction, mais occupent des habitats distincts en dehors de cette période; (ii) la migration partielle de reproduction, où les individus partagent un habitat hors reproduction, mais se reproduisent dans des habitats distincts; et (iii) la migration partielle avec reproduction différée, où les individus doivent migrer pour la reproduction, mais seule une partie de la population y participe. Le premier scénario, caractérisé par un habitat de reproduction

commun, est le plus fréquent, notamment chez les poissons et les oiseaux (Chapman et al., 2011A, 2012). Lorsqu'une population partiellement migratrice partage une aire de reproduction, les individus migrateurs et résidents appartiennent généralement à un même pool génétique, bien qu'ils puissent présenter des différences phénotypiques ou des traits d'histoire de vie distincts en lien avec les habitats exploités (Pulido, 2011).

Plusieurs mécanismes écologiques ont été proposés pour expliquer l'apparition et le maintien de la migration partielle (Chapman et al., 2011A). L'une des hypothèses les plus fréquemment avancées repose sur les effets de la densité populationnelle et de la capacité de support des habitats (Ohms et al., 2019). En effet, lorsque les ressources disponibles, notamment la nourriture, deviennent limitées dans l'habitat d'origine, la compétition interindividuelle peut réduire les opportunités de croissance et de survie. Dans ce contexte, la migration vers un habitat alternatif peut représenter une stratégie avantageuse pour certains individus, leur permettant d'accéder à des ressources plus abondantes (Chapman et al., 2011A; Gross, 1996). Plusieurs études expérimentales et observationnelles suggèrent que la proportion d'individus migrateurs au sein d'une population augmente avec la compétition pour les ressources, par exemple chez les tortues géantes des Galápagos (*Chelonoidis* spp.; Bastille-Rousseau et al., 2017), le pélican brun (*Pelecanus occidentalis*; Lamb et al., 2017) et la truite brune (*Salmo trutta*; Jones et al., 2015; Wysujack et al., 2009). Chez le cerf de Virginie (*Odocoileus virginianus*), le taux d'individus migrateurs varie entre les régions et les caractéristiques du paysage, ainsi qu'à travers les années selon les conditions hivernales (Grovenburg et al., 2011). Tout ceci suggère que la migration partielle peut émerger en réponse à des contraintes environnementales affectant l'accès aux ressources.

La compréhension des mécanismes sous-jacents à la migration partielle repose en grande partie sur l'identification des facteurs qui influencent la propension individuelle à migrer. En effet, puisque la sélection naturelle agit à l'échelle des individus, l'étude des processus observés à l'échelle des populations, tels que la migration partielle, nécessite d'abord de s'intéresser aux déterminants individuels de ces stratégies (Hegemann et al., 2019). Une question centrale émerge alors : au niveau des populations partiellement

migrantes, quels individus migrent et quels individus demeurent résidents ? Dans cette optique, plusieurs travaux, portant sur diverses espèces, se sont appuyés sur la comparaison des phénotypes entre individus migrateurs et résidents afin d'identifier les facteurs associés à l'adoption de ces stratégies (Chapman et al., 2012; Hegemann et al., 2019; Lahti et al., 2001; Morinville & Rasmussen, 2007; Nilsson et al., 2010). Les différences observées sur les plans physiologique, morphologique et comportemental peuvent fournir des indices précieux quant aux pressions écologiques et aux contraintes qui favorisent l'une ou l'autre des tactiques migratoires. L'étude de ces variations individuelles constitue ainsi une étape clé pour mieux comprendre les mécanismes déterminant l'adoption des stratégies migratoires chez les populations partiellement migratrices.

DETERMINISME DE L'ECOTYPE CHEZ LES SALMONIDES PARTIELLEMENT MIGRATEURS

Parmi les nombreux systèmes étudiés pour comprendre les mécanismes sous-jacents à la migration partielle, les salmonidés constituent un modèle particulièrement bien documenté (Hendry et al., 2004). Chez cette famille (incluant les saumons, les truites, les ombles, les ombres et les corégones), la présence d'écotypes migrateurs et résidents offre une opportunité de comparer les stratégies d'histoire de vie et d'examiner les compromis associés à la migration diadrome, c'est-à-dire entre milieux d'eaux douces et marins (Jonsson & Jonsson, 1993). Plusieurs espèces de salmonidés présentent un mode de vie anadrome; elles naissent en eaux douces et après une première période de développement, elles réalisent une migration, parfois sur des centaines de kilomètres, vers le milieu marin pour y exploiter les ressources alimentaires qui s'y trouvent (Hendry et al., 2004). Les individus anadromes retournent ensuite en milieu d'eau douce pour la reproduction, se regroupant parfois en grand nombre et demeurant habituellement très fidèle à leur habitat natal (Hendry et al., 2004). L'évolution de l'anadromie serait étroitement liée à la distribution spatiale des ressources trophiques entre les milieux marins et dulcicoles (Gross, 1987). Lorsque la productivité du milieu marin excède celle des habitats d'eau douce, une situation fréquente dans les régions

tempérées et froides, l'anadromie est favorisée (Gross, 1987). Cette stratégie permet donc aux individus d'exploiter des ressources alimentaires plus abondantes en mer, ce qui se traduit généralement par des taux de croissance plus élevés que chez les individus résidant en eau douce (Hendry et al., 2004; Kendall et al., 2015). Une taille corporelle accrue à la maturité est souvent associée à une augmentation de la fécondité et de la taille des œufs chez les femelles (Morita & Takashima, 1998) ainsi qu'à un avantage compétitif chez les mâles lors de la reproduction (Quinn & Foote, 1994). Bien que la migration puisse réduire l'exposition à certains parasites ou conditions abiotiques défavorables en eau douce (Ortega et al., 2023), elle entraîne également des coûts non négligeables (Gross, 1987). Ceux-ci incluent notamment les dépenses énergétiques associées au déplacement, les ajustements physiologiques nécessaires pour tolérer des changements de salinité, ainsi qu'un risque accru de prédation et de mortalité durant le trajet migratoire et en milieu marin (Gross, 1987; Hendry et al., 2004).

Plusieurs populations de salmonidés sont partiellement migratrices (également appelée anadromie facultative), notamment chez l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), l'omble chevalier (*S. alpinus*), la truite brune, la truite arc-en-ciel (*Oncorhynchus mykiss*) et le saumon rouge (*O. nerka*) (Hendry et al., 2004). Au sein de ces espèces, les principaux écotypes, anadrome et résident, peuvent vivre en sympatrie (Chapman et al., 2012; Hendry et al., 2004). Le maintien de ces stratégies d'histoire de vie alternatives repose sur un compromis entre avantages et coûts associés à chaque écotype. La résidence en eau douce est généralement associée à une mortalité plus faible comparativement aux individus anadromes (Jonsson & Jonsson, 1993; Kendall et al., 2015). Cet avantage est toutefois contrebalancé par une fécondité réduite, fortement liée à la taille corporelle, en raison d'une croissance plus limitée en eau douce comparativement à celle observée en milieu marin (Hendry et al., 2004; Morita & Takashima, 1998).

Les salmonidés figurent parmi les taxons les plus étudiés en matière de migration partielle, en grande partie en raison de leur importance écologique et économique (Chapman et al., 2012; Hendry et al., 2004). Tout de même, malgré la fréquence de la migration partielle

chez les salmonidés et l'intérêt croissant qu'elle suscite, les mécanismes sous-jacents demeurent encore mal compris. Les travaux réalisés à ce jour se sont principalement concentrés sur les déterminants génétiques, la condition individuelle, ainsi que les facteurs environnementaux. Toutefois, une compréhension intégrée de ces mécanismes fait encore défaut. De plus, les données empiriques visant à identifier les causes et les déclencheurs de la migration partielle restent limitées. Dans ce contexte, des recherches supplémentaires apparaissent essentielles pour mieux comprendre les stratégies migratoires alternatives, non seulement chez les salmonidés, mais plus largement chez les espèces présentant une migration partielle, avec des implications potentielles importantes pour leur gestion et leur conservation.

Déterminant génétique

Contrairement à d'autres groupes d'animaux où les écotypes peuvent être fortement déterminés génétiquement, la situation apparaît plus nuancée chez les salmonidés. Dans certains cas, comme chez le grand corégone (*Coregonus clupeaformis*), des différences morphologiques marquées entre écotypes suggèrent l'existence d'une composante génétique importante dans leur différenciation (Todd et al., 1981). Toutefois, ces travaux soulignent également le rôle non négligeable des conditions environnementales, indiquant que l'expression des écotypes résulte vraisemblablement d'interactions entre facteurs génétiques et environnementaux. Dans le cas particulier des écotypes anadrome et résident coexistant en sympatrie, les différences génétiques sont beaucoup moins marquées (Curry et al., 2010; Hindar et al., 1991; Jonsson, 1985). Cette faible différenciation génétique est cohérente avec des observations comportementales et démographiques indiquant l'existence d'échanges entre les deux écotypes. Des cas de reproduction entre individus anadromes et résidents ont été documentés, de même que la production de descendants anadromes issus de parents résidents et vice versa (Christie et al., 2011; Courter et al., 2013; McMillan et al., 2007; Sloat & Reeves, 2014; Thériault et al., 2007). Par ailleurs, des expériences de croisements ont

démontré que la descendance issue de lignées anadromes ou résidentes peut adopter indifféremment l'un ou l'autre écotype (Morita et al., 2000; Olsson & Greenberg, 2004; Schreiber & Diefenbach, 2005; Whoriskey et al., 1981).

La question de l'héritabilité des traits associés aux écotypes, notamment morphologiques, demeure toutefois encore peu documentée. Certaines études ont observé des différences morphologiques entre écotypes anadrome et résident, par exemple chez l'omble de fontaine, où les juvéniles devenant anadrome présentent un corps plus fuselé et occupent des habitats à courant plus rapide que leurs homologues résidents (Morinville & Rasmussen, 2006, 2007). Néanmoins, il reste difficile de déterminer si ces différences résultent d'une base génétique ou d'une plasticité phénotypique induite par l'environnement. Dans l'ensemble, ces travaux suggèrent que, dans la majorité des cas, les écotypes anadrome et résident coexistant en sympatrie appartiennent à un même pool génétique. Ainsi, bien que des différences génétiques puissent être présentes, la génétique ne semble pas constituer le facteur dominant de l'expression des écotypes chez les salmonidés.

Stratégie conditionnelle

Une autre hypothèse largement avancée pour expliquer la détermination de l'écotype chez les salmonidés est la stratégie conditionnelle (Dodson et al., 2013; Sahashi & Morita, 2018; Thériault & Dodson, 2003). Dans ce cadre, l'adoption d'une tactique migratoire dépend de la condition individuelle avant la migration, plutôt que d'un déterminisme génétique strict. Cette condition peut être définie de manière relative, en fonction de la position d'un individu par rapport à ses congénères, et repose notamment sur des variables telles que la taille corporelle ou le taux de croissance (Kendall et al., 2015; Morinville & Rasmussen, 2003; Thériault & Dodson, 2003). La tactique adoptée par l'individu permettrait de maximiser son succès reproducteur en fonction de sa condition (Dodson et al., 2013).

Chez les salmonidés partiellement migrateurs, deux scénarios principaux émergent de la littérature. Dans le premier, une croissance rapide en début de vie, souvent associée à une maturation précoce, favorise la résidence (Castonguay et al., 1982; Jones et al., 2015; McMillan et al., 2012; Morinville & Rasmussen, 2003; Sloat & Reeves, 2014). À l'inverse, les individus à croissance plus lente bénéficieraient de la migration en accédant à des habitats plus productifs, leur permettant de compenser un retard de croissance (Dodson et al., 2013; Thériault & Dodson, 2003). Ce patron repose sur la relation négative entre le taux de croissance juvénile et l'âge à maturité, où les individus à croissance rapide peuvent tirer un plus grand avantage en termes de valeur adaptative en se reproduisant à un âge plus précoce (Hutchings, 1993). Un second scénario propose toutefois une dynamique différente, où les individus à croissance rapide sont le plus susceptibles de migrer (Acolas et al., 2012; Dodson et al., 2013). Dans ce cas, ces individus atteignent plus rapidement une taille seuil à partir de laquelle les coûts associés à la migration (notamment la dépense énergétique, les contraintes osmorégulatrices et la mortalité) sont réduits (Bohlin et al., 1996; ØKland et al., 1993). Ils peuvent alors tirer avantage d'un accès précoce à des habitats plus riches en ressources. Par ailleurs, les individus à croissance plus lente peuvent également migrer, mais à un âge et une taille plus avancée (Bohlin et al., 1996; Jonsson, 1985; Morinville & Rasmussen, 2003; ØKland et al., 1993). Par exemple, chez le Dolly Varden (*Salvelinus malma*), les individus à croissance rapide tendent à devenir soit résidents, soit migrateurs précoces, tandis qu'une croissance plus lente est associée à une migration tardive (Morrison et al., 2021).

Dans l'ensemble, ces observations suggèrent que la relation entre la condition individuelle et l'écotype migratoire n'est pas univoque et peut varier selon les contextes écologiques et les contraintes locales. Des facteurs environmentaux influençant le taux de croissance et les réserves lipidiques semblent jouer un rôle dans la proportion d'individus adoptant chaque tactique (Jonsson, 1985; McMillan et al., 2012; Morinville & Rasmussen, 2007). Par exemple, McMillan et collaborateurs (2012) ont montré que, au sein d'une même population de truite arc-en-ciel, les individus occupant des ruisseaux plus chauds présentaient des taux de croissance plus élevés. Cette croissance accrue augmentait la probabilité que les mâles adoptent un écotype résident, tandis que les individus provenant de ruisseaux plus

froids, où la croissance était plus lente, étaient davantage susceptibles d'adopter un écotype anadrome. De plus, une diminution des ressources alimentaires tend généralement à augmenter la proportion d'individus migrateurs (Olsson et al., 2006; Wysujack et al., 2009), suggérant que chez les salmonidés anadromes facultatifs, la migration constitue une réponse adaptative à la limitation des ressources locales. Toutefois, l'accès à ces ressources dépend des interactions entre individus, notamment via la compétition (Grant, 1990; Mittelbach et al., 2014). Ainsi, les différences comportementales, en influençant la capacité des individus à acquérir ou monopoliser les ressources, pourraient jouer un rôle déterminant dans l'adoption des écotypes.

Traits comportementaux

Malgré les avancées importantes concernant les bases génétiques et les stratégies conditionnelles associées à la migration partielle, le rôle du comportement dans la détermination des écotypes demeure encore peu exploré. Chez les poissons, comme chez de nombreux vertébrés, des différences comportementales consistantes entre individus ont néamoins été largement documentées (Adriaenssens & Johnsson, 2011; Bell, 2005; Castanheira et al., 2013; Coates et al., 2019; Cote et al., 2010). Le maintien de cette variabilité interindividuelle suggère qu'elle peut représenter différentes solutions adaptatives face à des environnements hétérogènes, avec des conséquences écologiques sur la dynamique des populations (via les stratégies d'histoire de vie) et la structure des communautés (via les interactions entre espèces) (Mittelbach et al., 2014; Wilson et al., 1993).

Les traits comportementaux, définis comme des caractéristiques observables d'actions et de réactions d'un individu, sont associés à de nombreuses composantes de l'écologie individuelle, telles que la dominance, la dispersion natale, la qualité des territoires occupés, l'investissement parental, l'acquisition des ressources ou encore les interactions prédateur-proie. À travers leur influence sur les traits d'histoires de vie, tels que la survie, la croissance et le succès reproducteur (Fig. 0.1; Mittelbach et al., 2014; Réale et al., 2007), les traits

comportementaux peuvent affecter la valeur adaptative individuelle et peuvent potentiellement orienter la stratégie d'histoire de vie adoptée (Mittelbach et al., 2014; Réale et al., 2010). En effet, il est désormais reconnu que les traits comportementaux covarient avec les traits physiologiques et d'histoire de vie, formant des ensembles intégrés regroupés sous le concept de syndrome de rythme de vie (SRV) (Réale et al., 2010). Ce cadre théorique propose un continuum allant de stratégies « lentes » à « rapides » (Adriaenssens & Johnsson, 2009; Biro & Stamps, 2008). Par exemple, des individus présentant des taux métaboliques élevés tendent à exprimer des comportements plus énergétiquement coûteux, tels qu'une activité accrue ou une exploitation plus intensive des ressources, ce qui peut favoriser une croissance rapide et une reproduction précoce, caractéristiques d'un SRV « rapide » (Careau et al., 2008). Dans ce contexte, le comportement pourrait constituer un mécanisme clé reliant la condition individuelle aux décisions migratoires.

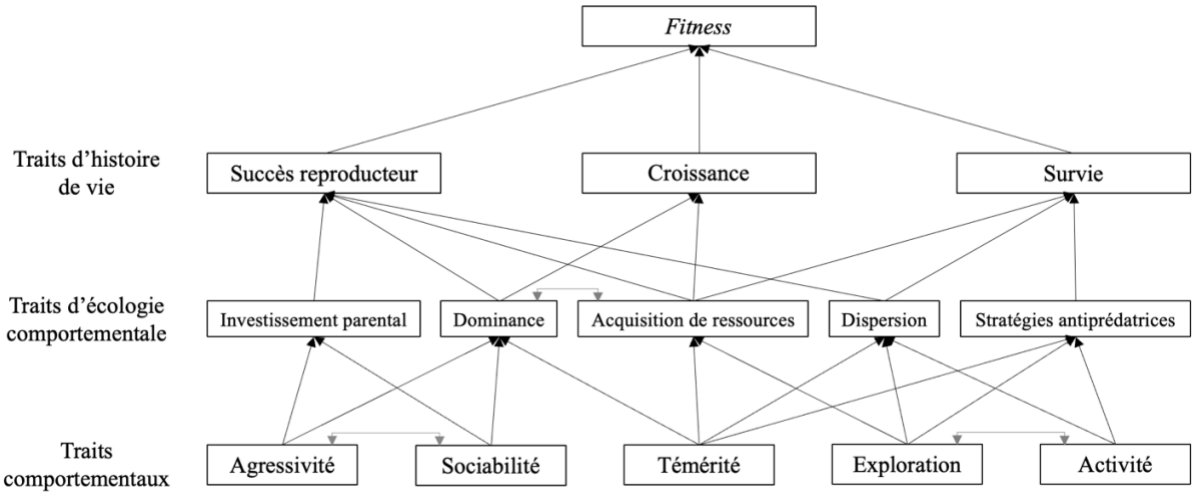


Fig. 0.1. Schéma conceptuel du cadre proposé pour les conséquences écologiques des traits comportementaux. Les flèches ne représentent pas l'ensemble des relations possibles entre les variables. Les flèches simples indiquent des relations directes. Les flèches doubles en gris indiquent des corrélations. Figure modifiée de Réale et al. (2007).

Réale et al. (2007) proposent cinq traits comportementaux étant davantage importants dans le SRV et influençant particulièrement les traits d'histoire de vie : la témérité,

l'exploration, l'activité, l'agressivité et la sociabilité. Parmi celles-ci, la témérité, l'exploration et l'agressivité apparaissent particulièrement pertinentes dans le contexte de la migration partielle (Réale et al., 2007). La témérité correspond à la propension à prendre des risques ou à ne pas montrer une grande prudence; l'exploration correspond à la propension à enquêter de nouveaux environnements ou stimuli; et l'agressivité correspond aux interactions agonistiques entre congénères. De manière générale, ces traits comportementaux sont liés à l'acquisition de ressources et peuvent influencer l'utilisation de l'habitat et l'accès aux ressources. Par exemple, chez la truite brune, les individus plus agressifs parcourent de plus grandes distances et occupent des domaines vitaux plus étendus (Höjesjö et al., 2011). Dans d'autres cas, comme il a été montré chez le wapiti (*Cervus canadensis*), les individus plus plus dominants (une mesure de l'agressivité) étaient moins susceptibles de migrer (Found & St. Clair, 2016). De plus, le taux de croissance a été positivement associé à la témérité chez la truite arc-en-ciel (Biro et al., 2006), tandis qu'il a été négativement corrélé à l'exploration et à l'agressivité chez la truite brune (Adriaenssens & Johnsson, 2011). Plusieurs de ces dernières études mettent aussi en évidence l'existence d'un syndrome comportemental, c'est-à-dire un ensemble de traits comportementaux corrélés de manière cohérente chez les individus (Sih et al., 2004). Les syndromes comportementaux sont hautement variables entre espèces et même d'une population à l'autre, ainsi il est présumé qu'un syndrome comportemental résulte d'une sélection favorisant des combinaisons de comportements adaptées à un environnement donné (hypothèse adaptative de Bell (2005)). Par exemple, chez l'épinoche à trois épines, les populations soumises à une forte pression de prédation présentent une corrélation positive entre la témérité et l'agressivité, alors que cette corrélation est absente dans les populations ayant évolué dans des environnements à faible pression de prédation (Bell & Sih, 2007).

Les traits comportementaux tels que la témérité et l'exploration (ou encore leur combinaison au sein d'un syndrome comportemental) ont été associés à la migration ou la dispersion chez plusieurs espèces (Beukeboom et al., 2023; Chapman et al., 2011B; Cote et al., 2010; Dingemanse et al., 2003; Fraser et al., 2001). De plus, l'agressivité a été liée au moment de départ de la migration chez le saumon atlantique (*Salmo salar*; Metcalfe et al.,

1989). Malgré ces résultats, peu d'études ont explicitement examiné le lien entre le comportement et le choix migratoire au sein de populations partiellement migratrices, et ce, bien que les traits comportementaux soient susceptibles d'influencer les stratégies d'histoire de vie. Parmi les rares travaux disponibles, Chapman et collaborateurs (2011B) ont montré, chez une population partiellement migratrice de gardons (*Rutilus rutilus*), que les individus plus téméraires étaient plus susceptibles de migrer d'un environnement lacustre vers un habitat lotique que leurs congénères plus prudents. De plus, Ramesh et collaborateurs (2022) ont observé que, chez l'épinoche à trois épines, les populations résidentes étaient en moyenne plus actives, plus agressives, plus exploratrices et plus téméraires, comparativement aux populations migratrices. Chez les salmonidés, Lahti et collaborateurs (2001) ont rapporté que des populations anadromes de truite brune présentaient des niveaux d'agressivité plus élevés que les populations résidentes. Toutefois, ces deux dernières études reposent sur des comparaisons entre populations distinctes plutôt que sur des écotypes vivant en sympatrie. À ce jour, les comparaisons directes de traits comportementaux entre écotypes sympatriques chez les salmonidés demeurent très rares, voire inexistantes.

Bien que l'influence des traits comportementaux sur la migration suscite un intérêt croissant, les données empiriques issues du milieu naturel demeurent encore limitées. L'étude du comportement comporte d'importants défis méthodologiques et conceptuels, particulièrement en milieu naturel, ce qui a conduit à une prédominance d'études en conditions contrôlées, au détriment de la portée écologique des résultats (Edelsparre et al., 2013; Ladurée et al., 2026; Wilson et al., 1993). Les études menées en milieu naturel ou semi-naturel sont moins nombreuses, bien qu'elles soient essentielles pour évaluer les conséquences écologiques réelles des variations comportementales. D'autre part, le comportement se caractérise par un degré élevé de plasticité, les individus ajustant leurs réponses comportementales en fonction des conditions environnementales (Fox et al., 2024; Sih et al., 2004). Cette plasticité, qui peut elle-même différer entre individus, complique l'identification de traits comportementaux stables et leur lien avec les stratégies d'histoire de vie. Dans ce contexte, une meilleure compréhension du rôle du comportement dans la détermination des écotypes, en particulier en conditions naturelles, apparaît essentielle afin

de combler les lacunes actuelles et de mieux cerner les mécanismes sous-jacents à la migration partielle chez les salmonidés.

DESCRIPTION DU PROJET

Le projet portait sur la comparaison de trois traits comportementaux (témérité, exploration et agressivité) entre des ombles de fontaine juvéniles adoptant l'éctoype anadrome et des ombles juvéniles adoptant l'écotype résident chez une population partiellement migratrice, dans le but d'obtenir des données empiriques qui contribueraient à une meilleure compréhension de la migration partielle chez les salmonidés.

Espèce modèle

L'omble de fontaine, également appelé truite mouchetée, est une espèce de salmonidé indigène de l'Amérique du Nord. Sa distribution couvre une grande partie des milieux d'eau froide relativement peu perturbés de l'est du continent, s'étendant de la Caroline du Sud jusqu'au nord du Québec (Scott & Crossman, 1973). Cette espèce se caractérise par une diversité d'histoires de vie, se traduisant par des trajectoires variées de croissance et de maturation selon les populations et les régions (Power, 1980). Dans les populations côtières, l'omble de fontaine présente fréquemment une coexistence des écotypes résident et anadrome (Power, 1980). Lorsque l'accès au milieu marin est possible, certains individus adoptent une stratégie migratoire; ces individus d'écotype anadrome sont communément désignés truites de mer (Power, 1980; Fig. 0.2). Toutefois, contrairement à d'autres salmonidés, aucune population strictement anadrome n'a été clairement identifiée chez cette espèce. De plus, l'anadromie y est considérée comme relativement peu développée (McCormick et al., 1985). En effet, l'omble de fontaine effectue généralement des migrations marines de faible amplitude, se limitant le plus souvent aux estuaires et aux zones côtières proches de la rivière d'origine (Naiman et al., 1987; Power, 1980). Cette utilisation restreinte

du milieu marin s'explique en partie par une capacité d'osmorégulation plus limitée que celle d'autres espèces, telles que le saumon atlantique, ce qui se traduit par une plus faible tolérance aux fortes salinités (McCormick et al., 1985). Les individus anadromes quittent généralement les rivières au printemps, peu après la crue (avril ou mai), et migrent vers l'estuaire à un âge variant le plus souvent entre 1 et 2 ans, bien que des départs plus tardifs (jusqu'à 3 ou 4 ans) aient été observés (Naiman et al., 1987; Power, 1980). Dans certains systèmes, ces migrations peuvent être répétées annuellement.

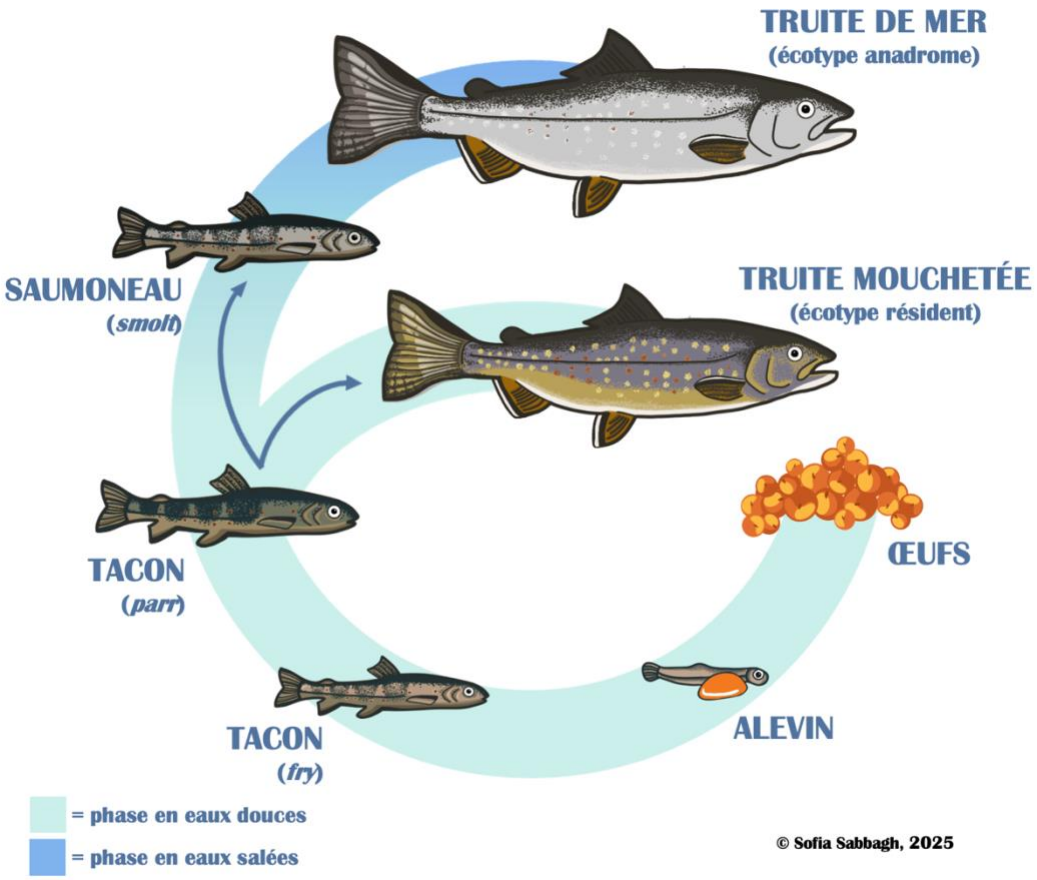


Fig. 0.2. Cycle de vie des deux écotypes principaux de l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), résident et anadrome. À noter que l'omble de fontaine ne subit pas une smoltification complète comme chez le saumon atlantique (*Salmo salar*), mais le terme saumoneau est tout de même employé ici dans la figure pour faire référence au même stade de vie.

Peu d'études se sont penchées sur le déterminisme des écotypes chez l'omble de fontaine. Ce poisson est de plus en plus populaire auprès des pêcheurs sportifs, quoiqu'il n'existe aucune stratégie pour son exploitation durable (Ministère de l'environnement, de la lutte contre les changements climatiques, de la faune et des parcs [MELCCFP], 2020). La distribution et la dynamique des populations d'omble de fontaine sont aujourd'hui affectées notamment par le réchauffement climatique, la présence de barrières physiques dans les bassins versants, ainsi que diverses pressions anthropiques affectant les habitats (Curry & Noakes, 1995; Haxton et al., 2020; Hudy et al., 2005; MELCCFP, 2020). En raison de la complexité spatiale et temporelle des habitats utilisés, notamment par l'écotype anadrome, plusieurs populations ont décliné dans différentes parties de leur aire de répartition (Haxton et al., 2020; Hudy et al., 2005; MELCCFP, 2020). L'écotype anadrome semble particulièrement vulnérable aux pressions environnementales et anthropiques (Letcher et al., 2007), ce qui complexifie considérablement les efforts de conservation de cette espèce (MELCCFP, 2020). Afin d'éviter la perte de l'écotype anadrome dans les populations naturelles, l'efficacité des plans de gestion dépend d'une compréhension fine des facteurs qui sous-tendent l'adoption des différents écotypes, bien qu'à l'heure actuelle, des lacunes importantes subsistent.

Objectifs et prédictions

L'objectif principal de ce projet était de quantifier les traits comportementaux associés à la migration chez des juvéniles d'omble de fontaine issus d'une population partiellement migratrice, et de comparer ces traits entre les écotypes anadrome et résident. Un premier sous-objectif était d'explorer les potentiels syndromes comportementaux présents au niveau de la population. Un deuxième sous-objectif visait à établir un lien entre le comportement et la stratégie conditionnelle, et ce en comparant les variations morphologiques entre écotypes et en testant les relations entre traits morphologiques et comportementaux. L'étude de juvéniles permettait d'examiner des différences comportementales susceptibles de contribuer

à la détermination des écotypes, avant que les individus ne soient pleinement exposés aux contraintes et aux adaptations propres aux habitats distincts associés à chaque stratégie migratoire. Pour atteindre ces objectifs, des juvéniles adoptant un écotype anadrome et des juvéniles adoptant un écotype résident ont été échantillonnés au sein d'une même population partiellement migratrice. Leur témérité, leur exploration et leur agressivité ont été quantifiées à l'aide de tests comportementaux réalisés et filmés en milieu semi-naturel, c'est-à-dire soumis aux conditions naturelles de leur rivière d'origine, permettant d'obtenir des mesures plus écologiquement représentatives.

En lien avec l'objectif principal, la première prédiction était que les juvéniles d'omble de fontaine adoptant un écotype anadrome seraient plus téméraires et plus explorateurs que les juvéniles adoptant un écotype résident. En effet, la témérié et l'exploration ont souvent été associées à la dispersion (Beukeboom et al., 2023; Dingemanse et al., 2003; Fraser et al., 2001), suggérant que des individus présentant ces traits pourraient être davantage enclins à quitter leur habitat natal. La deuxième prédiction était que les juvéniles résidents seraient plus agressifs que les juvéniles anadromes. Bien que l'agressivité soit parfois associée à des traits d'histoire de vie compatibles avec l'histoire de vie anadrome, tels qu'un métabolisme élevé et une croissance accrue (Cutts et al., 2001; Nicieza & Metcalfe, 1999), elle est également étroitement liée à la territorialité chez les salmonidés juvéniles (Cullen & Grossman, 2019; Grant, 1990). Des ombles juvéniles plus agressifs pourraient monopoliser les ressources locales et ainsi favoriser l'adoption d'une stratégie résidente.

CHAPITRE 1

RESTER OU MIGRER : LE LIEN ENTRE LES TRAITS COMPORTEMENTAUX ET LA DETERMINATION DE L'ECOTYPE CHEZ L'OMBLE DE FONTAINE (*SALVELINUS FONTINALIS*) PARTIELLEMENT MIGRATEUR

RESUME EN FRANÇAIS DU PREMIER ARTICLE

De nombreux salmonidés, dont l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*), présentent à la fois des stratégies d'histoire de vie anadrome (migratrice) et résidente (non migratrice) au sein d'une même population, communément appelées écotypes. Bien que la migration partielle soit largement répandue chez les animaux, les mécanismes sous-jacents à l'adoption des écotypes demeurent encore mal compris. Les recherches se sont principalement concentrées sur les facteurs génétiques, environnementaux et physiologiques, tandis que le rôle potentiel de la variation comportementale a reçu comparativement moins d'attention. Dans cette étude, nous avons examiné la relation entre les traits comportementaux et l'adoption de l'écotype. Nous avons quantifié la témérité, l'exploration et l'agressivité) chez des juvéniles d'omble de fontaine provenant de la rivière Sainte-Marguerite (Saguenay, QC, Canada) à l'aide de tests comportementaux *in situ* réalisés dans des conditions semi-naturelles. Comme les écotypes ne peuvent être distingués visuellement avant la dévalaison, l'écotype des juvéniles a été déterminé selon leur lieu de capture : les individus anadromes ont été échantillonnés en aval et dans la branche principale de la rivière, tandis que les individus résidents provenaient de tributaires en amont. Les tests comportementaux ont révélé des différences significatives entre les écotypes. Lors d'un test en milieu ouvert, les individus anadromes présentaient une thigmotaxie plus faible (c'est-à-dire une tendance moindre à demeurer près des parois de l'arène), indiquant une plus grande témérité. À l'inverse, les individus résidents exprimaient des réactions plus fortes face à un congénère perçu lors du test du miroir, suggérant une plus grande agressivité. L'exploration ne différait pas entre les écotypes. D'ailleurs, toutes les mesures de témérité et d'exploration étaient positivement corrélées uniquement chez les individus résidents, indiquant potentiellement la présence d'un syndrome comportemental. L'association plus faible entre ces traits chez les individus anadromes pourrait refléter une plus grande flexibilité comportementale, facilitant les transitions entre des environnements d'eau douce et marins contrastés. De plus, l'expression des traits comportementaux a augmenté au cours de la période d'échantillonnage, particulièrement chez les individus résidents, reflétant probablement une réponse aux variations saisonnières, telles que l'augmentation de la température de l'eau et

la disponibilité des ressources alimentaires. Dans l'ensemble, ces résultats montrent que les juvéniles d'omble de fontaine présentent des différences comportementales entre écotypes et suggèrent que la variation comportementale pourrait contribuer à l'adoption de stratégies de vie alternatives au sein des populations partiellement migratrices d'omble de fontaine.

BORN TO STAY OR BORN TO STRAY: LINKING BEHAVIOURAL TRAITS AND ECOTYPE DETERMINATION IN PARTIALLY MIGRATORY BROOK TROUT (*SALVELINUS FONTINALIS*)

Abstract

Many salmonids, including brook trout (*Salvelinus fontinalis*), exhibit both anadromous (migratory) and resident (non-migratory) life history strategies (commonly referred to as ecotypes) within the same population. Although partial migration is widespread across animal taxa, the mechanisms driving ecotype adoption remain poorly understood. Research has largely focused on genetic, environmental, and physiological factors, whereas the potential role of behavioural variation has received comparatively little attention. Here, we investigated whether behavioural traits are associated with ecotype adoption by quantifying boldness, exploration, and aggressiveness in juvenile brook trout from the Sainte-Marguerite River (Saguenay, QC, Canada) using *in situ* behavioural assays conducted under natural river conditions. Because ecotypes cannot be visually distinguished prior to outmigration, the ecotype of sampled juveniles was determined based on capture location: anadromous individuals were sampled downstream in the main river branch, whereas residents were sampled in upstream tributaries. Behavioural assays revealed significant differences between ecotypes. In an open-field test, anadromous individuals exhibited lower thigmotaxis (i.e., staying close to arena's walls), indicating higher boldness. In contrast, resident individuals displayed stronger reactions toward a perceived conspecific during a mirror test, suggesting higher aggressiveness. Exploration did not differ between ecotypes. In addition, all boldness and exploration scores were positively correlated in resident fish only, indicating a possible behavioural syndrome. The weaker association between these traits in anadromous individuals may reflect greater behavioural flexibility, potentially facilitating transitions between contrasting freshwater and marine environments. Behavioural trait expression also increased over the sampling period, particularly in resident fish, likely reflecting a response to seasonal changes, such as an increase of water temperature and food availability. Overall, these findings demonstrate that juvenile brook trout adopting different ecotypes differ in behavioural traits. As such, we suggest that behavioural variation may contribute to the adoption of alternative life history strategies in partially migratory brook trout populations.

Introduction

Anadromy, i.e., the migration from freshwater to saltwater followed by a return to freshwater for reproduction, is common among salmonids (Dodson et al., 2013; Hendry et

al., 2004). This life history strategy is thought to have evolved in response to differences in resource availability between freshwater and marine environments (Gross, 1987). In temperate and arctic regions, saltwater habitats are generally more productive and provide greater foraging opportunities, leading to faster growth and increased reproductive success (Gross, 1987; Power, 1980). However, migration also entails significant energetic costs, osmotic stress, and higher predation risks (Jonsson & Jonsson, 1993), leading to higher mortality rates (Adams et al., 2022). In many salmonid species, such as brook trout (*Salvelinus fontinalis*), brown trout (*Salmo trutta*), rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), Arctic char (*S. alpinus*), and sockeye salmon (*O. nerka*), anadromy is facultative and influenced by the trade-off between survival and growth (Hendry et al., 2004).

Many populations of salmonids are partially migratory, meaning only a portion of individuals migrate (Chapman et al., 2012; Jonsson & Jonsson, 1993; Power, 1980). Anadromous and non-migratory (resident) individuals present within the same population form distinct ecotypes. In other words, their diet, morphology, physiology, and/or behaviour can differ in relation to the distinct habitats they exploit (Chapman et al., 2013; Stronen et al., 2022). In many coastal river populations these two ecotypes live in sympatry, notably in the brook trout, a popular game fish indigenous to eastern North America (Power, 1980). At northern latitudes, juvenile anadromous brook trout typically undertake their first downstream migration in spring at age 1+ or 2+ (Castonguay et al., 1982). Subsequently, individuals generally spend 2 to 4 months in marine environments, with movements largely restricted to estuarine and nearshore coastal areas close to their natal river (Castonguay et al., 1982; Lenormand et al., 2004). In late summer, mature trout return to their natal river to spawn in the fall followed by overwintering, whereas immature individuals may overwinter in nearby freshwater systems rather than returning directly to their natal habitat (Lenormand et al., 2004). Resident individuals, on the other hand, complete their entire life cycle within freshwater, typically remaining in their natal river or tributary (Power, 1980).

The contrasting environmental conditions and selective pressures experienced in freshwater versus marine habitats drive divergence in life history traits between anadromous

and resident ecotypes (Hendry et al., 2004). For instance, anadromous brook trout generally attain larger body sizes and higher fecundity, and may exhibit more social behaviour (e.g., shoaling), whereas resident individuals tend to remain smaller, have lower reproductive output, and display more solitary behaviour (Dutil & Power, 1980; Morita & Takashima, 1998; Power, 1980; White, 1942). Brook trout are iteroparous, and individuals adopting an anadromous ecotype may undertake multiple migrations over their lifetime, often resulting in increased longevity relative to residents (Castonguay et al., 1982; Dutil & Power, 1980). However, this life history strategy is also associated with elevated mortality risks, both during migration and while out at sea (Gross, 1987; Jonsson & Jonsson, 1993).

Across populations and studies, varying degrees of genetic divergence between anadromous and resident ecotypes have been reported (Curry et al., 2010; Hindar et al., 1991; Todd et al., 1981; Wood & Foote, 1990). However, when these ecotypes coexist in sympatry and have opportunities to interbreed, genetic differentiation is often weak or absent (Curry et al., 2010; Hindar et al., 1991; Jonsson, 1985). This limited divergence is consistent with evidence of ongoing gene flow between ecotypes, including documented interbreeding and the production of anadromous offspring from resident parents and vice versa (Christie et al., 2011; Courter et al., 2013; McMillan et al., 2007; Thériault et al., 2007). Furthermore, experimental crosses have shown that offspring from both anadromous and resident lineages can adopt either life history strategy, and that even strictly resident populations can give rise to anadromous individuals under certain conditions (Morita et al., 2000; Olsson & Greenberg, 2004; Schreiber & Diefenbach, 2005; Whoriskey et al., 1981). Together, these findings suggest that although genetic factors may influence the adoption of anadromous or resident ecotypes, they are not the sole drivers of this process.

Anadromy and residency in partially migratory salmonids are now widely viewed as alternative tactics within a single conditional strategy (Dodson et al., 2013; Kendall et al., 2015; Sahashi & Morita, 2018; Sloat & Reeves, 2014). Under this framework, all individuals within a population have the potential to express either life history strategy, depending on whether an individual's condition exceeds a genetically influenced threshold (Roff, 1996).

Key components of individual condition, such as growth rate, body size, and lipid content, are thought to act as threshold traits, as they directly influence fitness-related parameters (Dodson et al., 2013; Sahashi & Morita, 2018; Sloat & Reeves, 2014). These traits may therefore provide cues that guide individuals in selecting the tactic that maximizes their fitness and lifetime reproductive success, given their recent performance in a particular environment (Dodson et al., 2013; Thériault & Dodson, 2003). For salmonids, two main scenarios have been proposed in the literature. In the first, individuals that achieve relatively rapid growth and larger body size early in life tend to mature earlier and adopt a resident strategy, whereas slower-growing individuals benefit from migrating to more productive habitats where they can compensate for their early life limited growth (Castonguay et al., 1982; Jones et al., 2015; McMillan et al., 2012; Morinville & Rasmussen, 2003; Sloat & Reeves, 2014). This pattern has been documented in several species, including brook trout, rainbow trout, and brown trout. In the second scenario, fast-growing individuals are more likely to migrate, as seen in brown trout (Acolas et al., 2012; Dodson et al., 2013). In this case, these individuals reach a critical size threshold more rapidly, beyond which the costs associated with migration (such as energetic expenditure, osmoregulatory challenges, and mortality risk) are reduced (Bohlin et al., 1996; ØKland et al., 1993). Overall, the determinants of ecotype adoption remain incompletely understood. Patterns can vary among species and even among populations within a species, reflecting the complex interplay between intrinsic and extrinsic factors (Dodson et al., 2013; Kendall et al., 2015). Thresholds governing tactic expression are thought to be influenced by both genetic predisposition and environmental conditions, including density dependence, climate, and food availability (Jonsson & Jonsson, 1993; McMillan et al., 2012; Morita et al., 2000; Olsson et al., 2006; Sloat & Reeves, 2014; Wysujack et al., 2009). Indeed, reduced food availability is generally associated with an increased proportion of migrating individuals, suggesting that migration can serve as an adaptive response to local resource limitation (Olsson et al., 2006; Wysujack et al., 2009).

Behavioural traits, defined as consistent and observable patterns of actions and reactions expressed by individuals, are increasingly recognized as key components of life

history variation and may play a role in partial migration (Mittelbach et al., 2014; Réale et al., 2007). These traits can have important individual ecological consequences, such as affecting dominance, dispersion, occupied territories, parental investment, predator-prey interactions, foraging success, or resource acquisition, as well as life history traits (Mittelbach et al., 2014; Réale et al., 2007). Through these pathways, behavioural variation can ultimately shape an individual's life history strategy (Réale et al., 2010). It is well established that behavioural traits often covary with physiological and life history traits, forming integrated phenotypic syndromes referred to as pace-of-life syndromes (POLS) (Réale et al., 2010). This framework describes a continuum ranging from "slow" to "fast" strategies, along which individuals differ consistently in behaviour, physiology, growth, and reproductive success (Adriaenssens & Johnsson, 2009; Biro & Stamps, 2008). For example, individuals with higher metabolic rates tend to express more energetically costly behaviours, such as increased activity or more intensive resource exploitation, which can promote faster growth and earlier reproduction, hallmarks of a "fast" pace of life (Careau et al., 2008). In this context, behaviour may represent a key mechanism linking individual condition to migratory decisions.

Within the POLS framework, five main behavioural traits have been identified as particularly influential: boldness, exploration, activity, aggressiveness, and sociability (Réale et al., 2007). Among these, boldness (risk-taking), exploration (response to novelty), and aggressiveness (agonistic interactions among conspecifics) are especially relevant in the context of migratory decisions. These traits are closely linked to resource acquisition and can influence habitat use, competitive ability, and ultimately access to food (Grant, 1990; Ioannou et al., 2008; Molnár et al., 2023; Réale et al., 2007; Wirowska et al., 2024). As such, behavioural traits can influence growth, contributing to variation among individuals within a population. For example, growth rate was positively associated with boldness in rainbow trout (Biro et al., 2006) and negatively related to exploration and aggressiveness in brown trout (Adriaenssens & Johnsson, 2011). On the other hand, Huntingford & Adams (2005) reviews evidence of faster growing farmed salmonids (particularly Atlantic salmon) being bolder and more aggressive than slower growing individuals, whom may struggle to obtain

food. These studies also point out how multiple behavioural variations are associated together in bigger behavioural syndromes, i.e., sets of correlated behaviours that are consistent within individuals (Sih et al., 2004). Such syndromes are thought to reflect adaptive combinations of traits shaped by environmental selection pressures (Bell, 2005). For instance, Bell & Sih (2007) found that three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) populations exposed to high predation pressure may exhibit a positive correlation between boldness and aggression, as strong predation can favour behavioural strategies that improve survival, whereas this pattern is absent under low predation regimes. Behaviour has also been linked to dispersal and migration. Boldness and exploration are frequently associated with increased dispersal across taxa (Beukeboom et al., 2023; Cote et al., 2010; Dingemanse et al., 2003; Fraser et al., 2001), while aggression has been linked to migration timing in Atlantic salmon (*Salmo salar*; Metcalfe et al., 1989). In partially migratory systems, bold individuals are more likely to migrate, as shown in European roach (*Rutilus rutilus*; Chapman et al., 2011B). Another study on the three-spined stickleback reports resident individuals exhibiting higher activity, aggressiveness, and exploration than migrants (Ramesh et al., 2022). However, they compared distinct populations rather than sympatric ecotypes. Despite the hypothesized role of behaviour in ecotype determination, particularly in the adoption of an anadromous versus a resident tactic, this link has been largely overlooked. A better understanding of how behavioural variation influences ecotype adoption in natural populations is therefore essential to elucidate the mechanisms underlying partial migration.

Here, we quantified three behavioural traits associated with migratory tendency (boldness, exploration, and aggressiveness) in river-dwelling brook trout parr from a partially migratory population. We compared these behavioural traits between individuals adopting an anadromous ecotype with those adopting a resident ecotype. We also tested for the presence of behavioural syndromes by examining correlations among the three traits. To further link behaviour with the conditional strategy framework, we compared body size between ecotypes and assessed relationships between size and behaviour. Focusing on juveniles allowed us to examine behavioural differences that may contribute to ecotype determination before individuals are fully exposed to the ecological constraints and selective

pressures associated with distinct habitats. Based on previous work linking boldness and exploration to dispersal and activity (Beukeboom et al., 2023; Dingemanse et al., 2003; Fraser et al., 2001), we predicted that these behaviours would be more strongly expressed in parr adopting an anadromous ecotype. In contrast, we predicted that resident parr would exhibit higher levels of aggressiveness. Although aggressiveness has sometimes found to be associated with traits characteristic of anadromous life history, such as elevated metabolic rates and increased growth (Cutts et al., 2001; Nicieza & Metcalfe, 1999), it is also closely linked to territoriality in juvenile salmonids (Cullen & Grossman, 2019; Grant, 1990). Consequently, more aggressive individuals may be better able to monopolize local resources, thereby favouring the adoption of a resident ecotype.

Material and methods

Study system

The study sites were situated in the Sainte-Marguerite River in Quebec, Canada (N 48.2631°, W 69.9461°; Fig. 1.1), which flows into the estuarine Saguenay Fjord, and where both resident and anadromous ecotypes of the brook trout are present. Previous sampling and underwater observations at different sites of the river and its tributaries confirmed that anadromous and resident brook trout use the tributaries for reproduction (Thériault et al., 2007). In addition it was observed that both ecotypes mate together, predominantly resident males with anadromous females (Thériault et al., 2007). Towards the end of spring, anadromous juveniles from the Sainte-Marguerite River migrate downstream into the Sainte-Marguerite Bay to reach the Saguenay Fjord. In contrast, resident individuals mainly reside in the tributaries off the main branch of the river.

Fish collection and housing

Sampling took place between May and June 2024. We targeted parr within the size range typically associated with the first migration of anadromous individuals (8.5-13 cm; Thériault & Dodson, 2003), which most often occurs at ages 1+ and 2+. Individuals outside of the targeted size range were immediately released. No obvious external signs of smoltification occur in migrant brook trout (McCormick et al., 1985), making it difficult to visually differentiate an anadromous juvenile from a resident juvenile, even during migration season. Thus, we distinguished each ecotype based on sampling sites and sampling period. Anadromous individuals were captured during their outmigration at a single location downstream in the main branch of the river, close to the Sainte-Marguerite Bay. A rotary screw trap, installed at this location by the Ministère de l'Environnement, de la Lutte contre les changements climatiques, de la Faune et des Parcs (MELCCFP) of the province of Quebec to monitor Atlantic salmon migration (N 48.2775°, W 69.9308°), was used to collect anadromous brook trout for this study. Whereas migrating brook trout seem to stay in areas with stronger currents during migration, resident brook trout prefer weaker currents, such as those found in tributaries and pools (Morinville & Rasmussen, 2006, 2007). Resident parr were thus captured from four different tributaries via electrofishing (Apex backpack electrofisher, Smith-Root, Vancouver, WA, USA): Petits Saumons Creek, Des Monts Creek, Allen Creek, and Épinette Creek (Fig 1.1). Each tributary was sampled at least twice. Freshwater residency of our individuals classified as residents was later validated through otolith chemistry transects (see Otolith chemistry and age estimation).

Anadromous fish were mostly captured in the first half of sampling, before the end of the migration season, whereas resident parr were mostly captured in the second half of sampling, once migration of anadromous individuals concluded. Tagging studies confirmed that these spatial and temporal methods were effective in separating anadromous from resident parr (Thériault & Dodson, 2003). Per sampling day, four fish were collected from the same sampling site. A total of 109 brook trout (52 anadromous and 57 residents) were collected.

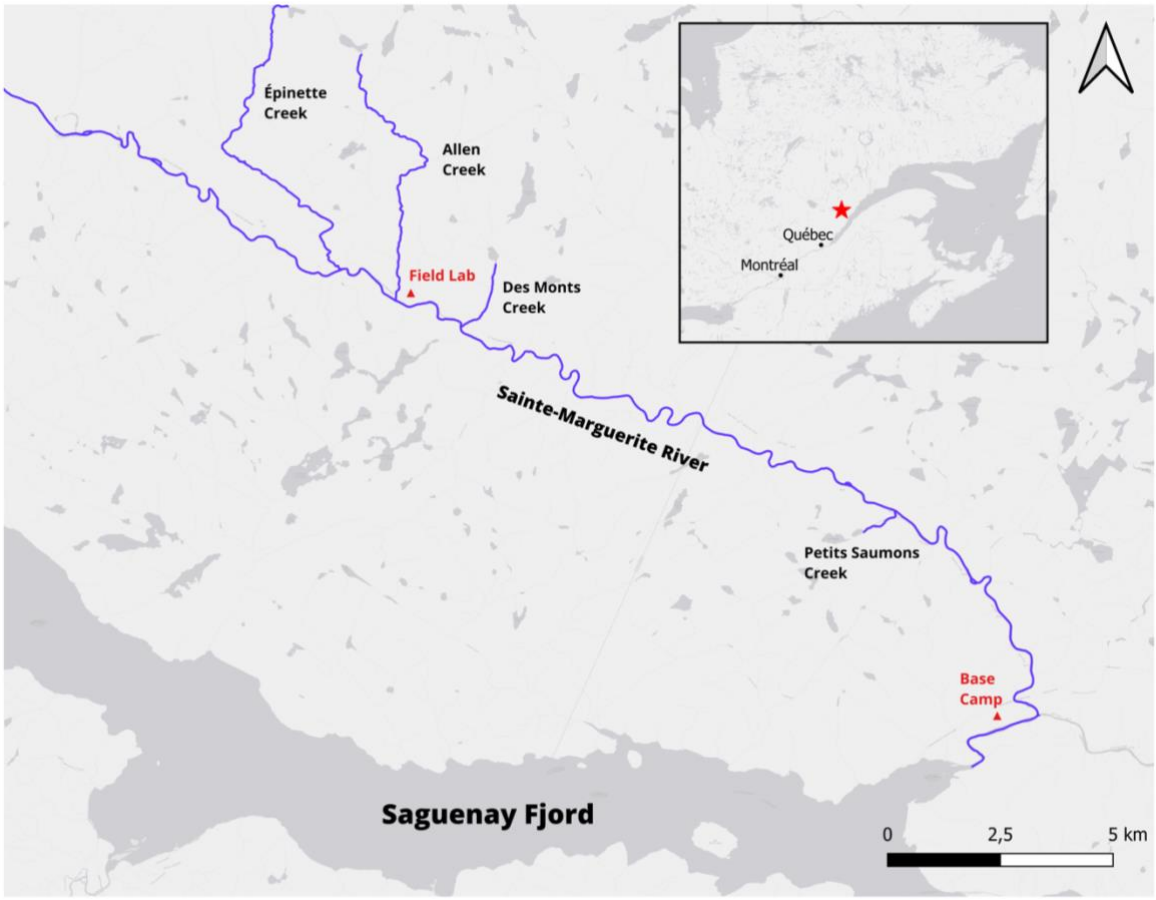


Fig. 1.1. Map of the study system, the Sainte-Marguerite River principal branch and its tributaries.

Upon capture, fish were transported in an aerated insulated container to a facility belonging to the controlled harvesting zone ("Zone d'exploitation contrôlée"; ZEC) of the Sainte-Marguerite River, located near the Allen Creek (N 48.3561°, W 70.1178°; Field Lab on Fig. 1.1). Batches of four fish were held in large basins (200 L each) with added PVC tubes to create shelters and reduce aggressive interactions. The basins were supplied with a continuous flow of water from the Allen Creek. Fish were therefore exposed to the same temperatures and dissolved oxygen concentrations as those present in the stream. Water temperature was monitored twice daily (AM and PM) with a digital thermometer (model 9842, Taylor, Oak Brook, IL, USA) and dissolved oxygen (% of saturation) was monitored

once in the evenings with an oxygen probe (Polaris C, OxyGuard, Farum, Denmark) (Fig. S1). Water temperature was also measured at the beginning and end of each behavioural trial. The water entering the basins was passed through a zooplankton filter to prevent food input during housing and experiments. Fish were exposed to the natural light cycle, which was approximately 15 h of daylight and 9 h of darkness.

Experimental design and procedure

Experimental arenas consisted of a white opaque plastic bus tub (45.3 cm long x 32.8 cm wide x 12 cm high) filled with 8 cm of water and perforated on both longitudinal sides to allow for water circulation. Two arenas were placed side by side in separate empty basins, positioned away from the water inflow, and situated beneath a GoPro HERO10 Black camera and a dim fluorescent light tube. To prevent fish from jumping out, each arena was covered with a thin sheet of plexiglass (51.5 cm long x 35.5 cm wide x 0.3 cm thick), which did not interfere with video capture or video analyses. To minimize disturbances during observations, basins containing experimental arenas were shielded with dark curtains.

Four individuals per day were subjected to behavioural trials. All observations occurred between 13-16 h, 48 h following the transfer to the fish holding basin. The 48-h acclimation period was chosen to minimise long-term effects of husbandry habituation while allowing sufficient time for fish to recover stress to baseline levels after capture (Axling et al., 2023). During the trials, we scored the behaviour of each individual in the following contexts: (1) a shelter test, (2) an open-field test (OFT), and (3) a mirror test (Fig. 1.2). These assays were chosen because they reflect important aspects of the migration strategies of brook trout, i.e., their tendency to leave their natal habitat, their tendency to explore new resources, and their competition for resources. Through these tests, we extracted multiple behavioural scores to quantify boldness, exploration, and aggressiveness for each individual (see Video analyses). Previous studies have shown interindividual variation in these behaviours in different trout and salmon species (Adriaenssens & Johnsson, 2013; Axling et al., 2023; Höjesjö et al., 2011;

Sneddon, 2003). All individuals were subjected to the experimental sequence in the same order. Due to a small number of mortalities (5 individuals) and incomplete trials (6 individuals), complete behavioural data were obtained for 98 individuals, including 47 anadromous and 51 resident fish.

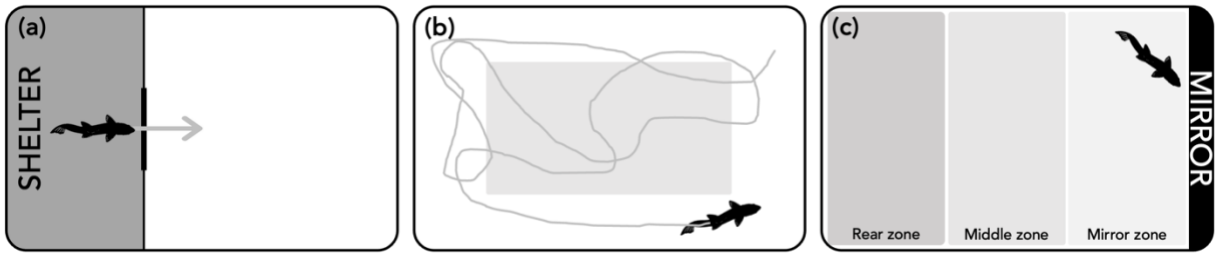


Fig. 1.2. Three behavioural trials: (a) shelter test, (b) open-field test, and (c) mirror test.

Behavioural trials

Shelter test

The shelter test is a commonly used behavioural assay in fishes to measure boldness (Beukeboom et al., 2023; Cote et al., 2010; Toms et al., 2010), where bolder fish have a shorter latency to exit a shelter. Individuals were gently transferred from their housing basin into a 19 cm x 32.8 cm shelter area of the experimental arena, with access to the rest of the arena temporarily blocked. The shelter area was designed to simulate a natural refuge by including a gravel substrate, PVC tubes serving as hiding structures, and a net covering the top to provide shading. After a 15 min habituation period, a sliding panel was manually removed to reveal a 9 cm × 10 cm exit opening. Fish were then given 45 min to voluntarily exit the shelter, and the emergence time was measured. Following emergence, fish were returned to a fish holding basin and kept in isolation for 1 h before undergoing the next behavioural assay, in order to minimize dependence between the first two trials.

Open-field test (OFT)

The OFT is another widely used behavioural assay in fishes to assess space use and activity (Adriaenssens & Johnsson, 2013; Church et al., 2021; Cote et al., 2010). Individuals were transferred from the fish holding basin into an empty arena. To account for any disturbances caused, we started a 10-min recording of the movements of each individual after 1 min. The OFT was used to score exploration, where it is expected that explorative fish cover bigger areas than non-explorative fish. The OFT is also often used to score boldness; low thigmotaxis (staying close to the walls of the arena) is a common measure indicating increased boldness (Adriaenssens & Johnsson, 2013; Axling et al., 2023; Church et al., 2021).

Mirror test

The mirror test can be used to measure both sociality and aggressiveness, depending on the species and developmental stage, with the individual's reflection serving as a proxy for an equal-sized conspecific (Beukeboom et al., 2023; Church et al., 2021; Sverdrup et al., 2011). Given that juvenile brook trout typically defend individual feeding territories rather than form shoals (Grant, 1990; Scott & Crossman, 1973), we assumed that the mirror test in this context would elicit aggressive responses. As the novelty of the arena was not relevant for this assay, the mirror test was conducted immediately following the OFT. A mirror, cut to fit the short side of the arena, was inserted 2 cm from one of the lateral walls. Observations began 1 min after mirror placement and we recorded the movements of each individual for 20 min. Post-trial video inspection confirmed that the behaviours observed were consistent with aggressiveness, including rapid accelerations toward the mirror, prolonged activity in the mirror zone, and physical interactions such as bumping into and biting the reflection (Sverdrup et al., 2011).

Euthanasia and dissection

The day following each experiment, tested individuals were euthanized following ethical procedures. Individuals were first anesthetized with a eugenol solution, where 1.2 mL

of eugenol was added in approximately 15 L of water. Total length was immediately measured, along with body mass using an electronical balance (± 0.01 g; EJ-300, A&D Weighing, Ann Arbor, MI, USA). Euthanasia was completed by severing the spinal cord. The gonads of each fish were then visually examined to confirm sexual immaturity. Because the energy allocated for the development of gonads can affect metabolism and behaviour, as shown in pouting (*Trisopterus luscus*; Alonso-Fernández & Saborido-Rey, 2012) and ballan wrasse (*Labrus bergylta*; Villegas-Ríos et al., 2014), six individuals with visibly developed gonads were excluded from our analyses. Additionally, parasitic copepods were observed on the dorsal and/or adipose fins of twelve individuals, with parasite loads ranging from 1 to 4 per fish. These parasites most likely belonged to the genus Salmincola sp. (Hoffman, 1999).

For each fish, body condition was estimated using the relative condition factor (Le Cren, 1951; Fig. S2). This factor serves as a proxy for lipid reserves and is calculated as the ratio of an individual's observed mass to its predicted mass, the latter being derived from the population's mass-length relationship (Le Cren, 1951; Gubiani et al., 2020). A value of 1 indicates that an individual has the expected mass for its length, value > 1 indicates better-than-average condition, and value < 1 indicates poorer-than-average condition.

Otolith chemistry and age estimation

To confirm the freshwater residency of the sampled resident individuals, sagittal otoliths were extracted from each fish during dissections and chemistry transects were conducted at the LabMaTerfacility (Université du Québec à Chicoutimi (UQAC), Chicoutimi, Canada) following the protocol described in Brûlé et al. (2025). Via laser ablation inductively coupled plasma mass spectrometry (LA-ICP-MS; Agilent, Mississauga, Ontario, Canada), strontium (^{86}Sr) profiles were used to infer salinity exposure, once normalized to an expected calcium (Ca) content of 40.72 wt.% (Campana, 1999). ^{86}Sr/Ca concentrations ≥ 2,000 ppm indicate that the fish had previously experienced saline conditions (Brûlé et al., 2025; Morissette et al., 2016). LA-ICP-MS results revealed that three

individuals originally sampled as residents in Des Monts Creek had $^{86}Sr/Ca$ concentrations exceeding 2,000 ppm at some point in their life, indicating previous exposure to estuarine waters (Fig. S3). Consequently, these individuals were excluded from all subsequent analyses. The final dataset included 46 anadromous and 43 resident brook trout parr, for a total of 89 individuals.

To estimate age, otoliths were sanded to expose annuli and mounted on glass slides. Photos were taken through a dissecting microscope (M80, Leica, Wetzlar, Germany) with a digital camera (OptiVision 4K Lite). Annuli were counted using ObjectJ v. 1.05p (University of Amsterdam, The Netherlands) to estimate each individual's age. One individual could not be aged due to damaged otoliths. Of the other 88 brook trout, most were aged 2+ (69.3%), followed by 1+ (29.6%), with a single resident individual aged 3+ (Table 1.1). Although this individual was older than the targeted age class, its size fell within the expected range, it was not the longest individual, and it showed no visible signs of maturity; therefore, the 3+ individual was retained for subsequent analyses, except when comparing age groups (see Statistical analyses).

Table 1.1. Mean morphological measurements of brook trout parr by age group and ecotype. Values include individuals from the final dataset (i.e., non-mature and confirmed freshwater residents), excluding one unaged individual (n = 88).

	Anadromous ecotype		Resident ecotype		
	Age 1+	Age 2+	Age 1+	Age 2+	Age 3+
Sample size	8	38	18	23	1
Proportion of total sample (%)	9.1	43.2	20.5	26.1	1.13
Total length (cm)	9.96 ± 0.57	10.91 ± 0.72	9.87 ± 0.69	11.04 ± 1.07	12.50
Body mass (g)	7.42 ± 1.45	9.49 ± 1.94	8.23 ± 2.00	11.33 ± 3.44	17.22
Relative body condition factor	0.96 ± 0.08	0.94 ± 0.05	1.09 ± 0.08	1.06 ± 0.08	1.14

Note: Total sample excludes 1 unaged individual (n = 88). Mean values ± standard deviation (except for 3+ resident).

Video analyses

While emergence time in the shelter test was manually noted from the videos, the remaining behavioural scores were assessed using two different video analysis softwares. First, LoliTrack 5 v. 5.1.1 (Loligo Systems, Denmark) automated tracking software was used to analyse behaviour in the OFT. This software detects the fish's position, using its center of mass, based on background contrast. For each individual assay, LoliTrack extracted the X and Y coordinates for each frame (29 frames per second). Coordinates were then processed in R v. 4.5.0 (R Core Team, 2025) to estimate the total area explored by the fish (an exploration score). The arena was divided into a virtual grid of 1 x 1 cm cells. For each frame, the fish's position was mapped to a grid cell based on its calibrated X and Y coordinates. The number of unique cells visited across the trial was counted, and the total area covered was calculated by multiplying the number of unique cells by the area of a single cell (1 cm^2). LoliTrack was also used to quantify thigmotaxis by calculating the proportion of time each

fish spent in the center zone of the arena (a boldness score). The center zone was defined as a 22 cm x 19 cm rectangle positioned 11.6 cm from the shorter walls and 6.9 cm from the longer walls.

Second, six aggressiveness scores from the mirror test were quantified using BORIS v. 8.27.1 (Behavioural Observation Research Interactive Software; Friard & Gamba, 2016), a software for video coding and live behavioural scoring. We initially distinguished three orientations for fish facing the mirror: perpendicular (between 45-90° towards the mirror), as well as parallel left-oriented and parallel right-oriented (< 45°). This distinction was made to capture potential differences in behavioural expression depending on whether the fish engaged in escalated aggression (perpendicular) or showed a lateral preference (left vs. right), which has been suggested as a weaker form of dominance display in other salmonids (Church et al., 2021). However, results from nonparametric Friedman tests, followed by paired post-hoc Wilcoxon comparisons, indicated no significant difference between left and right parallel orientations within each ecotype ($P > 0.05$; Table S1, Fig. S4). Consequently, we kept two aggressiveness scores for time spent facing the mirror: (1) the proportion of time spent facing the mirror perpendicularly and (2) the proportion of time spent facing the mirror parallelly (left and right orientations combined; Table 1.2).

Table 1.2. Overview of the behavioural scores for each behavioural trait.

Behavioural trait	Score	Context	Description
Boldness	Emergence time (s)	Shelter test	Latency to emerge from shelter
	% of time in center of arena	OFT	Proportion of time spent in the center of the arena (22 cm x 19 cm zone in the center)
Exploration	Area explored (cm^2)	OFT	Total area of the arena covered
Aggressiveness	% of time in mirror zone	Mirror test	Proportion of time spent in the mirror zone (14.4 cm x 32.8 cm zone in front of mirror)
	% of time facing mirror perpendicularly	Mirror test	Proportion of time looking at the mirror face forward (45-90° angle with the mirror) from anywhere in the arena
	% of time facing mirror parallelly	Mirror test	Proportion of time looking sideways at the mirror (< 45° angle with the mirror) in the mirror zone
	Number of zone changes	Mirror test	Total number of zone changes (3 defined zones of the same dimensions), reflects fish activity during the trial
	Number of lateral passes	Mirror test	Total number of movements in which the fish swam parallel to its reflection, from one end of the mirror to the other, while remaining in close proximity to the mirror (at cruising or accelerated speed)
	Number of strikes	Mirror test	Total number of accelerations, resulting from a strong tail beat, towards the mirror at an angle perpendicular to the mirror

Statistical analyses

Assessment of age and morphological traits

All statistical analyses were performed using R v. 4.5.0 (R Core Team, 2025). With age determined from otolith readings, we firstly compared morphological traits (total length, body mass, and relative body condition factor) among four groups defined by age and ecotype: 1+ anadromous, 1+ resident, 2+ anadromous, and 2+ resident. The single 3+ resident individual was excluded from these analyses, as it was the only representative of its age

group. Assumptions of normality and homogeneity of variance were assessed on model residuals using Shapiro-Wilk and Levene's tests (*car* package; Fox & Weisberg, 2019). For body condition, which met assumptions, differences among groups were tested using one-way ANOVA followed by Post-hoc Tukey's test for pairwise comparisons. For length and mass, nonparametric Kruskal-Wallis tests were performed, followed by pairwise Mann-Whitney U tests with Bonferroni correction (*rstatix* package; Kassambara, 2023).

To assess whether age was related to fish size, we fitted linear models (LMs) with age as a continuous variable and the three morphological traits (length, mass, and body condition) as response variables. Model assumptions were visually evaluated using the *performance* package (Lüdecke et al., 2021). These analyses were performed to see whether age was related to morphological traits, helping us choose a single predictor for later models and avoid redundancy from correlated variables. LMs were also used to assess the progression of the morphological traits over the sampling season. For each model, ecotype and sampling date (Julian days) were included as fixed effects. The interaction between predictors was tested and retained only when statistically significant. Model assumptions were visually evaluated.

Principal component analysis

To use a single aggressiveness score in the subsequent LMs, we carried out a Principal Component Analysis (PCA), using the *FactoMineR* package (Lê et al., 2008), with the six behavioural scores from the mirror test (time spent in the mirror zone, time spent facing the mirror perpendicularly, time spent facing the mirror parallelly, number of zone changes, number of lateral passes in front of mirror, and number of strikes towards the mirror; Fig. S5 shows comparisons between ecotypes for each separate score), which were scaled. The first principal component (PC1) accounted for 44.5% of the total observed variance and was primarily linked to the number of lateral passes and number of strikes (Fig. 1.3). Higher scores on PC1 indicated individuals with a greater inclination for being active in the mirror zone as well as overall agitated in the arena. PC1 was employed as our aggressiveness metric in the following statistical models.

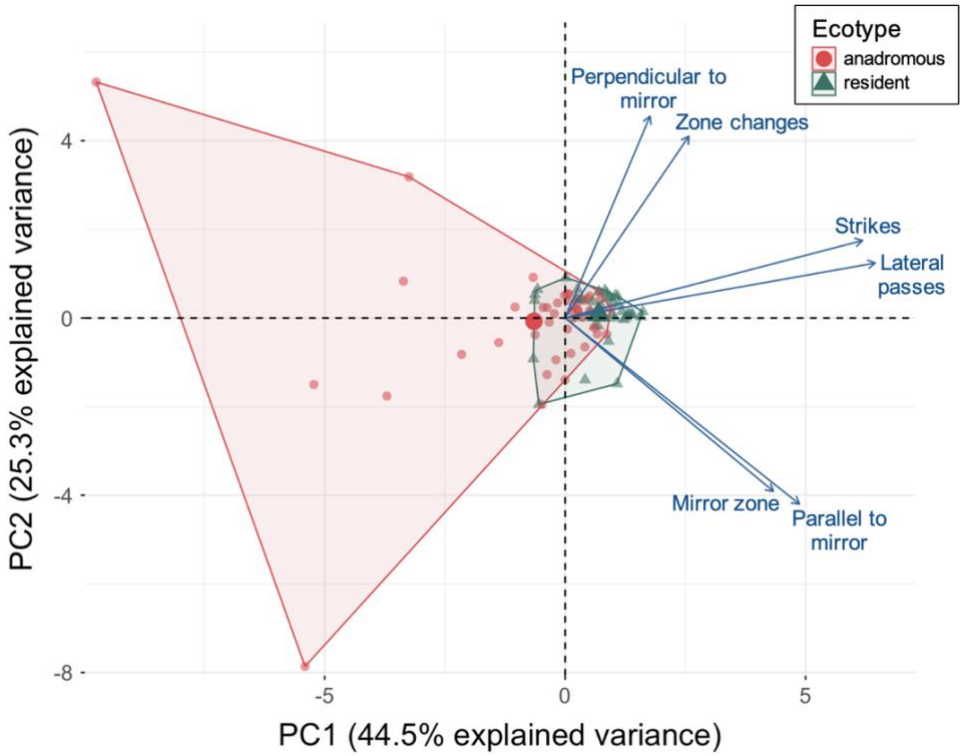


Fig. 1.3. Graphic representation of the two first components (PC1 and PC2) of the principal component analysis (PCA) with aggressiveness scores. Each dot represents an individual (n = 89), and all variables were normalized and centered prior to conducting the PCA.

Correlations among behavioural measures and with covariates

Because boldness is inversely proportional to emergence time in the shelter test (i.e., fish that exit the shelter sooner are considered bolder), we transformed this variable to facilitate interpretation. Specifically, emergence time (s) was subtracted from the maximum trial duration (2,700 s), such that higher values correspond to greater boldness. All behavioural measures were scaled prior to analysis.

To assess the among-individual correlations (r) of behavioural measures within each ecotype, we used a multivariate generalized linear mixed model using Bayesian Markov Chain Monte Carlo (MCMC) methods with a non-informative parameter-expanded prior (*MCMCglmm* package; Hadfield, 2010; Houslay & Wilson, 2017). Four standardized

behavioural measures were included in the analysis: boldness (emergence time, shelter test), boldness (thigmotaxis, OFT), exploration, and aggressiveness. In the model, ecotype and behavioural measure were fitted as fixed effects, while individual identity was included as a random effect to estimate variation among individuals. This structure allows to calculate the variances of each trait and the covariances between them separately for each ecotype. The MCMC chain was run for 120,000 iterations, with the first 20,000 discarded as burn-in and every 100th sample being retained. To calculate the *r* for each pairwise comparison of behavioural measures, the posterior distributions of covariance between traits were divided by the product of the square root of their variances (Equation S1). From these, we extracted the mean correlation estimate and the confidence intervals (standardized to a scale of -1 to 1) with the function HPDinterval (*coda* package; Plummer et al., 2006). Confidence intervals that did not overlap zero were considered evidence for significant correlations.

We then analysed each behavioural measure separately using LMs. To meet the assumption of normally distributed residuals, both boldness scores as well as our aggressiveness measure (PC1) were transformed using the Yeo-Johnson transformation (YJT), an extension of the Box-Cox transformation that accommodates zero and negative values (Yeo & Johnson, 2000). For each response variable, we initially fitted full models including the following fixed effects: ecotype, temperature during behavioural trials, arena (A or B), sampling date (Julian days), and parasite load (number of copepods). In addition, we tested models that included one of four covariates describing fish size/condition (age group, total length, mass, or body condition factor). Candidate models were compared using Akaike's information criterion corrected for small sample sizes (AIC_c; Burnham & Anderson, 2002), and the most parsimonious models providing significantly better fits were retained (*MuMIn* package; Bartoń, 2026) (see Supplementary materials). Final models included ecotype, sampling date, and body condition factor as predictors. Interactions between ecotype and either sampling date or body condition were also tested and retained in the final models only when statistically significant. Confidence intervals for fixed effects were calculated for all the models (Table 1.3). Parasite load was additionally tested as a

predictor in separate simple linear models for each behavioural measure; results show parasite load did not have a significant effect in any of the four models (Table S2).

Ethical note

Fish were collected and housed in compliance with Université du Québec à Rimouski's animal care committee (CPA-UQAR: 94-23-57) under the provincial scientific collections permit MELCCFP 2024-417-02-SP).

Results

Morphological variation by age and ecotype

In our sample, both ecotypes were mainly composed of 2+ individuals, although the proportion of 2+ fish was higher among anadromous individuals than residents (Fig. 1.4A). Total length differed significantly among age groups (Kruskal-Wallis: $\chi^2_3 = 23.2$, $P < 0.001$; Fig. 1.4B); 2+ anadromous individuals were significantly longer than 1+ anadromous individuals ($W = 47.0$, $P = 0.015$), and 2+ residents were significantly longer than 1+ residents ($W = 82.5$, $P = 0.007$). Within the same age group, however, there was no significant difference in length between ecotypes ($P > 0.050$). Mass also differed significantly among the groups (Kruskal-Wallis: $\chi^2_3 = 15.5$, $P = 0.001$; Fig. 1.4C). Only 2+ residents were significantly heavier than 1+ residents ($W = 102.0$, $P = 0.035$). No differences were detected between age groups within the anadromous ecotype or between ecotypes of the same age ($P > 0.050$). Body condition differed significantly among the groups (ANOVA: $F_{3,83} = 25.8$, $P < 0.001$; Fig. 1.4D). Post-hoc Tukey tests indicated that 1+ residents had higher condition indices than 1+ anadromous fish ($t_{83} = -4.2$, $P < 0.001$), and 2+ residents had higher indices than 2+ anadromous fish ($t_{83} = -6.5$, $P < 0.001$). There was no difference in body condition

between 1+ and 2+ residents (t_{83} = 1.4, P = 0.476), nor between 1+ and 2+ anadromous fish (t_{83} = 1.0, P = 0.761).

LMs revealed that age was correlated with all three morphological traits. Total length significantly increased with age for both ecotypes (β = 1.09 ± 0.18 SE, t_{86} = 6.09, P < 0.001), as did mass (β = 2.52 ± 0.57 SE, t_{86} = 4.42, P < 0.001). On the contrary, body condition significantly declined with age (β = -0.054 ± 0.021 SE, t_{86} = -2.56, P = 0.012).

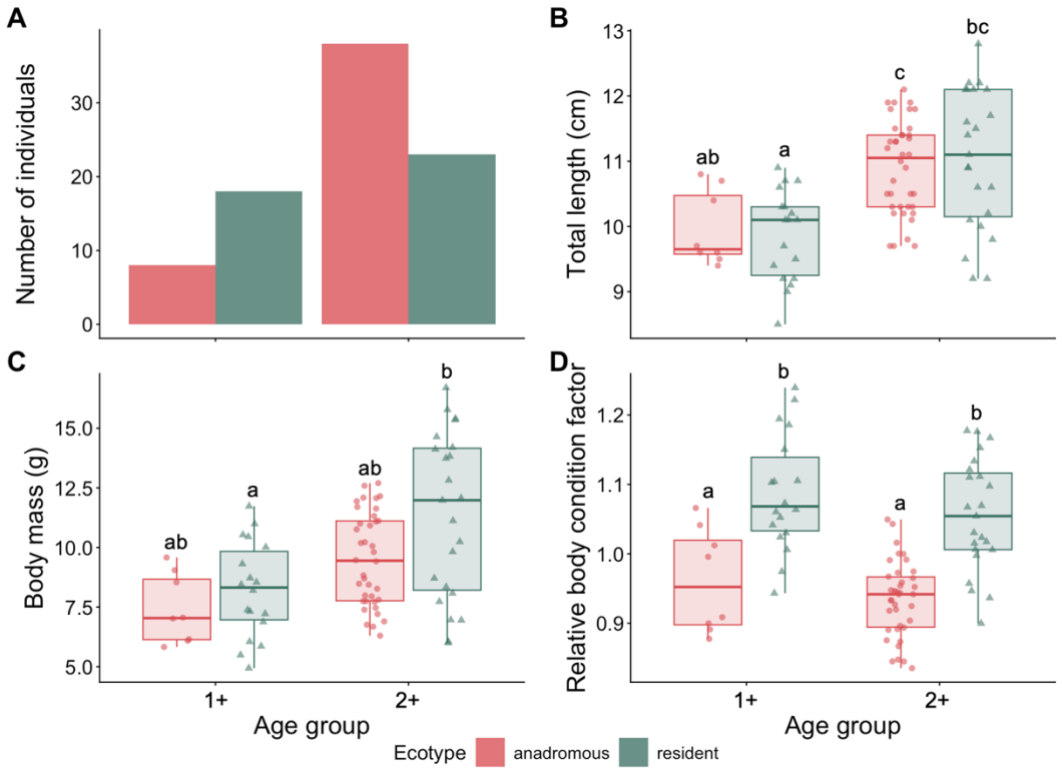


Fig. 1.4. Age distribution and morphological comparisons between brook trout ecotypes. (A) Frequency of individuals per age group. (B) Total length by age group. (C) Body mass by age group. (D) Relative body condition factor by age group. Excludes one individual that could not be aged and one 3+ individual (n = 87). For panels B-C-D, letters indicate significant differences among ecotypes and age groups (P < 0.050).

As length and mass were highly correlated (Pearson's r = 0.930, df = 87, P < 0.001), we present the relationship between length and sampling date only (results for mass were

similar; Fig. S6). We found a significant interaction between ecotype and sampling date on total length ($F_{1,85}$ = 9.45, P = 0.003; Fig. 1.5A); while anadromous fish decreased in length over the sampling season (β = -0.040 ± 0.017 SE, 95% CI = [-0.075, -0.006]), resident fish showed a significant increase (β = 0.023 ± 0.013 SE, 95% CI = [0.001, 0.045]). In contrast, patterns for body condition differed. Both ecotype ($F_{1,85}$ = 32.06, P < 0.001) and sampling date ($F_{1,85}$ = 21.43, P < 0.001) had significant effects on body condition, but there was no significant interaction between predictors (P > 0.050). Body condition increased over the sampling season for both anadromous and resident ecotypes (β = 0.0030 ± 0.0006 SE, 95% CI = [0.002, 0.004]), with residents maintaining on average higher condition indices (Fig. 1.5B).

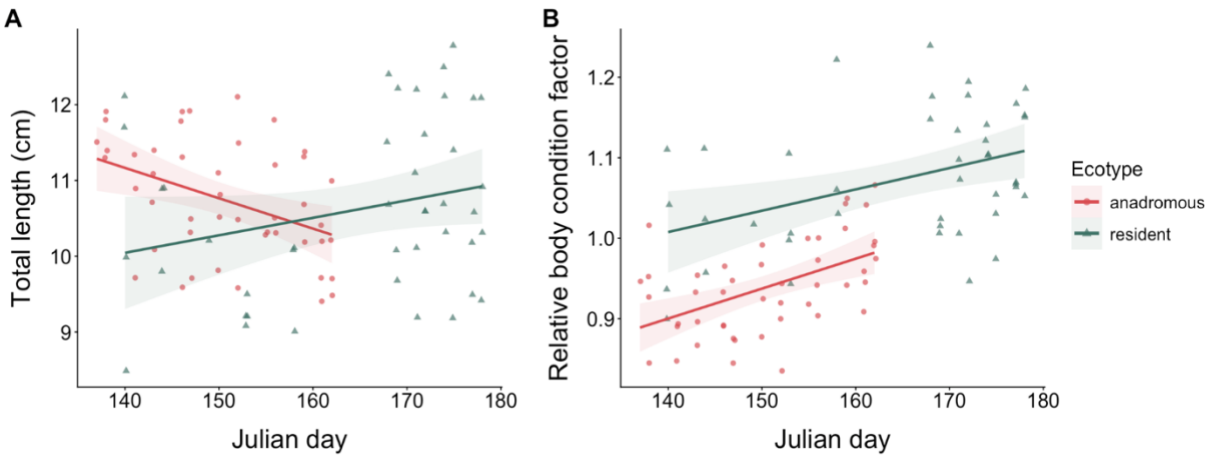


Fig. 1.5. Total length (A) and relative body condition factor (B) of brook trout parr in relation to the sampling date in Julian days for both anadromous (n = 46) and resident (n = 43) ecotypes. Shaded areas around the regression lines represent 95% CI.

Correlations among behavioural measures

We found significant among-individual correlations among behavioural measures (Fig. 1.6; Table S3). All significant correlations were positive, yet differences were found between ecotypes. For the resident ecotype, both measures of boldness were significantly correlated

with each other (r = 0.555, 95% CI = [0.112, 0.997]) as well as with exploration (emergence time, exploration: r = 0.640, 95% CI = [0.224, 0.997]; thigmotaxis, exploration: r = 0.679, 95% CI = [0.300, 1.000]). In contrast, among anadromous individuals, only boldness measured in the shelter test (emergence time) was significantly correlated with exploration (r = 0.640, 95% CI = [0.238, 0.999]). No trait combinations involving aggressiveness yielded significant correlations.

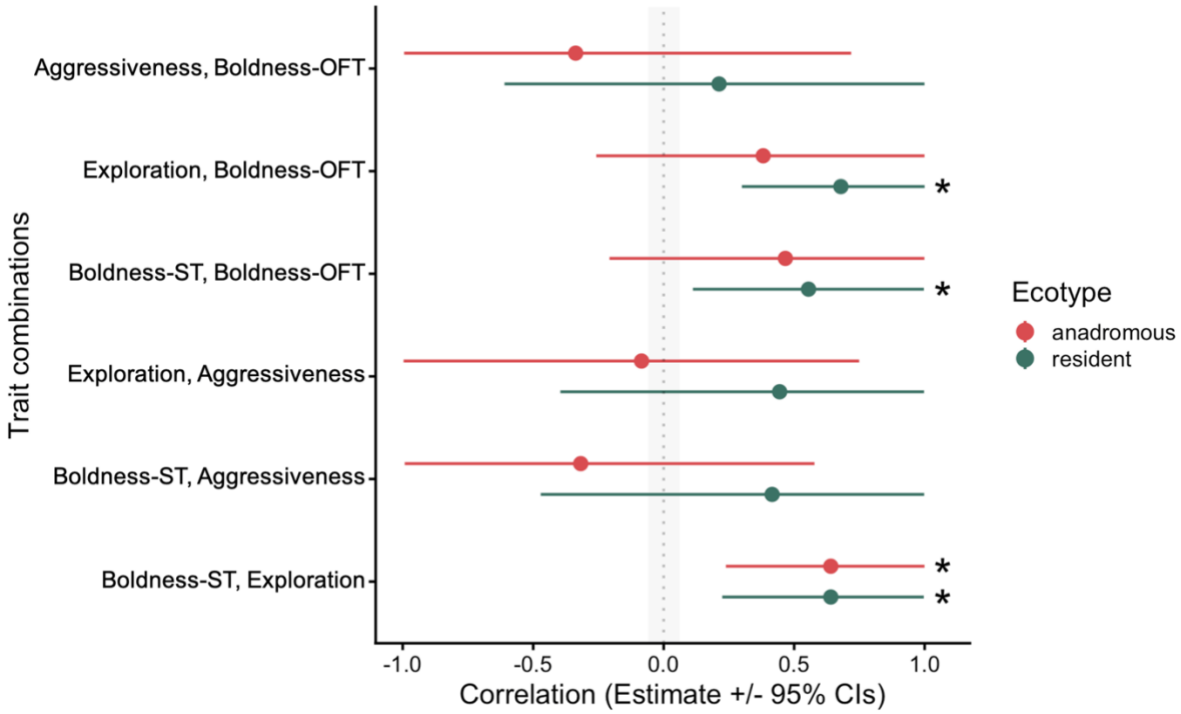


Fig. 1.6. Correlation estimates of behavioural measure pairwise combinations. The bold points represent the mean estimates and the fine lines represent the confidence intervals (CI). Asterisks on the right of each estimate indicate significant correlations (i.e., if the CI does not overlap 0). Aggressiveness is defined as the PC1 values with scores from the mirror test, Boldness-OFT as the time spent in the center of the arena from the OFT, Exploration as the area explored from OFT, and Boldness-ST as the emergence time from the shelter test, respectively. All behavioural measures were scaled prior to running the MCMC.

Correlations of behavioural measures with covariates

All linear models predicting behavioural traits were tested as a function of ecotype, sampling date, and relative body condition factor as predictors, with an interaction between predictors kept if significant. For all four models, ecotype had a significant effect on the response variable (Table 1.3).

Table 1.3. Selection coefficients (β) and 95% CI of the most parsimonious models describing behavioural measures of brook trout parr from Sainte-Marguerite River (n = 89). Response variables were scaled and if needed Yeo-Johnson transformed (YJT) to fit normal distribution assumptions. For each model, anadromous ecotype was chosen as the reference category. Coefficients for which the 95% CI did not include 0 are indicated in bold and are considered to have a significant influence on the behavioural measure.

	YJT emergence time (boldness-ST)		YJT center of arena (bolness-OFT)		Area explored (exploration)		YJT PC1 (aggressiveness)	
Fixed effect	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI	β	95% CI
Resident ecotype	**-12.47**	**[-18.43, -6.51]**	**-1.13**	**[-1.64, -0.63]**	**-10.40**	**[-16.78, -4.02]**	**1.30**	**[0.85, 1.75]**
Sampling date	-0.02	[-0.05, 0.02]	**0.03**	**[0.01, 0.05]**	-0.02	[-0.06, 0.01]	**0.03**	**[0.01, 0.05]**
Relative body condition factor	-1.93	[-4.86, 0.99]	-1.57	[-4.45, 1.31]	-2.00	[-5.13, 1.13]	**-4.17**	**[-6.74, -1.60]**
Resident ecotype × Sampling date	**0.08**	**[0.04, 0.12]**	-	-	**0.07**	**[0.03, 0.11]**	-	-

Boldness scores

The first model predicting emergence time from the shelter included a significant interaction between ecotype and sampling date ($F_{1,84}$ = 16.72, P < 0.001; Fig. 1.7A); as the season progressed, anadromous fish showed a non-significant decrease in boldness (β = -0.018 ± 0.017 SE, P = 0.308), whereas residents were significantly increasing in boldness,

i.e., exiting the shelter faster (β = 0.061 ± 0.011 SE, $P < 0.001$). There was no effect of body condition in the model ($F_{1,84}$ = 1.73, P = 0.192; Figure S7A) and no difference in the mean emergence times between ecotypes ($F_{1,84}$ = 1.04, P = 0.310; Fig. 1.7B). Only two individuals did not leave the shelter within the allotted time (one resident and one anadromous).

The second model tested the proportion of time spent in the center of the arena as a response variable. Ecotype ($F_{1,85}$ = 19.73, $P < 0.001$) and sampling date ($F_{1,85}$ = 11.15, P = 0.001) had a significant effect, with no significant interaction among predictors ($P > 0.050$; Fig. 1.7C). Time spent in the center of the arena significantly increased over the season for both ecotypes (β = 0.032 ± 0.010 SE, P = 0.001), and anadromous fish were consistently bolder than residents (Fig. 1.7D). There was no effect of body condition in the model ($F_{1,85}$ = 1.18, P = 0.281; Fig. S7B).

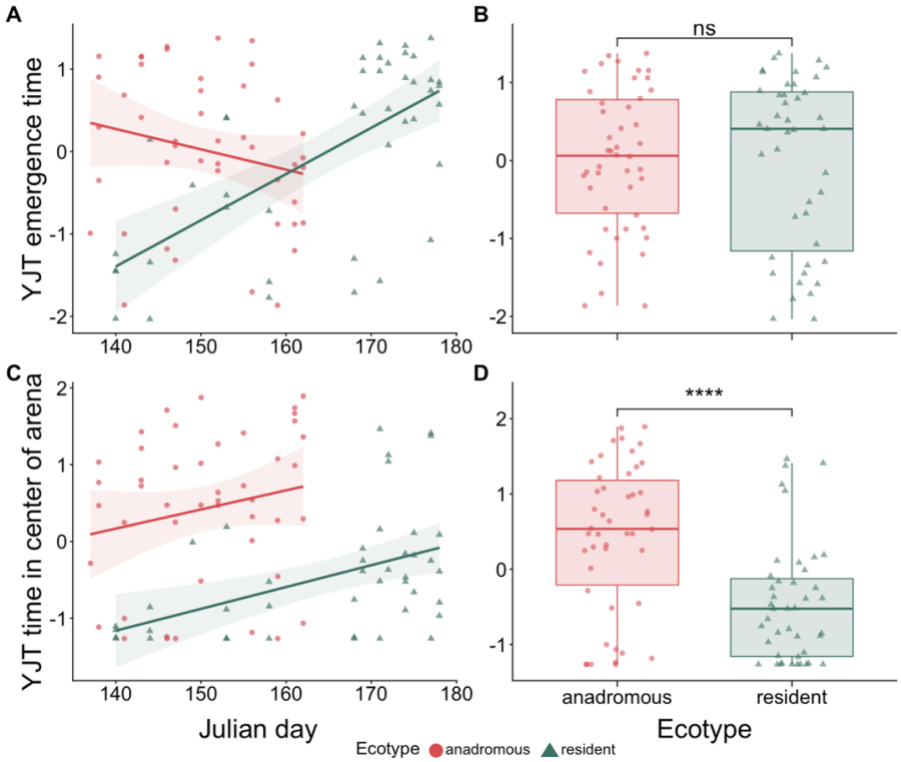


Fig. 1.7. Yeo-Johnson transformed (YJT) and scaled boldness scores in relation to the sampling date in Julian days (A, C) and between ecotypes (B, D). Panels A-B show inverted emergence time (maximum allotted time minus emergence time, shelter test). Panels C-D

show the proportion of time spent in the center of the arena (OFT). Significance: ns, $P > 0.050$; ****, $P < 0.0001$.

Exploration score

With the area of the arena explored during OFT as a response variable, there was a significant interaction between ecotype and sampling date ($F_{1,84} = 10.86$, $P = 0.001$; Fig. 1.8A); anadromous fish exhibited a slight, non-significant decrease in the area explored over the sampling season ($\beta = -0.023 \pm 0.018$ SE, $P = 0.221$), whereas resident fish showed a significant increase ($\beta = 0.045 \pm 0.012$ SE, $P < 0.001$). Body condition had no significant effect on exploration ($F_{1,84} = 1.61$, $P = 0.208$; Fig. S7C) and mean area explored did not differ between ecotypes ($F_{1,84} = 0.23$, $P = 0.634$; Fig. 1.8B).

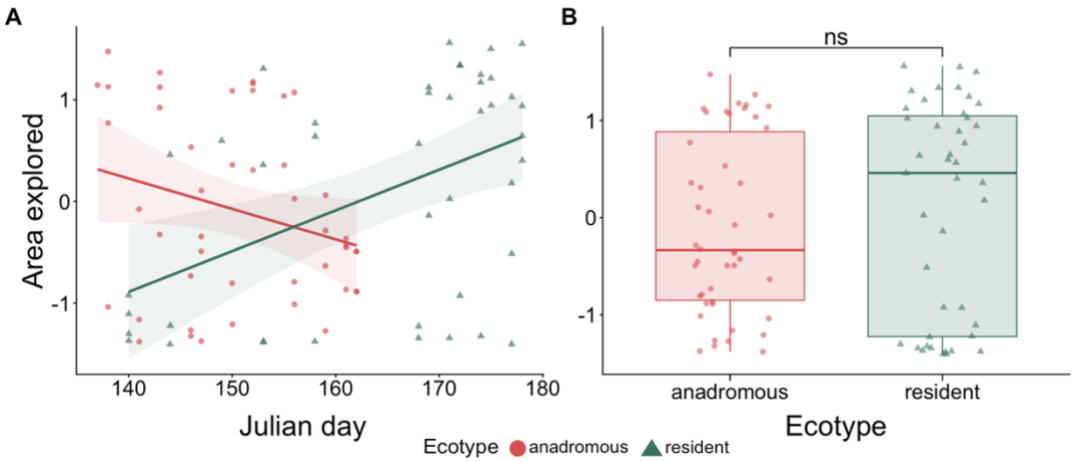


Fig. 1.8. Scaled exploration score, defined as the area explored during OFT, in relation to the sampling date in Julian days (A) and between ecotypes (B). Significance: ns, $P > 0.050$.

Aggressiveness metric

The model predicting PC1 revealed no significant interaction among ecotype, sampling date, or body condition, but each of these predictors had a significant effect. Over the sampling season, aggressiveness significantly increased for both ecotypes ($\beta = 0.029 \pm 0.009$

SE, $P = 0.001$; Fig. 1.9A). Aggressiveness was also negatively related to body condition for both ecotypes (β = -4.17 ± 1.29 SE, $P = 0.002$; Fig. 1.9B). Overall, residents were significantly more aggressive than anadromous fish ($F_{1,85} = 32.57$, $P < 0.001$; Fig. 1.9C).

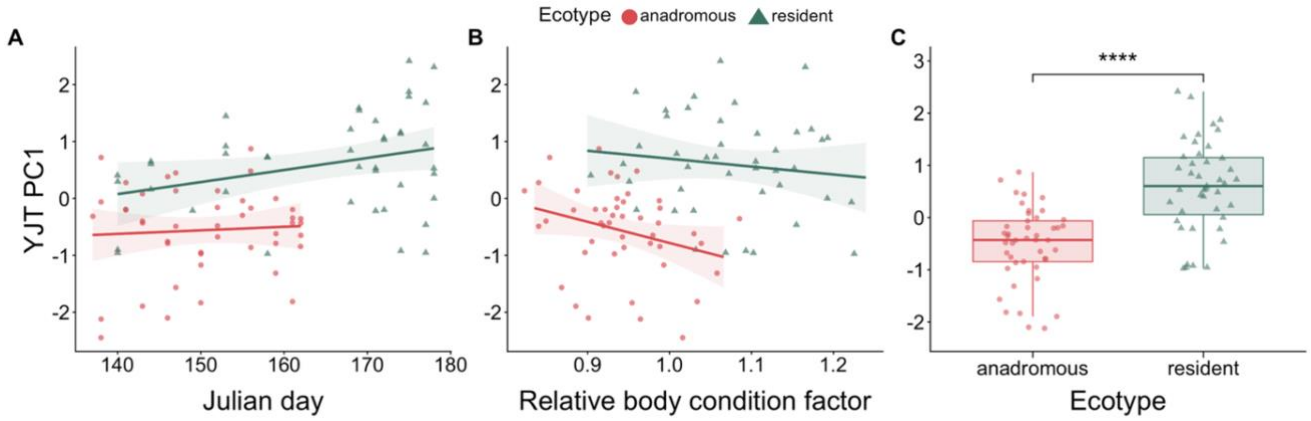


Fig. 1.9. Yeo-Johnson transformed (YTJ) and scaled aggressiveness metric (PC1 values). (A) Relation with the sampling date in Julian days. (B) Relation with the relative body condition factor. (C) Comparison between ecotypes. Significance: ****, $P < 0.0001$.

Discussion

We sought to compare three behavioural traits between anadromous and resident brook trout parr by conducting field-based behavioural trials. By minimizing acclimation time and subjecting fish to the Sainte-Marguerite River water conditions throughout the experiments, our goal was to capture behavioural responses in natural conditions that avoided confounding effects of laboratory environments, habituation, or prolonged handling. Because fish were sampled and tested in small cohorts across the season, we were also able to examine populational temporal trends in morphology and behaviour. Overall, our results reveal variation in both morphology and behavioural traits between the two studied brook trout ecotypes, including differences in behavioural correlations and temporal trends. Consequently, this study shows support of a possible link between behavioural traits and the

adoption of migratory-related ecotypes and highlights the importance of considering seasonal timing when assessing behaviour in wild populations.

Linking behavioural traits with ecotypes

Boldness

Boldness is commonly associated with increased dispersion (Dingemanse et al., 2003; Fraser et al., 2001), foraging rates (Ioannou et al., 2008), exposure to predators (Brown et al., 2005), and activity (Axling et al., 2023; Harcourt et al., 2009), all of which are associated with a marine life history. Adams and colleagues (2022) further demonstrated that, in a partially migratory population of European roach (*Rutilus rutilus*), bolder individuals were more likely to migrate from a lake to stream environment than their shyer conspecifics. Based on these findings, we expected anadromous individuals to be bolder than residents. However, our results only partially align with this prediction. In the shelter test, no significant difference in emergence time was detected between ecotypes, with the majority of individuals exiting the shelter within the first 10 min. In contrast, in the open-field test (OFT), anadromous juveniles showed lower thigmotaxis; they spent more time in the center of the arena rather than along the arena walls, indicating increased boldness compared to residents.

Unlike other behavioural traits such as exploration and aggressiveness, measuring boldness in animals is much less straightforward, and there are a wide variety of assays can be used (e.g., shelter test (with or without predator simulation), OFT, maze test, predator avoidance task, and novel object test; Toms et al., 2010). Hence, we initially decided to employ two independent behavioural tests to quantify boldness, assuming that consistent results across contexts would provide stronger evidence of a boldness trait. However, the MCMC analysis revealed that behavioural scores from the two tests were not correlated for anadromous individuals. This inconsistency may reflect limitations of the tests and our methods. Indeed, concerning the shelter test, Burns (2008) noted that fish may not necessarily

perceive the refuge as safe, and that rapid emergence may reflect a fear-driven escape response rather than boldness. Moreover, behavioural traits are often context-dependent; boldness was found to vary with predation rates in the poeciliid *Brachyraphis episcopi* (Brown et al., 2005) and with hunger levels in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*; Wilson et al., 1993). As such, the two tests we deployed may have captured not only bold behaviour, but additional responses driven by fear and/or hunger, which could explain why we found discrepancies for the anadromous ecotype between the two boldness scores.

Although boldness scores were not correlated in anadromous individuals, it was for residents. While boldness is often invoked as a trait facilitating migration or dispersal in fish (Chapman et al., 2011B; Mittelbach et al., 2014; Myles-Gonzalez et al., 2015), comparatively little attention has been given to the role of shy (or cautious) behaviour in promoting residency. As previously stated, migration entails substantial energetic costs and elevated mortality risk for salmonids (Adams et al., 2022; Jonsson & Jonsson, 1993), and more cautious individuals could therefore be less likely to adopt a risky migratory life history strategy. Support for this idea comes from other taxa; in partially migratory populations of blue tits (*Cyanistes caeruleus*), resident individuals were found to be more neophobic than migrants, suggesting that avoidance of novelty may be why individuals chose to not migrate (Nilsson et al., 2010). Although evidence in fishes remains limited, Adriaenssens & Johnsson (2011) showed that shy or risk-averse brown trout individuals can adopt energy-saving behaviours that promote growth and condition. While growth was not measured in this study, resident parr exhibited higher body conditions than anadromous individuals, consistent with the idea that shy or cautious parr may be presenting better growth rates and forfeiting migration. Taken together, our results may suggest that shyness more strongly influences a resident life history strategy than boldness does a migratory life history strategy. This alternative explanation, alongside the inherent difficulty of measuring boldness, may help explain why we observed correlated boldness scores only in resident parr.

Exploration

Exploration is widely recognized as a key behavioural trait influencing foraging; more exploratory individuals often demonstrate better prey detection and acquisition (Molnár et al., 2023; Wirowska et al., 2024). Exploration has also been linked to spatial ecology; individual differences in exploratory behaviour can predict space use and movement patterns in birds and mammals (Minderman et al., 2010; Schirmer et al., 2019) as well as in fish (Beukeboom et al., 2023). Similarly to boldness, previous studies have shown that exploratory fish are more likely to disperse (Beukeboom et al., 2023; Cote et al., 2010; Dingemanse et al., 2003). Thus, we predicted that anadromous individuals would be more exploratory than residents.

Contrary to this expectation, we did not detect differences in exploration, as measured by the area of the arena explored during the OFT. This comes as a surprise, as different migratory tactics are linked to foraging strategies, for example exploitation versus exploration (Reader, 2015). Non-migratory individuals are expected to invest more in exploiting familiar localized resources, while migratory individuals explore and search for other food sources across bigger unknown ranges, often where there is less competition (Fugate et al., 2025). Instead, our results suggest that juveniles of both ecotypes may be similarly motivated to exploit rather than explore their surroundings, as they usually defend feeding territories (Chapman, 1962). However, exploratory behaviour is well known to be plastic and influenced by environmental conditions such as temperature, light, food availability, predation, and population density (Brown et al., 2005; Fugate et al., 2025; Killen et al., 2013; Nakayama et al., 2016; Su et al., 2024). Moreover, the strength of plasticity can shift seasonally (Bremset, 2000). For instance, Beukeboom (2023) found that exploration in stream resident Arctic charr varied among individuals in the summer, but during winter behaviour didn't differ among the same individuals. This suggests that individual differences may only emerge when environmental cues favour exploratory behaviour. Not only could we expect more distinct differences of exploration between brook trout ecotypes in the summer, it is also possible that exploration is a trait that is expressed much more strongly later in life for anadromous trout, once they've transitioned into the Saguenay Fjord, where they cover

much larger landscapes and thus must navigate a broader and more heterogeneous environment.

Aggressiveness

Motivations for aggressive behaviour can vary across ecological contexts. In many instances, aggressiveness is used to secure and defend access to limited resources that are crucial for survival, growth, and reproduction such as food, shelter, and mating opportunities (King, 1973). This is no exception for salmonids. In rivers, juvenile salmonids primarily feed on drifting invertebrates and they do so by acquiring and defending profitable feeding territories (Chapman, 1962; Grant, 1990). Territoriality can therefore arise as a direct consequence of resource limitation, and aggressiveness enables an individual to maintain priority access to food (Cullen & Grossman, 2019; Grant, 1990). Numerous studies have also reported a positive correlation between aggressiveness and metabolism in salmonids; generally, individuals with higher metabolic rates tend to be more aggressive and dominate over conspecifics (Cutts et al., 2001; Metcalfe et al., 1995; Sloat & Reeves, 2014), achieve faster growth (Lahti et al., 2001; Nicieza & Metcalfe, 1999), and migrate earlier (as seen in Atlantic salmon; Metcalfe et al., 1989).

In this study, our aggressiveness metric was extracted from a PCA that included the six behavioural scores of the mirror test. We found a significant difference of PC1 values between ecotypes; resident parr exhibited more frequent strikes, lateral threat displays, and elevated agitation, indicating they were significantly more aggressive than anadromous individuals. These findings are consistent with our prediction. Indeed, aggressiveness has been shown to be positively correlated with feeding activity and competitive dominance in salmonids (Bangura et al., 2022; Cullen & Grossman, 2019; Grant, 1990). As such, less aggressive parr may be outcompeted and would more likely benefit from migrating to a less competitive habitat. Yet, Lahti and collaborators (2001) reported contrasting findings, showing that anadromous brown trout populations were more aggressive than lake-run and resident populations. However, we suggest caution when interpreting these results in the context of ecotype determination. In their study, the populations compared were from distinct

water systems and were therefore not subjected to the same environmental conditions, competitive pressures, or gene flow. Under such circumstances, behavioural differences are more likely to reflect genetic divergence between populations and local adaptation to each distinct habitat, rather than a direct link between aggressive behaviour and ecotype adoption.

We also found a negative correlation between aggressiveness and body condition in both ecotypes. Even though aggressiveness is positively linked to metabolism in juvenile salmonids, this result implies that aggressive behaviour may have an energetic cost that can impair growth and condition (Bangura et al., 2022; Sloman et al., 2000). This trade-off could explain why more aggressive individuals in our study tended to have lower energy reserves. Since body length is correlated with body condition for resident individuals, we also propose that larger residents, closer to maturation, may be reducing their aggressive behaviours in favour of allocating energy toward gonadal development rather than engaging in costly territorial disputes (Jonsson & Jonsson, 1993; Liu et al., 2022). Despite the negative trend, resident parr displayed both higher aggressiveness and body conditions compared to anadromous fish, suggesting that residents may be offsetting the energetic costs of aggressive behaviours due to their better competitive ability and feeding efficiency (Bangura et al., 2022; Nicieza & Metcalfe, 1999).

Seasonal variations in behavioural expression and syndromes

We found the sampling date to have a significant effect on all behavioural measures. This is not unexpected, as behavioural traits including boldness (Kareklas et al., 2016), exploration (Nakayama et al., 2016), and aggressiveness (Cutts et al., 2001) are known to be highly plastic and respond to fluctuating biotic and abiotic conditions (Sih et al., 2004). Such seasonal shifts reflect contextual behavioural plasticity (also called behavioural flexibility), where individuals adjust their behaviour in response to their immediate environment (Fox et al., 2024). This plasticity, however, is limited; behavioural responses are shaped by genetic architecture (Dingemanse & Wolf, 2013; Fox et al., 2024) and may be constrained by

behavioural syndromes (Sih et al., 2004). Although behavioural measures varied over the course of the sampling season, this does not undermine the differences detected between ecotypes in our study. Individuals typically maintain consistent differences in behaviour relative to one another even as their behaviour shifts across contexts, provided they are subjected to the same conditions (Fox et al., 2024). For example, if rising temperatures lead all individuals to become for example bolder, a fish that is initially bolder than its conspecifics will tend to remain so. Such stability in relative behavioural differences has been documented in several salmonid studies across seasons and ecological conditions (Cutts et al., 2001; Nakayama et al., 2016; Taylor & Cooke, 2014).

Surprisingly, seasonal effects differed between ecotypes. In resident juveniles, all behavioural measures significantly increased as the season progressed. This pattern is consistent with seasonal environmental changes; as water temperature rises and food availability increases through spring, behavioural traits related to activity, foraging, and territoriality tend to be expressed more strongly in salmonids (Adriaenssens & Johnsson, 2013; Beukeboom, 2023). Moreover, all three boldness and exploration scores were correlated with one another for residents only, implying a boldness-exploration syndrome, which became more strongly expressed later in the season. We suggest that this seasonal amplification of correlated behaviours may enhance their ability to efficiently exploit riverine resources during periods of high productivity, while being downregulated during colder or resource-poor periods when energetic investment in such behaviours may be less advantageous.

In contrast, anadromous individuals showed a more limited seasonal response, with sampling date significantly affecting only one boldness score (time spent in the centre of the arena) and aggressiveness (PC1). Other behaviours, including exploration and shelter emergence, showed weak non-significant trends across the season. This reduced seasonal variation was accompanied by fewer correlations among behaviours; out of three possible boldness-exploration pairs, only one pair (time spent in the center of the arena and exploration) was significantly correlated in anadromous individuals, resulting in a weaker

boldness-exploration syndrome when compared to resident fish. Taken together, these results suggest that for river-dwelling parr adopting an anadromous ecotype, behavioural traits are less tightly structured by seasonal environmental cues. Such reduced seasonal constraint may reflect greater behavioural plasticity, which could be advantageous for individuals transitioning between drastically different environments (Mery & Burns, 2010). Anadromous brook trout must adjust to freshwater and marine habitats, distinct prey communities and landscapes, both during early life and later seasonal returns to freshwater for overwintering and reproduction (Castonguay et al., 1982; Power, 1980). Under these circumstances, flexible and weakly correlated behaviours may be favoured over tightly integrated behavioural syndromes for an anadromous life history strategy.

Although aggressiveness was not correlated with any other behaviour regardless of ecotype, aggressive-boldness syndromes have been reported in other fish species (Bell, 2005; Bourne & Sammons, 2008; Sih et al., 2004), highlighting that correlated behaviours are not universal. Habitat specific selective pressures, whether environmental or genetic, can shape the presence and structure of behavioural syndromes (Sih et al., 2004). Our results extend this literature by showing that seasonal context and life history strategy can jointly influence both the expression and correlation of behavioural traits in a same population of fish.

Seasonal variations in body size and condition

We detected a significant decrease in body length (and body mass) amongst anadromous individuals as the sampling season progressed. In anadromous salmonids, the timing of outmigration strongly influences survival (Thorstad et al., 2012) and is shaped by several factors, including size and growth rate (Lenormand et al., 2004; Strople et al., 2018). Our results are consistent with earlier work showing that larger brook trout smolts left the river earlier than smaller smolts (Castonguay et al., 1982; Lenormand et al., 2004; Thériault & Dodson, 2003). Indeed, there are size-dependent costs of post-migration for salmonids; once in brackish waters, larger migrants experience reduced osmotic stress (McCormick &

Naiman, 1984) and may be less vulnerable to predation (Friedland, 2006). Smaller individuals may therefore delay their outmigration to improve their survival prospects, growing more slowly in the river but reducing the risk of mortality once they enter the Saguenay Fjord (Crossin et al., 2016).

For both ecotypes, body condition increased with the sampling season. In our study, as spring progressed and transitioned into summer, water temperatures rose and prey availability increased, not only because of seasonal invertebrate emergence, but also due to reduced competition as many migratory individuals (brook trout and Atlantic salmon) departed the Sainte-Marguerite River. Although salmonids continue to feed during the winter (Cunjak & Power, 1987; Fraser et al., 1993), their lipid reserves deplete (Cunjak & Power, 1987), and their metabolic activity usually slows (Middleton et al., 2024), so an improvement in body condition from May to June is expected as feeding activity increases and energy reserves are replenished.

Concerning anadromous fish, our results indicate that longer individuals with less energetic reserves migrate earlier than smaller, better-condition individuals. Indeed, many experimental studies reported that reduced food intake can accelerate smolt migration, including in brown trout (Jones et al., 2015; Wysujack et al., 2009) and Atlantic salmon (Crossin et al., 2016). Crossin and collaborators (2016) proposed that anadromous parr in poorer condition face higher metabolic and nutritional demands that cannot be met in less productive freshwater environments, prompting earlier river departure. Conversely, smaller and younger fish in better condition may remain in the river longer because their lipid reserves allow them to adopt a lower risk, delayed migration strategy (Brönmark et al., 2008; Crossin et al., 2016). We also found a negative correlation between body condition and age, which most likely reflects the earlier migration of 2+ smolts; because these individuals leave for the fjord sooner, they have less time to accumulate energy reserves than smaller 1+ smolts that remain in the river for a longer period.

We also found that residents consistently exhibited higher body conditions than anadromous fish, regardless of the sampling date. This outcome is not surprising, as the

anadromous individuals we sampled were already undertaking their downstream migration. Although smolts continue to feed, to varying extents, during their outmigration (Garnås & Hvidsten, 1985), they also rely on stored energy reserves (Strople et al., 2018). Smoltification itself may also contribute to the reduced body condition, as the body elongates into a more fusiform shape and triggers physiological changes that prepare the fish for saltwater conditions (McCormick et al., 1985). However, it is also possible that the lower body condition of anadromous juveniles is not only a consequence of migration, but partly a cause of it. Previous studies on partially migratory salmonids have shown that anadromous juveniles have less efficient growth rates than their resident conspecifics (Forseth et al., 1999; Sloat & Reeves, 2014), and these differences can arise in the year preceding smoltification (Jones et al., 2015; Morinville & Rasmussen, 2003) or even within the first two years of freshwater development (Castonguay et al., 1982). For example, Jones and collaborators (2015) demonstrated that food availability and acquisition in the year prior to migration directly influenced somatic growth in brown trout parr and resulted in smolting of individuals in poorer condition the following spring.

As proposed by Hutchings (1993), fast-growing individuals may gain fitness advantages by reproducing at an earlier age. This pattern has been documented in partially migratory brook trout populations (Castonguay et al., 1982; Thériault & Dodson, 2003), where fast-growing 2+ parr tended to remain resident and mature earlier in freshwater, whereas slow-growing 2+ parr were more likely to migrate. This interpretation is consistent with the conditional strategy and supports our findings; individuals exceeding a growth or condition threshold could be more likely to adopt a resident ecotype, whereas slower-growing individuals with lower energy reserves could be more likely to adopt an anadromous ecotype.

Conclusion

Behavioural traits have been shown to be linked to life history traits including growth, survival, as well as reproductive success, and have direct consequences on one's life history strategy (Mittelbach et al., 2014; Réale et al., 2010). Réale and collaborators (2007) hypothesized that migratory and dispersal movements are the outcomes of key personality traits, such as boldness (risk-taking), exploration, and aggressiveness, which are repeatable over time and across contexts. Although we did not explicitly quantify personality in this study (as behavioural measures were not repeated over time for each individual), extensive empirical evidence shows that fish do exhibit consistent behavioural tendencies and present distinct personality types (Bell, 2005; Castanheira et al., 2013; Coates et al., 2019; Cote et al., 2010). In contrast, studies investigating behaviour under natural or semi-natural conditions remain scarce, even though comparative work reports that behaviours measured in laboratory settings do not always reliably reflect those expressed in the wild (Edelsparre et al., 2013; Ladurée et al., 2026; Wilson et al., 1993). Hence, we opted to quantify behaviour in a semi-natural context rather than assess personality in a controlled lab-based setting, allowing us to capture behaviours expressed under more complex and ecologically relevant conditions. This study revealed behavioural differences between juveniles adopting anadromous versus resident ecotypes within a same population of river-dwelling brook trout. We suggest that behavioural traits may play a role in ecotype determination, and, ultimately, in driving partial migration, or at the very least serve as indicators of migratory tendency. Indeed, our findings complement the proposed conditional strategy by adding a behavioural dimension; we suggest that behaviour, more specifically shyness-boldness, aggressiveness, and behavioural plasticity, may influence individual condition through resource acquisition and responses to environmental cues, thereby contributing to the thresholds that determine residency versus migration. Future work should aim to establish a direct link between behavioural traits and ecotype adoption by assessing parr behaviour prior to outmigration, tagging and releasing individuals, and tracking their movements to determine which individuals ultimately migrate.

Acknowledgments

We acknowledge the traditional land of the Nitassinan First Nations on which the field work for this project took place. We thank André Boivin for his assistance with logistics and assembly of the experimental setup. We thank Benjamin Gilbert and Jules Bartial for their field aid, as well Maria Martinez-Yiya for her field assistance and development of the dissection protocol. We also thank Pascal Sirois and Anne-Lise Fortin (UQAC) for coordinating otolith analyses; MELCCFP technicians Olivier Flamand and Judith Boulianne for allowing collaborative use of the installed rotary screw trap; Joris Philip for his help with statistical analyses; Ariane Côté for identification of copepod genus. This work was funded by Fonds de recherche du Québec - Nature et technologies and was supported in part by Ressources Aquatiques Québec, which funded an international research internship at the University of Glasgow and enabled collaboration with Joris Philip.

Supplementary materials

Equation S1.

$$r^{(\mathrm{i})}_{(\mathrm{Behav}_1,\mathrm{Behav}_2)} = \frac{cov^{(\mathrm{i})}(\mathrm{Behav}_1,\mathrm{Behav}_2)}{\sqrt{var^{(\mathrm{i})}(\mathrm{Behav}_1) \times var^{(\mathrm{i})}(\mathrm{Behav}_2)}}$$

where $r^{(i)}$ is the posterior correlation between two given behavioural measures ($Behav_1$ and $Behav_2$) at iteration i, $cov^{(i)}$ is the posterior covariance between the two behavioural measures at iteration i, and $var^{(i)}$ is the posterior variance of each measure at iteration i. This equation produces a posterior distribution of *r* (ranging from -1 to 1) which informs on how strongly the two behavioural measures are related among individuals.

Supplementary tables

Table S1. Nonparametric Friedman test (χ^2 statistic) among orientations of fish towards the mirror, followed by paired Wilcoxon (*V* statistic) with Bonferroni-corrected *P*-values, for each ecotype separately (anadromous, n = 46; resident, n = 43). Orientations include perpendicular to mirror, parallel left to mirror (Left), parallel right to mirror (Right), and not facing mirror (NF).

	Anadromous ecotype		Resident ecotype	
	χ^2 or *V*	*P*	χ^2 or *V*	*P*
Friedman test	63.8	****	62.7	****
Paired Wilcoxon				
Perpendicular, Left	1030	****	945	****
Perpendicular, Right	1020	****	946	****
Perpendicular, NF	850	**	820	****
Left, Right	524	ns	568	ns
Left, NF	144	****	248	*
Right, NF	113	****	188	**

Note: ****, $P < 0.0001$; ***, $P < 0.001$; **, $P < 0.010$; *, $P < 0.050$; ns, $P > 0.050$.

Table S2. Results of simple linear models solely testing the effect of parasite load on behavioural measures of brook trout parr (n = 89). Response variables were scaled and if needed Yeo-Johnson transformed (YJT) to fit normal distribution assumptions.

Behavioural trait	Response variable	df	*F*	*P*
Boldness	YJT emergence time from shelter	4, 84	0.9933	0.416
Boldness	YJT time spent in center of arena	4, 84	0.9244	0.454
Exploration	Area explored	4, 84	1.0258	0.399
Aggressiveness	YJT PC1	4, 84	0.8335	0.508

Table S3. Mean correlation estimates (r) and confidence intervals of each pairwise trait combination for each ecotype. Sample size of anadromous group: n = 46. Sample size of resident group: n = 43. Significant correlations are in bold.

Trait combination	Ecotype	*r*	95% CI
Aggressiveness, Boldness-OFT	Anadromous	-0.337	[-0.995, 0.719]
	Resident	0.212	[-0.610, 0.999]
Exploration, Boldness-OFT	Anadromous	0.381	[-0.258, 0.999]
	Resident	**0.679**	**[0.300, 1.000]**
Boldness-ST, Boldness-OFT	Anadromous	0.466	[-0.208, 0.999]
	Resident	**0.555**	**[0.112, 0.997]**
Exploration, Aggressiveness	Anadromous	-0.085	[-0.997, 0.749]
	Resident	0.444	[-0.396, 0.998]
Boldness-ST, Aggressiveness	Anadromous	-0.318	[-0.992, 0.578]
	Resident	0.416	[-0.471, 0.998]
Boldness-ST, Exploration	**Anadromous**	**0.640**	**[0.238, 0.999]**
	Resident	**0.640**	**[0.224, 0.997]**

Supplementary figures

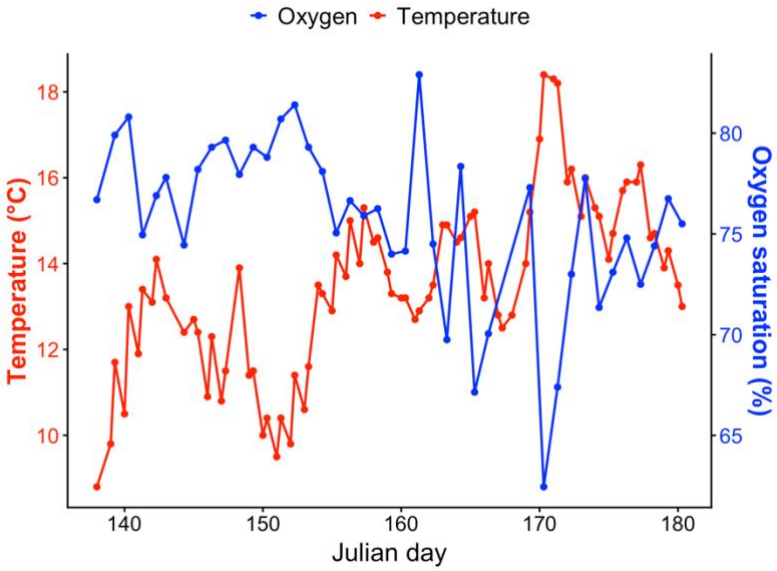


Fig. S1. Daily water temperature (°C) and dissolved oxygen (% saturation) in the holding basins. Temperature was measured twice daily (am and pm) and oxygen once daily (pm).

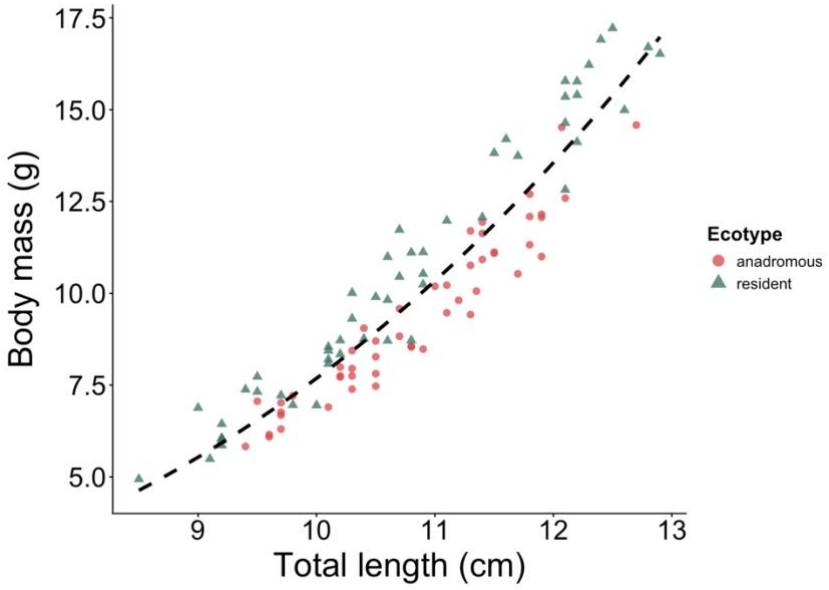


Fig. S2. Exponential regression of the mass-length relationship of sampled brook trout. The intercept and slope of the regression were used to calculate the relative body condition factor for each individual: mass = 0.0077 × (length$^{3.0014}$). $R^2 = 0.8914$.

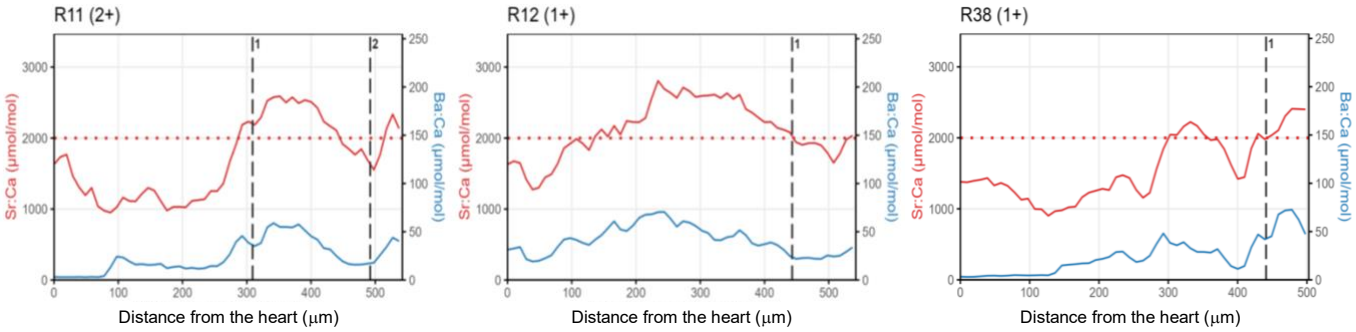


Fig. S3. Normalized strontium (Sr; red) and barium (Ba; blue) profiles relative to an expected calcium (Ca) content of 40.72 wt.% plotted against distance from the otolith core (used as a proxy for time) for three individuals excluded from all analyses. These individuals were sampled in Des Monts Creek and were initially classified as residents. However, their otolith profiles show $^{86}Sr/Ca$ concentrations exceeding 2,000 ppm at some point in their life, indicating prior exposure to estuarine environments and supporting their reclassification as non-residents.

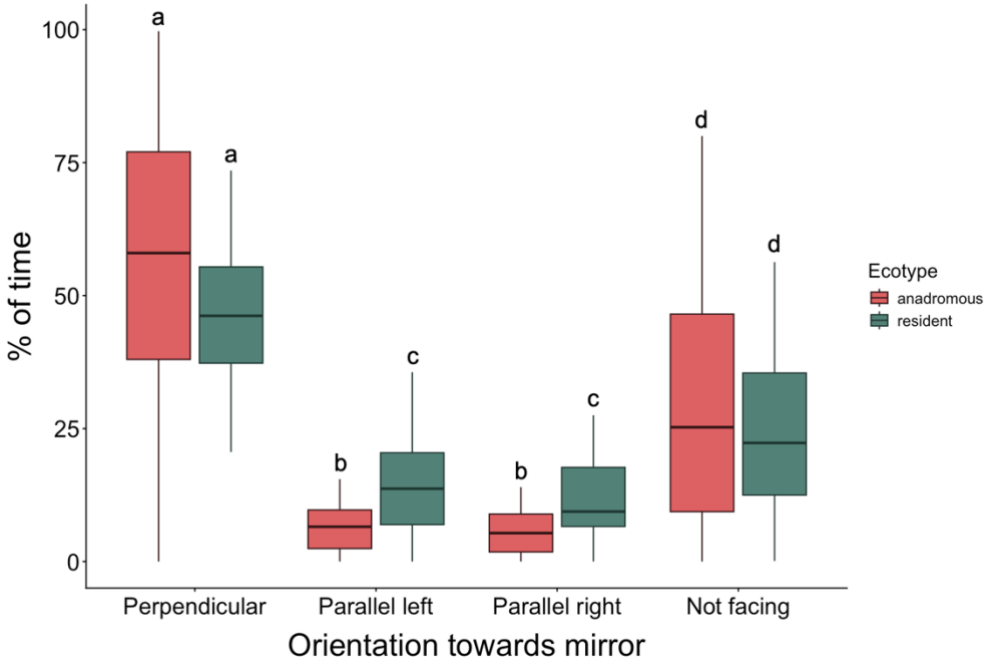


Fig. S4. Mirror test orientations of brook trout towards the mirror (% of time) by ecotype. Differences between ecotypes for each orientation were tested with nonparametric Mann-Whitney U tests with Bonferroni's correction. Differences among orientations within each ecotype were tested with nonparametric Friedman tests, followed by paired post-hoc Wilcoxon comparisons with Bonferroni's correction (Table S1). Different letters indicate significant differences among ecotypes and orientations ($P < 0.050$).

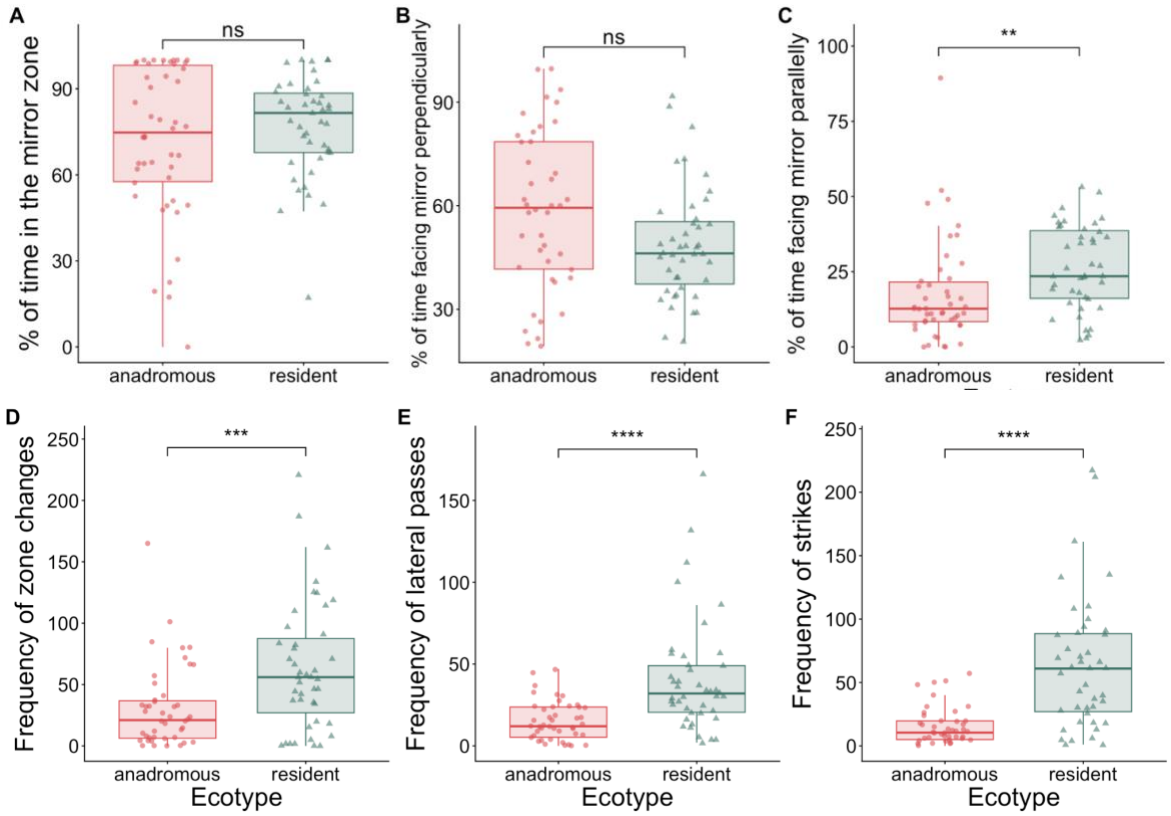


Fig. S5. Mirror test aggressiveness scores of brook trout parr compared between ecotypes. Significance was tested using nonparametric Mann-Whitney U tests with Bonferroni's correction: ns, $P > 0.050$; **, $P < 0.010$; ***, $P < 0.001$; ****, $P < 0.0001$.

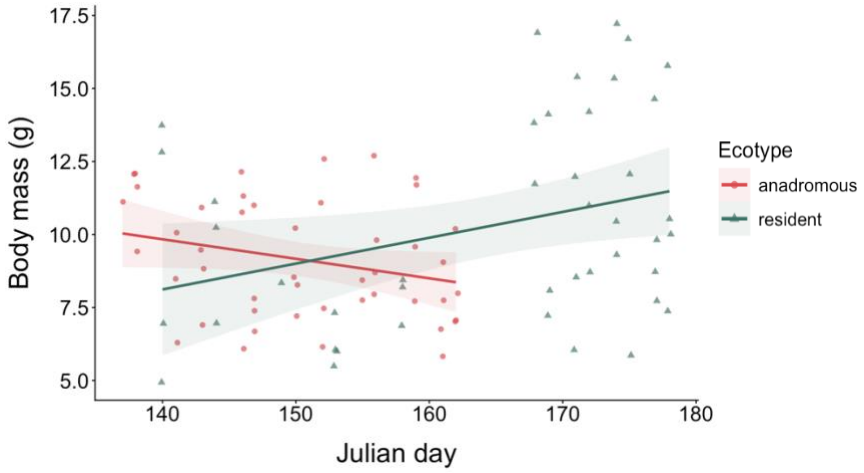


Fig. S6. Body mass of brook trout parr in relation to the sampling date in Julian days and ecotype. Shaded areas around the regression lines represent 95% CI. Estimate and significance of slopes for each ecotype: anadromous, β = -0.067 ± 0.051 SE, P = 0.195; resident, β = 0.089 ± 0.033, P = 0.008.

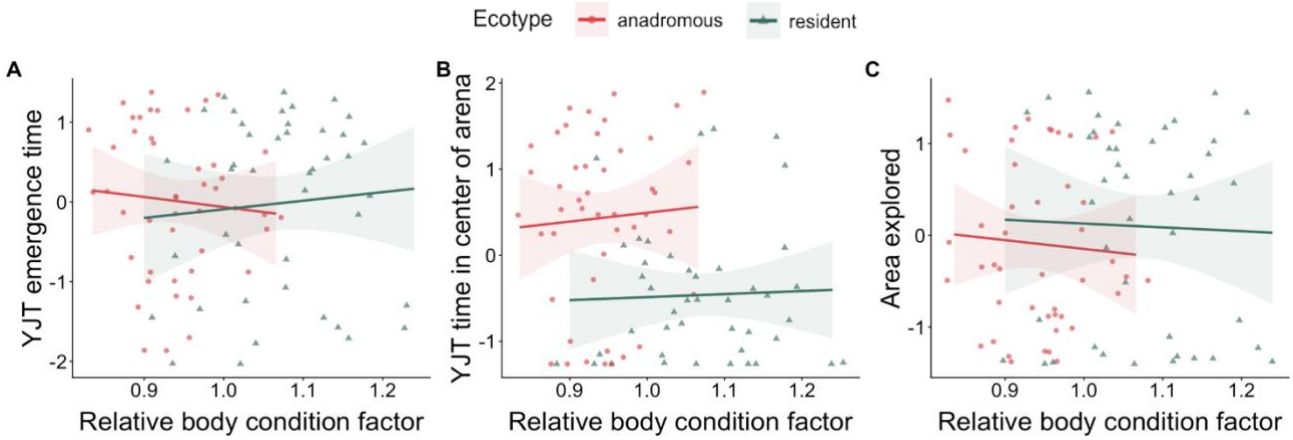


Fig. S7. Boldness (A-B) and exploration (C) scores of brook trout parr in relation to their relative body condition factor. None of the slope estimates were significant (P > 0.05). (A) Inverted emergence time (maximum allotted time minus emergence time, shelter test), scaled and Yeo-Johnson transformed (YJT). (B) Time spent in the center of the arena (OFT), scaled and YJT. (C) Area explored (OFT), scaled.

Supplementary methods: Selection of predictors for behavioural linear models

For each of the four LMs testing behavioural measures, we calculated and compared AIC_c values for all possible combinations of candidate predictors using the *MuMIn* package in R (Bartoń, 2026) to select the most parsimonious set of predictors. The full models included the following fixed effects: ecotype, temperature during behavioural trials, arena (A or B), sampling date (Julian day), and parasite load (number of copepods). As shown in Table S4, for three of the four behavioural measures, the model with the lowest ΔAIC_c ($\Delta AIC_c = 0$) included ecotype and sampling date as predictors. The only exception was the model testing aggressiveness, for which this same combination ranked second ($\Delta AIC_c = 1.5$). Because models with $\Delta AIC_c < 2$ are generally considered to have equivalent support (Burnham & Anderson, 2002), we considered this model as equally fitting. We therefore retained sampling date as a predictor in the aggressiveness model to ensure consistency across models, thereby facilitating comparisons among behaviours and ecotypes. Notably, sampling date was significantly correlated with water temperature (Pearson's $r = 0.620$, df = 87, $P < 0.0001$), suggesting that these two variables present similar effects (see Fig. S8).

We next considered which covariate describing fish size or condition to include, as behaviour is often influenced by these factors (Mittelbach, 1981). Using the two previously selected predictors (ecotype and sampling date), we constructed four additional models for each behavioural measure, each including one of the following variables: age, total length, body mass, or relative body condition factor. As shown in Table S5, two of the four behavioural models were best supported by including relative body condition factor ($\Delta AIC_c = 0$). For the other two models, body condition as a fixed effect did not have the lowest AIC_c values, but their ΔAIC_c values were < 2, indicating similar support. Additionally, for aggressiveness, all alternative models (excluding body condition) had $\Delta AIC_c > 2$. To maintain consistency across analyses and because body condition provided adequate model support ($\Delta AIC_c < 2$) for all four behaviour measures, we selected relative body condition factor as the morphometric covariate in the final set of LMs.

Table S4. Top candidate linear models testing behavioural measures of brook trout parr (n = 89). For each model, the degrees of freedom (df), the log-likelihood (LL), and the difference in AIC_c value relative to the best-fitting model (ΔAIC_c) are reported. The four best supported models (i.e., those with the lowest ΔAIC_c values) are shown for each behavioural measure. Models in bold were selected for analyses.

Behavioural measure	Model	df	LL	ΔAICc
Emergence time (boldness-ST)	**Ecotype × Sampling date**	**5**	**-111.703**	**0.00**
	Ecotype × Sampling date + Arena	6	-111.593	2.08
	Ecotype × Sampling date + Parasite load	9	-108.072	2.29
	Ecotype × Sampling date + Temperature	6	-111.703	2.30
Center of arena (boldness-OFT)	**Ecotype + Sampling date**	**4**	**-110.826**	**0.00**
	Ecotype + Sampling date × Arena	6	-109.186	1.27
	Ecotype + Sampling date + Arena	5	-110.477	1.55
	Ecotype + Sampling date + Temperature	5	-110.527	1.65
Area explored (exploration)	**Ecotype × Sampling date**	**5**	**-117.688**	**0.00**
	Ecotype × Sampling date + Arena × Sampling date	7	-116.003	1.29
	Ecotype × Sampling date + Temperature	6	-117.357	1.64
	Ecotype × Sampling date + Arena	6	-117.687	2.30
PC1 values (aggressiveness)	Ecotype + Temperature	4	-103.923	0.00
	Ecotype + Sampling date	**4**	**-103.552**	**1.50**
	Ecotype + Temperature + Arena	5	-103.772	1.94
	Ecotype × Temperature	5	-103.923	2.25

Table S5. Top candidate linear models evaluating fish size and condition variables as potential predictors of behavioural measures of brook trout parr (n = 89). For each model, the degrees of freedom (df), the log-likelihood (LL), and the difference in AIC_c value relative to the best-fitting model (ΔAIC_c) are reported. Models in bold were selected for analyses.

Behavioural measure	Model	df	LL	ΔAICc
Emergence time (boldness-ST)	**Ecotype × Sampling date + RBCF**	**6**	**-110.796**	**0.00**
	Ecotype × Sampling date + Age	7	-110.322	1.43
	Ecotype × Sampling date + Length	6	-111.560	1.53
	Ecotype × Sampling date + Mass	6	-111.660	1.73
Center of arena (boldness-OFT)	Ecotype + Sampling date + Mass	5	-109.358	0.00
	Ecotype + Sampling date + Length	5	-109.692	0.67
	Ecotype + Sampling date + Age	6	-108.925	1.45
	Ecotype + Sampling date + RBCF	**5**	**-110.212**	**1.71**
Area explored (exploration)	Ecotype × Sampling date + Age	7	-115.174	0.00
	Ecotype × Sampling date + RBCF	**6**	**-116.842**	**0.96**
	Ecotype × Sampling date + Mass	6	-117.006	1.29
	Ecotype × Sampling date + Length	6	-117.394	2.07
PC1 values (aggressiveness)	**Ecotype + Sampling date + RBCF**	**5**	**-100.182**	**0.00**
	Ecotype + Sampling date + Age	6	-103.941	9.83
	Ecotype + Sampling date + Length	5	-105.237	10.11
	Ecotype + Sampling date + Mass	5	-105.296	10.23

Note: RBCF = relative body condition factor.

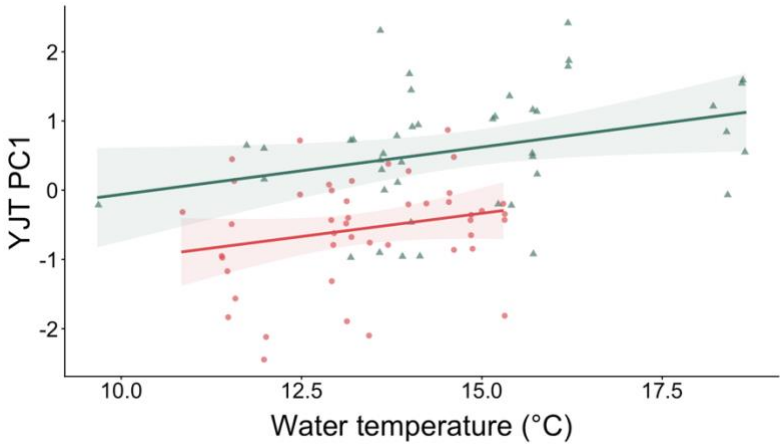


Fig. S8. Yeo-Johnson transformed (YTJ) and scaled aggressiveness metric (PC1 values) of brook trout parr in function of water temperature (°C) during behavioural trials. Estimate and significance of both slopes: $\beta = 0.161 \pm 0.050$ SE, $P = 0.002$.

CONCLUSION GÉNÉRALE

RETOUR SUR LES OBJECTIFS ET LES PRINCIPAUX RESULTATS

La migration partielle chez les salmonidés constitue un phénomène complexe, dans la mesure où plusieurs caractéristiques (telles que la proportion de migrateurs, le biais de sexe et le moment de départ) peuvent varier entre les populations et être influencées par une diversité de facteurs, incluant les pressions biotiques (p. ex., compétition, prédation) et autres conditions environnementales (Chapman et al., 2011A; Dingle, 2006), ainsi que la condition physiologique et comportementale individuelle (Morinville & Rasmussen, 2003, 2006). Malgré le nombre croissant d'études sur la stratégie conditionnelle, principalement axées sur les déterminants physiologiques et morphologiques de la migration, les mécanismes sous-jacents à la détermination de l'écotype chez les salmonidés partiellement migrateurs demeurent encore imparfaitement compris. En particulier, le rôle potentiel du comportement a peu été exploré. Or, il est désormais établi que le comportement est lié aux traits d'histoire de vie et à la physiologie, suggérant qu'il pourrait influencer, voire contribuer à déterminer, la stratégie de vie adoptée par les individus (Mittelbach et al., 2014; Réale et al., 2010). Dans ce contexte, l'objectif principal de notre étude était donc de quantifier trois traits comportementaux liés à la migration (la témérité, l'exploration et l'agressivité) chez des juvéniles d'omble de fontaine issus d'une population partiellement migratrice, et de comparer ces traits entre les écotypes anadrome et résident. Les objectifs secondaires de l'étude étaient d'abord d'explorer les potentiels syndromes comportementaux présents au niveau de la population, ainsi que de comparer les variations morphologiques entre écotypes et de tester les relations entre traits morphologiques et comportementaux. Pour ce faire, nous avons réalisé trois tests comportementaux en milieu semi-naturel sur des juvéniles adoptant l'écotype résident et sur des juvéniles adoptant l'écotype anadrome. La mesure de la taille et

de la condition corporelle nous a permis de relier les traits comportementaux à la morphologie des individus, tout en évaluant la variation temporelle de ces comportements.

Nous avions prédit que les juvéniles anadromes seraient plus téméraires et exploratoires que les juvéniles résidents, considérant que ce sont deux comportements plus généralement associés aux processus de migration et de dispersion chez les poissons (Chapman et al., 2011B; Mittelbach et al., 2014; Myles-Gonzalez et al., 2015). Toutefois, nos résultats appuient plus ou moins cette prédiction. D'abord, les deux écotypes présentaient des niveaux d'exploration similaires. Chez les juvéniles omble de fontaine, l'utilisation de l'espace en rivière est contrainte par la défense de territoires d'alimentation (Chapman, 1962; Grant, 1990), ce qui pourrait limiter l'expression d'un comportement exploratoire. Étant donné sa nature plastique, en théorie l'exploration devrait être plus fortement exprimée lorsque les conditions environnementales sont favorables (Bremset, 2000). Ainsi, il est possible que les juvéniles anadromes manifestent une exploration plus marquée après leur transition vers l'eau salée, où ils se déplacent sur des territoires plus vastes et hétérogènes.

Pour ce qui est de la témérité, les résultats se révèlent plus nuancés. La comparaison des deux mesures de témérité entre les écotypes montre des résultats contrastés. Aucune différence n'a été observée lors du test de refuge, les deux écotypes présentant des délais similaires pour quitter le refuge. En revanche, lors du test en milieu ouvert, les juvéniles anadromes se sont montrés plus téméraires, passant davantage de temps dans le centre de l'arène que les juvéniles résidents, qui eux se tenaient plus souvent près des parois de l'arène. De plus, ces deux mesures de témérité n'étaient pas corrélées chez les individus anadromes, contrairement à ce qui a été observé chez les résidents. Ensemble, ces résultats suggèrent que la témérité ne s'exprime pas comme un trait unidimensionnel, mais qu'elle dépend du contexte et des motivations sous-jacentes aux réponses comportementales, comme par exemple la faim ou la peur (Toms et al., 2010). Par ailleurs, le syndrome comportemental témérité-exploration plus faible observé chez les anadromes pourrait refléter une plus grande plasticité comportementale liée à leur histoire de vie, caractérisée par des transitions répétées entre les milieux d'eau douce et d'eau salée. Enfin, la corrélation significative entre les deux

mesures de témérité retrouvée uniquement chez les juvéniles résidents pourrait indiquer que c'est davantage la timidité ou la prudence qui influence l'adoption de l'écotype résident, plutôt que la témérité qui influence la décision de migrer.

Nous avions ensuite prédit que les juvéniles résidents seraient plus agressifs que les juvéniles anadromes, en raison de leur croissance typiquement plus rapide et de l'atteinte anticipée de la maturité, des facteurs favorisant leur résidence en rivière (Castonguay et al., 1982; Thériault & Dodson, 2003). Nos résultats confirment cette prédiction; lors du test du miroir, les juvéniles résidents se sont révélés plus agressifs que les juvéniles anadromes, passant davantage de temps à attaquer leur reflet, à effectuer des parades latérales devant le miroir et à présenter une activité générale plus élevée. Sachant que l'agressivité est positivement associée à la compétition (Grant, 1990) et à l'acquisition de ressources chez les salmonidés (Bangura et al., 2022; Cullen & Grossman, 2019), la différence observée entre les deux écotypes suggère que le comportement agressif pourrait constituer un trait comportemental lié à la stratégie conditionnelle, contribuant aux déterminants d'un écotype résident.

Nous avons également mis en évidence des différences morphologiques entre les juvéniles d'écotypes anadrome et résident. Bien que la longueur et la masse moyennes ne différaient pas entre les deux groupes (ce qui n'est pas surprenant puisque les individus échantillonnés appartiennent à une même gamme de taille), des différences ont été observées dans leurs tendances saisonnières. En effet, la longueur et la masse des individus anadromes diminuaient au fil de la saison d'échantillonnage, alors que celles des résidents augmentaient. Cette dernière serait attendue; avec la transition de l'hiver à l'été, l'augmentation de la température de l'eau entraîne une hausse du métabolisme chez les poissons et de la disponibilité des ressources alimentaires (Middleton et al., 2024), ce qui se traduit par une croissance progressive des individus et une accumulation de réserves énergétiques. À l'inverse, la tendance négative observée chez les individus anadromes reflète un départ initial des plus grands individus vers le milieu marin, tandis que les individus de plus petite taille migrent plus tard en saison. Ce patron a déjà été documenté chez l'omble de fontaine

(Castonguay et al., 1982; Lenormand et al., 2004; Thériault & Dodson, 2003). En effet, les risques et les coûts associés à la migration, tels que le stress osmotique, la prédation et l'investissement énergétique, sont généralement plus élevés chez les anadromes de petite taille (Friedland et al., 2006; McCormick & Naiman, 1984). Ces individus seraient donc avantagés à demeurer plus longtemps en rivière afin de croître un peu plus et de se faire plus de réserves, ce qui pourrait améliorer leurs chances de survie lors de la migration et de leur début de vie en estuaire (Lenormand et al., 2004; Strople et al., 2018). Effectivement, nous avons trouvé, en parallèle des tendances de taille, une amélioration de la condition corporelle chez les deux écotypes tout au long de la période d'étude.

Les tendances saisonnières comportementales différaient également entre écotypes. Pour deux des comportements étudiés, soit la témérité (test de refuge) et l'exploration, leur expression tendait à diminuer chez les individus anadromes au cours de la période d'échantillonnage, bien que ces tendances ne soient pas statistiquement significatives, tandis qu'elle augmentait significativement chez les individus résidents. Ces variations pourraient notamment refléter les changements des conditions environnementales entre le début et la fin de la saison, tels que décrits précédemment. Une augmentation de l'expression de certains traits comportementaux au cours de la transition du printemps vers l'été a également été observée chez d'autres espèces, notamment chez l'omble chevalier (Beukeboom, 2023) et le guppy (Lukas et al., 2021). La plus faible corrélation entre la période d'échantillonnage et les mesures comportementales chez les juvéniles anadromes pourrait suggérer que leurs traits comportementaux sont moins étroitement modulés par les signaux environnementaux saisonniers en début de vie, en rivière. Ceci pourrait refléter d'une plus grande plasticité comportementale, laquelle pourrait être avantageuse pour des individus appelés à transiter entre des environnements fortement contrastées (Mery & Burns, 2010). Bien que les individus résidents aient été échantillonnés sur une période plus longue, les différences comportementales entre les écotypes étaient déjà apparentes au début de la période où leurs fenêtres d'échantillonnage se chevauchaient. Ainsi, ces tendances saisonnières semblent refléter des différences entre les écotypes plutôt qu'une simple conséquence de leur période d'échantillonnage respective.

Les résultats ont aussi montré que les juvéniles résidents présentaient une meilleure condition corporelle que les juvéniles anadromes, et ce indépendamment de la date d'échantillonnage. Ce résultat pourrait être dû au fait que les poissons anadromes échantillonnés étaient déjà engagés dans leur migration vers l'aval. Bien que les individus migrateurs puissent continuer à s'alimenter durant leur migration (à des degrés variables; Garnås & Hvidsten, 1985), ils dépendent aussi de leurs réserves énergétiques (Strople et al., 2018). De plus, le processus de smoltification lui-même peut contribuer à une diminution de la condition corporelle, notamment par l'allongement du corps vers une forme plus fusiforme (McCormick et al., 1985). Toutefois, il est possible que la condition corporelle plus faible des anadromes ne soit pas uniquement une conséquence de la migration, mais qu'elle contribue aussi à son déclenchement. Plusieurs études indiquent que les individus anadromes présentent des taux de croissance moins efficaces que leurs congénères résidents dans les années précédant la smoltification (Castonguay et al., 1982; Forseth et al., 1999; Jones et al., 2015; Morinville & Rasmussen, 2003; Sloat & Reeves, 2014).

Pour terminer, une seule corrélation significative a été observée entre les traits comportementaux et morphologiques, soit une relation négative entre l'agressivité et la condition corporelle : les individus disposant de plus grandes réserves énergétiques étaient généralement moins agressifs. Ce patron a déjà été rapporté chez la truite brune, où les individus de plus petite taille et en moins bonne condition se montraient plus agressifs (Adriaenssens & Johnsson, 2011). En effet, les comportements agressifs sont énergétiquement coûteux et peuvent donc compromettre la croissance et la condition corporelle (Bangura et al., 2022 ; Sloman et al., 2000). Malgré cette relation négative, les juvéniles résidents présentaient à la fois une agressivité plus élevée et une meilleure condition corporelle que les individus anadromes. Cela suggère que les résidents pourraient compenser les coûts associés à l'agressivité grâce à une meilleure capacité compétitive et une efficacité accrue dans l'acquisition des ressources alimentaires (Bangura et al., 2022; Nicieza & Metcalfe, 1999). De plus, puisque la longueur corporelle est corrélée à la condition corporelle chez les juvéniles résidents, il est possible que les individus de plus grande taille, plus proches de la maturation, réduisent leurs comportements agressifs afin de réallouer leur énergie vers

le développement gonadique plutôt que vers des interactions territoriales coûteuses (Jonsson & Jonsson, 1993; Liu et al., 2022). Cette dynamique s'inscrit dans une stratégie de vie favorisant une croissance accélérée et une maturation précoce chez les résidents en eau douce, tandis que les individus pour lesquels la croissance en rivière est moins avantageuse adopteraient plutôt une stratégie de vie migratoire.

CONTRIBUTIONS DE L'ETUDE

D'abord, cette étude contribue à combler un manque important de la littérature en écologie comportementale, où les comportements sont encore majoritairement étudiés en laboratoire ou dans des milieux hautement contrôlés. Bien que ces approches permettent de réduire la variabilité associée à des facteurs non contrôlés (p. ex., température, oxygène dissous, luminosité, infection parasitaire, abondance et diversité des ressources, dynamiques interspécifiques), elles peuvent aussi limiter la portée écologique des résultats obtenus. De plus en plus d'études comparatives montrent que les comportements mesurés en conditions contrôlées ne reflètent pas toujours ceux exprimés en milieu naturel (Adriaenssens & Johnsson, 2011; Edelsparre et al., 2013; Ladurée et al., 2026; Wilson et al., 1993). Ainsi, notre choix de quantifier le comportement de juvéniles d'omble de fontaine directement sur le terrain, et donc sous les conditions fluctuantes de leur habitat naturel, a permis de mesurer des comportements plus écologiquement pertinents et représentatifs.

De plus, cette étude se distingue par l'examen du comportement d'individus d'écotypes différents issus de la même population. Presque tous travaux antérieurs reliant le comportement à l'écotype adopté chez les poissons reposent sur des comparaisons entre populations distinctes (Lahti et al., 2001; Ramesh et al., 2022), rendant difficile la dissociation des effets liés à l'environnement ou à l'histoire évolutive. En montrant que des variations comportementales existent entre individus d'une même population et que des différences existent entre écotypes sympatriques, notre étude met en évidence l'importance de la variabilité interindividuelle dans le maintien de la migration partielle et souligne que

les différences comportementales ne sont pas uniquement le résultat de divergences entre populations.

Notre étude met également en évidence l'existence d'un syndrome comportemental témérité-exploration chez l'omble de fontaine juvénile, indépendamment de l'agressivité. Ce résultat contraste avec celui fréquemment rapporté chez les poissons, où la témérité, l'exploration et l'agressivité seraient corrélées et interprétées dans le cadre d'un continuum réactif-proactif (Amat-Trigo et al., 2024; Réale et al., 2010; Sih et al., 2004; Villegas-Ríos et al., 2018). Les individus dits proactifs se caractérisent typiquement par une forte témérité et agressivité, une tendance à explorer activement leur environnement et des comportements routiniers persistants; à l'inverse, les individus réactifs accordent davantage d'attention aux stimuli externes et ajustent leur comportement de manière plus flexible et prudente face aux variations environnementales (Villegas-Ríos et al., 2018). Un tel continuum a notamment été suggéré chez des espèces écologiquement proches de l'omble de fontaine, comme la truite brune (Adriaenssens & Johnsson, 2011). Toutefois, cette dernière étude reposait sur une population purement résidente. Nos résultats suggèrent ainsi que le cadre conceptuel de réactivité-proactivité n'est peut-être pas entièrement applicable en contexte de migration partielle. Lorsque les individus ont la possibilité de quitter leur habitat d'origine afin d'accéder à de nouvelles ressources, l'agressivité (liée à la compétition directe pour les ressources; Grant, 1990) pourrait devenir découplée des traits associés à la prise de risque et à l'exploration. En effet, le taux d'individus migrateurs au sein d'une population partiellement migratrice est variable d'année en année puisqu'il dépend fortement de la capacité de support du milieu, ou en d'autres mots de la disponibilité des ressources (Wysujack et al., 2009), elle-même influencée par la densité populationnelle (Olsson et al., 2006). Ainsi, il peut être supposé qu'en situation de pénurie alimentaire, seuls les individus les plus compétitifs seraient en mesure de demeurer résidents : les moins bons compétiteurs, indépendamment de leur niveau de témérité ou d'exploration, n'ayant pas nécessairement le choix de quitter au printemps. Notre étude est donc importante puisqu'elle souligne que les corrélations entre traits comportementaux ne sont pas fixes, mais dépendent entre autres du contexte écologique et de la stratégie d'histoire de vie.

Cette étude contribue aussi à enrichir le cadre conceptuel de la stratégie conditionnelle en y intégrant une dimension comportementale. Jusqu'à présent, les travaux antérieurs se sont principalement concentrés sur le rôle de la morphologie, de la physiologie et des indices environnementaux dans l'atteinte des seuils déterminant la migration ou la résidence. Par exemple, la revue de littérature de Chapman et collaborateurs (2012), qui synthétise les causes et conséquences de la migration partielle chez les poissons, ne mentionne aucunement les traits comportementaux. Les résultats présentés ici suggèrent pourtant que le comportement pourrait jouer un rôle dans la décision migratoire, en particulier l'agressivité ainsi que la présence ou l'intensité de syndromes comportementaux. En effet, l'agressivité semble davantage associée à la résidence en rivière, probablement en raison de la disponibilité limitée des ressources et de la compétition plus intense entre individus. À l'inverse, un syndrome comportemental moins prononcé pourrait favoriser la migration, en permettant aux individus de s'adapter plus efficacement aux différents habitats et conditions écologiques variées qu'ils rencontreront au cours de leur vie. Bref, nous proposons que ces traits comportementaux peuvent moduler la décision migratoire et, dans le cadre de la stratégie conditionnelle, seraient susceptibles d'influencer les traits morphologiques et physiologiques seuils déclenchant l'adoption de l'écotype anadrome ou résident chez des populations de salmonidés partiellement migratrices.

Finalement, les résultats de cette étude apportent de nouvelles connaissances qui pourraient contribuer à améliorer la conservation et la gestion de l'omble de fontaine au Québec. Depuis plusieurs années maintenant, l'abondance de l'omble de fontaine anadrome (truite de mer) décline de façon marquée, plus que celle de l'écotype résident, principalement en raison d'activités anthropiques telles que la surpêche et la dégradation des habitats (Gagné, 2023; MELCCFP, 2020). Également, les changements climatiques risquent de compromettre davantage les refuges thermiques et les corridors de migration (Haxton et al., 2020; Hudy et al., 2005; MELCCFP, 2020). Malgré le resserrement des règlements de pêche mis en place dans la province en 2020, les déclins persistent (MELCCFP, 2020). L'ensemencement constitue une stratégie complémentaire largement utilisée mondialement pour soutenir des populations de poissons en déclin. Bien que l'omble de fontaine soit déjà l'espèce la plus

ensemencée dans la province, avec plus de 450 000 kg introduits annuellement (MELCCFP, 2019), la grosse majorité de ces ensemencements sont réalisés dans un contexte récréatif privé (p. ex., au niveau des pourvoiries). Les programmes d'ensemencements dédiés à la conservation des populations naturelles, en particulier de l'écotype anadrome, demeurent limités. En 2024 le MELCCFP a tenté d'introduire des juvéniles d'omble de fontaine dans la rivière à Mars au Saguenay dans l'espoir qu'ils adoptent ultérieurement une stratégie de vie anadrome, sans toutefois pouvoir conclure avant quelques années quant au succès migratoire ou à la survie des individus introduits (Gilbert, en prép.). Des travaux menés au Danemark sur la truite brune suggèrent d'ailleurs que seule une faible proportion des juvéniles ensemencés contribue effectivement au recrutement reproducteur, soulignant la nécessité d'optimiser les stratégies d'ensemencement (Ruzzante et al., 2004). Dans ce contexte, une sélection plus ciblée d'un nombre restreint d'individus présentant une probabilité accrue d'adopter un écotype anadrome pourrait améliorer l'efficacité des programmes d'ensemencement. Cette présente étude ouvre la voie à l'intégration de critères comportementaux et physiologiques en pisciculture. L'évaluation précoce de traits tels que l'agressivité, la sociabilité, la prudence, le taux de croissance et la condition corporelle pourrait permettre d'orienter la sélection d'individus selon leur potentiel migratoire. Par exemple, des individus moins agressifs, plus tolérants socialement (un trait potentiellement avantageux puisque la truite de mer peut former des petits bancs en milieu côtier; White, 1942) et moins prudents (p. ex., se tiennent moins souvent sur les parois du bassin), présentant une rétention lipidique plus faible, pourraient être plus susceptibles d'adopter une stratégie de vie anadrome. De l'autre côté, des individus plus agressifs, plus prudents et affichant de meilleures performances de croissance seraient davantage enclins à demeurer et à maturer en rivière. Ainsi, une approche intégrant l'évaluation de traits comportementaux et physiologiques pourrait permettre d'optimiser les efforts d'ensemencement et d'améliorer la conservation à long terme de l'omble de fontaine anadrome.

LIMITES ET PERSPECTIVES DE L'ETUDE

Une première limite de cette étude est bien évidemment l'absence de mesures comportementales répétées. En raison de contraintes logistiques importantes, notamment le nombre restreint de bassins disponibles, l'absence d'électricité sur le terrain et la fenêtre temporelle limitée associée à la migration printanière des juvéniles anadromes, il n'a pas été possible de maintenir les individus sur une période suffisamment longue pour répéter les tests comportementaux. Nous avons donc privilégié la mesure du comportement dans un contexte semi-naturel sur le terrain, plutôt que l'évaluation de la personnalité en conditions de laboratoire contrôlées. Par conséquent, il n'est pas possible de confirmer si, malgré la plasticité des comportements, chaque individu conserve des différences relatives stables par rapport aux autres. Cela dit, de nombreuses études montrent que les poissons expriment des différences comportementales stables et présentent des types de personnalité distincts (Bell, 2005; Castanheira et al., 2013; Coates et al., 2019; Cote et al., 2010). De plus, certaines études suggèrent que la répétition des tests comportementaux peut entraîner une diminution des réponses mesurées en raison d'habituation au montage expérimental (Gradito et al., 2024; Silva et al., 2025), suggérant que la reprise de mesures n'est pas toujours nécessaire pour caractériser les différences interindividuelles. Néanmoins, des études futures gagneraient à reproduire les expériences présentées ici en milieu contrôlé, à partir de juvéniles d'omble de fontaine sauvages, afin d'évaluer la stabilité temporelle des traits comportementaux entre individus soumis à des conditions stables et indépendantes de la saison. Une telle approche permettrait de comparer nos mesures observées sur le terrain avec celles obtenues dans des conditions contrôlées. Il serait également pertinent de déterminer si ces traits demeurent stables au cours du développement, notamment du stade tacon 0+ au stade tacon 2+, comme cela a été démontré chez d'autres espèces de poissons (Francis, 1990).

Une seconde limite concerne le contexte de capture distinct entre les écotypes. Bien que tous les juvéniles aient été échantillonnés en rivière (donc avant l'arrivée des juvéniles anadromes en milieu côtier) et testés dans les conditions du même tributaire de la rivière, il demeure possible que certaines différences comportementales observées reflètent le fait que

les individus anadromes avaient déjà amorcé leur dévalaison. Bien qu'il ne soit pas possible de réfuter directement cet argument, plusieurs éléments suggèrent que son influence demeure limitée. D'abord, tous les poissons testés ont subi une période d'acclimatation de 48 heures sans alimentation, ce qui devrait avoir atténué les différences immédiates de motivation alimentaire entre individus. Il a été montré que les salmonidés en dévalaison vont attraper passivement des proies en dérivant le cours d'eau, mais peuvent aussi s'arrêter, nager contre-courant et prédater des proies, comme les juvéniles résidents (Ibbotson et al., 2006; Pavlov et al., 2008; Thorstad et al., 2012). Il est donc raisonnable de supposer qu'après l'acclimatation, les individus des deux écotypes présentaient des niveaux de faim comparables et étaient également motivés à acquérir des ressources, notamment via des comportements de témérité, d'exploration et d'agressivité lors des tests. Par ailleurs, des travaux précédents ont établi que les différences de croissance associées à l'adoption d'un écotype peuvent apparaître dès les premières phases du développement (Castonguay et al., 1982; Jones et al., 2015), bien avant le début de la migration, et constituent un des seuils influençant l'expression des tactiques migratoires alternatives, conformément aux prédictions de la stratégie conditionnelle (Morinville & Rasmussen, 2003). Il est donc plausible que des différences comportementales soient également exprimées précocement au cours du cycle de vie, indépendamment du contexte migratoire immédiat. Néanmoins, la distinction entre les comportements potentiels liés à l'état migratoire et les différences intrinsèques entre écotypes mérite d'être explicitement reconnue comme une limite de l'étude et constitue une piste importante pour des recherches futures. À cet égard, il serait pertinent d'examiner plus directement le lien de causalité entre les traits comportementaux et l'adoption de l'écotype en évaluant le comportement de juvéniles capturés en milieu naturel avant la période de dévalaison, puis en marquant et relâchant les individus afin de déterminer ceux qui vont migrer.

Il est aussi important de souligner que les tendances saisonnières décrites dans cette étude reposent sur des corrélations observées à l'échelle de la population et ne permettent pas d'inférer une relation causale directe entre les variations environnementales et le comportement d'un individu donné. Bien que les effets des fluctuations de température sur

l'expression comportementale chez les poissons soient relativement bien documentés (Colchen et al., 2017; Francispillai et al., 2024; Nakayama et al., 2016), il serait pertinent d'examiner plus directement la réponse comportementale de l'omble de fontaine aux variations environnementales en suivant les mêmes individus dans le temps. Des futures études pourraient ainsi évaluer l'influence combinée de facteurs tels que la température, le débit d'eau, la densité populationnelle et la pression de prédation sur l'expression des traits comportementaux et de déterminer dans quelles conditions environnementales le taux de migration est le plus élevé. Une telle approche contribuerait à mieux comprendre les mécanismes écologiques sous-jacents à la détermination de l'écotype et pourrait, à terme, éclairer les efforts de conservation.

Par ailleurs, aucune différence significative n'a été détectée entre les écotypes en ce qui concerne l'exploration, contrairement à nos attentes selon lesquelles les individus anadromes auraient été plus explorateurs que les résidents. Il est possible que ces différences ne s'expriment pas encore au stade juvénile, avant l'entrée des individus migrateurs en milieu côtier. Toutefois, l'absence de différence observée pourrait également découler de contraintes méthodologiques. En particulier, la taille relativement restreinte de l'arène expérimentale pourrait avoir limité notre capacité à détecter des variations interindividuelles dans l'utilisation de l'espace. À cet égard, Beukeboom (2023) ont montré que des différences d'exploration chez des juvéniles d'omble chevalier devenaient apparentes lorsque les poissons étaient testés dans des environnements suffisamment vastes. Dans leur étude, l'exploration était quantifiée à l'aide d'un enclos de deux mètres de long installé dans un ruisseau présentant une hétérogénéité de substrats et de structures végétales. Cette approche permettait de détecter des différences d'utilisation de l'espace difficilement observables dans des arènes de type champ ouvert classiques. La durée du test pourrait également avoir influencé notre capacité à détecter des différences entre écotypes, puisque les différences comportementales peuvent s'atténuer au cours d'une période d'observation prolongée. Bien que certaines études aient utilisé des périodes d'observation de 10 min ou plus, comme dans la présente étude (Adriaenssens & Johnsson, 2013; Church et al., 2021), d'autres ont évalué l'exploration sur des périodes plus courtes de 5 min (Axling et al., 2023; Cote et al., 2010).

Il existe donc une marge d'optimisation méthodologique avant de conclure définitivement à l'absence de différences d'exploration entre juvéniles d'écotypes anadrome et résident.

Une autre limite de cette étude concerne l'identification adéquate de l'écotype des individus échantillonnés, qui reposait sur leur position dans la rivière Sainte-Marguerite et le moment de capture (pendant et après la dévalaison des migrants). Bien que la capture d'un individu dans le cours principal en aval soit un indicateur relativement fiable de son appartenance à l'écotype anadrome (Thériault & Dodson, 2003), il n'est pas possible d'exclure qu'un individu capturé dans un tributaire, particulièrement à l'âge 1+, puisse entreprendre une migration à un âge ultérieur. Toutefois, cette limite est atténuée par les caractéristiques des sites d'échantillonnage : les poissons de deux des quatre tributaires étudiés, soit le ruisseau des Épinettes et le ruisseau Allen, étaient isolés du cours d'eau principal par une barrière infranchissable (respectivement un ponceau et une chute), les empêchant d'adopter une stratégie migratoire et d'accéder au fjord du Saguenay. Ainsi, l'incertitude quant à l'identification de l'écotype ne concerne potentiellement que 9 % des individus échantillonnés. Un suivi à plus long terme serait nécessaire pour confirmer si certains résidents migrent plus tardivement.

Pour terminer, une dernière avenue de recherche intéressante serait d'examiner le lien entre le comportement et la génétique dans le contexte de la migration partielle. Bien qu'aucun gène unique ne semble déterminer directement l'écotype chez les salmonidés partiellement migrateurs (Curry et al., 2010; Thériault et al., 2007), des influences génétiques indirectes ont été suggérées. Par exemple, une étude montre chez l'omble de fontaine que les individus issus de mères anadromes présentent une probabilité plus élevée d'adopter eux-mêmes un écotype anadrome (Roloson et al., 2022). En effet, en interaction avec les conditions environnementales, le bagage génétique dicte le fonctionnement métabolique et peut donc influencer le taux de croissance ainsi que les comportements exprimés par un individu (Long et al., 2021; Stamps & Groothuis, 2010). La transmission maternelle de ces gènes pourrait ainsi moduler les traits comportementaux de la progéniture et affecter son potentiel migratoire (Dochtermann et al., 2019). Il serait donc pertinent de tester cette

hypothèse dans la population de la Sainte-Marguerite ou une autre population de salmonidés dont les écotypes sont sympatriques. Une approche possible consisterait à capturer des femelles adultes résidentes et anadromes, les reproduire avec le même mâle, puis suivre leur progéniture à 1 ou 2 ans afin d'évaluer leurs traits comportementaux et leur croissance. Cela permettrait de comparer la progéniture issue de femelles résidentes à celle issue de femelles anadromes et de déterminer si l'écotype maternel influence effectivement le potentiel migratoire des juvéniles à travers leurs comportements et leur développement.

CONCLUSION

En conclusion, cette étude contribue à mieux comprendre l'écologie comportementale de l'omble de fontaine, une espèce nord-américaine emblématique pour la pêche récréative et la pêche commerciale (MELCCFP, 2019), en plus d'offrir une perspective unique sur la manière dont les traits comportementaux peuvent façonner les stratégies d'histoire de vie. Au-delà de l'omble de fontaine, notre travail éclaire une question fondamentale de l'écologie animale : comment les individus choisissent de migrer ou pas. Nous suggérons que l'influence des traits comportementaux dans l'adoption de l'écotype peut s'étendre à de nombreuses espèces dont les écotypes coexistent en sympatrie. Bien que la migration partielle soit répandue dans le règne animal, les mécanismes qui régissent le choix entre différentes tactiques migratoires alternatives demeurent largement mystérieux. En mettant en lumière le rôle possible des comportements de témérité, d'exploration et d'agressivité, ainsi que des syndromes comportementaux, nous proposons que la migration partielle ne se résume pas à la génétique; elle résulterait d'un équilibre complexe entre comportements individuels, conditions environnementales et trajectoires de croissance. J'espère que ce travail inspirera de nouvelles recherches et rappellera que chaque comportement, aussi minime soit-il, peut influencer la vie d'un individu et, à plus grande échelle, façonner les dynamiques des populations.

ANNEXES

TABLEAU SUPPLÉMENTAIRE

Tableau A1. Moyenne et écart-type (ÉT) des mesures comportementales non transformées, selon l'écotype. Anadrome, $n = 46$; résident, $n = 43$.

			Moyenne ± ÉT	
Trait comportemental	Mesure comportementale	Unité de mesure	Écotype anadrome	Écotype résident
Témérité	Temps d'émergence du refuge	Secondes	262 ± 336	376 ± 600
	Temps passé dans le centre de l'arène	%	27,3 ± 22.1	10,2 ± 13,7
Exploration	Surface explorée	cm^2	536 ± 364	612 ± 445
Agressivité	Temps passé dans la zone miroir	%	72,0 ± 26,2	77,0 ± 17,3
	Temps passé à faire face perpendiculaire au miroir	%	54,3 ± 26,2	48,7 ± 16,4
	Temps passé à faire face parallèle au miroir	%	17,7 ± 17,0	26,4 ± 14,0
	Nombre de changements de zone	N/A	30 ± 33	63 ± 52
	Nombre de passes latérales	N/A	15 ± 12	41 ± 34
	Nombre d'attaques envers le miroir	N/A	15 ± 15	64 ± 52

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Acolas, M. L., Labonne, J., Baglinière, J. L., & Roussel, J. M. (2012). The role of body size versus growth on the decision to migrate: A case study with *Salmo trutta*. *Naturwissenschaften, 99*(1), 11–21. https://doi.org/10.1007/s00114-011-0861-5

Adams, C. E., Chavarie, L., Rodger, J. R., Honkanen, H. M., Thambithurai, D., & Newton, M. P. (2022). An opinion piece: The evolutionary and ecological consequences of changing selection pressures on marine migration in Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology, 100*(4), 860–867. https://doi.org/10.1111/jfb.15024

Adriaenssens, B., & Johnsson, J. I. (2009). Personality and life-history productivity: Consistent or variable association? *Trends in Ecology & Evolution, 24*(4), 179–180. https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.12.003

Adriaenssens, B., & Johnsson, J. I. (2011). Shy trout grow faster: Exploring links between personality and fitness-related traits in the wild. *Behavioral Ecology, 22*(1), 135–143. https://doi.org/10.1093/beheco/arq185

Adriaenssens, B., & Johnsson, J. I. (2013). Natural selection, plasticity and the emergence of a behavioural syndrome in the wild. *Ecology Letters, 16*(1), 47–55. https://doi.org/10.1111/ele.12011

Alerstam, T., Hedenström, A., & Åkesson, S. (2003). Long-distance migration: Evolution and determinants. *Oikos, 103*(2), 247–260. https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12559.x

Alonso-Fernández, A., & Saborido-Rey, F. (2012). Relationship between energy allocation and reproductive strategy in *Trisopterus luscus*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 416–417*, 8–16. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.02.001

Amat-Trigo, F., Andreou, D., Gillingham, P. K., & Britton, J. R. (2024). Individual phenotypic variability in the behaviour of an aggregative riverine fish is structured along a reactive-proactive axis. *PLOS One, 19*(11), e0312187. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0312187

Axling, J., Vossen, L. E., Peterson, E., & Winberg, S. (2023). Boldness, activity, and aggression: Insights from a large-scale study in Baltic salmon (*Salmo salar L*). *PLOS One, 18*(7), e0287836. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0287836

Bangura, P. B., Tiira, K., Niemelä, P. T., Erkinaro, J., Liljeström, P., Toikkanen, A., & Primmer, C. R. (2022). Linking vgll3 genotype and aggressive behaviour in juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Journal of Fish Biology, 100*(5), 1264–1271. https://doi.org/10.1111/jfb.15040

Bartoń, K. (2026). *MuMIn: Multi-Model Inference*. R package version 1.48.19. [Computer software].

Bastille-Rousseau, G., Gibbs, J. P., Yackulic, C. B., Frair, J. L., Cabrera, F., Rousseau, L., Wikelski, M., Kümmeth, F., & Blake, S. (2017). Animal movement in the absence of predation: Environmental drivers of movement strategies in a partial migration system. *Oikos, 126*(7), 1004–1019. https://doi.org/10.1111/oik.03928

Bell, A. M. (2005). Behavioural differences between individuals and two populations of stickleback (*Gasterosteus aculeatus*). *Journal of Evolutionary Biology, 18*(2), 464–473. https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2004.00817.x

Bell, A. M., & Sih, A. (2007). Exposure to predation generates personality in threespined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Ecology Letters, 10*(9), 828–834. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01081.x

Beukeboom, R. (2023). Can personality predict movement patterns and space use in fishes?: A study case on partial-migrating Atlantic cod (*Gadus morhua*) and stream-dwelling Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*) [Dissertation, University of Iceland]. https://hdl.handle.net/20.500.11815/4519

Beukeboom, R., Phillips, J. S., Ólafsdóttir, G. Á., & Benhaïm, D. (2023). Personality in juvenile Atlantic cod ecotypes and implications for fisheries management. *Ecology and Evolution, 13*(4), e9952. https://doi.org/10.1002/ece3.9952

Biro, P. A., Abrahams, M. V., Post, J. R., & Parkinson, E. A. (2006). Behavioural trade-offs between growth and mortality explain evolution of submaximal growth rates. *Journal of Animal Ecology, 75*(5), 1165–1171. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01137.x

Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution, 23*(7), 361–368. https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.04.003

Bohlin, T., Dellefors, C., & Faremo, U. (1996). Date of smolt migration depends on body-size but not age in wild sea-run brown trout. *Journal of Fish Biology, 49*(1), 157–164. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb00012.x

Bourne, G. R., & Sammons, A. J. (2008). Boldness, aggression and exploration: Evidence for a behavioural syndrome in male pentamorphic livebearing fish, *Poecilia parae*. *Aquaculture, Aquarium, Conservation & Legislation, 1*(1), 39–49.

Bremset, G. (2000). Seasonal and diel changes in behaviour, microhabitat use and preferences by young pool-dwelling Atlantic salmon, *Salmo salar*, and brown trout, *Salmo trutta*. *Environmental Biology of Fishes, 59*(2), 163–179. https://doi.org/10.1023/A:1007691316864

Brönmark, C., Skov, C., Brodersen, J., Nilsson, P. A., & Hansson, L.-A. (2008). Seasonal migration determined by a trade-off between predator avoidance and growth. *PLOS One, 3*(4), e1957. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001957

Brown, C., Jones, F., & Braithwaite, V. (2005). In situ examination of boldness–shyness traits in the tropical poeciliid, *Brachyraphis episcopi*. *Animal Behaviour, 70*(5), 1003–1009. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.12.022

Brûlé, C., Leclerc, V., Nadeau, V., April, J., & Sirois, P. (2025). Scalimetry and otolith chemistry confirm the occurrence of a migratory contingent of estuary-growth Atlantic salmon (*Salmo salar*) in Ungava Bay (Nunavik, Quebec). *ICES Journal of Marine Science, 82*(6), fsaf087. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaf087

Burnham, K. P., & Anderson, D. R. (2002). *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach* (2nd ed.). Springer-Verlag. http://dx.doi.org/10.1007/b97636

Burns, J. G. (2008). The validity of three tests of temperament in guppies (*Poecilia reticulata*). *Journal of Comparative Psychology, 122*(4), 344–356. https://doi.org/10.1037/0735-7036.122.4.344

Campana, S. (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology Progress Series, 188*, 263–297. https://doi.org/10.3354/meps188263

Careau, V., Thomas, D., Humphries, M. M., & Réale, D. (2008). Energy metabolism and animal personality. *Oikos, 117*(5), 641–653. https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2008.16513.x

Castanheira, M. F., Herrera, M., Costas, B., Conceição, L. E. C., & Martins, C. I. M. (2013). Can we predict personality in fish? Searching for consistency over time and across contexts. *PLOS One, 8*(4), e62037. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062037

Castonguay, M., FitzGerald, G. J., & Côté, Y. (1982). Life history and movements of anadromous brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the St-Jean River, Gaspé, Quebec. *Canadian Journal of Zoology, 60*(12), 3084–3091. https://doi.org/10.1139/z82-392

Cayuela, H., Arsovski, D., Thirion, J., Bonnaire, E., Pichenot, J., Boitaud, S., Brison, A., Miaud, C., Joly, P., & Besnard, A. (2016). Contrasting patterns of environmental fluctuation contribute to divergent life histories among amphibian populations. *Ecology, 97*(4), 980–991. https://doi.org/10.1890/15-0693.1

Chapman, B. B., Brönmark, C., Nilsson, J., & Hansson, L. (2011A). The ecology and evolution of partial migration. *Oikos, 120*(12), 1764–1775. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x

Chapman, B. B., Eriksen, A., Baktoft, H., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Hulthen, K., Brönmark, C., Hansson, L.-A., Grønkjær, P., & Skov, C. (2013). A foraging cost of migration for a partially migratory cyprinid fish. *PLOS One, 8*(5), e61223. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061223

Chapman, B. B., Hulthén, K., Blomqvist, D. R., Hansson, L., Nilsson, J., Brodersen, J., Anders Nilsson, P., Skov, C., & Brönmark, C. (2011B). To boldly go: Individual differences in boldness influence migratory tendency. *Ecology Letters, 14*(9), 871–876. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2011.01648.x

Chapman, B. B., Skov, C., Hulthén, K., Brodersen, J., Nilsson, P. A., Hansson, L.-A., & Brönmark, C. (2012). Partial migration in fishes: Definitions, methodologies and taxonomic distribution. *Journal of Fish Biology, 81*(2), 479–499. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03349.x

Chapman, D. W. (1962). Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of emigration. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 19*(6), 1047–1080. https://doi.org/10.1139/f62-069

Christie, M. R., Marine, M. L., & Blouin, M. S. (2011). Who are the missing parents? Grandparentage analysis identifies multiple sources of gene flow into a wild population. *Molecular Ecology, 20*(6), 1263–1276. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04994.x

Church, K. D. W., Janisse, K., Nguyen-Dang, L., Heath, J. W., Heath, D. D., & Semeniuk, C. A. D. (2021). Rearing conditions differentially affect behavioural phenotypes of male “jack” and “hooknose” Chinook salmon and their sisters in both fresh and salt water. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 78*(1), 18–31. https://doi.org/10.1139/cjfas-2020-0052

Coates, W. D., Hale, R., & Morrongiello, J. R. (2019). Dispersal decisions and personality in a freshwater fish. *Animal Behaviour, 157*, 209–218. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2019.07.012

Colchen, T., Teletchea, F., Fontaine, P., & Pasquet, A. (2017). Temperature modifies activity, inter-individual relationships and group structure in fish. *Current Zoology*, zow048. https://doi.org/10.1093/cz/zow048

Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T., & Sih, A. (2010). Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 277*(1687), 1571–1579. https://doi.org/10.1098/rspb.2009.2128

Courter, I. I., Child, D. B., Hobbs, J. A., Garrison, T. M., Glessner, J. J. G., & Duery, S. (2013). Resident rainbow trout produce anadromous offspring in a large interior watershed. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 70*(5), 701–710. https://doi.org/10.1139/cjfas-2012-0457

Le Cren, E. D. (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *The Journal of Animal Ecology, 20*(2), 201. https://doi.org/10.2307/1540

Crossin, G. T., Hatcher, B. G., Denny, S., Whoriskey, K., Orr, M., Penney, A., & Whoriskey, F. G. (2016). Condition-dependent migratory behaviour of endangered Atlantic salmon smolts moving through an inland sea. *Conservation Physiology, 4*(1), cow018. https://doi.org/10.1093/conphys/cow018

Cullen, J. L., & Grossman, G. D. (2019). Aggressive interactions affect foraging and use of space in a drift foraging salmonid, *Salvelinus malma* (Salmoniformes: Salmonidae). *Zoological Journal of the Linnean Society, 187*(3), 774–781. https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz050

Cunjak, R. A., & Power, G. (1987). The feeding and energetics of stream-resident trout in winter. *Journal of Fish Biology, 31*(4), 493–511. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1987.tb05254.x

Curry, R. A., Bernatchez, L., Whoriskey, F., & Audet, C. (2010). The origins and persistence of anadromy in brook charr. *Reviews in Fish Biology and Fisheries, 20*(4), 557–570. https://doi.org/10.1007/s11160-010-9160-z

Curry, R. A., & Noakes, D. L. G. (1995). Groundwater and the selection of spawning sites by brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 52*(8), 1733–1740. https://doi.org/10.1139/f95-765

Cutts, C. J., Adams, C. E., & Campbell, A. (2001). Stability of physiological and behavioural determinants of performance in Arctic char (*Salvelinus alpinus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 58*(5), 961–968. https://doi.org/10.1139/f01-050

Dingemanse, N. J., Both, C., Van Noordwijk, A. J., Rutten, A. L., & Drent, P. J. (2003). Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 270*(1516), 741–747. https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2300

Dingemanse, N. J., & Wolf, M. (2013). Between-individual differences in behavioural plasticity within populations: Causes and consequences. *Animal Behaviour, 85*(5), 1031–1039. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.12.032

Dingle, H. (2006). Animal migration: Is there a common migratory syndrome? *Journal of Ornithology, 147*(2), 212–220. https://doi.org/10.1007/s10336-005-0052-2

Dingle, H., & Drake, V. A. (2007). What is Migration? *BioScience, 57*(2), 113–121. https://doi.org/10.1641/B570206

Dochtermann, N. A., Schwab, T., Anderson Berdal, M., Dalos, J., & Royauté, R. (2019). The heritability of behavior: A meta-analysis. *Journal of Heredity, 110*(4), 403–410. https://doi.org/10.1093/jhered/esz023

Dodson, J. J., Aubin-Horth, N., Thériault, V., & Páez, D. J. (2013). The evolutionary ecology of alternative migratory tactics in salmonid fishes. *Biological Reviews, 88*(3), 602–625. https://doi.org/10.1111/brv.12019

Doyon, J.-F., Hudon, C., Morin, R., & Whoriskey Jr., F. G. (1991). Bénéfices à court terme des mouvements anadromes saisonniers pour une population d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) du Nouveau Québec. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 48*(11), 2212–2222. https://doi.org/10.1139/f91-260

Dutil, J. D., & Power, G. (1980). Coastal populations of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in Lac Guillaume-Delisle (Richmond Gulf) Québec. *Canadian Journal of Zoology, 58*(10), 1828–1835. https://doi.org/10.1139/z80-250

Edelsparre, A. H., McLaughlin, R. L., & Rodríguez, M. A. (2013). Risk taking not foraging behavior predicts dispersal of recently emerged stream brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Ecosphere, 4*(6), 1–19. https://doi.org/10.1890/ES13-00013.1

Forseth, T., Nesje, T. F., Jonsson, B., & Hårsaker, K. (1999). Juvenile migration in brown trout: A consequence of energetic state. *Journal of Animal Ecology, 68*(4), 783–793. https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.1999.00329.x

Found, R., & St. Clair, C. C. (2016). Behavioural syndromes predict loss of migration in wild elk. *Animal Behaviour, 115*, 35–46. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2016.02.007

Fox, J. A., Toure, M. W., Heckley, A., Fan, R., Reader, S. M., & Barrett, R. D. H. (2024). Insights into adaptive behavioural plasticity from the guppy model system. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 291*(2018), 20232625. https://doi.org/10.1098/rspb.2023.2625

Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An R Companion to Applied Regression*. R package version 3.1-2. [Computer software].

Francis, R. C. (1990). Temperament in a fish: A longitudinal study of the development of individual differences in aggression and social rank in the midas cichlid. *Ethology, 86*(4), 311–325. https://doi.org/10.1111/j.1439-0310.1990.tb00439.x

Francispillai, E. K., Dietsch, S. M., & Chapman, L. J. (2024). Effects of temperature on fish aggression and the combined impact of temperature and turbidity on thermal tolerance. *Journal of Thermal Biology, 125*, 103987. https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2024.103987

Fraser, D. F., Gilliam, J. F., Daley, M. J., Le, A. N., & Skalski, G. T. (2001). Explaining leptokurtic movement distributions: Intrapopulation variation in boldness and exploration. *The American Naturalist, 158*(2), 124–135. https://doi.org/10.1086/321307

Fraser, N. H. C., Metcalfe, N. B., & Thorpe, J. E. (1993). Temperature-dependent switch between diurnal and nocturnal foraging in salmon. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 252*(1334), 135–139. https://doi.org/10.1098/rspb.1993.0057

Friard, O., & Gamba, M. (2016). BORIS: A free, versatile open-source event-logging software for video/audio coding and live observations. *Methods in Ecology and Evolution, 7*(11), 1325–1330. https://doi.org/10.1111/2041-210X.12584

Friedland, K. D. (2006). Growth for Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Fishery Bulletin, 104*(1), 149–155. https://spo.nmfs.noaa.gov/sites/default/files/pdf-content/2006/1041/friedland.pdf

Fugate, J., Wallace, C., Aikens, E. O., Jesmer, B., & Kauffman, M. (2025). Origin stories: How does learned migratory behaviour arise in populations? *Biological Reviews, 100*(2), 996–1014. https://doi.org/10.1111/brv.13171

Gagné, S. (2023). *Plan de gestion de l'omble de fontaine au Québec 2020*. 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. https://cdn-contenu.quebec.ca/cdn-

contenu/faune/documents/gestion-especes/Plans-gestion/plan-gestion-omble-fontaine.pdf

Garnås, E., & Hvidsten, N. A. (1985). The food of Atlantic salmon *Salmo salar L.* and brown trout *Salmo trutta L.* smolts during migration in the Orkla river, Norway. *Fauna Norvegica, 6*, 24–28. https://doi.org/10.5324/fn.v6i0.6112

Gradito, M., Dubois, F., Noble, D. W. A., & Binning, S. A. (2024). Double trouble: Host behaviour influences and is influenced by co-infection with parasites. *Animal Behaviour, 215*, 31–44. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2024.06.016

Grant, J. W. A. (1990). Aggressiveness and the foraging behaviour of young-of-the-year brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 47*(5), 915–920. https://doi.org/10.1139/f90-105

Grist, H., Daunt, F., Wanless, S., Burthe, S. J., Newell, M. A., Harris, M. P., & Reid, J. M. (2017). Reproductive performance of resident and migrant males, females and pairs in a partially migratory bird. *Journal of Animal Ecology, 86*(5), 1010–1021. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12691

Gross, M. R. (1987). Evolution of diadromy in fishes. In M. J. Dadswell, R. J. Klauda, C. M. Moffitt, R. L. Saunders, R. A. Rulifson, & J. E. Cooper (Eds.), *Common strategies of anadromous and catadromous fishes* (pp. 14–25). American Fisheries Society.

Gross, M. R. (1996). Alternative reproductive strategies and tactics: Diversity within sexes. *Trends in Ecology & Evolution, 11*(2), 92–98. https://doi.org/10.1016/0169-5347(96)81050-0

Grovenburg, T. W., Jacques, C. N., Klaver, R. W., DePerno, C. S., Brinkman, T. J., Swanson, C. C., & Jenks, J. A. (2011). Influence of landscape characteristics on migration strategies of white-tailed deer. *Journal of Mammalogy, 92*(3), 534–543. https://doi.org/10.1644/09-MAMM-A-407.1

Gubiani, É. A., Ruaro, R., Ribeiro, V. R., & Fé, Ú. M. G. D. S. (2020). Relative condition factor: Le Cren's legacy for fisheries science. *Acta Limnologica Brasiliensia, 32*, e3. https://doi.org/10.1590/s2179-975x13017

Hadfield, J. D. (2010). MCMC methods for multi-response generalized linear mixed models: The MCMCglmm R Package. *Journal of Statistical Software, 33*(2). https://doi.org/10.18637/jss.v033.i02

Harcourt, J. L., Sweetman, G., Johnstone, R. A., & Manica, A. (2009). Personality counts: The effect of boldness on shoal choice in three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour, 77*(6), 1501–1505. https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.03.004

Haxton, T., Ball, H., & Armstrong, K. (2020). Expert opinion on the status and stressors of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in Ontario. *Fisheries Management and Ecology, 27*(2), 111–122. https://doi.org/10.1111/fme.12376

Healy, K., Ezard, T. H. G., Jones, O. R., Salguero-Gómez, R., & Buckley, Y. M. (2019). Animal life history is shaped by the pace of life and the distribution of age-specific mortality and reproduction. *Nature Ecology & Evolution, 3*(8), 1217–1224. https://doi.org/10.1038/s41559-019-0938-7

Hegemann, A., Fudickar, A. M., & Nilsson, J.-Å. (2019). A physiological perspective on the ecology and evolution of partial migration. *Journal of Ornithology, 160*(3), 893–905. https://doi.org/10.1007/s10336-019-01648-9

Hendry, A. P., Bohlin, T., Jonsson, B., & Berg, O. K. (2004). To sea or not to sea? Anadromy versus non-anadromy in salmonids. In A. P. Hendry & S. C. Stearns (Eds.), *Evolution illuminated: Salmon and their relatives* (pp. 92–125). Oxford University Press.

Hindar, K., Jonsson, B., Ryman, N., & Ståhl, G. (1991). Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous brown trout, *Salmo trutta L. Heredity, 66*(1), 83–91. https://doi.org/10.1038/hdy.1991.11

Hoffman, G. L. (1999). *Parasites of North American Freshwater Fishes* (2nd ed.). Cornell University Press. http://www.jstor.org/stable/10.7591/j.ctvv415zj

Höjesjö, J., Adriaenssens, B., Bohlin, T., Jönsson, C., Hellström, I., & Johnsson, J. I. (2011). Behavioural syndromes in juvenile brown trout (*Salmo trutta*); life history, family variation and performance in the wild. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 65*(9), 1801–1810. https://doi.org/10.1007/s00265-011-1188-0

Houslay, T. M., & Wilson, A. J. (2017). Avoiding the misuse of BLUP in behavioural ecology. *Behavioral Ecology, 28*(4), 948–952. https://doi.org/10.1093/beheco/arx023

Hudy, M., Thieling, T. M., Gillespie, N., & Smith, E. P. (2005). *Distribution, status, and threats to brook trout within the eastern United States.* Eastern Brook Trout Joint Venture, International Association of Fish and Wildlife Agencies.

Huntingford, F., & Adams, C. (2005). Behavioural syndromes in farmed fish: Implications for production and welfare. *Behaviour, 142*(9–10), 1207–1221. https://doi.org/10.1163/156853905774539382

Hutchings, J. A. (1993). Adaptive life histories effected by age-specific survival and growth rate. *Ecology, 74*(3), 673–684. https://doi.org/10.2307/1940795

Ibbotson, A. T., Beaumont, W. R. C., Pinder, A., Welton, S., & Ladle, M. (2006). Diel migration patterns of Atlantic salmon smolts with particular reference to the absence

of crepuscular migration. *Ecology of Freshwater Fish, 15*(4), 544–551. https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00194.x

Ioannou, C. C., Payne, M., & Krause, J. (2008). Ecological consequences of the bold–shy continuum: The effect of predator boldness on prey risk. *Oecologia, 157*(1), 177. https://doi.org/10.1007/s00442-008-1058-2

Jones, D. A., Bergman, E., & Greenberg, L. (2015). Food availability in spring affects smolting in brown trout (*Salmo trutta*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 72*(11), 1694–1699. https://doi.org/10.1139/cjfas-2015-0106

Jonsson, B. (1985). Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Transactions of the American Fisheries Society, 114*(2), 182–194. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1985)114%3C182:LHPOFR%3E2.0.CO;2

Jonsson, B., & Jonsson, N. (1993). Partial migration: Niche shift versus sexual maturation in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries, 3*(4), 348–365. https://doi.org/10.1007/BF00043384

Kareklas, K., Arnott, G., Elwood, R. W., & Holland, R. A. (2016). Plasticity varies with boldness in a weakly-electric fish. *Frontiers in Zoology, 13*(1), 22. https://doi.org/10.1186/s12983-016-0154-0

Kassambara, A. (2023). *rstatix: Pipe-Friendly Framework for Basic Statistical Tests*. R package version 0.7.2. [Computer software].

Kendall, N. W., McMillan, J. R., Sloat, M. R., Buehrens, T. W., Quinn, T. P., Pess, G. R., Kuzishchin, K. V., McClure, M. M., & Zabel, R. W. (2015). Anadromy and residency in steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): A review of the processes and patterns. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 72*(3), 319–342. https://doi.org/10.1139/cjfas-2014-0192

Killen, S. S., Marras, S., Metcalfe, N. B., McKenzie, D. J., & Domenici, P. (2013). Environmental stressors alter relationships between physiology and behaviour. *Trends in Ecology & Evolution, 28*(11), 651–658. https://doi.org/10.1016/j.tree.2013.05.005

King, J. A. (1973). The ecology of aggressive behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics, 4*(1), 117–138. https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.001001

Ladurée, G., Weir, L. K., Benhaïm, D., & Steingrímsson, S. Ó. (2026). Do personality traits measured in the lab correlate with corresponding behaviours in the wild? Insights from stream-dwelling Arctic charr (*Salvelinus alpinus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology, 80*(1), 8. https://doi.org/10.1007/s00265-025-03685-2

Lahti, K., Laurila, A., Enberg, K., & Piironen, J. (2001). Variation in aggressive behaviour and growth rate between populations and migratory forms in the brown trout, *Salmo trutta. Animal Behaviour, 62*(5), 935–944. https://doi.org/10.1006/anbe.2001.1821

Lamb, J. S., Satgé, Y. G., & Jodice, P. G. R. (2017). Influence of density-dependent competition on foraging and migratory behavior of a subtropical colonial seabird. *Ecology and Evolution, 7*(16), 6469–6481. https://doi.org/10.1002/ece3.3216

Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software, 25*(1). https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01

Lenormand, S., Dodson, J. J., & Ménard, A. (2004). Seasonal and ontogenetic patterns in the migration of anadromous brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 61*(1), 54–67. https://doi.org/10.1139/f03-137

Letcher, B. H., Nislow, K. H., Coombs, J. A., O'Donnell, M. J., & Dubreuil, T. L. (2007). Population response to habitat fragmentation in a stream-dwelling brook trout population. *PLOS One, 2*(11), e1139. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0001139

Liu, Y., Li, X., Li, J., & Li, Y. (2022). Insights into energy accumulation and allocation strategy of reproductive migration of black amur bream (*Megalobrama terminalis*) in the Pearl River Basin, China. *Frontiers in Ecology and Evolution, 10*, 848228. https://doi.org/10.3389/fevo.2022.848228

Long, T., Yuan, M., Yuan, H., & Lu, W. (2021). Heritability of animal individuality in fish: Distribution, behavior, metabolism and stress response. *Aquaculture, 536*, 736415. https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2021.736415

Lüdecke, D., Ben-Shachar, M., Patil, I., Waggoner, P., & Makowski, D. (2021). performance: An R package for assessment, comparison and testing of statistical models. *Journal of Open Source Software, 6*(60), 3139. https://doi.org/10.21105/joss.03139

Lukas, J., Kalinkat, G., Miesen, F. W., Landgraf, T., Krause, J., & Bierbach, D. (2021). Consistent behavioral syndrome across seasons in an invasive freshwater fish. *Frontiers in Ecology and Evolution, 8*, 583670. https://doi.org/10.3389/fevo.2020.583670

McCormick, S. D., & Naiman, R. J. (1984). Osmoregulation in the brook trout, *Salvelinus fontinalis*—II. Effects of size, age and photoperiod on seawater survival and ionic regulation. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 79*(1), 17–28. https://doi.org/10.1016/0300-9629(84)90704-7

McCormick, S. D., Naiman, R. J., & Montgomery, E. T. (1985). Physiological smolt characteristics of anadromous and non-anadromous brook trout (*Salvelinus*

fontinalis) and Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 42*(3), 529–538. https://doi.org/10.1139/f85-070

McMillan, J. R., Dunham, J. B., Reeves, G. H., Mills, J. S., & Jordan, C. E. (2012). Individual condition and stream temperature influence early maturation of rainbow and steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Environmental Biology of Fishes, 93*(3), 343–355. https://doi.org/10.1007/s10641-011-9921-0

McMillan, J. R., Katz, S. L., & Pess, G. R. (2007). Observational evidence of spatial and temporal structure in a sympatric anadromous (winter steelhead) and resident rainbow trout mating system on the Olympic Peninsula, Washington. *Transactions of the American Fisheries Society, 136*(3), 736–748. https://doi.org/10.1577/T06-016.1

Mery, F., & Burns, J. G. (2010). Behavioural plasticity: An interaction between evolution and experience. *Evolutionary Ecology, 24*(3), 571–583. https://doi.org/10.1007/s10682-009-9336-y

Metcalfe, N. B., Huntingford, F. A., Graham, W. D., & Thorpe, J. E. (1989). Early social status and the development of life-history strategies in Atlantic salmon. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences, 236*(1282), 7–19. https://doi.org/10.1098/rspb.1989.0009

Metcalfe, N. B., Taylor, A. C., & Thorpe, J. E. (1995). Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behaviour, 49*(2), 431–436. https://doi.org/10.1006/anbe.1995.0056

Middleton, E. K., Gilbert, M. J. H., Landry, T., Lamarre, S. G., & Speers-Roesch, B. (2024). Environmental variation associated with overwintering elicits marked metabolic plasticity in a temperate salmonid, *Salvelinus fontinalis*. *Journal of Experimental Biology, 227*(3), jeb246743. https://doi.org/10.1242/jeb.246743

Minderman, J., Reid, J. M., Hughes, M., Denny, M. J. H., Hogg, S., Evans, P. G. H., & Whittingham, M. J. (2010). Novel environment exploration and home range size in starlings *Sturnus vulgaris*. *Behavioral Ecology, 21*(6), 1321–1329. https://doi.org/10.1093/beheco/arq151

Ministère des forêts, de la faune et des parcs. (2019). *Plan de gestion de l'omble de fontaine au Québec 2020-2028*. Gouvernement du Québec.

Ministère des forêts, de la faune et des parcs. (2020). *Plan d'action de l'omble de fontaine anadrome (*Salvelinus fontinalis*) 2019-2023*. Gouvernement du Québec.

Mittelbach, G. G. (1981). Foraging efficiency and body size: A study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology, 62*(5), 1370–1386. https://doi.org/10.2307/1937300

Mittelbach, G. G., Ballew, N. G., & Kjelvik, M. K. (2014). Fish behavioral types and their ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 71*(6), 927–944. https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0558

Molnár, T., Urbányi, B., & Benedek, I. (2023). Impact of exploration behavior, aptitude for pellet consumption, and the predation practice on the performance in consecutive live prey foraging tests in a piscivorous species. *Animal Cognition, 26*(3), 973–984. https://doi.org/10.1007/s10071-023-01747-4

Morin, P. A., McCarthy, M. L., Fung, C. W., Durban, J. W., Parsons, K. M., Perrin, W. F., Taylor, B. L., Jefferson, T. A., & Archer, F. I. (2024). Revised taxonomy of eastern North Pacific killer whales (*Orcinus orca*): Bigg's and resident ecotypes deserve species status. *Royal Society Open Science, 11*(3), 231368. https://doi.org/10.1098/rsos.231368

Morinville, G. R., & Rasmussen, J. B. (2003). Early juvenile bioenergetic differences between anadromous and resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 60*(4), 401–410. https://doi.org/10.1139/f03-036

Morinville, G. R., & Rasmussen, J. B. (2006). Does life-history variability in salmonids affect habitat use by juveniles? A comparison among streams open and closed to anadromy. *Journal of Animal Ecology, 75*(3), 693–704. https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2006.01090.x

Morinville, G. R., & Rasmussen, J. B. (2007). Distinguishing between juvenile anadromous and resident brook trout (*Salvelinus fontinalis*) using morphology. *Environmental Biology of Fishes, 81*(2), 171–184. https://doi.org/10.1007/s10641-007-9186-9

Morissette, O., Lecomte, F., Verreault, G., Legault, M., & Sirois, P. (2016). Fully equipped to succeed: Migratory contingents seen as an intrinsic potential for striped bass to exploit a heterogeneous environment early in life. *Estuaries and Coasts, 39*(2), 571–582. https://doi.org/10.1007/s12237-015-0015-7

Morita, K., & Takashima, Y. (1998). Effect of female size on fecundity and egg size in white-spotted charr: Comparison between sea-run and resident forms. *Journal of Fish Biology, 53*(5), 1140–1142. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00471.x

Morita, K., Yamamoto, S., & Hoshino, N. (2000). Extreme life history change of white-spotted char (*Salvelinus leucomaenis*) after damming. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 57*(6), 1300–1306.

Morrison, C. M., Gallagher, C. P., Tierney, K. B., & Howland, K. L. (2021). Freshwater early life growth influences partial migration in populations of Dolly Varden (*Salvelinus*

malma malma). *Polar Biology, 44*(7), 1353–1364. https://doi.org/10.1007/s00300-021-02870-z

Myles-Gonzalez, E., Burness, G., Yavno, S., Rooke, A., & Fox, M. G. (2015). To boldly go where no goby has gone before: Boldness, dispersal tendency, and metabolism at the invasion front. *Behavioral Ecology, 26*(4), 1083–1090. https://doi.org/10.1093/beheco/arv050

Naiman, R. L., McCormick, S. D., Montgomery, W. L., & Morin, R. (1987). Anadromous brook charr, *Salvelinus fontinalis*: Opportunities and constraints for population enhancement. *Marine Fisheries Review, 49*(4).

Nakayama, S., Laskowski, K. L., Klefoth, T., & Arlinghaus, R. (2016). Between- and within-individual variation in activity increases with water temperature in wild perch. *Behavioral Ecology, 27*(1). https://doi.org/10.1093/beheco/arw090

Nathan, R., Getz, W. M., Revilla, E., Holyoak, M., Kadmon, R., Saltz, D., & Smouse, P. E. (2008). A movement ecology paradigm for unifying organismal movement research. *Proceedings of the National Academy of Sciences, 105*(49), 19052–19059. https://doi.org/10.1073/pnas.0800375105

Nevoux, M., Finstad, B., Davidsen, J. G., Finlay, R., Josset, Q., Poole, R., Höjesjö, J., Aarestrup, K., Persson, L., Tolvanen, O., & Jonsson, B. (2019). Environmental influences on life history strategies in partially anadromous brown trout (*Salmo trutta*, Salmonidae). *Fish and Fisheries, 20*(6), 1051–1082. https://doi.org/10.1111/faf.12396

Nicholson, M. C., Bowyer, R. T., & Kie, J. G. (1997). Habitat selection and survival of mule deer: Tradeoffs associated with migration. *Journal of Mammalogy, 78*(2), 483–504. https://doi.org/10.2307/1382900

Nicieza, A. G., & Metcalfe, N. B. (1999). Costs of rapid growth: The risk of aggression is higher for fast-growing salmon. *Functional Ecology, 13*(6), 793–800. https://doi.org/10.1046/j.1365-2435.1999.00371.x

Nilsson, A. L. K., Nilsson, J.-Å., Alerstam, T., & Bäckman, J. (2010). Migratory and resident blue tits *Cyanistes caeruleus* differ in their reaction to a novel object. *Naturwissenschaften, 97*(11), 981–985. https://doi.org/10.1007/s00114-010-0714-7

Ohms, H. A., Mohapatra, A., Lytle, D. A., & De Leenheer, P. (2019). The evolutionary stability of partial migration under different forms of competition. *Theoretical Ecology, 12*(3), 347–363. https://doi.org/10.1007/s12080-018-0400-5

ØKland, F., Jonsson, B., Jensen, A. J., & Hansen, L. P. (1993). Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon? *Journal of Fish Biology, 42*(4), 541–550. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1993.tb00358.x

Olsson, I. C., & Greenberg, L. A. (2004). Partial migration in a landlocked brown trout population. *Journal of Fish Biology, 65*(1), 106–121. https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00430.x

Olsson, I. C., Greenberg, L. A., Bergman, E., & Wysujack, K. (2006). Environmentally induced migration: The importance of food. *Ecology Letters, 9*(6), 645–651. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2006.00909.x

Ortega, J. D., Hahlbeck, N., Derrickson, C., Tinniswood, W., Levi, T., & Armstrong, J. (2023). Thermal refuge use and parasitism: Spatiotemporal variation in anchor worm and lamprey wounds on Klamath redband trout. *Ecosphere, 14*(9), e4644. https://doi.org/10.1002/ecs2.4644

Pavlov, D. S., Kirillova, E. A., & Kirillov, P. I. (2008). Patterns and some mechanisms of downstream migration of juvenile salmonids (with reference to the Utkholok and Kalkaveyem rivers in northwestern Kamchatka). *Journal of Ichthyology, 48*(11), 937–980. https://doi.org/10.1134/S0032945208110027

Plummer, M., Best, N., Cowles, K., & Vines, K. (2006). CODA: convergence diagnosis and output analysis for MCMC. *R News, 6*(1), 7–11.

Power, G. (1980). The brook charr, *Salvelinus fontinalis*. In E. K. Balon (Ed.), *Charrs: Salmonid fishes of the genus Salvelinus* (pp. 141–203). Springer.

Pulido, F. (2011). Evolutionary genetics of partial migration – the threshold model of migration revis(it)ed. *Oikos, 120*(12), 1776–1783. https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19844.x

Quinn, T. P., & Foote, C. J. (1994). The effects of body size and sexual dimorphism on the reproductive behaviour of sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. *Animal Behaviour, 48*(4), 751–761. https://doi.org/10.1006/anbe.1994.1300

R Core Team. (2025). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org/

Ramesh, A., Groothuis, T. G. G., Weissing, F. J., & Nicolaus, M. (2022). Habitat fragmentation induces rapid divergence of migratory and isolated sticklebacks. *Behavioral Ecology, 33*(1), 167–177. https://doi.org/10.1093/beheco/arab121

Reader, S. M. (2015). Causes of individual differences in animal exploration and search. *Topics in Cognitive Science, 7*(3), 451–468. https://doi.org/10.1111/tops.12148

Réale, D., Garant, D., Humphries, M. M., Bergeron, P., Careau, V., & Montiglio, P.-O. (2010). Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 365*(1560), 4051–4063. https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0208

Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews, 82*(2), 291–318. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2007.00010.x

Roff, D. A. (1996). The evolution of threshold traits in animals. The Quarterly Review of Biology, 71(1), 3–35. https://doi.org/10.1086/419266

Roloson, S. D., Knysh, K. M., Landsman, S. J., James, T. L., Hicks, B. J., & Van Den Heuvel, M. R. (2022). The lifetime migratory history of anadromous brook trout (*Salvelinus fontinalis*): Insights and risks from pesticide-induced fish kills. *Fishes, 7*(3), 109. https://doi.org/10.3390/fishes7030109

Ruzzante, D. E., Hansen, M. M., Meldrup, D., & Ebert, K. M. (2004). Stocking impact and migration pattern in an anadromous brown trout (*Salmo trutta*) complex: Where have all the stocked spawning sea trout gone? *Molecular Ecology, 13*(6), 1433–1445. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02162.x

Sahashi, G., & Morita, K. (2018). Adoption of alternative migratory tactics: A view from the ultimate mechanism and threshold trait changes in a salmonid fish. *Oikos, 127*(2), 239–251. https://doi.org/10.1111/oik.03715

Schirmer, A., Herde, A., Eccard, J. A., & Dammhahn, M. (2019). Individuals in space: Personality-dependent space use, movement and microhabitat use facilitate individual spatial niche specialization. *Oecologia, 189*(3), 647–660. https://doi.org/10.1007/s00442-019-04365-5

Schreiber, A., & Diefenbach, G. (2005). Population genetics of the European trout (*Salmo trutta L.*) migration system in the river Rhine: Recolonisation by sea trout. *Ecology of Freshwater Fish, 14*(1), 1–13. https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2004.00072.x

Scott, W. B., & Crossman, E. J. (1973). *Freshwater fishes of Canada* (J. C. Stevenson, Ed.). Fisheries Research Board of Canada.

Sih, A., Bell, A., & Johnson, J. C. (2004). Behavioral syndromes: An ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution, 19*(7), 372–378. https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.04.009

da Silva, M. C., Canário, A. V. M., Hubbard, P. C., Cardoso, S. D., & Gonçalves, D. (2025). High variability in aggression and habituation to the mirror assay in ornamental

Siamese fighting fish *Betta splendens*. *Acta Ethologica, 28*(3), 139–150. https://doi.org/10.1007/s10211-025-00469-9

Sloat, M. R., & Reeves, G. H. (2014). Individual condition, standard metabolic rate, and rearing temperature influence steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) life histories. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 71*(4), 491–501. https://doi.org/10.1139/cjfas-2013-0366

Sloman, K. A., Motherwell, G., O'Connor, K. I., & Taylor, A. C. (2000). The effect of social stress on the Standard Metabolic Rate (SMR) of brown trout, *Salmo trutta*. *Fish Physiology and Biochemistry, 23*(1), 49–53. https://doi.org/10.1023/A:1007855100185

Sneddon, L. U. (2003). The bold and the shy: Individual differences in rainbow trout. *Journal of Fish Biology, 62*(4), 971–975. https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00084.x

Soriano-Redondo, A., Franco, A. M. A., Acácio, M., Payo-Payo, A., Martins, B. H., Moreira, F., & Catry, I. (2023). Fitness, behavioral, and energetic trade-offs of different migratory strategies in a partially migratory species. *Ecology, 104*(10), e4151. https://doi.org/10.1002/ecy.4151

Stamps, J., & Groothuis, T. G. G. (2010). The development of animal personality: Relevance, concepts and perspectives. *Biological Reviews, 85*(2), 301–325. https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x

Stronen, A. V., Norman, A. J., Vander Wal, E., & Paquet, P. C. (2022). The relevance of genetic structure in ecotype designation and conservation management. *Evolutionary Applications, 15*(2), 185–202. https://doi.org/10.1111/eva.13339

Strople, L. C., Filgueira, R., Hatcher, B. G., Denny, S., Bordeleau, X., Whoriskey, F. G., & Crossin, G. T. (2018). The effect of environmental conditions on Atlantic salmon smolts' (*Salmo salar*) bioenergetic requirements and migration through an inland sea. *Environmental Biology of Fishes, 101*(10), 1467–1482. https://doi.org/10.1007/s10641-018-0792-5

Su, L., Lu, L., Si, M., Ding, J., & Li, C. (2024). Effect of population density on personality of crayfish (*Procambarus clarkii*). *Animals, 14*(10), 1486. https://doi.org/10.3390/ani14101486

Sverdrup, G. K., Meager, J. J., Fernö, A., Skjaeraasen, J. E., Rodewald, P., Salvanes, A. G. V., & Järvi, T. (2011). Territorial and agonistic interactions between farmed and wild cod (*Gadus morhua*): Competition between farmed and wild cod. *Aquaculture Research, 42*(10), 1539–1548. https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2010.02746.x

Taylor, M. K., & Cooke, S. J. (2014). Repeatability of movement behaviour in a wild salmonid revealed by telemetry. *Journal of Fish Biology, 84*(4), 1240–1246. https://doi.org/10.1111/jfb.12334

Thériault, V., Bernatchez, L., & Dodson, J. J. (2007). Mating system and individual reproductive success of sympatric anadromous and resident brook charr, *Salvelinus fontinalis*, under natural conditions. *Behavioral Ecology and Sociobiology, 62*(1), 51–65. https://doi.org/10.1007/s00265-007-0437-8

Thériault, V., & Dodson, J. J. (2003). Body size and the adoption of a migratory tactic in brook charr. *Journal of Fish Biology, 63*(5), 1144–1159. https://doi.org/10.1046/j.1095-8649.2003.00233.x

Thorstad, E. B., Whoriskey, F., Uglem, I., Moore, A., Rikardsen, A. H., & Finstad, B. (2012). A critical life stage of the Atlantic salmon *Salmo salar*: Behaviour and survival during the smolt and initial post-smolt migration. *Journal of Fish Biology, 81*(2), 500–542. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2012.03370.x

Todd, T. N., Smith, G. R., & Cable, L. E. (1981). Environmental and genetic contributions to morphological differentiation in ciscoes (Coregoninae) of the Great Lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 38*(1), 59–67. https://doi.org/10.1139/f81-008

Toms, C. N., Echevarria, D. J., & Jouandot, D. J. (2010). A methodological review of personality-related studies in fish: Focus on the shy-bold axis of behavior. *International Journal of Comparative Psychology, 23*(1), 1–25.

Vamosi, S. M., & Schluter, D. (2004). Character shifts in the defensive armor of sympatric sticklebacks. *Evolution, 58*(2), 376–385. https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2004.tb01653.x

Villa Martín, P., Muñoz, M. A., & Pigolotti, S. (2019). Bet-hedging strategies in expanding populations. *PLOS Computational Biology, 15*(4), e1006529. https://doi.org/10.1371/journal.pcbi.1006529

Villegas-Ríos, D., Alonso-Fernández, A., Domínguez-Petit, R., & Saborido-Rey, F. (2014). Energy allocation and reproductive investment in a temperate protogynous hermaphrodite, the ballan wrasse *Labrus bergylta*. *Journal of Sea Research, 86*, 76–85. https://doi.org/10.1016/j.seares.2013.11.010

Villegas-Ríos, D., Réale, D., Freitas, C., Moland, E., & Olsen, E. M. (2018). Personalities influence spatial responses to environmental fluctuations in wild fish. *Journal of Animal Ecology, 87*(5), 1309–1319. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12872

White, H. C. (1942). Sea life of the brook trout (*Salvelinus fontinalis*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 5c*(5), 471–473. https://doi.org/10.1139/f40-049

Whoriskey, F. G., Naiman, R. J., & Montgomery, W. L. (1981). Experimental sea ranching of brook trout, *Salvelinus fontinalis* Mitchill. *Journal of Fish Biology, 19*(6), 637–651. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1981.tb03830.x

Wilson, D. S., Coleman, K., Clark, A. B., & Biederman, L. (1993). Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*): An ecological study of a psychological trait. *Journal of Comparative Psychology, 107*(3), 250–260. https://doi.org/10.1037/0735-7036.107.3.250

Wirowska, M., Iwińska, K., Borowski, Z., Brzeziński, M., Solecki, P., & Boratyński, J. S. (2024). Explorative behavior allows the successful finding of ephemeral food resources in the wild. *Mammal Research, 69*(1), 89–98. https://doi.org/10.1007/s13364-023-00719-w

Wood, C. C., & Foote, C. J. (1990). Genetic differences in the early development and growth of sympatric sockeye salmon and kokanee (*Oncorhynchus nerka*), and their hybrids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 47*(11), 2250–2260. https://doi.org/10.1139/f90-250

Wysujack, K., Greenberg, L. A., Bergman, E., & Olsson, I. C. (2009). The role of the environment in partial migration: Food availability affects the adoption of a migratory tactic in brown trout *Salmo trutta*. *Ecology of Freshwater Fish, 18*(1), 52–59. https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00322.x

Yeo, I.-K., & Johnson, R. A. (2000). A new family of power transformations to improve normality or symmetry. *Biometrika, 87*(4), 954–959. https://doi.org/10.1093/biomet/87.4.954