

VÉRONIQUE THÉRIAULT

**ANADROMIE ET RÉSIDENCE CHEZ L'OMBLE DE FONTAINE  
(*SALVELINUS FONTINALIS*) : PRÉSENCE D'UNE STRATÉGIE  
CONDITIONNELLE BASÉE SUR LA CROISSANCE ?**

Mémoire  
présenté  
à la Faculté des études supérieures  
de l'Université Laval  
pour l'obtention  
du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

Département de biologie  
FACULTÉ DES SCIENCES ET DE GÉNIE  
UNIVERSITÉ LAVAL

AVRIL 2001

Véronique Thériault, 2001

## RÉSUMÉ

L'existence des formes anadrome et résidante chez l'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) est considérée dans le contexte d'une stratégie conditionnelle, où la tactique adoptée dépend de la croissance de l'individu avant la migration. Deux cohortes ont été suivies sur deux ans et les taux de croissance rétrocalculés à l'aide des otolithes. Deux scénarios se présentent : 1) pour la cohorte 1997, les individus à croissance rapide migrent ou restent à 1 an, tandis que les individus à faible croissance migrent à 2 ans ; 2) pour la cohorte 1998, les individus à croissance rapide migrent aussi à 1 an, tandis que les individus à faible croissance restent en eau douce pour une autre année. Parmi ces derniers, les individus ayant une bonne croissance l'année suivante demeureront en eau douce toute leur vie, tandis que ceux ayant une faible croissance migreront à 2 ans. Ces résultats suggèrent que la croissance a un rôle à jouer, mais les facteurs génétiques impliqués sont à considérer avant d'affirmer qu'une stratégie conditionnelle basée sur la croissance est présente.

## ABSTRACT

The anadromous and resident forms of brook charr (*Salvelinus fontinalis*) are considered in the context of a conditional strategy, where the tactic adopted is based on growth rate prior to migration. Two cohorts were followed over 2 years and growth rate was backcalculated using otoliths. Two scenarios can be drawn: 1) for the 1997 cohort, fast-growers migrated or stayed at age 1+, while slow-growers delayed migration at the age of 2+; 2) for the 1998 cohort, fast-growers migrated at age 1+ while slow-growers stayed a year more in freshwater. Among these slow-growers, the ones experiencing a fast growth during their second year of life remained in freshwater and subsequently mature there, while the ones experiencing a slow growth migrated at age 2+. Those results suggest that growth rate has a role to play, but genetic differences between the two forms must be elucidated before concluding that a conditional strategy exists based on growth and environment alone.

## AVANT-PROPOS

Il est impossible de débiter ce mémoire sans tout d'abord remercier « la grande famille » du CIRSA. Rares sont ceux qui sont passés au CIRSA durant les 3 dernières années et qui n'ont pas prêté main forte au projet truite de mer. Cette aide fut grandement appréciée. Un merci tout spécial à André Boivin, notre « mononcle » à tous, sans qui le travail sur le terrain se ferait avec beaucoup plus de difficultés et d'inquiétudes. Merci !

Je tiens à remercier également Christian Langlois, Sophie Lenormand, Kristin Lunn, Annie Ménard, Caroline Mimeault, Geneviève Morinville et Pierre-Alexandre Paradis pour leur aide incomparable sur le terrain et au laboratoire. Les longues journées de terrain et parfois les très longues soirées de labo sont toujours plus agréables en bonne compagnie. Merci à vous tous !

Une mention toute spéciale pour les ami.e.s du labo Dodson avec qui il fait bon travailler et discuter dans une ambiance décontractée. Un salut aussi aux potes du labo Bernatchez pour les discussions toujours intéressantes et très constructives, autour de la table du 2060, ou d'une bière au Turf!

Je n'oublie pas mon directeur, Julian Dodson, qui brille par sa disponibilité et dont les conseils et l'encadrement furent très utiles. Nous aurons encore l'occasion de travailler ensemble pendant plusieurs années.

Finalement, un sincère merci au fond de soutien Thériault-Savoie, qui m'a permis de passer à travers ces 2 ans et demi sans trop avoir à gratter les fonds de tiroirs. Merci Jacqueline et Jos !

Et je n'oublie pas Christian, à qui je dis simplement merci pour tout.

**Cette étude est une contribution au programme de recherche du CIRSA (Centre Interuniversitaire de Recherche sur le Saumon Atlantique).**

**TABLE DES MATIÈRES**

RÉSUMÉ.....	II
ABSTRACT .....	II
AVANT-PROPOS.....	III
TABLE DES MATIÈRES.....	IV
LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES .....	V
INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
INTRODUCTION.....	8
MATERIAL AND METHODS .....	11
Experimental design and sampling.....	11
Backcalculations from otoliths.....	11
Statistical analysis .....	13
RESULTS.....	15
Backcalculations.....	15
<u>Growth rate</u> .....	15
<u>Length</u> .....	15
Sex ratio.....	16
DISCUSSION .....	17
CONCLUSION GÉNÉRALE .....	21
REFERENCES .....	26
ANNEXE.....	33

**LISTE DES TABLEAUX ET FIGURES**

(voir annexe)

Table 1. Growth rate during first and second year of life of 1+ and 2+ migrant and resident brook charr for cohorts 1997 and 1998. ....	34
Table 2. Length at emergence. at age 1 and at age 2 of 1+ and 2+ migrant and resident brook charr for cohorts 1997 and 1998. ....	35
Table 3. Total numbers, length, and number of females and males brook charr of each age group of downstream migrating fish caught in May and June. ....	36
Figure 1. (a) Sélection dépendante de la fréquence et (b) du statut dans le contexte d'une stratégie conditionnelle. ....	37
Figure 2. Location of Morin creek, on the Ste-Marguerite River, Quebec, Canada. ....	38
Figure 3. Downstream migration trap on Morin creek. ....	39
Figure 4. Sagittal otolith of aged 2 brook charr. ....	40
Figure 5. Relationship between fish length and otolith length. ....	41
Figure 6. (a) Mean growth rate during the first year of life for the different groups of brook charr from cohort 1997 and 1998 and (b) corresponding growth distributions. ....	42
Figure 7. (a) Mean growth rate during second year of life for the different groups of brook charr from cohort 1997 and 1998 and (b) corresponding growth distributions. ....	43

Figure 8. Length at emergence, at age 1 and at age 2 for the different groups of brook charr from cohort 1997 and 1998. ....	44
Figure 9. Number of migrant brook charr caught per day in May and June in Morin trap for 1998, 1999 and 2000. ....	45
Figure 10. Sex frequencies of aged 1+, 2+ and both age combined (overall) for migrant and resident brook charr. ....	46
Figure 11. Growth trajectory for fish that migrated out at 1+ and fish that migrated out or stayed resident at 2+ for both cohorts. ....	47
Figure 12. Trajectoires de croissance pour les deux cohortes expliquant le scénario où tous les individus de « génotype » anadromes migrent à 1 ou 2 ans, selon leur taux de croissance, tandis que tous les « résidants » demeurent résidants, peu importe leur taux de croissance. ....	48
Figure 13. Fitness supposé en fonction du statut de l'individu dans le contexte d'une stratégie conditionnelle expliquer l'importance relative de la croissance versus l'héritabilité. ....	49

## INTRODUCTION GÉNÉRALE

L'anadromie, la migration en eau salée et le retour vers l'eau douce pour la reproduction, est un phénomène courant chez plusieurs espèces de salmonidés. Ce mode de vie aurait en fait évolué en réponse à la disponibilité relative de nourriture en eau salée et en eau douce (Gross, 1987). Lorsque les ressources en eau salée sont supérieures à celles en eau douce, comme c'est souvent le cas dans les régions froides et tempérées, l'anadromie serait favorisée (Gross, 1987). Les avantages reliés à l'utilisation d'un second habitat, en considérant les coûts associés à la migration, doivent excéder les avantages à utiliser un seul habitat pour que la sélection naturelle agisse en faveur de l'anadromie (Gross, 1987).

Chez certaines espèces, entre autres chez l'omble de fontaine, *Salvelinus fontinalis* (Castonguay et Fitzgerald, 1982; Doyon *et al.*, 1991), l'omble chevalier, *Salvelinus salvelinus* (Nordeng, 1983; Svenning *et al.*, 1992; Kristoffersen *et al.*, 1994; Rikardsen *et al.*, 1997), la truite brune, *Salmo trutta*, la truite arc-en-ciel, *Oncorhynchus mykiss* et le saumon Sockeye, *Oncorhynchus nerka* (Jonsson, 1985), les individus anadromes peuvent coexister avec les individus non-anadromes (résidants), c'est-à-dire des individus passant leur vie entière en eau douce. Il y a alors présence de migration partielle, où seule une partie de la population effectue un mouvement vers l'eau salée, l'autre partie demeurant en eau douce pour la totalité du cycle vital. La résidence en eau douce est parfois associée à un seul sexe, le plus souvent au sexe mâle, comme c'est le cas chez le saumon Atlantique (Fleming, 1996). Les jeunes saumons mâles mûrissant en eau douce sont alors appelés "tacons précoces" et adoptent une tactique de reproduction furtive ("sneaker"), ou dite "mâles satellites", réussissant à se faufiler dans le nid des femelles anadromes et ainsi féconder une proportion considérable des oeufs (Hutchings et Myers, 1988; Fleming, 1996). Dans d'autres cas, la résidence en eau douce est présente chez les deux sexes, comme chez l'omble de fontaine étudiée ici (Doyon *et al.*, 1991). L'avantage principal associé à la résidence est probablement le faible taux de mortalité comparativement aux anadromes. Cet avantage est par contre contrebalancé par une diminution significative de la fécondité (fortement liée à la taille) compte tenu de la

croissance limitée en eau douce relativement à la croissance en eau salée (Morita et Takashima, 1998).

Ces migrations partielles peuvent être vues dans le contexte théorique des stratégies de reproduction alternatives, où différents phénotypes reproductifs sont exprimés. Le cas des saumons Atlantique expliqué plus haut où les mâles peuvent adopter un comportement de reproduction furtif (mâles précoces) ou combatif (mâles anadromes) en est un bon exemple. Avant d'aller plus loin, il importe ici de définir quelques termes pour éviter la confusion trop souvent présente dans le domaine des stratégies et tactiques. Le terme stratégie implique un "programme génétiquement déterminé qui résulte en l'allocation des efforts somatiques et reproductifs entre des tactiques phénotypiques différentes" (Dominey, 1984; Gross, 1996). Lorsque l'on parle de tactique, on parle du "phénotype qui résulte de la stratégie" (Gross, 1996). Reprenons l'exemple du saumon Atlantique. La stratégie de ce dernier (son programme génétique) est de décider quelle tactique exprimer, ici la maturation en tant que mâle précoce et l'adoption d'un comportement de reproduction furtif (tactique 1), ou la migration vers l'eau salée et le retour en tant que gros mâle combatif (tactique 2). Gross (1996) propose une classification de la diversité phénotypique reproductrice en trois différents types de stratégies, classification qui vaut la peine d'être reprise ici:

#### 1) Stratégies alternatives:

Ce type de stratégie est caractérisé par la présence d'un polymorphisme génétique. Nous sommes alors en présence de 2 stratégies différentes (contrairement à une seule stratégie avec des tactiques alternatives). Le fitness moyen (succès reproducteur à vie) des deux formes est égal et est maintenu par une sélection dépendante de la fréquence (fig. 1a). Dans ce contexte, le succès reproducteur d'un mâle combatif peut être plus élevé que celui des mâles furtifs lorsque les mâles combattifs sont rares, mais moins élevé lorsque ces derniers sont en grand nombre. La présence de stratégies alternatives semblent être assez rare en nature, ou du moins, peu reconnue.



## 2) Stratégies mixtes:

Les stratégies mixtes seraient caractérisées par un monomorphisme génétique. Il y a alors présence d'une seule stratégie comportant des tactiques alternatives. Les fitness moyens des deux formes seraient aussi égaux et contrôlés par une sélection dépendante de la fréquence comme la stratégie alternative (fig. 1a). Quoique possible en théorie, aucun exemple de stratégie mixte n'est encore connu.

## 3) Stratégies conditionnelles:

Les stratégies conditionnelles engloberaient le plus grand nombre de stratégies reproductives connues. Comme la précédente, la stratégie conditionnelle est caractérisée par un monomorphisme génétique et par la présence de tactiques alternatives au sein d'une seule stratégie. Ce qui est propre à la stratégie conditionnelle est que la tactique adoptée implique un "choix" ou une "décision" prise par l'individu. Cette décision s'effectue par rapport à un aspect du statut de l'individu, elle est donc "conditionnelle". Le statut peut être défini ici comme la position de l'individu par rapport aux conspécifiques. Il peut être par exemple le résultat de la taille, de la croissance, de l'agressivité, etc. Un individu de 10cm peut avoir le statut le plus élevé de son groupe si tous les autres sont plus petits, mais pourrait aussi avoir le statut le moins élevé dans un autre groupe si les autres individus étaient tous plus grands. Des individus de la même taille peuvent donc avoir différents statuts dépendant de leur situation face aux autres membres du groupe. Le statut est un terme relatif. La stratégie conditionnelle se caractérise aussi par la non-égalité des fitness moyens des 2 tactiques (typiquement), mais par un fitness égal au point de changement (fig. 1b). Par contre, la tactique choisie résulte en un plus grand fitness au niveau de l'individu. La stratégie conditionnelle est une forme de plasticité phénotypique, qui est cette capacité qu'à un génotype de répondre et de s'adapter aux changements environnementaux (Via et Lande, 1985).

Le classement de Gross (1996) suggère que la très grande majorité des phénotypes reproductifs alternatifs font parti du contexte théorique de la stratégie

conditionnelle, impliquant un monomorphisme génétique quant à la décision d'exprimer une ou l'autre des tactiques alternatives. Plusieurs questions viennent alors à l'esprit quant au classement des phénotypes associés à la migration partielle (résidant et anadrome). Sommes-nous en présence d'une stratégie conditionnelle? Ce polymorphisme est-il déterminé génétiquement ou non? La décision de migrer ou de rester est-elle contrôlée par l'environnement, par le bagage génétique ou par l'interaction de ces deux facteurs? Sommes-nous en présence de populations appartenant au même pool de gènes ou à deux pools de gènes séparés? Autant de questions récoltant des réponses partagées...

Les cas de polymorphismes génétiquement déterminés sont nombreux, même si souvent les bases génétiques de ces polymorphismes sont encore peu comprises (Skulason et Smith, 1995). Les différents morphotypes d'ombles arctiques du lac Thingvallavatn, en Islande, ont une composante génétique importante (Skulason *et al.*, 1989; Skulason *et al.*, 1993). La même chose est observée pour les formes benthique et limnétique chez l'épinoche à trois épines (McPhail, 1983), chez les différents morphotypes des corégones des Grands Lacs (Todd *et al.*, 1981) et chez les ciclides à bouche dextrale (côté droit) ou sinistrale (côté gauche) en Afrique (Hori, 1993). Des exemples sont aussi présents chez les lézards (Thompson *et al.*, 1993) et les pinsons (Smith, 1993). Quant aux polymorphismes reliés aux stratégies de reproduction alternatives, les cas génétiquement déterminés sont souvent caractérisés par un système impliquant un seul locus et deux ou plusieurs allèles (isopodes, Shuster et Wade, 1991; poecilidés, Ryan *et al.*, 1992, Zimmerer et Kallman, 1989; oiseaux, Lank *et al.*, 1995). La composante environnementale n'est par contre pas complètement à ignorer dans plusieurs cas de polymorphismes ayant une base génétique, notamment chez les corégones (Todd *et al.*, 1981) et chez les acariens (Radwan, 1995).

En ce qui concerne plus particulièrement les formes anadrome et résidante d'une même espèce chez les salmonidés, plusieurs études ont démontré qu'il existe des différences génétiques entre ces deux formes (Northcote, 1981; Northcote et Kelso, 1981; Jonsson, 1982; Elliot, 1989; Foote *et al.*, 1989; Skaala et Naevdal, 1989; Wood et Foote,

1990). Par contre, ces études sont souvent basées sur des comparaisons entre des individus se trouvant en amont d'une chute infranchissable (résidants) et ceux vivant en aval, ayant accès au milieu salé. Dans les systèmes dits "ouverts", où l'accès à l'amont n'est pas restreint physiquement et où les populations ne sont pas séparées géographiquement, les différences génétiques ne semblent pas être aussi évidentes (Hindar *et al.*, 1991 ; Northcote, 1992). Jonsson (1985) conclue que les individus migrants et résidants chez la truite brune font partie de la même population (même pool génétique). La même conclusion est obtenue par Nordeng (1983) et Kristoffersen *et al.* (1994) pour l'omble chevalier ainsi que par Wilder (1952) et Doyon *et al.* (1991) pour l'omble de fontaine.

Toutefois, appartenir au même pool de gènes ne signifie pas pour autant que les individus présentent un monomorphisme génétique quant à la décision de migrer. En d'autres mots, la décision de migrer pourrait être déterminée génétiquement même chez des individus appartenant à la même population. C'est d'ailleurs le cas des stratégies alternatives mentionnées plus haut (voir aussi exemples dans Gross, 1996). Les études mentionnées dans le paragraphe précédant nous apportent donc de l'information sur la structure génétique des populations anadromes et résidentes, mais ne nous indiquent pas si la décision de migrer est contrôlée génétiquement ou pas. Les meilleurs exemples supportant l'hypothèse selon laquelle le contrôle n'est pas entièrement génétique dans le cas de la migration partielle chez les salmonidés consistent en des expériences de croisements où des individus anadromes ont été produits à partir de parents résidents et vice-versa (truite brune, Jonsson, 1982, Hindar *et al.*, 1991; omble chevalier, Nordeng, 1983). Le même genre d'expérience a aussi été réalisé chez des oiseaux où la migration partielle est présente (Berthold, 1991). Des parents migrants et non-migrants ne produisent pas que des individus migrants ou non-migrants, ce qui suggère que les traits associés à ces comportements ne sont pas déterminés qu'à un seul locus, mais plutôt à des locus multiples (traits polygéniques) (Hindar et Jonsson, 1993; Berthold, 1991). La décision n'est donc probablement pas exclusivement basée sur des facteurs génétiques, mais inclurait aussi des facteurs environnementaux (Berthold, 1991). La contribution relative de l'environnement et de l'hérédité aux différents phénotypes chez les poissons

semble de plus varier non seulement entre les espèces, mais aussi entre les populations (Skulason et Smith, 1995).

Dans le cas de migration partielle chez les poissons, les conditions environnementales qui affectent le taux de croissance semblent particulièrement affecter le degré de résidence observée (Nordeng, 1983; Jonsson, 1985; Northcote, 1992). Dans le contexte de la stratégie conditionnelle, le statut à partir duquel s'effectue la décision de murer en eau douce ou de migrer vers l'eau salée est d'ailleurs souvent le résultat de la croissance (Gross, 1996). Saunders *et al.* (1982) ont démontré qu'en modérant le taux de croissance des juvéniles du saumon de l'Atlantique, il était possible de diminuer la proportion de mâles précoces. De façon similaire, Nordeng (1983) a démontré qu'une augmentation dans l'apport de nourriture accélère le développement des jeunes stades et augmente la proportion d'individus résidants chez l'omble chevalier. Des observations ont montré qu'une baisse dans la densité de la population de saumons Sockeye retournant en eau douce a entraîné une hausse des taux de croissance des juvéniles, celle-ci résultant d'une moins forte compétition pour la nourriture. La proportion de résidants a de plus significativement augmenté, passant de 12,8% à 86,7% en 38 ans (Thorpe, 1987). Balon (1983) et Kristoffersen *et al.* (1994) soulèvent aussi le fait que l'apport de nourriture ainsi que la température tôt dans le développement changent la proportion de migrants, ces deux facteurs influençant fortement la croissance. De plus, Castonguay et Fitzgerald (1982) ont observé que les ombles de fontaine anadromes avaient une croissance plus faible dans leur deux premières années de vie que les résidants. La croissance semble donc être un facteur clé dans l'expression des différents phénotypes.

L'omble de fontaine est parmi les salmonidés qui effectue les plus petites migrations en eau salée (Power, 1980). Contrairement au saumon Atlantique, l'omble de fontaine n'entreprend pas les changements associés à la smoltification (du moins pas de façon aussi complète) et est donc moins adapté aux salinités élevées, d'où l'importance d'un séjour en estuaire pour s'acclimater (McCormick *et al.*, 1985). Leurs mouvements se limitent même souvent aux estuaires et aux régions côtières de leur rivière d'origine (Power, 1980; Naiman *et al.*, 1987). Les ombles anadromes quitteraient la rivière tôt au

printemps, immédiatement après la crue, soit avril-mai (Dutil et Power, 1980; Naiman *et al.*, 1987). Les ombles dévaleraient à 1 ou 2 ans (Lesueur, 1993; Smith et Saunders, 1958), et même 3 ou 4 ans dans certains systèmes (Dutil et Power, 1980; Castonguay et Fitzgerald, 1982; Naiman *et al.*, 1987; Montgomery *et al.*, 1990).

Peu d'études se sont penchées sur le déterminisme de l'anadromie chez l'omble de fontaine. Ce poisson est de plus en plus populaire auprès des pêcheurs sportifs dans le Nord-Est de l'Amérique du nord, quoiqu'il n'existe aucune stratégie pour son exploitation durable. La présente étude fait partie d'un programme de recherche à plus long terme sur l'omble de fontaine anadrome, qui vise entre autre à établir un plan de développement durable pour cette espèce. Une meilleure connaissance du cycle de vie de cette espèce sera sans aucun doute un atout considérable pour la gestion future.

## INTRODUCTION

Partial migration, the phenomenon whereby populations split into migratory and resident components, is common in many anadromous salmonid species (Jonsson and Jonsson, 1993). The main advantage of freshwater residency is probably lower mortality rate compared to anadromous fish of the same species, but this benefit is counter-balanced by a significant decrease in fecundity due to limited growth in freshwater relative to growth in the marine environment (Morita and Takashima, 1998).

Genetic differences are often found between the anadromous and resident forms of the same species when resident individuals are physically separated from anadromous individuals by an impassable waterfall or by inhabiting two different systems (Northcote, 1981; Northcote and Kelso, 1981; Elliot, 1989; Foote *et al.*, 1989; Skaala and Naevdal, 1989; Wood and Foote, 1990). When comparisons are made in more open systems, where physical barriers do not limit upstream access, genetic differences between migrants and residents seem to be less evident (Hindar *et al.*, 1991; Northcote, 1992). Although alternative mating strategies are thought to have an heritable basis (Nordeng, 1983; Thorpe *et al.*, 1983; Thorpe, 1986; Gross and Repka, 1998; Svedang, 1990), crossing experiments provide support for the hypothesis that migration and residency is not solely determined by genetics and that heritability is low (brown trout, Hindar *et al.*, 1991; Jonsson, 1982; arctic charr, Nordeng, 1983). These findings suggest that traits associated with partial migration are probably not determined at only one locus, but rather are polygenetic traits (Berthold, 1991; Hindar and Jonsson, 1993). The decision to migrate or stay is thus influenced by environmental factors.

The theoretical context of the conditional reproductive strategy may be applicable to partial migration in salmonids (Jonsson and Jonsson, 1993). A conditional strategy is characterized by a genetic monomorphism for the decision of adopting a tactic: there is only one genotype that codes for the choice of adopting one tactic or another (Gross and Repka, 1998). The tactic chosen represents a higher fitness at the individual level than if the other tactic was to be adopted (Gross, 1996). This context implies a single genetic

population where a choice has to be made by the individual relative to which tactic to adopt (in the present case, anadromy or residency) (Gross, 1996). This choice is based on the individual's status, often associated with growth (Nordeng, 1983; Jonsson, 1985; Northcote, 1992). Growth has an important influence on survival and fecundity at a given age, which is reflected in the fitness attained by the individual (Roff, 1984; Hutchings, 1993, 1996). Growth is thus an indirect measure of fitness and may be used by individuals to decide which tactic to adopt to maximize their lifetime reproductive success.

Two scenarios are common in the literature. In general, better growth early in life, often associated with early maturation, results in residency (Castonguay and Fitzgerald, 1982; Saunders *et al.*, 1982; Nordeng, 1983; Thorpe, 1986, 1987; Hutchings and Myers, 1994). The negative association between juvenile growth rate and age at maturity is explained by the benefits of increasing the rate of gene input coupled with increased age-specific fecundity (Hutchings, 1993). The migrants are then composed of slow-growers, which gain by migrating to a new niche where feeding opportunities are increased and where they can make up for their slow growth.

On the other hand, fastest growing individuals can also be the ones that migrate (Jonsson, 1985; Svenning *et al.*, 1992). Fast growers will be constrained by food limitations sooner than slow growers, and should gain by switching to richer feeding opportunities (Metcalf *et al.*, 1990; Jonsson and Jonsson, 1993). However, those examples mostly involve situations in which slow growers also become migrants, but at older ages and sizes (Jonsson, 1985; Okland *et al.*, 1993; Bohlin *et al.*, 1996). Fast growers attain the minimal size for migrating (size where costs of mortality and osmoregulation are diminished, (Bohlin *et al.*, 1993; Okland *et al.*, 1993)) faster than slow growers and thus migrate at a younger age.

Generally, in many partial anadromous species, females predominate among migrants (see review in Jonsson and Jonsson, 1993), being explained by the fact that females gain more to be bigger at maturity, and hence move in larger proportion to richer

feeding habitats. The benefits of this risky behavior are (i) a greater fecundity, which is highly related to size (Morita and Takashima, 1998) (ii) a competitive advantage in obtaining spawning sites which offer the best conditions for embryos (Holtby and Healy, 1990), and (iii) increased attractiveness to males. There are also advantages for males to be bigger, especially when there is strong competition for access to mates. However, small males can also successfully reproduce by precocious maturation and by adopting a sneaking reproductive tactic (Gross, 1985; Hutchings and Myers, 1988). In many species where precocious males are abundant, there is often a predominance of females among migrants because males mature before migration and hence stay in freshwater (Rikardsen *et al.*, 1997).

The main objective of this study was to examine the presence of a conditional strategy, based on growth, in a population of brook charr, *Salvelinus fontinalis*, where resident and migrant phenotypes occur together. In brook charr, both sexes can either migrate to sea or remain in freshwater for the completion of their life cycle (Wilder, 1952; Smith and Saunders, 1958; Castonguay and Fitzgerald, 1982; Doyon *et al.*, 1991). The existence of genetic differentiation between the migrant and resident components of brook charr populations has not yet been tested. The conditional strategy framework does not predict which growth rate favors which tactic, but only that there is a switch point where one tactic is favored over the other beyond a critical threshold. We thus compared growth between migrant and resident fish prior to migration to test the hypothesis that residents and migrants exhibit different growth rates early in life and to document if fast or slow growth characterizes freshwater residency. The second objective was to test the hypothesis that females are more abundant among migrants than males as has been observed in many partial migratory species.



## **MATERIAL AND METHODS**

### **Experimental design and sampling**

Fish were collected from Morin creek (average 5.6m wide, 0.3m deep), a tributary of the Sainte-Marguerite River, (48°20 N, 70°00 W), Quebec, Canada (Fig. 2). The Sainte-Marguerite River system sustains a large population of anadromous brook charr that migrates into Sainte-Marguerite Bay and the Saguenay Fjord (Fig. 2) before returning to freshwater to reproduce (Lesueur, 1993; pers. obs). Male and female resident brook charr are also present in the river and are mainly associated with tributaries. Other fishes present in the system consist of Atlantic salmon and to a lesser extent longnose suckers (*Catostomus catostomus*) and longnose dace (*Rhinichthys cataractea*)(pers. obs.). Migrants were captured in fish traps (fig. 3) in 1998, 1999 and 2000 during their first downstream migration in early spring. Traps were built in such a way that the whole width of the stream was blocked, except in 1998 when a small opening allowed some fish to move upstream. Fish caught in the traps were marked with T-bar tags (Floy) and released 30m upstream in 1999 and 2000. High recapture rates in the traps the following days (25 to 50%) as well as recaptures in the Sainte-Marguerite Bay and Saguenay Fjord confirmed that these fish were real migrants. Residents were captured by electrofishing in the same tributary during the summers (June to September) of 1998, 1999 and 2000, once the downstream migration was finished, as migrant and resident could not be distinguish from each other in their young stages. All fish caught were measured to the nearest mm and each year, a representative subsample of migrant and resident fish was sacrificed for subsequent analysis.

### **Backcalculations from otoliths**

As migrant and resident fish were not captured during the same period of time, backcalculations from otoliths were used in order to compare length and growth at the same moment for both forms. Sagittal otoliths were removed and subsequently ground with fine lapping film to the core of the otolith. Age was read and the lengths were

measured using an image analyzer system (Scion/SXM) along a constant axis on one of the pair of otoliths at emergence and at the beginning of each growing season-age1 and age2 (fig. 4). The beginning of a growing season is defined by a dark strip following a pale region on the otolith (Magnan and Fitzgerald, 1983). A sample of otoliths removed from fry just after emergence permitted us to identify the emergence mark. Length backcalculations were done using the biological intercept method (BI) (Campana, 1990):

$$L_t = L_c + (O_t - O_c)(L_c - L_o)(O_c - O_o)^{-1} \quad (1)$$

where  $L$  is the length of the fish at age  $t$  ( $L_t$ ), at capture ( $L_c$ ) and at the biological intercept ( $L_o$ ).  $O$  is the otolith diameter at age  $t$  ( $O_t$ ), at capture ( $O_c$ ) and at the biological intercept ( $O_o$ ). This method eliminates the bias caused by the growth effect (the fact that slow growers have bigger otoliths than fast growers) by using the length of the fish and of the otolith at the BI, seen as the length of fish and otolith at hatching.

A parallel experiment was conducted in order to calculate the BI. Eggs from anadromous and resident fish were reared in an ascendant flow incubator following a natural temperature regime. Length of 50 anadromous alevins on the day of hatching was measured from digitized photos using an image analysis system (Scion/SXM). Otoliths length at hatching was also measured from these 50 anadromous fry, from which 5 were excluded due to otolith malformation or loss during removal. No length of resident fish could be taken as they were already hatched when the incubator was first visited in early spring. However, as a hatching mark is visible, otolith length at hatching can be directly measured on resident fry even if they were not observed at hatching. Length of fish and otolith radius at the biological intercept were  $14.66 \pm 0.75$  mm and  $66.46 \pm 7.1$   $\mu$ m respectively (mean  $\pm$  standard deviation). There was no significant difference between migrants and residents in the otolith length at hatching (migrant =  $65.91 \pm 6.78$   $\mu$ m,  $n=45$ , resident  $70.64 \pm 8.72$   $\mu$ m,  $n=6$ , t-test,  $t=-1.56$ ,  $p=0.13$ ). However, even if the BI were different between migrant and resident fish, large differences would be needed to affect our backcalculations: because of the small values involved, backcalculation accuracy is relatively insensitive to normal variation around the intercept (Campana, 1990).

Two assumptions underlie the use of otoliths to backcalculate size at any given age: (1) the deposition of growth rings is periodic, and (2) there exists a proportionality between fish length and otolith length (Sirois *et al.*, 1998). The first assumption was confirmed by a matching of the number of daily increments between hatching and emergence with the age (between 1 and 20 days) of the fry. The second one was verified by regression of fish length on otolith length ( $n= 377$ ,  $R^2=0.8$ , fig. 5). The relationship was different between migrant and resident (migrant,  $n= 204$ , resident,  $n=172$ ; ANCOVA, interaction term,  $F=52.89$ ,  $p<0.001$ ). However, this difference in slope does not cause a bias in our backcalculations as we used the same biological intercept for both forms. By using the BI method, it is the proportionality that is important rather than the slope of the relationship.

### **Statistical analysis**

The backcalculated lengths and growth rates were compared at the beginning of each growing season between migrants and residents of the same cohort with MANOVA or t-test when they were only two groups to compare. Growth distributions were also compared with a Kolmogorov-Smirnov test. A kernel smoothing was used to represent the distributions graphically, where the estimator shows area where the data are most concentrated in the sample, (see Silverman (1986) for more information). There was no difference in growth rate or in length at any age between males and females and hence analyses were performed on pooled sexes. The growth rate was computed by subtracting length at age  $t-1$  subsequently from length at age  $t$ . By doing so, we assumed that the average date at emergence for fish that either migrated or remained resident was approximately the same. Cohorts were analyzed separately due to difference in growth rate between years. Migrant and resident were separated according to four different groups: fish that migrated at the age of 1+ (1+MIG), that stayed at the age of 1+ (1+RES), that migrated at the age of 2+ (2+MIG) and that stayed at the age of 2+ (2+RES). It is important to note that 1+RES include 2+MIG and 2+RES. A total of 288 fish were used in backcalculation analyses. Sex ratios were compared to a 1:1 ratio with

Yates corrected chi-square. Statistical analyses were performed using SYSTAT 8 and STATVIEW 5 and assumptions of parametric tests were verified.

## RESULTS

### Backcalculations

#### Growth rate

##### 1997 Cohort

Fish that migrated out of the stream at age 1+ exhibited significantly greater growth during their first year of life than non migrants (1+MIG vs. 1+RES, tab. 1 and fig. 6). Fish that migrated out at the age of 2+ exhibited the slowest growth rate during the first year, being significantly different from all other groups (2+MIG vs. others, tab.1 and fig.6). Fish that stayed at the age of 2+ did not have a different growth rate during the first year from fish that migrated out at the age of 1+ (2+RES vs. 1+MIG, tab. 1 and fig. 6). Fish that stayed at the age of 2+ were among the faster growers between emergence and age 1. During the second year of life, growth was significantly slower for fish that migrated out at age 2+ those that did not (2+MIG vs. 2+RES, tab.1 and fig.7).

##### 1998 cohort

As for the 1997 cohort, fish that migrated out of the stream at age 1+ exhibited significantly greater growth during their first year of life than non migrants (1+MIG vs. 1+RES, tab. 1 and fig.6). However, they also had a higher growth rate than fish that remained or migrated in year two (2+MIG and 2+RES vs. 1+MIG, tab.1 and fig.6). The first year growth rate was not different between 2+MIG and 2+RES (tab.1 and fig.6), so both groups may then be considered slow-growers, which was not the case in cohort 1997. During the second year, growth rate was significantly slower for fish that migrated out at age 2+ than those that did not (2+MIG vs. 2+RES, tab.1 and fig.7), as observed in the 1997 cohort.

#### Length

Results from backcalculated length are qualitatively the same as the one obtained from growth rate with only one exception (tab. 2 and fig. 8). This qualitative concordance between length at age and growth rate is due to the strong correlation

between those two variables ( $r=0.94$ ), explained by the fact that length at emergence did not differ between migrant and resident for any group of fish (tab.2 and fig. 8). Fish having the fastest growth rate were also the largest fish at age 1 and 2. The only difference observed is that 1+MIG and 2+RES did not differ in length at age 1 for cohort 1998 (tab. 2 and fig. 8), while the growth rate of 2+RES was slower.

### **Sex ratio**

Migrant brook charr left the stream during a short period of time in spring for the three years studied (fig. 9). Fish left the stream at either 1+ or 2+, 1+ forming the majority (Yates corrected chi-square, 1998 and 2000  $p<0.0001$ ; 1999,  $p<0.01$ , tab. 3). Size at migration was bigger for fish that migrate at 2+ than for fish that did so at 1+ (unpaired t-test, cohort 1997, 1+migrant  $91.33\pm9.62$   $n=46$ , 2+migrant  $101.25\pm16.17$   $n=24$ ,  $t=-3.05$ ,  $p=0.003$ ; cohort 1998, 1+migrant  $n=68$   $86.88\pm9.89$ , 2+migrant  $107.04\pm14.67$   $n=68$ ,  $t=-9.01$ ,  $p<0.0001$ ). Data on sex ratio are not available for 1998, so analyses are done on year 1999 and 2000. Sex ratios were not different from 1:1 among migrant in any year or age group (Yates corrected chi-square: 1999 overall,  $\chi^2=0.51$   $p=0.48$ , 1+,  $\chi^2=0.1$   $p=0.75$ , 2+,  $\chi^2=0.25$   $p=0.62$ ; 2000, overall,  $\chi^2=0.07$   $p=0.79$ , 1+,  $\chi^2=3.04$   $p=0.08$ , 2+,  $\chi^2=3.33$   $p=0.07$ ), although marginally significant p values suggest that females were more abundant within the 2+ age class in 2000, and less abundant within the 1+ age class (tab. 3 and fig. 10). Sex ratio was also 1:1 among resident fish for both year and each age class (Yates corrected chi-square: 1999 overall,  $\chi^2=0$   $p=1$ , 1+,  $\chi^2=0.2$   $p=0.65$ , 2+,  $\chi^2=0$   $p=1$ ; 2000, overall,  $\chi^2=0.07$   $p=0.79$ , 1+,  $\chi^2=0.3$   $p=0.58$ , 2+,  $\chi^2=2.83$   $p=0.09$ )(fig. 10). Again, a marginally significant p value suggests that males were more abundant in the 2+ age class in 2000 (fig.10).

## DISCUSSION

Results from the 1998 cohort suggest that fish may be confronted with two decision-making moments. The first decision is taken during the first year of life: if growth rate is fast, a decision is made to migrate and if growth rate is slow, a decision is made to stay an additional year in freshwater. Fish that decided to stay appear to reevaluate their status during the second year of life. During this period, another decision is made to either reside and subsequently mature in freshwater depending on growth rate. This scenario is illustrated by the cohort-specific growth trajectories (fig. 11). The first decision is consistent with the hypotheses of a minimal size for migration. Fast-growers attain the size where costs associated with mortality and osmoregulation are low compared to slow-growers and they thus migrate at a younger age (Svenning *et al.*, 1992; Bohlin *et al.*, 1993; Okland *et al.*, 1993). Furthermore, fast-growers have generally a higher metabolic rate and are constrained by food availability sooner than slow-growers, and should gain by switching earlier to richer feeding opportunities (Metcalf *et al.*, 1990; Jonsson and Jonsson, 1993; Okland *et al.*, 1993; Forseth *et al.*, 1999). The second decision is consistent with the hypothesis that fast-growers gain advantages in fitness by reproducing at an early age (Hutchings, 1993). Slow-growers are now beyond the minimal size for migration and their larger size at migration ensure them of a lower mortality when migrating to sea (Okland *et al.*, 1993). Ricker (1938) formulated a similar 2 step-scenario while studying anadromous and “residual” sockeye salmon in Canada. Fast-growers matured in freshwater, medium growers migrated at 1+ and slow-growers decided upon migration or residency the following year. Among these, the fastest-growing fish remained resident and matured in freshwater whereas the slowest-growing fish migrated at 2+.

However, the results from the 1997 cohort do not support the 1998 scenario. Fish that stayed at the age of 2+ exhibited the same growth rate during the first year of life as fish that migrated out at the age of 1+. 2+ RES were part of the fastest-growing fish rather than part of the slowest growing fish as observed in the 1998 cohort (fig. 11). Results from backcalculated length also support these findings for both cohorts: length at

age 1 is not different between 2+RES and 1+MIG. The question is then why these fish did not migrate at age 1+ upon achieving a size permitting migration to sea.

Could the decision to migrate or stay be taken at another moment than the one we observed? We found no difference in growth rate between emergence and age 1 between 2+RES and 1+MIG, but we know nothing about the growth trajectory during this first year of life. It could be possible that a difference was present in the previous summer or autumn and that decision was taken at that moment, but that this difference was overcome at the beginning of the new growing season. However, this situation is unlikely. Many examples demonstrated that when growth or size difference is present between migrant and resident or between early and late migrant during summer or autumn, this difference still exists at the time of migration the following spring (Metcalf *et al.*, 1990; Thorpe *et al.*, 1992; Bohlin *et al.*, 1993; Bohlin *et al.*, 1996). Another possibility is that the decision may have been taken during the same spring, with fish experiencing good growth recovery stay while others leave. This hypothesis could not be verified as migrant fish were sampled early in spring and growth recovery could not be distinguished at the margin of the otolith. However, this scenario is also unlikely. Maturation in the autumn could be determined in early spring (Thorpe, 1987 and references therein), but no examples of decision taken in the same spring for migration have been found in the literature. The decision to migrate is believed to be taken during the previous autumn in Masu salmon (Skilbrei, 1991) or during the previous summer or autumn in Atlantic salmon (Metcalf *et al.*, 1990; Thorpe *et al.*, 1992; Okland *et al.*, 1993). We believe that if a growth or a size differential was related to the choice of a tactic or another, it should be apparent before the spring of migration.

It is possible that another factor, potentially related to growth, might affect the choice of a tactic or another as metabolic rate, lipid stores and social status (Thorpe, 1987; Metcalf *et al.*, 1989, 1990; Rikardsen and Elliott, 2000). Forseth *et al.* (1999) found that the growth rate *per se* could not explain why some individuals migrated earlier than others, but that their relative energy allocation to growth could. In their study of brown trout, they found that 2+ migrants have higher metabolic costs than 2+ resident



fish and hence experienced a larger drop in their proportional energy allocation to growth between 1+ and 2+, which is why migration is initiated. Furthermore, not only the growth rate, but variation in juvenile growth can also play a role in the decision making process (Rikardsen and Elliott, 2000).

Genetics may be an important factor influencing the decision to migrate. Although resident and anadromous forms of the same species living in sympatry are usually believed to be part of the same genetic population (Hindar *et al.*, 1991; Northcote, 1992), the presence of two genetically distinct populations cannot be totally excluded. A recent study on brook charr in Laval River, Quebec, suggests some degree of reproductive isolation between the two forms (Boula *et al.*, submitted). Even in the presence of a conditional strategy and consequently a single population, genetic variation and inheritance must not be ignored (Dominey, 1984; Hazel *et al.*, 1990) and could have an important influence on governing the decision of which tactic to adopt (Gross and Repka, 1998). “[...] Individuals expressing the same condition-dependent tactics may differ genetically as to the precise conditions which elicit particular tactics” (Dominey, 1984). In other words, two individuals can have two different growth rate thresholds, which are genetically based, beyond which a particular tactic is expressed. Strong genetic factors may have masked environmental factors and explain why we did not observed growth differences as was expected for the 1997 cohort.

It is interesting to note that growth rates were on average better during the first year of life for cohort 1997 than cohort 1998. Might this be responsible for the different results obtained between the two cohorts? In situations where environmental conditions are good, growth rate might not be as important in the decision-making process. The decision to reside or migrate would then be determined randomly, or by inheritance. An interesting avenue to pursue will be to document the relative importance of environmental factors and genetic factors (ex. heritability) according to prevailing environmental conditions.

Overall sex ratio (1+ and 2+ fish together) was not different from equality either among migrant brook charr or among residents. Precocious males in our system are not over-represented and migration occurred before maturation (1 or 2 year versus 3 years respectively). Strand and Heggberget (1994) and Rikardsen *et al.* (1997) also found no bias in sex ratios at downstream migration for anadromous arctic charr in Norway, as did Spidle *et al.* (1998) for Coho salmon. Populations in those systems all have a high degree of anadromy, reflected by the fact that resident mature fish were present in low proportion and that precocious males were not over-represented.

Although sex ratios between age classes were not statistically different from 1:1, data from 2000 suggest that more males migrated at 1+, and more females at 2+, the reverse being true for the fish that remained in freshwater. This difference might express different tactics adopted by different sexes. Such sex-specific tactics are present in many catadromous anguillid eel species, where females migrate from freshwater to saltwater at an older age and at a bigger size than males (Holmgren *et al.*, 1997). This difference in age and size at migration may be related to sex differential benefits to fitness. Eel females gain by leaving freshwater for seawater reproduction at a bigger size, which provides a higher fecundity (Helfman *et al.*, 1987). To attain this bigger size, females thus stay in freshwater for a longer time than males, for whom large body size has little relative effect on fitness (Helfman *et al.*, 1987; Vollestad, 1992). Does delaying migration procure an advantage in fitness to females over males in anadromous brook charr? Evidences from Atlantic salmon suggest an inverse relation with smolt age and sea-age at maturity: fish that smolt at an older age return as younger sea-age salmon (Randall *et al.*, 1986). However, this hypothesis is not unanimous and still needs to be reinforced (Bielak and Power, 1986). It is also suggested that migrating later at a bigger size diminishes the cost of mortality during migration (Bohlin *et al.*, 1993). Whether or not delaying migration is more advantageous for females than males brook charr will be addressed in ongoing studies.

## CONCLUSION GÉNÉRALE

La présente étude visait dans un premier lieu à tester l'hypothèse qu'une différence de croissance est présente chez les jeunes stades de vie entre les formes anadrome et résidante chez l'omble de fontaine, dans le contexte d'une stratégie conditionnelle. Dans un second lieu, cette étude visait à tester l'hypothèse selon laquelle les femelles sont plus abondantes parmi les migrants, tel que suggéré chez plusieurs espèces où la migration partielle est présente.

Nous avons vu que les résultats diffèrent selon la cohorte étudiée quant aux différences dans les taux de croissance. Pour la cohorte 1997, les individus qui resteront en eau douce à l'âge de 2 ans (futurs résidants) ont le même taux de croissance durant leur première année de vie que les individus migrants à 1 an. Quant aux migrants à 2 ans, ils ont toujours les moins bons taux de croissance tant dans leur première année de vie que dans leur deuxième. Pour la cohorte 1998, les individus migrant à 1 an ont un meilleur taux de croissance durant leur première année de vie que les résidants. Parmi les individus à croissance lente, ceux qui l'année suivante auront un bon taux de croissance resteront en eau douce, tandis que ceux ayant un taux de croissance plus lent migreront. Ces deux scénarios sont présentés graphiquement à travers les trajectoires de croissance (fig. 11).

Le scénario en vigueur pour la cohorte 1998 s'explique bien en ayant recourt aux hypothèses présentées dans la littérature, exposées dans l'introduction. Ce scénario laisse entrevoir 2 moments de décision, où les poissons réévaluent leur statut. La première décision serait celle de la migration, où les individus ayant un bon taux de croissance durant la première année de vie migrent, tandis que les individus à croissance plus lente ne migrent pas. Les individus à croissance rapide ont probablement atteint une taille minimale requise pour la migration, taille où les taux de mortalité et les coûts associés à l'osmorégulation sont diminués (Bohlin *et al.*, 1993; Okland *et al.*, 1993). Les individus n'ayant pas atteint cette taille restent une année de plus en eau douce et sont confrontés à une autre décision l'année suivante: la résidence. À ce moment, l'inverse se produit: les

individus à croissance rapide restent et par conséquent mûrissent en eau douce, tandis que les individus à croissance lente, ayant maintenant atteint la taille minimale pour la migration, migrent. Il y a donc présence de deux décisions opposées, effectuées à deux moments différents où l'individu réévalue son statut.

Par contre, le scénario obtenu pour la cohorte 1997 ne supporte pas l'idée de deux moments de décisions opposées. Les individus qui resteront en eau douce toute leur vie ont un taux de croissance semblable durant leur première année de vie aux individus qui ont migré à 1 an. Les futurs résidants ne font donc plus parti des individus à croissance lente comme en 1998, mais bien des individus à croissance rapide. De plus, les résultats concernant les longueurs à l'âge pour les deux cohortes vont aussi dans ce sens: aucune différence entre la longueur des migrants à 1 an et celle des futurs résidants n'a été trouvée. L'hypothèse de taille minimale à la migration tient-elle toujours? Pourquoi des individus ayant le même taux de croissance et la même taille à 1 an décident-ils de rester alors que d'autres quittent?

Une première explication tout à fait plausible est l'existence d'autres facteurs que la croissance qui expliqueraient le choix d'une tactique ou l'autre. Tel que discuté plus haut, les taux métaboliques, le statut social et les variations dans le taux de croissance semblent aussi jouer un rôle dans le choix des tactiques alternatives chez les salmonidés (Metcalf *et al.*, 1990). Ces facteurs sont reliés à la croissance, mais ne sont pas nécessairement reflétés comme tels dans le taux de croissance. Un problème considérable dans le cas des stratégies conditionnelles est justement le fait qu'on ne sait jamais avec certitude si la ou les variables adéquates, celles sur lesquelles l'individu base son choix, ont été mesurées. Nous nous devons donc d'être très prudents avant d'affirmer qu'une stratégie conditionnelle est absente, ou du moins mettre en évidence que ce résultat n'est valable que pour la variable étudiée.

Une deuxième explication est celle où le choix pourrait se faire à un autre moment que celui étudié, moment où une différence de croissance entre les deux formes était présente. Nous avons vu dans la discussion que cette possibilité était très peu probable.

Nous croyons que si une différence dans les taux de croissance était responsable du choix d'une tactique ou d'une autre, cette différence serait présente avant le printemps de la migration et toujours visible à ce moment.

Une autre explication est possible et non négligeable. Bien sûr, le contexte de la stratégie conditionnelle implique une seule population génétique, où chaque individu a la possibilité de devenir anadrome ou résidant (Gross, 1996). Dans cette étude, nous avons supposé que ceci était le cas, quoique aucune étude connue à ce jour ne s'est penchée sérieusement sur cette question chez l'omble de fontaine. Exception faite, une étude récente sur l'omble de fontaine de la rivière Laval, au Québec, suggère un certain degré d'isolation reproductive entre les deux formes (Boula *et al.*, soumis). Les données génétiques ne sont pas encore disponibles pour notre système, il est donc possible que des différences génétiques soient à l'origine des deux formes de vie, et que le contexte de la stratégie conditionnelle ne soit pas applicable.

On pourrait facilement imaginer un scénario en présence de deux populations génétiquement distinctes (ou d'un polymorphisme génétique) où le taux de croissance n'a un rôle à jouer que pour les individus de "génotype" anadrome. Parmi ces individus, ceux ayant un bon taux de croissance dans la première année de vie migreraient à un an, les autres reportant la migration à l'année suivante. Au bout de la ligne, tous les individus anadromes finiraient par migrer, mais à des âges différents selon leur taux de croissance. Ce scénario est très fréquent dans la littérature et rejoint les hypothèses de taille minimale et de contrainte énergétique expliquées plus haut (Bohlin *et al.*, 1993; Forseth *et al.*, 1999). Les individus de "génotypes" résidants, quant à eux, resteraient en eau douce peu importe leur taux de croissance, étant "programmés" génétiquement pour être résidants. Les trajectoires de croissance de la figure 11 sont reprises à la figure 12 pour démontrer ce scénario. Ceci pourrait potentiellement expliquer les différences observées dans les taux de croissance entre les 2 cohortes.

Un autre scénario impliquerait des différences entre l'importance relative des facteurs environnementaux et génétiques selon les conditions environnementales. Sans

être en présence de deux populations génétiquement distinctes, l'héritabilité peut jouer un rôle important. Les taux de croissance sont en moyenne meilleurs durant la première année de vie pour la cohorte 1997 que pour la cohorte 1998. Est-il possible que lorsque les conditions environnementales sont favorables, les taux de croissance ne soient plus si importants dans le choix d'une tactique ou l'autre? La stratégie conditionnelle ne serait donc plus applicable. Devenir anadrome ou résidant pourrait être déterminé dans ce cas aléatoirement, ou par l'héritage des parents. La figure 13 met en relation le contexte théorique de la stratégie conditionnelle avec cette possibilité, qui expliquerait les différences entre les deux cohortes. L'importance des facteurs génétiques et environnementaux dans le déterminisme des phénotypes chez les poissons varie entre les espèces, mais aussi à l'intérieur des populations (Skúlason et Smith, 1995), et donc probablement aussi selon les conditions environnementales.

À la lumière de ces résultats, nous ne pouvons pas affirmer qu'une stratégie conditionnelle basée sur la croissance est présente dans notre système. La croissance semble avoir un rôle jouer et il apparaît clair que les individus ayant les moins bons taux de croissance durant la première et deuxième année de vie migrent à l'âge de 2 ans. Par contre, les différences de croissance et de taille à l'âge ne sont pas aussi claires entre les individus qui migrent à un an et les futurs résidant (ceux qui resteront résidants à 2 ans). Il serait important dans un premier lieu de savoir si nous avons à faire à deux populations génétiquement distinctes ou non. Si non, d'autres facteurs reliés au budget énergétique ainsi qu'une héritabilité de la tactique non-négligeable pourraient expliquer le choix d'adopter une ou l'autre des tactiques.

Chez plusieurs espèces où la migration partielle est présente, on retrouve souvent une plus grande proportion de femelles parmi les individus migrants. Comme présenté dans l'introduction, ce déséquilibre est causé par le plus grand avantage en fécondité qu'ont les femelles à devenir plus grosses et aussi par le fait que les mâles mûrent souvent avant la migration (voir revue dans Jonsson et Jonsson, 1993). Nous n'avons trouvé aucun biais significatif dans le sexe ratio tant chez les migrants que les résidants. L'âge où 50% de la population est mature est de 3 ans, chez les mâles comme chez les

femelles, et la migration a lieu à 1 ou 2 ans. Les mâles maturant en eau douce avant la migration ne sont donc pas sur-représentés dans notre système.

Les résultats suggèrent par contre un biais dans les sexes ratios selon l'âge à la dévalaison, surtout en 2000. Cette observation est aussi valable chez les migrants provenant de l'ensemble de la rivière et non seulement du ruisseau Morin (données non publiées). Les mâles semblent migrer en plus grande proportion à 1 an, et les femelles à 2 ans. Quoi qu'il en soit, une étude parallèle au sein du plus grand projet truite de mer adressera la possibilité de stratégies spécifiques au sexe (Sophie Lenormand, comm.pers.) et examinera entre autres si reporter la migration à 2 ans est plus avantageux chez les femelles que les mâles.

Cette étude est un pas de plus vers la compréhension de l'évolution des cycles vitaux chez les poissons. L'omble de fontaine représente un excellent modèle d'étude et peu d'informations sont connues à ce jour sur ses formes anadromes et résidentes ainsi que sur les différences qui peuvent exister entre elles. En examinant la croissance comme variable environnementale potentielle sur laquelle les individus choisissent leur tactique de vie, il nous est apparu clair que des études de ce genre dans le futur gagneraient à combiner les effets génétiques et environnementaux dans le processus de décision. Ceci n'est certes pas une tâche facile, mais l'actuel développement d'outils moléculaires de plus en plus performants pourrait certainement donner un coup de main.

## REFERENCES

- Balon, E. K. 1983. Epigenic mechanisms : reflections on evolutionary process. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, **40** :2045-2058.
- Berthold, P. 1991. Genetic control of migratory behaviour in birds. *TREE* **6**:254-257.
- Bielak, A. T., and Power, G. 1986. Independence of sea age and river age in Atlantic Salmon (*Salmo salar*) from Quebec North Shore rivers, p.70-78. *In*. D. J. Meerburg [ed.] Salmonid age at maturity. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* **89**.
- Bohlin, T., Dellefors, C., and Faremo, U. 1993. Optimal time and size for smolt migration in wild sea trout (*Salmo trutta*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**:224-232.
- Bohlin, T., Dellefors, C., and Faremo, U. 1996. Date of smolt migration depends on body-size but not on age in wild sea-run brown trout. *J. Fish. Biol.* **49**:157-164.
- Campana, S. E. 1990. How reliable are growth back-calculation based on otoliths? *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**:2219-2227.
- Castonguay, M., and Fitzgerald, G. J. 1982. Life history movements of anadromous brook charr, *Salvelinus fontinalis*, in the St-Jean River, Gaspé, Québec. *Can. J. Zool.* **60**:3084-3091.
- Dominey, W. J. 1984. Alternative mating tactics and evolutionarily stable strategies. *Am. Zool.* **24**:385-396.
- Doyon, J.-F., Hudon, C., Morin, R., and Whoriskey, J. 1991. Bénéfices à court terme des mouvements anadromes saisonniers pour une population d'omble de fontaine (*Salvelinus fontinalis*) du Nouveau Québec. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **48**:2212-2222.
- Dutil, J. D., and Power, G. 1980. Coastal populations of brook trout, *Salvelinus fontinalis*, in Lac Guillaume-Delisle (Richmond Gulf) Québec. *Can. J. Zool.* **58**:1828-1835.
- Elliot J. M., 1989. The natural regulation of numbers and growth in contrasting populations of brown trout, *Salmo trutta* in two Lake District streams. *Freshw. Biol.* **21** : 7-19.
- Fleming, I. A. 1996. Reproductive strategies of Atlantic salmon: ecology and evolution. *Rev. in Fish Biol. and Fish.* **6**:379-416.



- Footo, C. J., Wood, C. C., and Withler, R. E. 1989. Biochemical genetic comparison of Sockeye Salmon and Kokanee, the anadromous and nonanadromous forms of *Oncorhynchus nerka*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**:149-158.
- Forseth, T., Nasje, T. F., Jonsson, B., and Harsaker, K. 1999. Juvenile migration in brown trout: a consequence of energetic state. *J. of Anim. Ecol.* **68**:783-793.
- Gross, M. R. 1985. Disruptive selection for alternative life histories in salmon. *Nature* **313**: 47-48.
- Gross, M. R. 1987. Evolution of diadromy in fishes, *Am. Fish. Soc. Symp.* **1** :14-25.
- Gross, M. R. 1996. Alternative reproductive strategies and tactics: diversity within sexes. *TREE* **11**:92-98.
- Gross, R. M., and Repka, J. 1998. Stability with inheritance in the conditional strategy. *J. Theor. Biol.* **192**:445-453.
- Hazel, W., Smock, R., and Johnsson, M. D. 1990. A polygenic model for the evolution and maintenance of conditional strategies. *Proc. Roy. Soc. Sci.* **242**:181-188.
- Helfman, G. S., Facey, D. E., Hales, S. J., and Bozeman, E. L. J. 1987. Reproductive ecology of the American eel. *Am. Fish. Soc.* **1**:42-56.
- Hindar, K., and Jonsson, B. 1993. Ecological polymorphism in Arctic charr. *Biol. J. Linn. Soc.* **48**:63-74.
- Hindar, K., Jonsson, K., Rymon, N., and Stahl, S. 1991. Genetic relationships among landlocked, resident, and anadromous brown trout, *Salmo trutta* L. *Heredity* **66**:83-91.
- Holmgren, K., Wickstroem, H., and Clevestam, P. 1997. Sex-related growth of European eel, *Anguilla anguilla*, with focus on median silver eel age. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**:2775-2781.
- Holtby, L. B., and Healy, M. C. 1990. Sex-specific life-history tactic and risk-taking in coho salmon. *Ecology* **71**:678-690.
- Hori, M. 1993. Frequency-dependent natural selection in the handedness of scale-eating cichlid fish. *Science* **260**:216-219.
- Hutchings, J. A. 1993. Adaptive life histories effected by age-specific survival and growth rate. *Ecology* **74**:673-684.

- Hutchings, J. A. 1996. Adaptive phenotypic plasticity in brook trout, *Salvelinus fontinalis*, life histories. *Écoscience* **3**:25-32.
- Hutchings, J. A., and Myers, R. A. 1988. Mating success of alternative maturation phenotypes in male Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Oecologia* **75**:169-174.
- Hutchings, J. A., and Myers, R. A. 1994. The evolution of alternative mating strategies in variable environments. *Evol. Ecol.* **8**:256-268.
- Jonsson, B. 1982. Diadromous and resident trout *Salmo trutta*: is their difference due to genetics? *Oikos* **38**:297-300.
- Jonsson, B. 1985. Life history patterns of freshwater resident and sea-run migrant brown trout in Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* **114**:182-194.
- Jonsson, B., and Jonsson, N. 1993. Partial migration: niche shift versus sexual maturation in fishes. *Rev. in Fish Biol. and Fish.* **3**:348-365.
- Kristoffersen, K., Halvorsen, M., and Jorgensen, L. 1994. Influence of parr growth, lake morphology and freshwater parasites on the degree of anadromy in different populations of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) in northern Norway. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **51**:1229-1246.
- Lank, D. B., Smith, C. M., Hanotte, O., Burke, T., and Cooke, F. 1995. Genetic polymorphism for alternative mating behaviour in lekking male ruff *Philomachus pugnax*. *Nature* **378**:59-62.
- Lesueur, C. 1993. Rapport de l'association de la Rivière Ste-Marguerite au Min. de Loisir, Chasse et Pêche. 33pp.
- McCormick, S. D., Naiman, R. J., and Montgomery, E. T. 1985. Physiological smolt characteristics of anadromous and non-anadromous brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **42**:529-538.
- McPhail, J. D. 1983. Ecology and evolution of sympatric sticklebacks (*Gasterosteus*): morphological and genetic evidence for a species pair in Enos Lake, British Columbia. *Can. J. Zool.* **62**:1402-1408.
- Metcalf, N. B., Huntingford, F. A., Graham, W. D., and Thorpe, J. E. 1989. Early social status and the development of life-history strategies in Atlantic salmon. *Proc. Roy. Soc. Lond. Ser B.* **236**(2):7-19.

- Metcalf, N., B., Huntingford, F., A., Thorpe, J., E., and Adams, C. E. 1990. The effects of social status on life-history variation in juvenile salmon. *Can. J. Zool.* **68**:2630-2636.
- Montgomery, W. L., McCormick S. D., Naiman R. J., Whoriskey F. G., and Black G. A. 1990. Anadromous behavior of brook charr (*Salvelinus fontinalis*) on the Moisie River, Quebec. *Pol. Arch. Hydrobiol.* **37** : 43-61.
- Morita, K., and Takashima, Y. 1998. Effect of female size on fecundity and egg size in white-spotted charr: comparison between sea-run and resident forms. *J. Fish. Biol.* **53**:1140-1142.
- Naiman, R. J., McCormick, S. D., Montgomery, L. W., and Morin, F. 1987. Anadromous brook charr, *Salvelinus fontinalis*: Opportunities and constraints for population enhancement. *Marine Fisheries Review* **49**:1-13.
- Nordeng, H. 1983. Solution to the 'Char Problem' based on Arctic char (*Salvelinus alpinus*) in Norway. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**:1372-1387.
- Northcote, T. G. 1981. Juvenile current response, growth and maturity of above and below waterfall stocks of rainbow trout, *Salmo gairdneri*. *J. Fish Biol.* **18** :741-751.
- Northcote, T. G., and Kelso, B. W. 1981. Differential response to water current by two homozygous LDH phenotypes of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **38** : 348-352.
- Northcote, T. G. 1992. Migration and residency in streams salmonids-some ecological considerations and evolutionary consequences. *Nord. J. Fresh. Res.* **67**:5-17.
- Okland, F., Jonsson, B., Jensen, A., J., and Hansen, L. P. 1993. Is there a threshold size regulating seaward migration of brown trout and Atlantic salmon? *J. Fish. Biol.* **42**:541-550.
- Power, G. 1980. The brook charr, *Salvelinus fontinalis*. pp.141-203 *In*. E.K. Balon [ed.]. *Charr: Fishes of the genus fontinalis*. The Hague, Netherlands.
- Radwan, J. 1995. Male morph determination in two species of acarid mites. *Heredity* **74**:669-673.
- Randall, R. G., Thorpe, J. E., Gibson, R. J., and Reddin, D. G. 1986. Biological factors affecting age at maturity in Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Can. Spec. Pub. Fish. Aquat. Scien.* **89**:90-96.

- Ricker, W. E. 1938. "Residuals" and kokanee salmon in Cultus Lake. J. Fish. Res. Bd. Can. **4**:192-218.
- Rikardsen, A. H., and Elliott, J. M. 2000. Variations in juvenile growth, energy allocation and life-history strategies of two populations of Arctic charr in north Norway. J. Fish. Biol. **56**:328-346.
- Rikardsen, A. H., Svenning, M.-A., and Klemetsen, A. 1997. The relationship between anadromy, sex ratio and parr growth of Arctic charr in a lake in north Norway. J. Fish. Biol. **51**:447-461.
- Roff, D. A. 1984. The evolution of life history parameters in teleosts. Can. J. Fish. Aquat. Sci. **41**:989-1000.
- Ryan, M. J., Pease, C. M., and Morris, M. R. 1992. A genetic polymorphism in the swordtail *Xiphophorus nigrensis*: testing the prediction of equal fitnesses. Am. Nat. **139**:21-31.
- Saunders, R. L., Henderson, E. B. and Glebe, B. D. 1982. Precocious sexual maturation and smoltification in male Atlantic salmon and subsequent survival and growth in sea cages. Aquaculture **45** : 55-66.
- Shuster, S. M., and Wade, M. J. 1991. Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod. Nature **350**:608-610.
- Silverman, B. W. 1986. Density estimation for statistics and data analysis. London. Chapman and Hall.
- Sirois P., Lecomte F., and Dodson J. J. 1998. An otolith-based back-calculation method to account for time-varying growth rate in rainbow smelt larvae (*Osmerus mordax*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. **55**: 2662-2671.
- Skaala, O. and Naevdal, G. 1989. Genetic differentiation between freshwater resident and anadromous brown trout, *Salmo trutta*, within watercourse. J. Fish Biol. **34** : 597-605.
- Skilbrei, O. Y. 1991. Importance of threshold length and photoperiod for the development of bimodal length-frequency distribution in Atlantic Salmon (*Salmo salar*). Can. J. Fish. Aquat. Sci. **48**:2163-2172.

- Skulason, S., Noakes, D. L. G., and Snorrason, S. S. 1989. Ontogeny of trophic morphology in four sympatric morphs of arctic charr *Salvelinus alpinus* in Thingvallavatn, Iceland. *Biol. J. Linn. Soc.* **38**:281-301.
- Skulason, S., and Smith, T. B. 1995. Resources polymorphism in vertebrates. *TREE* **10**:366-370.
- Skulason, S., Snorrason, S. S., and Noakes, D. L. G. 1993. Genetically based differences in foraging behaviour among sympatric morphs of arctic charr (Pisces: Salmonidae). *Anim. Behav.* **45**:1179-1192.
- Smith, M. W., and Saunders, J. W. 1958. Movements of brook trout, *Salvelinus fontinalis* (Mitchill), between and within fresh and salt water. *J. Fish. Res. Bd. Can.* **15**:1403-1449.
- Smith, T. B. 1993. Disruptive selection and the genetic basis of bill size polymorphism in the African finch *Pyrenestes*. *Nature* **363**:618-620.
- Spidle, A. P., Quinn, T. P., and Bentzel, P. 1998. Sex-biased survival and growth in a population of coho salmon. *J. Fish. Biol.* **52**:907-915.
- Strand, R., and Heggberget, T. G. 1994. Growth and sex distribution in an anadromous population of Arctic charr in northern Norway. *Trans. Am. Fish. Soc.* **123**:377-384.
- Svedang, H. 1990. Genetic basis of life-history variation of dwarf and normal Arctic charr, *Salvelinus alpinus* (L.), in Strora Rosjon, central Sweden. *J. Fish. Biol.* **36**:917-932.
- Svenning, M.-A., Smith-Nilsen, A., and Jobling, M. 1992. Sea water migration of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.)-Correlation between freshwater growth and seaward migration, based on back-calculation from otoliths. *Nord. J. Fresh. Res.* **67**:18-26.
- Thompson, C. W., Moore, I. T., and Moore, M. C. 1993. Social, environmental and genetic factors in the ontogeny of phenotypic differentiation in a lizard with alternative reproductive strategies. *Behav. Ecol.* **33**:137-146.
- Thorpe, 1986. Age at first maturity in Atlantic salmon, *Salmo salar* L.: freshwater period influence and conflicts with smolting. *Can. Spec. Pub. Fish. Aquat. Sci.* **89**:7-14.
- Thorpe, J. E. 1987. Smolting versus residency: developmental conflict in salmonids. *Am. Fish. Soc.* **1**:244-252.

- Thorpe, J. E., Metcalfe, N. B., and Huntingford, F. A. 1992. Behavioural influences on life-history variation in juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar*. *Env. Biol. Fish.* **33**:331-340.
- Thorpe, J. E., Morgan, R. I. G., Talbot, C., and Miles, M. S. 1983. Inheritance of developmental rates in Atlantic salmon, *Salmo salar* L. *Aquaculture* **33**:119-128.
- Todd, T. N., Smith, G. R., and Cable, L. E. 1981. Environmental and genetic contributions to morphological differentiation in Ciscoes (Coregoninae) of the Great lakes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **38**:59-67.
- Via, S., and Lande, R. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution* **39**:505-522.
- Vollestad, L. A. 1992. Geographic variation in age and length at metamorphosis of maturing European eel: environmental effects and phenotypic plasticity. *Ecology* **61**:41-48.
- Wilder, D. G. 1952. A comparative study of anadromous and freshwater populations of brook trout (*Salvelinus fontinalis* Mitchell). *J. Fish. Res. Bd. Can.* **9**:169-203.
- Wood, C. C., and Foote, C. J. 1990. Genetic differences in the early development and growth of sympatric sockeye salmon and kokanee (*Oncorhynchus nerka*), and their hybrids. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **47**:2250-2260.
- Zimmerer, E. J., and Kallman, K. D. 1989. Genetic basis for alternative reproductive tactics in the Pygmy swordtail, *Xiphophorus nigrensis*. *Evolution* **43**:1298-1307.

**ANNEXE**

<b>Cohort 1997</b>		
Groups	Growth rate (mm/year)	
	First year	Second year
1+MIG	57.30±7.90 (40) <sup>a</sup>	
1+RES	50.05±13.44 (67) <sup>b</sup>	
2+MIG	37.76±8.36 (22) <sup>c</sup>	31.34±7.32 (22) <sup>a</sup>
2+RES	53.88±11.90 (21) <sup>a,b</sup>	40.36±7.64 (22) <sup>b</sup>
<b>Cohort 1998</b>		
1+MIG	53.35±9.30 (66) <sup>a</sup>	
1+RES	46.58±11.07 (115) <sup>b</sup>	
2+MIG	41.54±8.43 (59) <sup>c</sup>	32.67±6.77(62) <sup>a</sup>
2+RES	44.71±9.00 (15) <sup>b,c</sup>	37.6±7.49(17) <sup>b</sup>

Table 1. Growth rate (mm/year, mean±SD) during first (between emergence and age 1) and second (between age 1 and age 2) year of life of 1+ and 2+ migrant and resident brook charr for cohorts 1997 and 1998. Numbers of fish used are in parentheses. Different letters mean significant difference within each year at p level of 0.05.



<b>Cohort 1997</b>			
Groups	Length (mm)		
	Emergence	Age 1	Age 2
1+MIG	31.79±3.16 (40) <sup>a</sup>	88.54±9.13 (43) <sup>a</sup>	
1+RES	32.03±4.63 (67) <sup>a</sup>	82.18±14.27 (70) <sup>b</sup>	
2+MIG	31.32±5.37 (22) <sup>a</sup>	60.07±9.91 (22) <sup>c</sup>	100.42±16.78 (22) <sup>a</sup>
2+RES	33.84±3.51 (21) <sup>a</sup>	87.68±12.56 (22) <sup>a,b</sup>	128.04±18.76 (22) <sup>b</sup>
<b>Cohort 1998</b>			
1+MIG	30.85±3.21 (66) <sup>a</sup>	84.2±10.95 (66) <sup>a</sup>	
1+RES	32.04±5.3 (116) <sup>a</sup>	79.42±13.19 (123) <sup>b</sup>	
2+MIG	31.73±4.96 (59) <sup>a</sup>	73.67±10.84 (62) <sup>c</sup>	106.34±14.65 (62) <sup>a</sup>
2+RES	31.12±3.94 (15) <sup>a</sup>	78.25±12.04 (17) <sup>a,b,c</sup>	115.85±17.93 (17) <sup>b</sup>

Table 2. Length (mm) at emergence, at age 1 and at age 2 of 1+ and 2+ migrant and resident brook charr for cohorts 1997 and 1998. Numbers of fish used are in parentheses. Different letters mean significant difference within each age at p level of 0.05.

Year	Overall			Age 1			Age 2		
	n	Length (mm)	F:M	n	Length (mm)	F:M	n	Length (mm)	F:M
1998	209	96.81±16.40		46	91.33±9.62		6	91.33±13.52	
1999	468	94.74±20.39	35:25	68	86.88±9.89	24:19	24	101.25±16.17	11:6
2000	1221	92.04±20.34	88:95	148	80.43±11.38	45:75	68	107.04±14.67	42:20

Table 3. Total numbers (n), length (mean±SD), and number of females and males (F:M) brook charr of each age group of downstream migrating fish caught in May and June. Aged fish represent the subsample used for analysis.

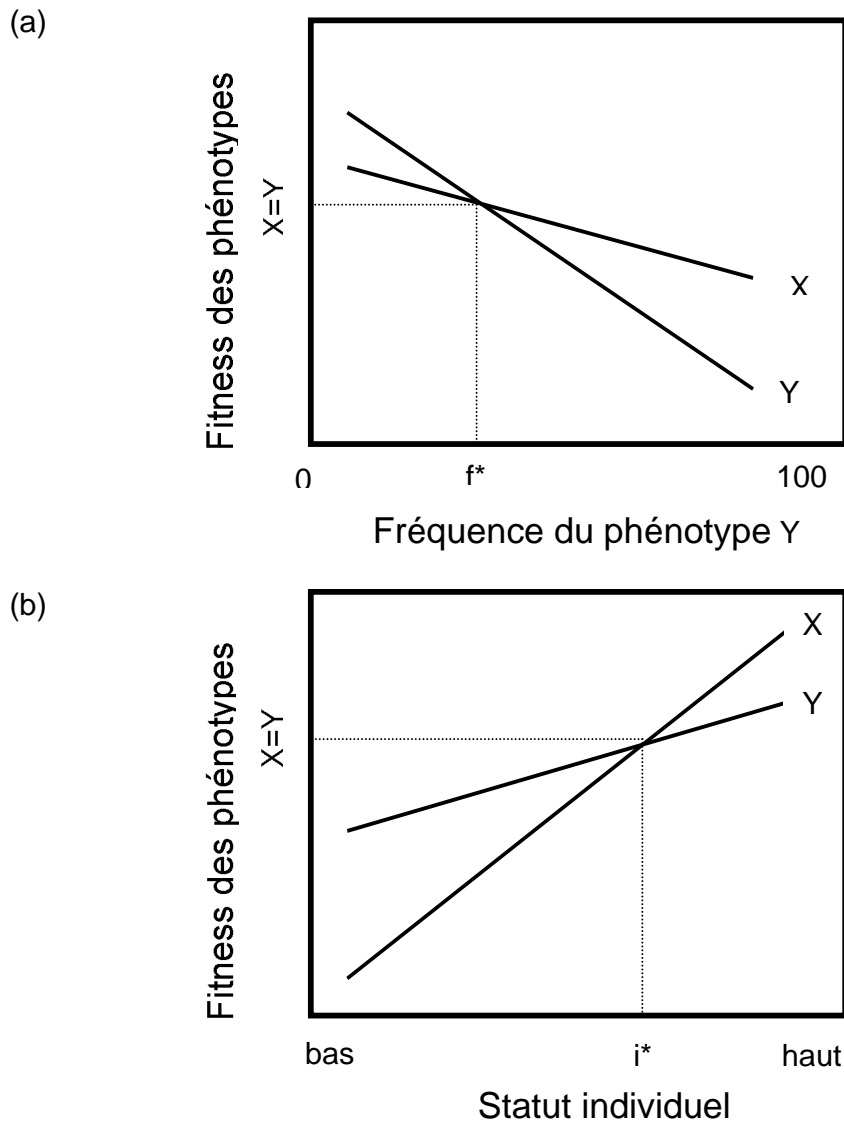


Figure 1. (a) Sélection dépendante de la fréquence et (b) du statut dans le contexte d'une stratégie conditionnelle. En (a), quand la fréquence du phénotype Y est faible, son fitness est supérieur à celui du phénotype X et sa fréquence augmente conséquemment dans la population. Par contre, quand la fréquence de Y est grande, son fitness est inférieur et sa fréquence diminue. À une fréquence intermédiaire ( $f^*$ ) les fitness des deux phénotypes sont égaux. En (b), le fitness de chacun des phénotypes dépend du statut de l'individu. Au point d'intersection ( $i^*$ ), les fitness sont égaux. En haut de ce point, les individus de haut statut vont atteindre un plus grand fitness à travers le phénotype X et les individus de bas statut à travers le phénotype Y. *Modifié de Gross, 1996.*

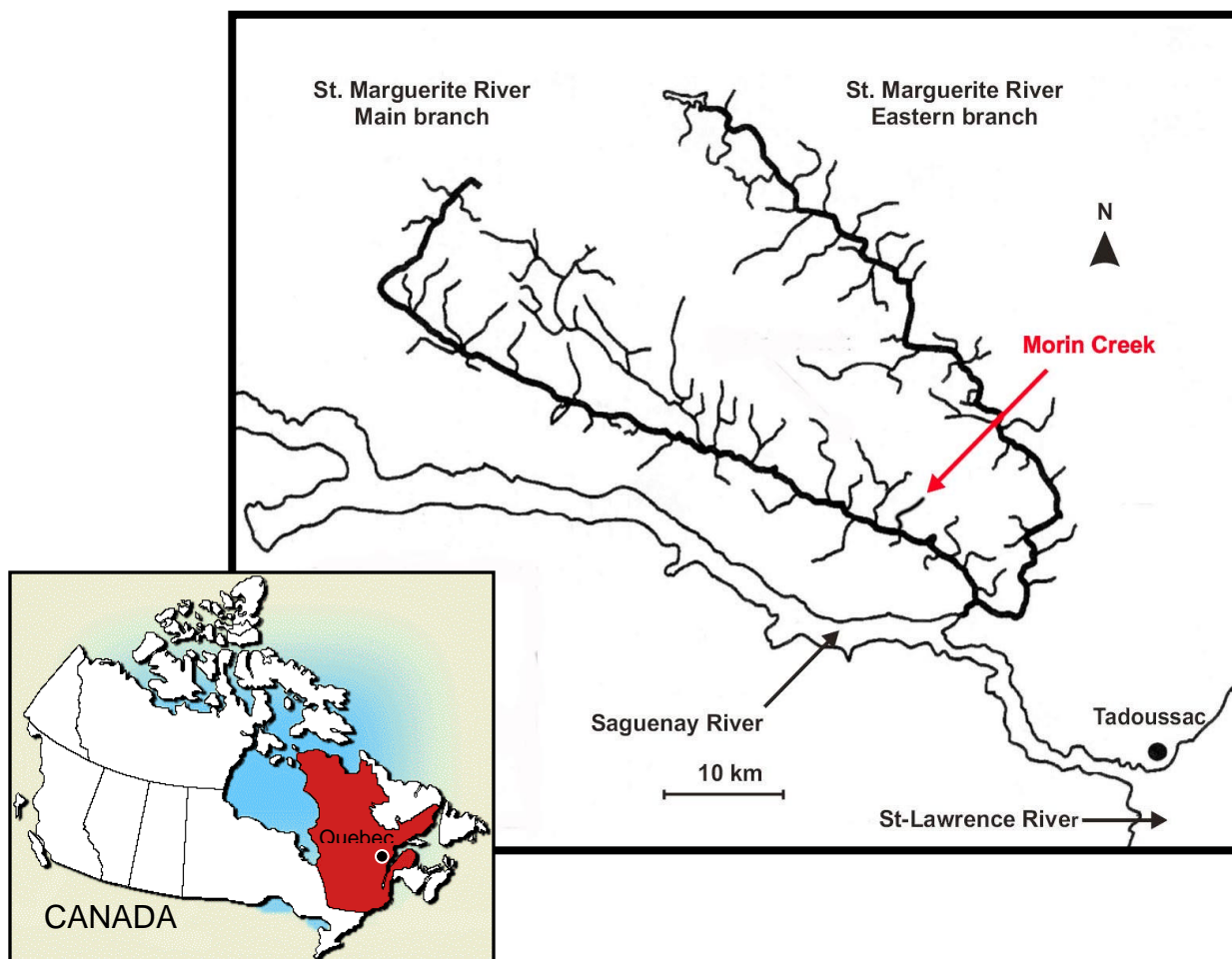


Figure 2. Location of Morin creek, on the Ste-Marguerite river, Quebec, Canada.



Figure 3. Downstream migration trap on Morin creek.

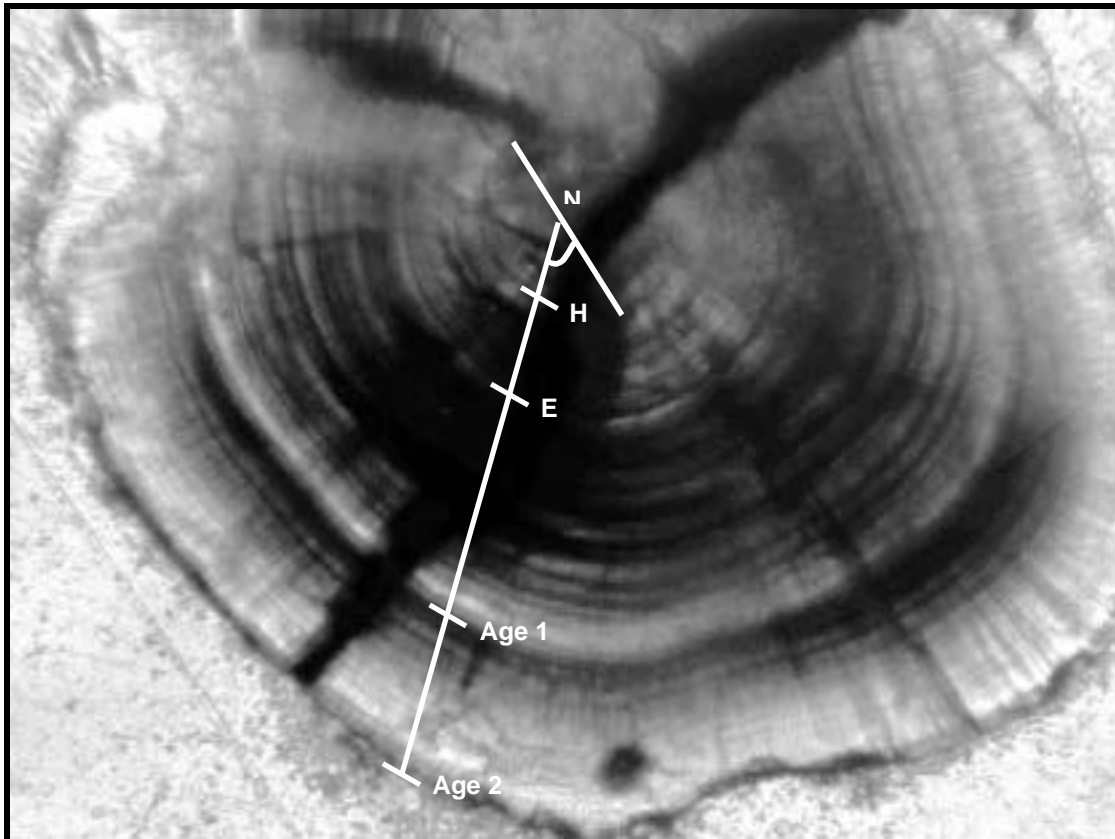


Figure 4. Sagittal otolith of aged 2 brook charr. Lengths were measured from the nucleus along an axis forming a 45 degree angle with a line crossing the core vertically. N=nucleus, H= hatch mark, E= emergence mark (beginning of the first growing season), Age 1 (beginning of the second growing season), Age 2 (beginning of the third growing season).

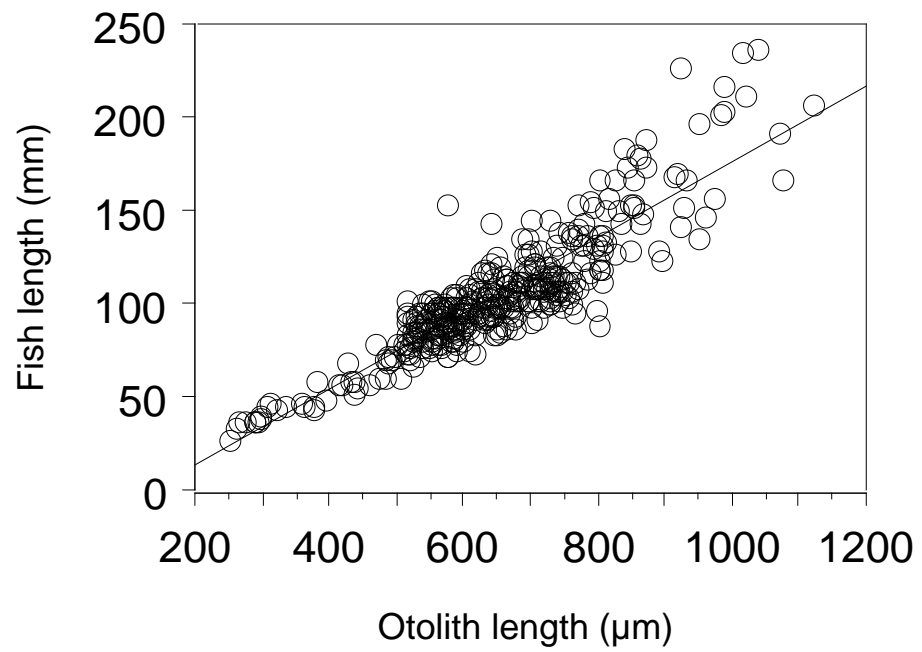


Figure 5. Relationship between fish length and otolith length.  $n=377$ ,  $y=-27.849+0.204x$ ;  $R^2=0.802$ .

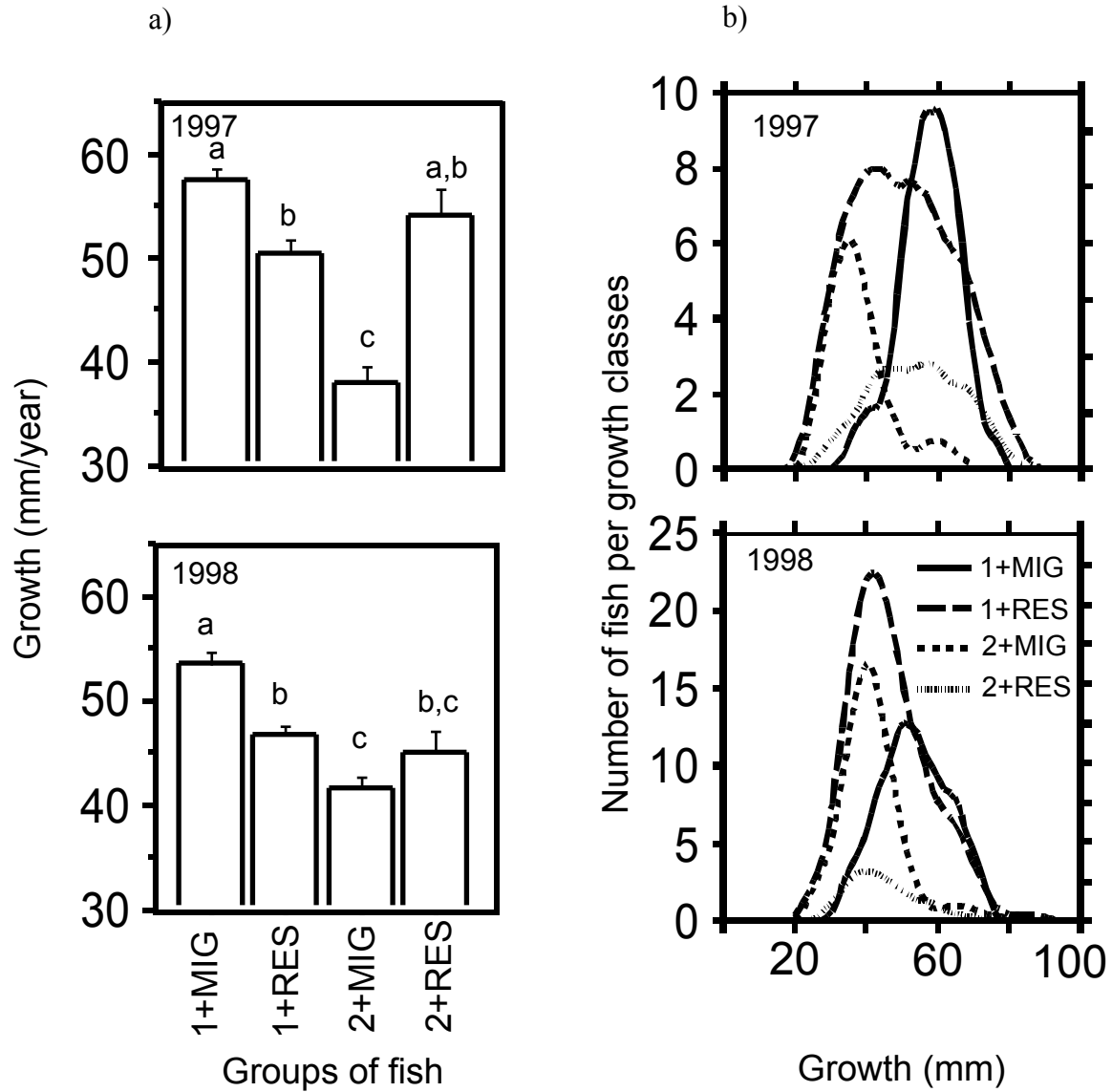


Figure 6. a) Mean growth rate (mm/year) during the first year of life (between emergence and age 1) for the different groups of brook charr from cohort 1997 and 1998 and (b) corresponding growth distributions. Different letters mean significant difference within each cohort at a p level of 0.05. Those differences also hold for growth rate distributions (Kolmogorov-Smirnoff test). Bars on (a) represent standard error.



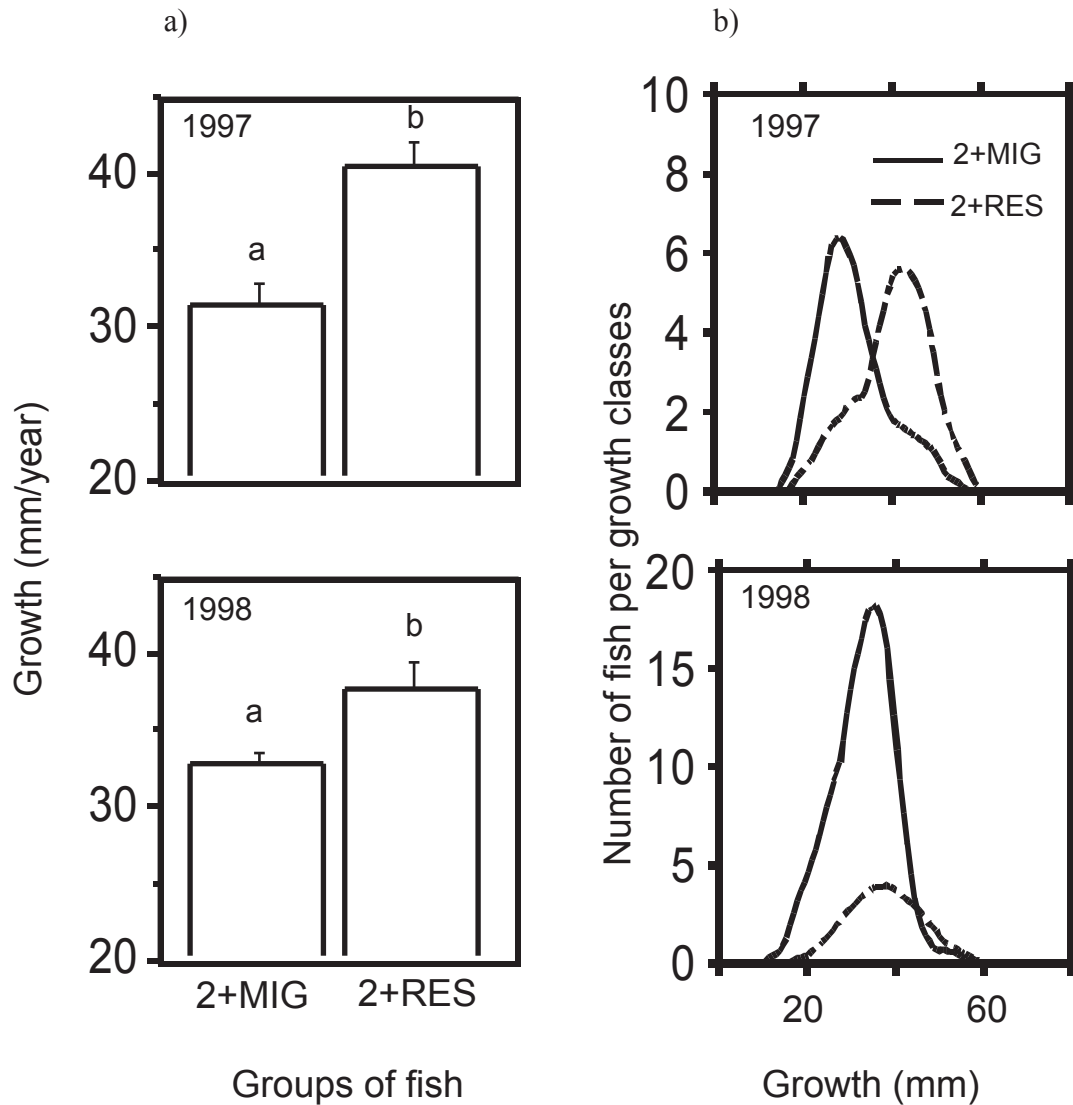


Figure 7. (a) Mean growth rate (mm/year) during second year of life (between age 1 and age 2) for the different groups of brook charr from cohort 1997 and 1998 and (b) corresponding growth distributions. Different letters mean significant difference within each cohort at a  $p$  level of 0.05. Those differences also hold for distributions (Kolmogorov-Smirnoff test). Bars on (a) represent standard error.

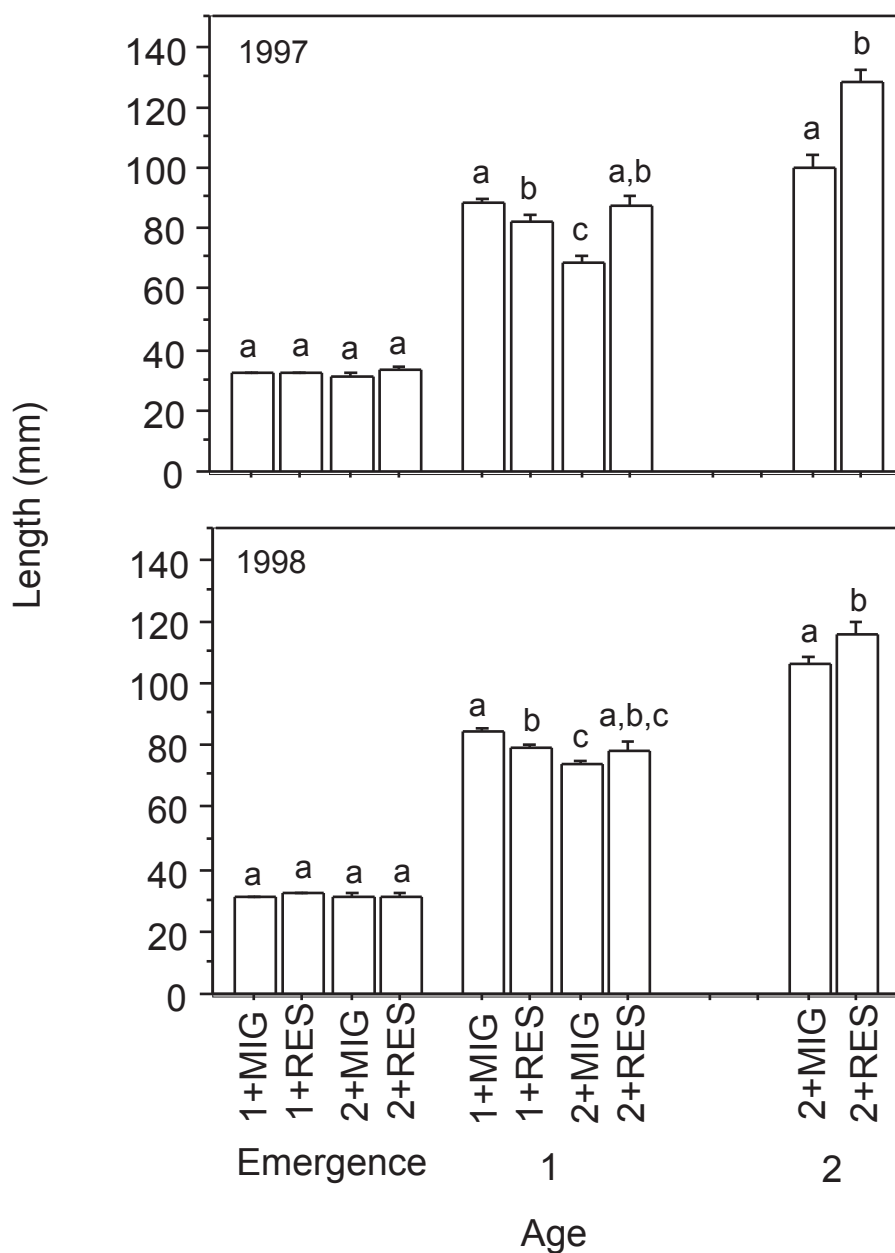


Figure 8. Length (mm) at emergence, at age 1 and at age 2 for the different groups of brook charr from cohort 1997 and 1998. Different letter mean significant difference within each year at a p level of 0.05.

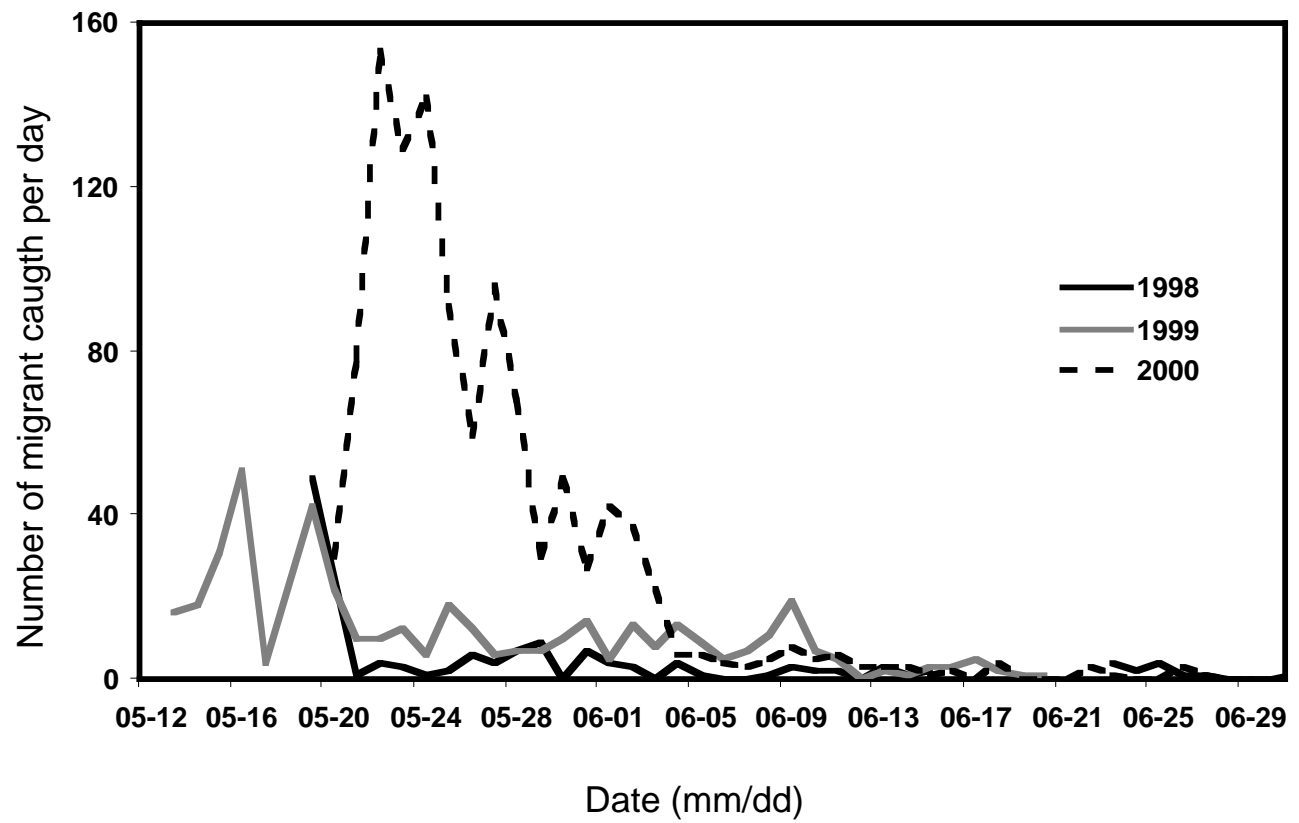


Figure 9. Number of migrant brook charr caught per day in May and June in Morin trap for 1998, 1999 and 2000.

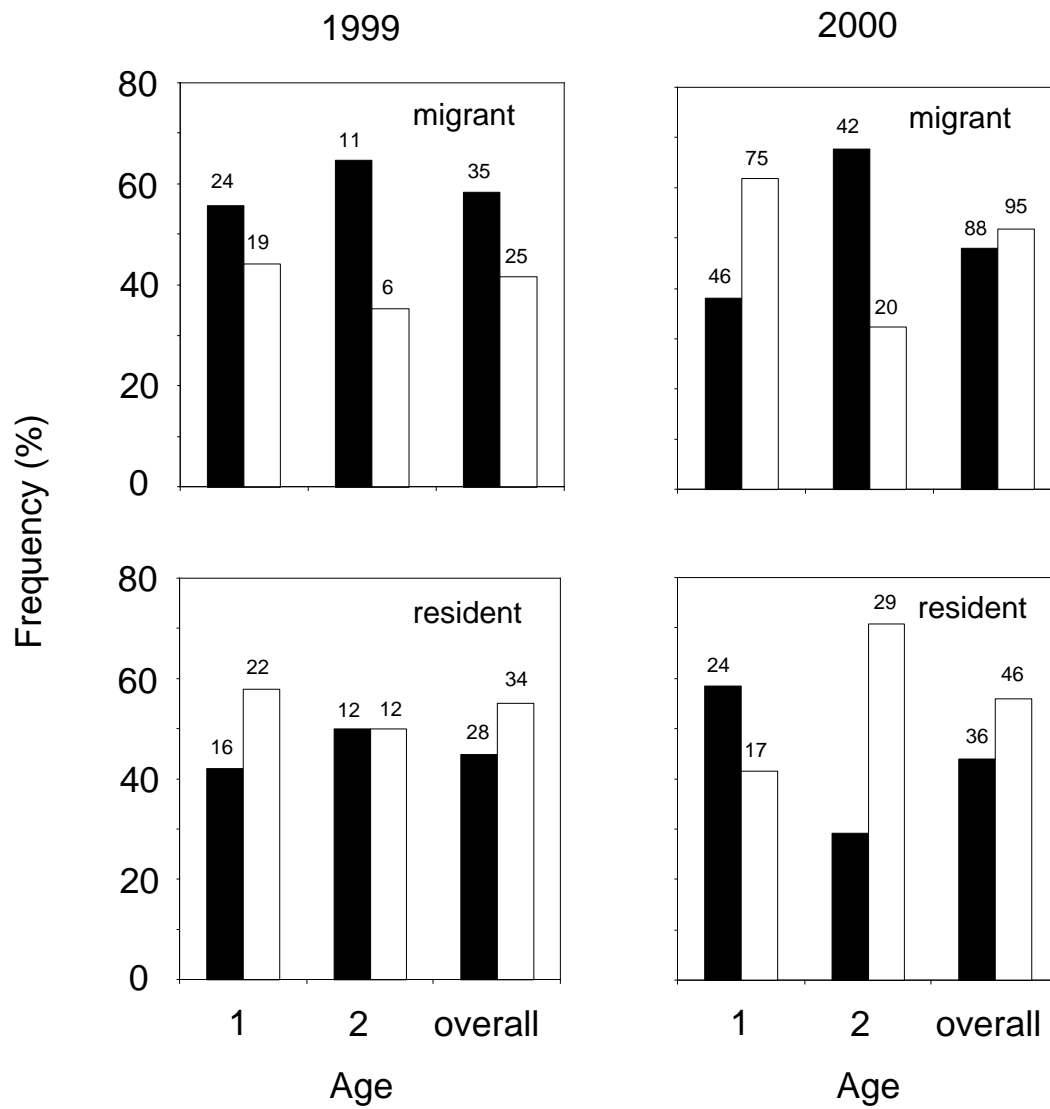


Figure 10. Sex frequencies of aged 1+, 2+ and both age combined (overall) for migrant and resident brook charr. Left panel is for year 1999 and right panel, year 2000. Numbers on top of bars represent numbers of fish from each sex. Fill bars are females, open bars are males.

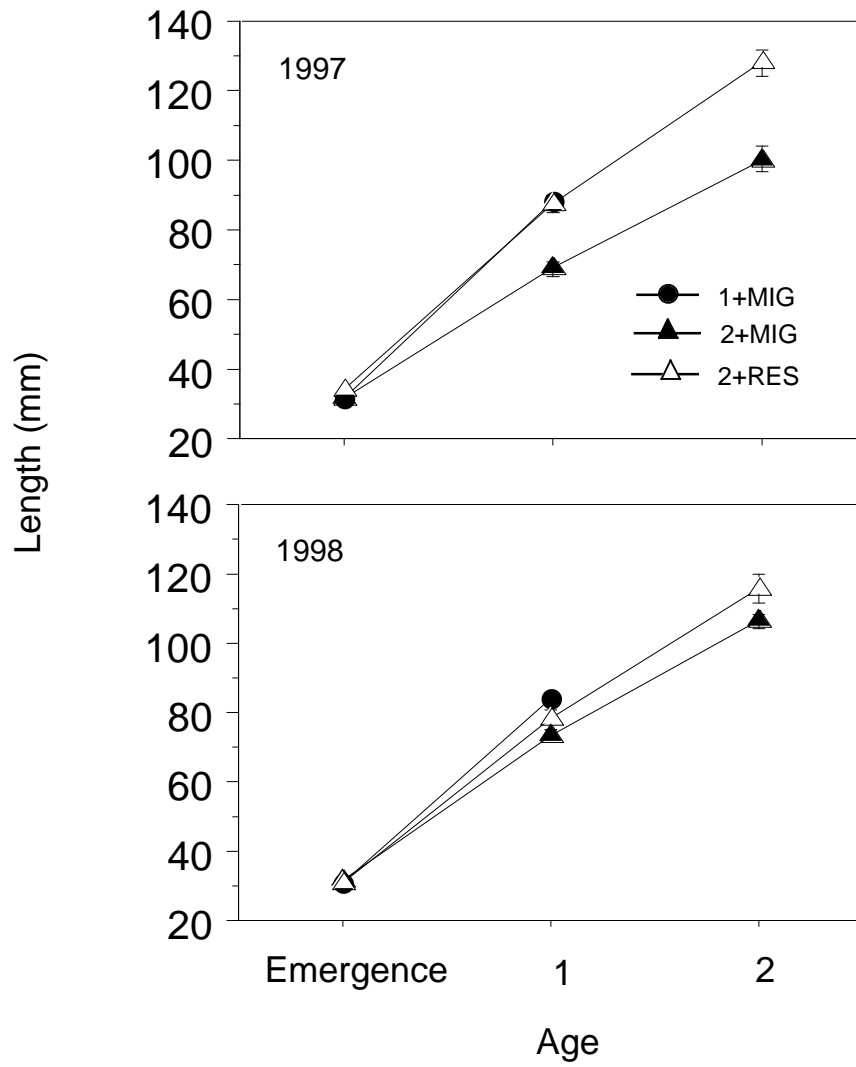


Figure 11. Growth trajectory (length (mm) at emergence, age 1 and 2) for fish that migrated out at 1+ (1+MIG) and fish that migrated out (2+MIG) or stayed resident (2+RES) at 2+ for cohorts 1997 and 1998.

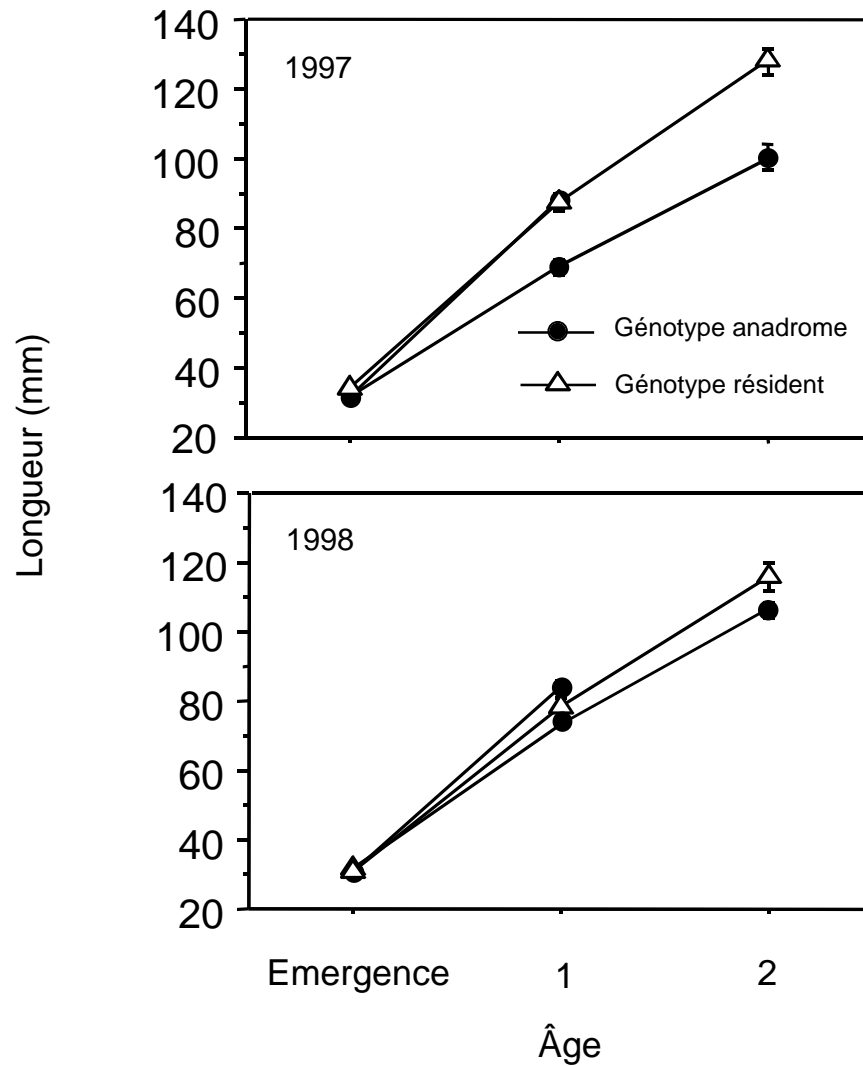


Figure 12. Trajectoires de croissance pour les deux cohortes expliquant le scénario où tous les individus de « génotype » anadromes migrent à 1 ou 2 ans, selon leur taux de croissance, tandis que tous les « résidents » demeurent résidents, peu importe leur taux de croissance.

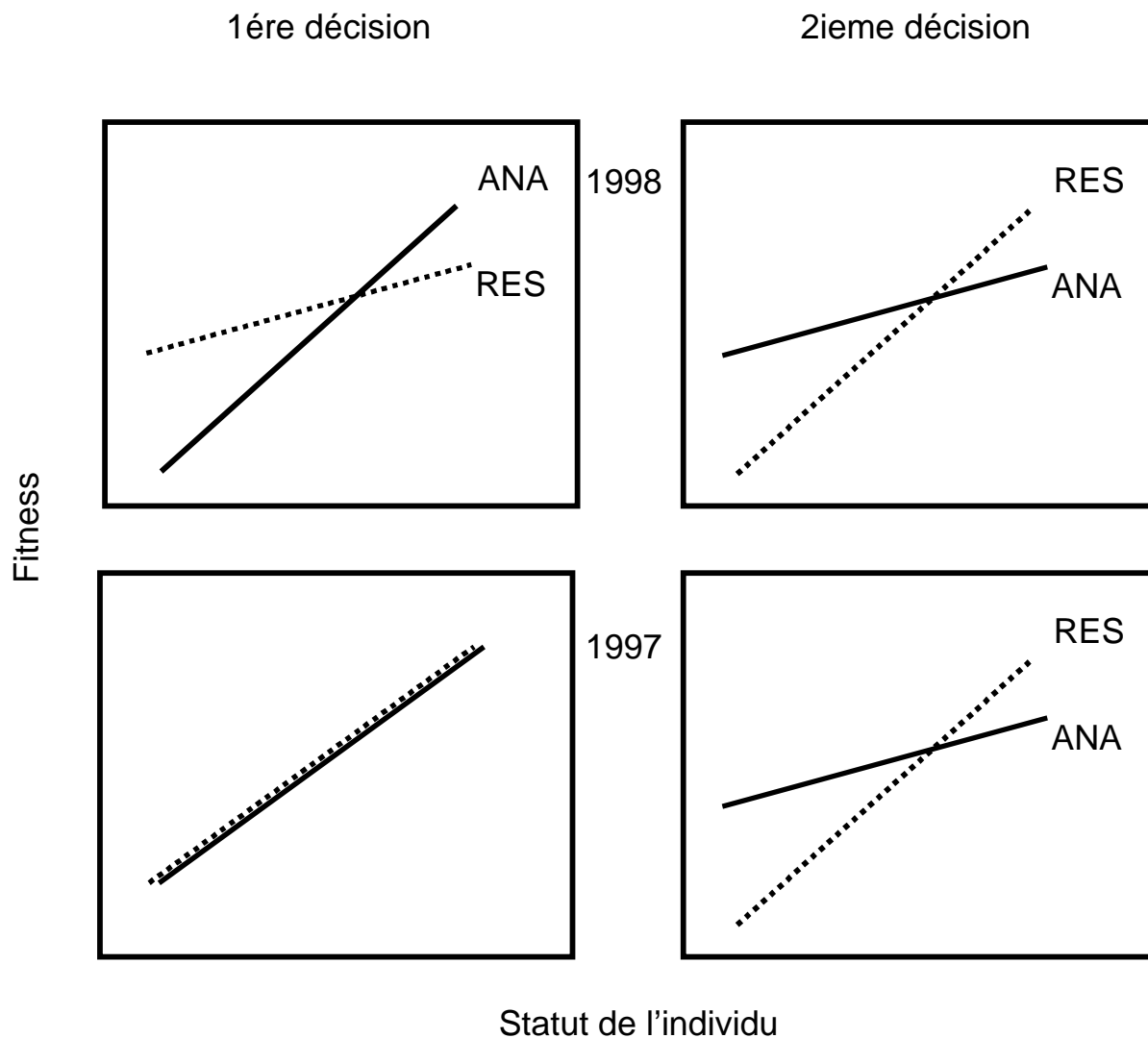


Figure 13. Fitness supposé en fonction du statut de l'individu dans le contexte d'une stratégie conditionnelle. Le panneau du haut est pour la cohorte 1998, celui du bas, pour la cohorte 1997. Le panneau de gauche représente la première décision, celui de droite, la deuxième. Pour la cohorte 1998, les individus de haut statut (bonne croissance) à la première décision adoptent l'anadromie, ceux de statut plus bas, la résidence. À la deuxième décision, le choix est inversé. Pour la cohorte 1997, la stratégie conditionnelle ne semble plus s'appliquer à la première décision (les courbes ne se croisent plus, plus de « switch point »). Un individu pourrait donc choisir aléatoirement d'adopter l'anadromie ou la résidence, ou bien ce choix pourrait être fonction de l'héritabilité de la tactique. Les taux de croissance sont en moyenne meilleurs durant la première année pour la cohorte 1997 et cette différence pourrait potentiellement expliquer l'importance relative de la croissance versus l'héritabilité. À la deuxième décision, le choix est le même pour la cohorte 1997 que pour la cohorte 1998.